

**INFLUENCE DE SUBSTRATS DE CULTURE À
TENEURS CONTRASTÉES EN SILICIUM SUR
LE DÉVELOPPEMENT D'UNE CHENILLE
FOLIVORE, *SPODOPTERA EXIGUA* (HÜBNER)**

ANNE DEBOUVRIES

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN AGRONOMIE**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2018-2019

PROMOTEUR: PROFESSEUR FRANÇOIS 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 académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

¹Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT.

**INFLUENCE DE SUBSTRATS DE CULTURE À
TENEURS CONTRASTÉES EN SILICIUM SUR
LE DÉVELOPPEMENT D'UNE CHENILLE
FOLIVORE, *SPODOPTERA EXIGUA* (HÜBNER)**

ANNE DEBOUVRIES

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN AGRONOMIE**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2018-2019

PROMOTEUR: PROFESSEUR FRANÇOIS VERHEGGEN

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier le professeur François Verheggen pour m'avoir permis de réaliser mon travail de fin d'études au sein de l'unité d'entomologie fonctionnelle et évolutive. Je lui suis reconnaissante pour son encadrement et sa disponibilité, utiles à la bonne réalisation de mon travail ainsi que pour son intérêt passionné et ses remarques qui ont mené à quelques remises en question et corrections nécessaires et ce, tout au long de mes expérimentations et de la rédaction.

Je remercie le professeur Jean-Thomas Cornélis et le personnel du bâtiment de géopédologie qui m'ont donné l'accès à leurs laboratoires. Je remercie aussi le professeur Yves Brostaux pour ses conseils statistiques.

Je remercie l'ensemble des doctorants de l'unité d'entomologie pour leur aide, leurs conseils et tout simplement pour leur bonne humeur. Je voudrais remercier tout particulièrement Nicolas Leroy qui a assuré mon suivi tout au long de mes péripéties. J'ai pu apprécier ses encouragements face à plusieurs difficultés, son aide précieuse lorsque le temps me manquait, sa rigueur qui m'a poussée à me dépasser et enfin son humour qui a ajouté une note de gaieté au quotidien.

Un grand merci à Frédéric pour m'avoir fourni un espace idéal pour la culture de mes plants de maïs ainsi que pour ses conseils avisés.

Je remercie mes partenaires de travail, Valérie, Florence, Damien et Rhoane pour la compagnie qu'ils m'ont apportée au quotidien et pour nos petites discussions de laboratoire.

Je remercie ma famille qui m'a accompagnée et soutenue tout au long de mes études. Un tout grand merci à ma mère et ma sœur Clothilde qui ont été là quand j'avais besoin d'aide. Je remercie enfin mon compagnon et parrain d'université, Nicolas, pour tout ce qu'il m'apporte au quotidien.

Résumé

Après l'oxygène, le silicium est le second élément le plus abondant de la croûte terrestre. Aujourd'hui, il est communément accepté comme étant un élément bénéfique pour la majorité des végétaux. Le silicium améliore la résistance de la plante à de nombreux stress biotiques et abiotiques. Présent dans la feuille de la plante, il agit comme une barrière mécanique en rigidifiant les tissus et induit des processus de défense chimique face à un insecte phytophage. Ce travail est consacré à l'étude de l'impact du silicium sur la croissance d'une plante et sur le développement d'une chenille folivore. Le modèle plante-insecte choisi est composé de plants de *Zea mays* L. et de l'insecte *Spodoptera exigua* (Hübner). La croissance des plants de maïs n'a pas été modifiée par un apport de silicium au substrat. En revanche, les feuilles enrichies en silicium ont influencé certains paramètres de développement de *S. exigua*. Le maïs enrichi en silicium est davantage digeste mais moins efficacement converti en masse corporelle. Ainsi, la larve gagne moins de poids et la période larvaire est allongée dans le cas d'une alimentation enrichie en silicium. Enfin, la proportion d'individus femelles est augmentée dans le cas d'une alimentation non-enrichie en silicium.

Abstract

Besides oxygen, silicon is the second most abundant element of the Earth's crust. Nowadays, It is commonly considered as a beneficial element for most plants. The silicon improves crop resistance to many biotic and abiotic stresses . It acts as a mechanical barrier by strengthening plants tissues and inducing some chemical defence mechanisms in response to an insect attack.

This work aims to study the impact of silicon on the plant growth and on the development of a leaf-feeding caterpillar. The plant-insect model is *Zea mays* L. and *Spodoptera exigua* (Hübner).

Silicon input in the substrate did not impact maize growth. However, silicon-enriched leaves have affected some development measures of *S. exigua*. Silicon-enriched maize is more digestible but it is less efficiently converted into body mass. Then the weight gain is lower and the larval development is lengthened when the diet is silicon-enriched. Finally, the percentage of females is higher in the case of a nonenriched diet.

Table des matières

I. Bibliographie.....	1
1. Le silicium.....	1
1.1. Sources de silicium.....	1
1.2. Importance du silicium dans les écosystèmes naturels.....	2
1.3. Importance du silicium en agriculture.....	3
2. Le silicium et la plante.....	4
2.1. Transport dans la plante.....	4
2.2. Accumulation dans la plante.....	5
2.3. Caractère essentiel ou bénéfique.....	6
2.4. Le silicium et la résistance aux stress de la plante.....	7
3. Le silicium et les insectes folivores.....	13
3.1. Mécanismes d'action du silicium.....	13
3.2. Efficacité de l'ingestion et de la digestion.....	14
3.3. Reproduction.....	16
4. Etude d'un folivore en particulier : <i>Spodoptera exigua</i> (Hübner).....	16
4.1. Problématique.....	17
4.2. Cycle de développement.....	18
4.3. Lutte.....	19
4.4. Effet du silicium sur le <i>fitness</i> de <i>Spodoptera exigua</i>	20
II. Objectifs.....	21
III. Matériel et méthodes.....	22
1. Choix du modèle biologique.....	22
1.1. Elevage de <i>S. exigua</i>	22
1.2. Culture de <i>Zea mays</i> L.....	22
2. Préparation de la solution d'acide monosilicique.....	23
3. Dosage du silicium foliaire.....	24
4. Efficacité de l'alimentation de <i>Spodoptera exigua</i>	25
5. Choix du site d'oviposition de <i>Spodoptera exigua</i>	27
6. Traits d'histoire de vie de <i>Spodoptera exigua</i>	27
7. Analyse des données et statistiques.....	29

IV. Résultats	30
1. Impacts du silicium sur <i>Z. mays</i>	30
1.1. Quantification du silicium dans les feuilles de maïs	30
1.2. Impacts sur la croissance et les stades phénologiques.....	30
2. Effet d'un régime alimentaire à teneurs contrastées en Si sur l'efficacité de l'alimentation..	31
3. Impact de teneurs contrastées en silicium dans les feuilles de maïs sur le choix du site d'oviposition.....	34
4. Impact du silicium sur le développement, la survie, l'oviposition et la fécondité.....	35
V. Discussion	38
1. Effet du silicium sur la plante hôte, <i>Zea mays</i> L.....	38
1.1. La quantité de silicium appliquée	38
1.2. La forme de silicium appliquée	40
1.3. Le support de culture : en hydroponie ou sur un substrat terreux	41
2. Effet du silicium sur l'insecte ravageur, <i>Spodoptera exigua</i> Hübner	42
2.1. Impacts à court terme	42
2.2. Impacts à plus long terme.....	45
VI. Conclusion et perspectives	51

Table des figures

Figure 1 : Stocks de silicium biogénique (Puppe <i>et al.</i> , 2015).	2
Figure 2 : Transport du silicium dans le plant de riz, maïs et orge (Yan <i>et al.</i> , 2018).....	5
Figure 3 : Accumulation de silicium sous la cuticule des feuilles et protection contre l'agent phytopathogène (Debona <i>et al.</i> , 2017).....	13
Figure 4 : Répartition de <i>Spodoptera exigua</i> (CABI).....	17
Figure 5 : Cycle de vie de <i>S. exigua</i> , tel qu'observé en conditions de laboratoire dans nos expérimentations.....	19
Figure 6 : Boîte d'élevage de <i>S. exigua</i>	22
Figure 7 : Plantules de <i>Z. mays</i> dans un substrat de perlite-vermiculite (A) ; culture des plants en serre (B).	23
Figure 8 : Creuset en graphite dans le four après cinq minutes de fusion (A), pellet à la sortie du four (B) et quelques minutes après sa sortie (C).....	25
Figure 9 : Cages d'oviposition (60x60x60 cm) à l'intérieur desquelles deux feuilles de maïs (Si+ et Si-) sont disposées de manière à obtenir deux zones identiques au sein de la cage où les œufs seront comptés. La troisième zone est une zone où les œufs ne sont pas comptés.....	27
Figure 10 : Boîte de Pétri (9 cm de diamètre) avec un papier filtre humidifié et un morceau de feuille de maïs.....	28
Figure 11 : Larve sur papier millimétré (A) ; larve et sa mue (B) et capsule céphalique (C).....	28
Figure 12 : Photos réalisées au binoculaire de la partie inférieure de la face ventrale de nymphes femelle (A) et mâle (B).....	28
Figure 13 : Photos d'une pré-nymphé en début (A) et en fin (B) de nymphose ; nymphé (C).....	29
Figure 14: Boxplot représentant les teneurs en silicium des septième à neuvième feuilles de <i>Z.</i> <i>mays</i> sous deux traitements différents (Si+ et Si-).	30
Figure 15 : Courbes de croissance de <i>Z. mays</i> sous deux traitements différents (Si+ et Si-).....	31
Figure 16 : Evolution des stades phénologiques de <i>Z. mays</i> sous les deux traitements (Si+ et Si-)	31
Figure 17 : Boxplots des indices d'efficacité de l'alimentation de <i>S. exigua</i> en fonction des deux traitements appliqués aux plants de maïs.....	33
Figure 18: Boxplots du nombre moyen d'œufs pondus dans chaque traitement. Le carré rouge représente la moyenne.	34
Figure 19: Répartition des pontes de <i>S. exigua</i> selon les deux zones de ponte (Si- et Si+).	35
Figure 20: Courbe de survie de <i>S. exigua</i> en fonction du nombre de jours.....	37
Figure 21: Contenu en silicium des plants de riz à trois stades de croissance différents en fonction de la quantité de silicium appliquée à la solution nutritive (Islam & Saha, 1969).	38
Figure 22: Hauteur de plants de fruits de la passion en fonction de la concentration en silicium du substrat (Costa <i>et al.</i> , 2016).	39

Figure 23: Masse fraîche des parties aériennes et souterraines de maïs en fonction de la concentration en silicium de la solution nutritive (Bakhat et al., 2009). 39

Figure 24: Photo réalisée au binoculaire d'une larve au stade V morte durant sa mutation (A), probablement atteinte par un entomopathogène ; photo d'une larve morte au stade VI, atteinte par le même pathogène (B)..... 49

Table des tableaux

Tableau 1 : Paliers de températures utilisés pour la calcination des échantillons de maïs.	24
Tableau 2: Indices de l'efficacité d'alimentation de larves de <i>S. exigua</i> au stade V en fonction de la teneur en silicium de la diète.	32
Tableau 3 : Durées des six stades larvaires de <i>S. exigua</i> et de la période larvaire complète, en jours.	35
Tableau 4 : Longueur des larves aux différents stades larvaires, en millimètres.	36
Tableau 5 : Durée de la nymphose (jours) et longueur et masse de la nymphe de <i>S. exigua</i>	36
Tableau 6 : Durée de vie (jours) et nombre d'œufs pondus par l'imago.	36
Tableau 7 : Pourcentage de mortalité observé dans chaque traitement et pour chaque stade larvaire et la période larvaire complète.	37
Tableau 8 : Pourcentage de mortalité aux stades pré-nymphal, nymphal et mortalité précoce totale.	37
Tableau 9: Exemples témoignant de la diversité des amendements en silicium et leurs différents effets sur la plante.	40
Tableau 10: Illustrations de l'impact d'un apport en silicium sur différents indices de l'alimentation : consommation de matériel végétal par l'insecte (Conso.), taux de consommation relatif (RCR), taux de croissance relatif (RGR), digestibilité approximative (AD), efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI), efficacité de conversion de la nourriture digérée (ECD).	44
Tableau 11: Illustrations de paramètres de développement influencés par la teneur en silicium de la diète : consommation, durées des stades, ponte et mortalité.	50

I. Bibliographie

1. Le silicium

1.1. Sources de silicium

Le silicium est un métalloïde tétravalent et un élément ubiquiste dans les sols (Liang *et al.*, 2015). Après l'oxygène, le silicium est le second élément le plus abondant de la croûte terrestre. Il constitue approximativement 28% de la lithosphère (Bakhat *et al.*, 2018), principalement sous forme d'oxydes ou silicates insolubles (Hodson *et al.*, 2005). Trois formes de stockage du silicium sont généralement définies : le stock minéralogique du sol, le stock biogénique et le stock dissous dans la solution du sol (Struyf *et al.*, 2009).

1.1.1. Stock minéralogique

Le silicium minéral est le silicium retrouvé sous la forme de minéraux silicatés primaires (olivine, quartz,...), secondaires (illite, vermiculite, kaolinite,...) et amorphes (allophane, opale). Dans la croûte terrestre, le silicium est essentiellement présent sous forme d'aluminosilicates et de quartz. Ce stock de silicium n'est que partiellement soluble et est souvent biogéochimiquement inerte (Liang *et al.*, 2015). La concentration en silicium minéral du sol est fonction du type de matériel parental et varie entre 10 et jusqu'à plus de 95% dans un sol inorganique essentiellement formé d'aluminosilicates et de quartz (McKeague & Cline, 1963). Mais elle peut chuter jusqu'à 1% dans un sol fortement lessivé de type latosol, retrouvé dans les forêts tropicales (Sivarajasingham *et al.*, 1962). Seuls les histosols, composés essentiellement de matériel organique, peuvent être dépourvus de silicium minéral (Liang *et al.*, 2015).

1.1.2. Stock biogénique

Le stock biogénique reprend les stocks zoogène, phytogène, microbien et protistique (Fig. 1) (Puppe *et al.*, 2015). Les organismes accumulent le silicium sous différentes formes (Ehrlich *et al.*, 2010). Le silicium est retrouvé dans l'exosquelette des diatomées (Seckbach & Kociolek, 2011), dans les spicules des éponges (Uriz *et al.*, 2003) ou encore dans les stromatolithes produits par certaines cyanobactéries (Whitton, 2012). Chez les mammifères, et l'Homme en particulier, le silicium peut s'accumuler dans le cortex cérébral des personnes âgées (Prado Figueroa *et al.*, 2008), dans des calculs rénaux (Dessombz *et al.*, 2016) et dans les os et les mitochondries (Voronkov, 1975). Chez les plantes, le silicium s'accumule sous forme de particules d'opale-A hydratées, appelées phytolithes ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) lorsqu'elles mesurent plus de 5 μm (Sommer *et al.*, 2006). Les phytolithes représentent la majeure partie du silicium phytogène retrouvé dans les sols (Hodson, 2016). Ceux-ci s'accumulent, en petite quantité, dans les cellules siliciques de l'épiderme (Kumar *et al.*, 2017), en dépôts dans les nodules des légumineuses (Sangster & Parry, 1976), sous forme de fibres dans les feuilles de cannes à sucre (Amre *et al.*, 1999) ou encore sous la forme de granules dans la vacuole (Lins *et al.*, 2002). Mais, majoritairement, les phytolithes s'accumulent dans les trichomes (Rotskowska *et al.*, 2016), les enveloppes des céréales (Villareal & Juliano, 1989) et les extrémités de la plante en général (Motomura *et al.*, 2014).

L'organisme vivant est à la fois une source de silicium, lorsqu'il se décompose, et un puits lorsqu'il croît et prélève des nutriments (Meunier *et al.*, 1999). La végétation participe activement à la dynamique du silicium dans la solution du sol (Meunier *et al.*, 1999). Les racines de la plante

accroissent la percolation du silicium dans le sol, et particulièrement dans les forêts pluviales (Alexandre *et al.*, 1997). Les plantes permettent d'augmenter la concentration en CO₂ du sol en absorbant le CO₂ atmosphérique et en le relâchant dans le sol une fois décomposées (Lucas, 2001). Le CO₂ contenu dans le sol va réagir avec les roches silicatées pour libérer de l'acide silicique, qui peut à nouveau être prélevé par une plante ou percoler dans les profondeurs du sol (Berner & Berner, 1996).

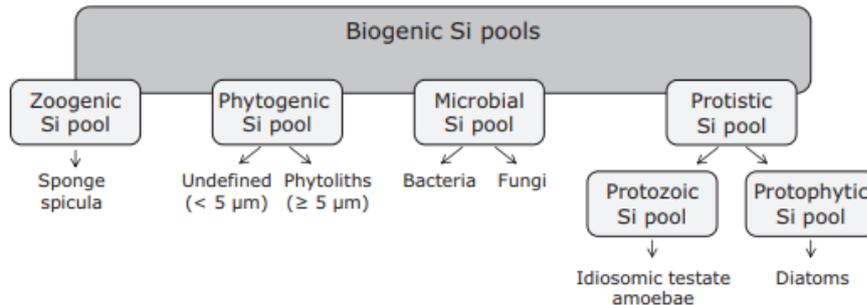


Figure 1 : Stocks de silicium biogénique (Puppe *et al.*, 2015).

1.1.3. Stock soluble et biodisponible

Dans la solution du sol, la teneur en silicium est définie en fonction du niveau d'altération des minéraux silicatés (Sommer *et al.*, 2006) mais également, en moindre quantité, du recyclage du silicium biologique (Meunier *et al.*, 1999). Le stock de silicium organique est limité en quantité mais est rapidement dissous, alors que le stock de silicium minéral est important en quantité mais lentement altéré et donc peu biodisponible (Alexandre *et al.*, 1997). L'acide monosilicique (ou orthosilicique) (H₄SiO₄) est la seule forme de silicium totalement soluble dans l'eau et assimilable par les plantes (Jones & Handreck, 1967). Sa concentration varie entre 0.1 et 0.6 mM (Epstein, 1999; Hodson *et al.*, 2005). Les plantes prélèvent le silicium sous cette forme car, à pH physiologiques, c'est la seule capable de traverser les membranes plasmiques des racines (Epstein, 1994). Au moins 75% de l'acide monosilicique prélevé est issu de l'altération des silicates minéraux (Alexandre *et al.*, 1997). L'altération des minéraux varie avec la nature chimique du sol et du matériel parental (Sommer *et al.*, 2006) mais également avec la végétation (Kelly *et al.*, 1998), le climat (température et précipitations), la taille des particules et le temps de séjour de l'eau interstitielle dans le sol (Struyf *et al.*, 2009; Grégoire, 2013).

Ainsi, malgré l'abondance du silicium dans les écosystèmes terrestres, seule une infime partie est biodisponible et peut être utilisée par le monde végétal (Savant *et al.*, 1997).

1.2. Importance du silicium dans les écosystèmes naturels

Le silicium est un élément reconnu comme bénéfique pour les plantes (Epstein, 1994). Un élément est essentiel s'il ne peut être substitué par un autre et s'il participe au bon fonctionnement biologique et physiologique de l'organisme (Hasanuzzaman *et al.*, 2018). Un élément bénéfique répond à des besoins complémentaires ou spécifiques mais non essentiels (Hopkins, 2003).

Le silicium est impliqué dans l'évolution des écosystèmes entre les populations animales et végétales (Massey & Hartley, 2006). Le silicium rend la plante moins attractive pour les herbivores, qui choisiront probablement des espèces ou des individus au contenu moins important en silicium, et feront ainsi évoluer la population végétale (Massey *et al.*, 2006 ; Massey & Hartley, 2006). De plus, les herbivores seront affectés par la présence de silicium et leur *fitness* pourra en être altéré (Slansky, 1982 ; Massey & Hartley, 2006). Le *fitness* d'un phénotype ou d'un génotype désigne sa valeur

reproductive et sa survie (Bouwhuis *et al.*, 2011). Il permet de prédire la représentation qu'aura un individu dans les générations futures et donc caractérise l'évolution de la constitution d'une population (Tantawy & Rakha, 1964).

1.3. Importance du silicium en agriculture

La demande mondiale en aliments croît avec l'augmentation de la population. Pour répondre à ces besoins et produire suffisamment de biomasse, l'agriculture exerce une pression croissante sur les écosystèmes (Vitousek *et al.*, 1997). L'exploitation des sols se fait de manière plus intensive, au détriment des surfaces forestières et de la qualité des sols. Les apports excessifs en éléments minéraux et l'exportation d'éléments organiques déséquilibrent le contenu en nutriments essentiels et bénéfiques dans le sol, causant une réduction des performances des cultures (Vitousek *et al.*, 2009).

En conditions naturelles, non cultivées, les plantes ne souffrent normalement pas de déficience en silicium (Hodson *et al.*, 2005). Lorsque les sols sont cultivés, la situation est différente. Puisque le silicium augmente les rendements et améliore la qualité des cultures de manière significative, il est considéré comme un élément important (Savant *et al.*, 1999 ; Yan *et al.*, 2018). La réduction de sa concentration dans les sols pourrait causer un déclin des performances de rendement (Guntser *et al.*, 2012).

Dès le Moyen-Âge, une fertilisation à base de scories a été effectuée en Europe afin de stimuler les rendements. À l'époque, plusieurs pays se sont spécialisés dans la métallurgie et les coproduits issus des hauts fourneaux étaient épandus sur les champs. Ces fertilisants sont intéressants puisque les scories sont riches en phosphates, silicates et calcium (Liang *et al.*, 2015).

Le silicium est d'abord un support de la croissance puisqu'il soutient mécaniquement la plante, en rigidifiant ses parois (Struyf *et al.*, 2009). Face à des vents violents ou dû à la présence de maladies, les cultures céréalières peuvent verser et voir leur rendement chuter de manière considérable (Ma, 2004). Le silicium, qui se dépose sous forme de phytolithes ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) dans la paroi des tiges, agrandit les faisceaux vasculaires et renforce ainsi mécaniquement la tige en empêchant la plante de ployer sous la force des vents (Epstein, 1999 ; Dorairaj *et al.*, 2017).

Certaines cultures, telles que le riz, l'orge, le blé et le coton, peuvent voir leur rendement chuter lorsque cet élément est peu présent (Lewin & Reimann, 1969). Le silicium augmenterait le nombre de grains par épillet et le nombre d'épillets par plant (Ma *et al.*, 1989), ainsi que l'efficacité de l'utilisation de l'azote (Detmann *et al.*, 2012). Sa biomasse aérienne et son contenu en chlorophylle seraient également augmentés par l'apport de silicium (Chen *et al.*, 2019). Khan *et al.* (2018) démontrent qu'une fertilisation silicatée augmente de manière significative la masse sèches des parties aériennes et souterraines de deux variétés de maïs (Syngenta 8441 et EV 1089). Les rendements des cultures de riz, de blé et de canne à sucre augmentent de 5 à 20%, de 4 à 9% et de 10 à 50% respectivement avec une fertilisation en silicium dans des zones carencées en cet élément (Liang *et al.*, 1994 ; Savant *et al.*, 1999).

2. Le silicium et la plante

2.1. Transport dans la plante

Les transporteurs de silicium ont d'abord été identifiés chez le riz (Ma *et al.*, 2006) et quelques années plus tard chez le maïs (Mitani *et al.*, 2009a, 2009b) et d'autres espèces telles que l'orge (Chiba *et al.*, 2009), le blé (Montpetit *et al.*, 2012) et la prêle (Grégoire *et al.*, 2012).

Le transport de silicium peut être actif, passif ou réjectif (Fig. 2-A) (Takahashi *et al.*, 1990). Le transport actif est plus rapide que le prélèvement de l'eau, ce qui entraîne une diminution de la concentration en silicium dans la solution du sol (Fig. 2-A) (Takahashi *et al.*, 1990). Les plantes présentant un transport passif absorbent le Si à un taux similaire à celui de l'eau. Les plantes ayant un transport réjectif excluent le Si ce qui entraîne une accumulation du Si dans la solution du sol (Yan *et al.*, 2018). La plupart des monocotylédones prélèvent le silicium activement, alors que la majorité des dicotylédones le prélèvent passivement (Yan *et al.*, 2018). Quelques dicotylédones excluent le silicium de leurs tissus : la tomate (*Lycopersicon esculentum*) (Takahashi *et al.*, 1990), le haricot (*Phaseolus vulgaris*) (Jones & Handreck, 1967) et la fève (*Vicia faba*) (Liang *et al.*, 2005). Le transport actif coûte de l'énergie à la plante, au contraire du transport passif qui ne demande pas d'énergie (Yan *et al.*, 2018).

Le transport du silicium peut être décrit en trois étapes (Fig. 2-C, D, E):

A. Le prélèvement et le transport radial dans la racine

L'absorption racinaire est le moyen optimal pour le prélèvement de l'acide orthosilicique (Ma *et al.*, 2006 ; Guével *et al.*, 2007). Les transports de l'eau et de l'acide monosilicique se réalisent de façon concomitante de la racine vers les extrémités supérieures de la plante. Dans la racine, deux transporteurs contrôlant le prélèvement du silicium ont été identifiés : Lsi1 (*low silicon 1*) et Lsi2 (Fig. 2-C) (Ma *et al.*, 2006). Le premier (Lsi1) est un transporteur qui amène le silicium dans la racine (*Influx transporter*) et le deuxième (Lsi2) est un transporteur de sortie de silicium hors des cellules racinaires du xylème (*Efflux transporter*). Le gène codant pour le transporteur Lsi1 a d'abord été caractérisé pour le riz, OsLsi1 (*Oryza sativa low silicon 1*) (Ma *et al.*, 2006). Ensuite, il a été caractérisé chez d'autres plantes comme le maïs (ZmLsi1) (Mitani *et al.*, 2009a,b), le blé (TaLsi1) (Montpetit *et al.*, 2012), l'orge (*Hordeum vulgare* ; HvLsi1) (Yamaji *et al.*, 2012), le concombre (*Cucumis sativus* ; CSiT-1) (Wang *et al.*, 2014), la courge musquée (*Cucurbita moschata* ; CmLsi1) (Mitani *et al.*, 2011) et le soja (*Glycine max*; GmLsi1) (Deshmukh *et al.*, 2013). Lsi1 est un transporteur de type aquaporine qui agit de manière active.

L'absorption foliaire a aussi été étudiée mais elle s'avère beaucoup moins efficace que l'absorption racinaire (Guével *et al.*, 2007). Les éléments nutritifs sont généralement appliqués au sol. Par contre, l'application foliaire est envisageable lorsque des symptômes sont visibles sur le feuillage (Fageria *et al.*, 2009). Elle est cependant difficile à mettre en place car la surface foliaire doit être suffisante, la concentration du produit ni trop élevée pour ne pas endommager la culture, ni trop faible pour pouvoir être absorbée, l'application doit être répétée après une pluie, etc. Cependant, elle peut être avantageuse dans le cas particulier d'une déficience en fer, par l'application de sulfate ferreux ou fer chélaté. Les feuilles sont en effet capables d'absorber des éléments organiques et inorganiques (Franke, 1967). Les membranes cuticulaires sont perméables ; elles peuvent absorber certains ions selon leur charge, leur absorbabilité et leur rayon. L'ion pénètre la cuticule de manière passive, passe au travers de la membrane plasmique par un phénomène de liaison et pénètre finalement le cytoplasme par un mécanisme actif. L'ouverture des stomates peut faciliter ce passage (Burkhardt *et al.*, 1999).

B. Le transport xylémien et inter-vasculaire

Une fois absorbé par les racines, le silicium est véhiculé dans la sève par le flux de transpiration (Yan *et al.*, 2018). Mais le passage au travers des vaisseaux est réalisé par l'intermédiaire de trois transporteurs : Lsi2, Lsi3 et Lsi6, localisés dans les nœuds (Yamaji *et al.*, 2015). Les gènes codant pour ces derniers ont été identifiés chez le riz, l'orge et le maïs (Ma *et al.*, 2006). Lsi2 permet la libération du silicium vers le xylème et fonctionne de manière passive (Ma *et al.*, 2007 ; Mitani *et al.*, 2009b). Lsi3 est un transporteur présent au niveau des nœuds et est responsable du transport passif du silicium au travers des cellules parenchymateuses (Yamaji *et al.*, 2015). Les transporteurs Lsi3 et Lsi6 apportent le silicium dans les feuilles de manière passive et active, respectivement (Fig. 2-D, E) (Ma *et al.*, 2007 ; Mitani *et al.*, 2009b). De même que pour les transporteurs racinaires, Lsi6 est un « Influx transporter » responsable de la décharge du silicium contenu dans le xylème (Mitani *et al.*, 2009b).

C. Le dépôt du silicium dans la feuille

Une fois l'acide silicique déchargé du xylème, il se concentre en perdant de l'eau via le flux de transpiration, se polymérise et enfin se dépose dans les parois cellulaires des tissus épidermiques (Lewin & Reimann, 1969) et aux extrémités végétales (Handreck & Jones, 1968), sous forme de 'gel de silice' ou silice amorphe hydratée (H_4SiO_4) (Exley, 2009). Une fois déposée, la silice ne peut se diluer ou se resolubiliser (Exley, 2009).

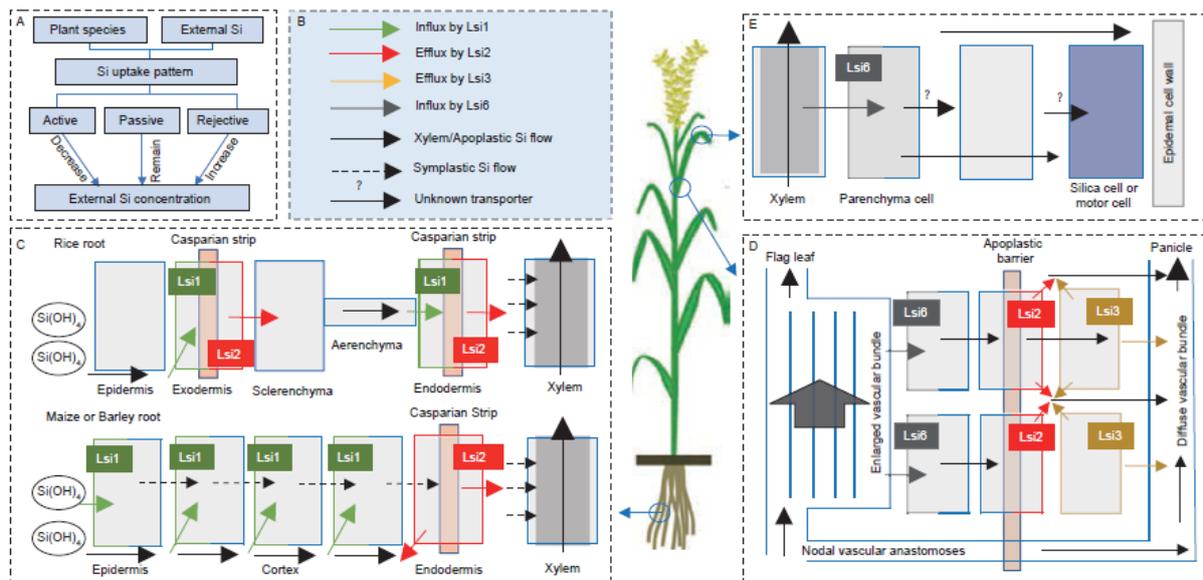


Figure 2 : Transport du silicium dans le plant de riz, maïs et orge (Yan *et al.*, 2018).

2.2. Accumulation dans la plante

Certains organismes vivants subissent la 'biosilicification'. Ce phénomène se produit lorsque de l'acide silicique contenu dans l'environnement, à concentration inférieure à sa solubilité (<2mmol/L), pénètre les cellules ou les compartiments systémiques de l'organisme dans lesquels il s'accumule pour être déposé en silice amorphe hydratée (Exley, 2009). La plante est un organisme contenant du silicium. Ce dernier peut être distribué uniformément dans la plante ou s'accumuler par endroits, essentiellement dans les parties aériennes, ou, plus rarement, dans les racines (Lewin & Reimann, 1969).

Dans les parties aériennes de la plante, le contenu en silicium varie en général entre 0.1 et 10% du poids sec (Epstein, 1999 ; Liang *et al.*, 2015 ; Ma *et al.*, 2011). Une méta-analyse réalisée par Hodson *et al.* (2005) sur 125 études a permis d'évaluer que la concentration moyenne de silicium dans une plante est de 0.722%. La concentration en silicium est plus importante chez les dicotylédones de la famille des Equisitaceae, Urticaceae et Cucurbitaceae (Hodson *et al.*, 2005) et chez les monocotylédones de la famille des Cyperaceae et Poaceae des zones humides (10 à 15%) et Poaceae des zones sèches (1 à 3%) (Lewin & Reimann, 1969 ; Conley, 2002). Une exception est le bambou (*Arundinaria gigantea* (Walter) Muhl.) qui peut contenir jusqu'à 20% de son poids sec de silicium (Collin *et al.*, 2012). En moyenne, le contenu en silicium est bien plus important chez les monocotylédones que chez les dicotylédones (Richmond & Sussman, 2003) qui en contiennent maximum 0.5% (Conley, 2002).

Cet élément a tendance à s'accumuler dans certains organes en particulier. On le retrouve en plus grande quantité dans le limbe foliaire, la gaine foliaire, les nœuds, les spicules, les épines, les aiguilles, etc. (Lewin & Reimann, 1969). Le silicium s'accumule davantage dans l'apex de la plante car le flux de transpiration y est plus intense et, comme énoncé précédemment, le flux de silicium suit le flux d'eau dans la plante. Ainsi, la feuille étandard est celle au contenu en silicium le plus élevé, avec une concentration maximale à son apex et minimale à sa base (Handreck & Jones, 1968). Chez les céréales ; les paléas, glumes, glumelles et barbes sont elles aussi particulièrement riches en silicium (Handreck & Jones, 1968).

Alhousari et Greger (2018) reprennent dans leur article les conclusions de Ma et Takahashi (2002) : une plante est qualifiée d'hyper-accumulatrice, faiblement accumulatrice ou intermédiaire selon le pourcentage de silicium contenu dans ses tissus. Une plante hyper-accumulatrice contient 10 à 15% de silicium dans sa masse sèche. Les poacées des zones humides (càd riz, bambou et canne à sucre) font partie de ces hyper-accumulateurs. Les intermédiaires contiennent de 1 à 3% de Si en poids sec, ils sont représentés par les graminées des zones sèches comme le blé par exemple. Les non-accumulateurs ou faiblement accumulateurs contiennent moins de 1% de silicium en poids sec et sont essentiellement des dicotylédones. Les plantes hyper-accumulatrices et intermédiaires prélèvent le silicium activement et de manière active et passive respectivement, au contraire des faiblement accumulatrices qui le prélèvent de manière passive (Raven, 2003 ; Liang *et al.*, 2006).

Le contenu en silicium de la plante est donc essentiellement fonction de l'espèce étudiée (Ma *et al.*, 2011), pouvant varier d'un facteur 1000 entre le bambou et le houx (*Ilex aquifolium* L.) (Hodson *et al.*, 2005). Il change avec l'existence et la densité des systèmes protéiques de transport (Yan *et al.*, 2018). Le contenu en silicium de la plante dépend en grande partie de l'efficacité du prélèvement racinaire mais varie aussi avec l'environnement et notamment la concentration en silicium dans le sol et le pH (Sangster, 1978). En moindre mesure, le contenu en silicium de la plante est également influencé par le pâturage. Des individus qui ont été fortement consommés dans le passé auront tendance à accumuler plus de silicium, ce qui leur permettra d'améliorer leur défense mécanique face aux herbivores (McNaughton & Tarrants, 1983 ; Brizuela *et al.*, 1986).

2.3. Caractère essentiel ou bénéfique

Arnon & Stout (1939) définissaient un élément chimique comme essentiel s'il permet à la plante d'accomplir son cycle végétatif ou reproductif et ne peut être substitué par un autre élément. Il doit aussi être impliqué dans la nutrition de la plante et dans la correction de certaines conditions microbiologiques ou chimiques défavorables.

En 1994, Epstein considère que cette définition n'est pas adéquate et que le silicium devrait être considéré comme un élément 'quasi-essentiel'. En 1999, il définit un élément 'quasi essentiel' comme un élément omniprésent dans la plante qui, quand il est déficient, peut causer des effets défavorables sur la croissance, le développement, la reproduction ou la viabilité du végétal.

Aujourd'hui, un élément est considéré comme essentiel pour la plante s'il n'est pas substituable et s'il a un rôle à jouer dans le bon développement biologique et physiologique de la plante (Hasanuzzaman *et al.*, 2018). Actuellement, le silicium est donc communément accepté comme étant un élément bénéfique pour la majorité des végétaux (Liang *et al.*, 2006). Il est considéré comme un élément essentiel uniquement pour les plantes de la famille des Equisetaceae (prêles) (Lewin & Reimann, 1969), pour les algues unicellulaires telles que les diatomées de la famille des Bacillariophyceae (Ma & Yamaji, 2008), et les flagellés de la famille des Chrysophyceae (Hamilton, 1969).

2.4. Le silicium et la résistance aux stress de la plante

Les rôles du silicium sont multiples et bien illustrés dans la littérature (Liang *et al.*, 2015). Cet élément agit sur :

- la croissance, le rendement et la qualité de la culture (Ashraf *et al.*, 2009) ;
- la résistance à la verse (Dorairaj *et al.*, 2017) ;
- une meilleure interception de la lumière et donc une photosynthèse améliorée (Khan *et al.*, 2018);
- la résistance aux maladies causées par des champignons, des bactéries, des virus et des nématodes (Reynolds *et al.*, 2016) ;
- la résistance aux herbivores (insectes phytophages et mammifères) (Dorairaj & Ismail, 2017) ;
- la résistance à la toxicité des métaux lourds (Ma, 2004)
- la résistance à la salinité (Bosnic *et al.*, 2018)
- la résistance à la sécheresse (Matoh *et al.*, 1986) ;
- la résistance aux températures élevées, au refroidissement et au gel (Agarie *et al.*, 1998 ; Matichenkov & Calvert, 2002 ; Yadav, 2010) ;
- la résistance aux rayonnements UV ou à une exposition monochrome (Agarie *et al.*, 1998) ;
- l'activité des enzymes (Farooq *et al.*, 2013) ;
- la réduction du stress minéral (Ma & Takahashi, 1990b) ;
- la formation de nodules chez les légumineuses (Nelwamondo & Dakora, 1999)

2.4.1. Résistance aux stress abiotiques

Le système agricole actuel produit davantage de gaz à effet de serre qui sont en partie responsables du changement climatique (Vitousek *et al.*, 1997). Un réchauffement climatique s'accompagne entre autres d'une perturbation du cycle de l'eau, des températures et de la concentration en CO₂ atmosphérique (IPCC, 2014). En conséquence, de nombreux stress abiotiques liés au climat s'intensifient et se diversifient.

Les effets d'un apport de silicium sont particulièrement visibles en présence d'un stress, qu'il soit biotique ou abiotique (Epstein, 1994, 1999 ; Ma, 2004). Fauteux *et al.* (2006) ont réalisé une analyse du transcriptome complet de plants d'*Arabidopsis thaliana* et ont démontré qu'un apport de silicium n'avait presque aucun effet sur le transcriptome d'*Arabidopsis* si l'oïdium n'était pas inoculé. En effet, les plantes enrichies en silicium et non infestées ne présentaient qu'une altération de l'expression de deux gènes sur l'entièreté du génome de la plante. Les plantes infestées, carencées ou enrichies en silicium, présentaient une altération de l'expression de plus de 4000 gènes différents. Dans le cas des plantes ayant reçu une fertilisation en silicium et infestées, la régulation négative de gènes impliqués dans le métabolisme primaire de la plante était supérieure de 25% en comparaison aux plantes

carencées en silicium et infestées. L'effet du silicium sur la régulation des gènes impliqués dans la défense de la plante n'est donc fortement marqué qu'en présence du stress.

De nombreuses études confirment qu'il est nécessaire que la plante soit stressée pour bénéficier des effets du silicium. Cet effet a de nouveau été démontré sur des plants de froment, des plantes non infestées ne présentent pas de différence si elles sont carencées ou enrichies en silicium. Cependant, les plants de froment infestés et enrichis en silicium sont moins impactés que les plants non traités (Guével *et al.*, 2007).

Le silicium réduit l'impact de nombreux stress abiotiques tels que la salinité, la toxicité due à la présence de métaux lourds, un déséquilibre nutritionnel, les radiations UV-B, la température et la sécheresse (Ma, 2004). Les membranes cellulaires végétales sont sujettes à de nombreux dommages induits par ces différents stress : leur perméabilité est modifiée (McKersie & Tomes, 1980). Le transport de sucres, protéines, minéraux et électrolytes au travers de cette membrane est perturbé (Siminovitch *et al.*, 1964 ; McKersie *et al.*, 1982). Le silicium présent dans ces membranes, particulièrement du côté externe, permet le renforcement de leur intégrité et donc une meilleure résistance face aux stress (Agarie *et al.*, 1998).

Les stress abiotiques perturbent l'homéostasie cellulaire et augmentent la production de dérivés réactifs de l'oxygène, qui sont toxiques pour la plante (Cooke & Leishmann, 2016). Dans le cas d'une plante amendée en silicium, les parois cellulaires des feuilles contiennent davantage de particules denses en électrons, composées de gel de silice polymérisé qui enduret l'épiderme (Agarie *et al.*, 1998). Ce renforcement ralentit le processus de vieillissement des feuilles (Agarie *et al.*, 1998).

a) Salinité

Les principales conséquences de la salinité sont la production de dérivés réactifs d'oxygène et la peroxydation des lipides (Lehner *et al.*, 2008). La croissance des jeunes feuilles de la plante est ralentie et le vieillissement des feuilles mûres est accéléré (Chen *et al.*, 2014). Il a déjà été prouvé que le silicium permet de réduire les effets néfastes engendrés par une salinité excessive (Liang *et al.*, 2007). Chez le riz et le blé, une salinité excessive dans le sol cause une réduction de la croissance, qui peut être freinée par un apport de silicium (Matoh *et al.*, 1986 ; Chen *et al.*, 2014). Le silicium est également efficace pour soutenir le rendement et la qualité des cultures de canne à sucre (Ashraf *et al.*, 2009). Les performances de germination du maïs sont aussi impactées positivement par le silicium en présence d'un stress salin (Khan *et al.*, 2015).

Une hypothèse sur le mécanisme d'action du silicium dans la plante a été introduite par Matoh *et al.* (1986) : le silicium induirait une réduction du flux de transpiration et ainsi une diminution de l'absorption de sodium par les racines. Ainsi, la concentration en sodium et en chlore des parties aériennes de la plante est diminuée. Selon Xu *et al.* (2015), l'absorption de l'ion sodium (Na^+) est limitée par la stimulation d'une pompe à protons qui permet l'absorption de l'ion potassium (K^+) et l'excrétion de l'ion sodium au niveau de la membrane plasmique de la racine. Yeo *et al.* (1999) expliquent que le silicium bloque partiellement le *flux bypass*, qui est le pourcentage de flux transpirationnel traversant la racine par voie apoplastique. Le flux apoplastique transporte une grande part du sodium et le silicium, en bloquant une partie de ce flux, réduit le passage du sodium vers les parties épigées de la plante (Yeo *et al.*, 1999). La concentration en sodium dans l'apoplaste des feuilles est aussi diminuée par sa liaison aux parois cellulaires (Habibi *et al.*, 2014).

De manière plus générale, le silicium agit à plusieurs niveaux et induit des modifications dans l'accumulation d'ions, le taux de photosynthèse, l'activité d'enzymes et les composés phénoliques;

améliorant ainsi la croissance de la plante soumise à un stress salin (Khan *et al.*, 2018). L'application de silicium est donc une stratégie efficace pour l'amélioration de la résistance à la salinité dans le contexte d'une agriculture respectueuse de l'environnement (Tuna *et al.*, 2008).

b) Toxicité aux métaux lourds

Les métaux lourds sont des métaux de densité supérieure à 5 g cm^{-3} (Mitra, 2015). Six d'entre eux sont des micronutriments essentiels pour la plante (Fe, Mn, Zn, Cu, Mo et Co). Cependant, lorsque leurs concentrations dépassent un certain seuil, ils peuvent devenir toxiques (Nies, 1999 ; Mitra, 2015). L'argent, le mercure, le cadmium, l'aluminium et le nickel sont d'autres métaux lourds toxiques pour la plante (Nies, 1999 ; Mitra, 2015).

Une plante au contenu trop élevé en **manganèse** présentera des tâches nécrotiques sur ses feuilles (Williams & Vlamis, 1957). Ces tâches réduisent la capacité photosynthétique de la plante. En présence de silicium, le métal se répartit de façon plus homogène dans l'ensemble de la feuille grâce à une augmentation de son accumulation dans les parois cellulaires et à une réduction de sa concentration symplasmique (Rogalla & Römheld, 2002 ; Liang *et al.*, 2007). La plante serait donc davantage tolérante à une accumulation plus importante de manganèse (Ma *et al.*, 2001). Ainsi, les nécroses dues à de fortes concentrations locales en manganèse seraient réduites (Rogalla & Römheld, 2002). Cependant, le contenu total en manganèse de la plante n'est pas influencé par un apport de silicium (Maksimovic *et al.*, 2012). Ces effets ont été prouvés chez l'orge (Horiguchi & Morita, 1987), le riz (Li *et al.*, 2012), le concombre (Feng *et al.*, 2009), le maïs (Doncheva *et al.*, 2009) et bien d'autres espèces.

Un excès de **cadmium** entraîne la production de dérivés réactifs de l'oxygène et de malondialdéhyde (MDA), produit de la peroxydation des lipides (Chaoui *et al.*, 1997). Le silicium limite la transcription des gènes qui codent pour des protéines transportrices de cadmium (Chen *et al.*, 2019). Le prélèvement et le transport du cadmium sont ainsi ralentis et sa concentration dans le xylème de la plante est réduite (Liang *et al.*, 2005a). Le silicium induit un mécanisme de détoxification par la production d'enzymes antioxydants dans les racines et les parties aériennes (Farooq *et al.*, 2013). Il réduit significativement la production de malondialdéhyde (MDA) et de dérivés réactifs d'oxygène (Song *et al.*, 2009). Un apport de silicium sous forme de métasilicate, scories ou silicium alcalin augmente aussi le pH, ce qui réduit la disponibilité du cadmium pour la plante (Chen *et al.*, 2019). Le silicium est efficace pour limiter l'accumulation et les effets néfastes d'un excès de cadmium chez diverses espèces végétales dont le riz (Nwugo & Huerta, 2008), le maïs (Vaculik *et al.*, 2012), le blé (Rizwan *et al.*, 2012), la cacahuète (Shi *et al.*, 2010) et le concombre (Feng *et al.*, 2010).

L'**arsenic** peut s'accumuler dans le grain de riz en grandes quantités (Abedin *et al.*, 2002) et causer des problèmes pour la santé humaine (Leslie, 2019). L'apport de silicium réduit significativement le prélèvement et la concentration en arsenic dans la plante mais n'a pas d'action sur la translocation de l'élément toxique des racines vers les parties aériennes (Guo *et al.*, 2005). L'acide silicique et l'acide arsénique ont une taille moléculaire similaire et utiliseraient les mêmes types de transporteurs racinaires (Lsi1, Lsi2) (Ma *et al.*, 2008). Comme pour le cadmium, le silicium agirait en influençant l'expression de gènes codant pour des transporteurs racinaires, en favorisant le prélèvement de silicium au détriment du prélèvement d'arsenic (Sanglard *et al.*, 2016).

Le silicium précipite avec le **zinc** sous forme de silicate dans le cytoplasme avant d'être dégradé (Neumann & Zur Nieden, 2001). Le zinc sera ensuite stocké dans la vacuole, via un mécanisme d'invagination (Neumann & Zur Nieden, 2001). Le zinc pourrait aussi être bloqué dans les parois cellulaires (Song *et al.*, 2011). La détoxification via la complexation en silicates serait également

rencontrée dans le cas d'un excès de manganèse ou d'aluminium (Galvez *et al.*, 1987). De plus, le silicium stimule la synthèse de composés antioxydants, utiles pour détoxifier les cellules des dérivés réactifs de l'oxygène produits en présence d'un excès de zinc (Song *et al.*, 2011).

L'**aluminium** réduit significativement la longueur des racines et le poids sec total de l'orge (*Hordeum vulgare* L.) (Barcelo *et al.*, 1993). Le silicium augmente significativement la longueur racinaire qu'il y ait - ou non - toxicité métallique (Barcelo *et al.*, 1993). Le silicium diminue significativement l'accumulation d'aluminium dans les racines (Hammond *et al.*, 1995). En présence d'aluminium, la croissance racinaire et la croissance aérienne sont significativement augmentées avec un apport de silicium (Barcelo *et al.*, 1993). Plusieurs mécanismes peuvent expliquer l'effet du silicium en cas d'excès d'aluminium. Premièrement, les deux éléments peuvent former un complexe dans le sol, l'hydroxyaluminosilicate, non toxique pour la plante (Cocker *et al.*, 1998). Le silicium intensifierait aussi la production d'exsudats racinaires phénoliques de type flavonoïdes par l'apex racinaire, qui joueraient un rôle dans la réduction de l'absorption d'aluminium (Kidd *et al.*, 2001). Finalement, le silicium peut se co-déposer avec l'aluminium sous forme d'aluminosilicates dans les parois cellulaires (Prabagar *et al.*, 2011).

c) Radiations UV-B

La disparition progressive de l'ozone stratosphérique entraîne une intensification des radiations solaires UV-B reçues sur la surface terrestre (A-H-Mackerness, 2000). Les performances des plantes sont réduites lorsque ces radiations augmentent (Correia *et al.*, 1999). De plus, ces radiations engendrent la production de composés actifs de l'oxygène qui endommagent les lipides et protéines végétales et peuvent mener à la mort cellulaire (A-H-Mackerness, 2000). Shen *et al.* (2010) ont étudié l'effet du silicium sur des plants de soja subissant différentes doses de radiation UV-B. Une application de silicium permet de réduire le stress causé par les radiations UV-B. Le silicium augmente l'activité de la superoxyde dismutase et de la catalase, qui sont des enzymes aux fonctions antioxydantes. La surface foliaire et le poids sec total du soja augmentent significativement avec l'application de métasilicate de sodium. Le silicium améliore aussi le taux de photosynthèse, altéré par les radiations UV-B. Le silicium protégerait les pigments photosynthétiques, limiterait les dommages faits au chloroplaste et augmenterait l'expression de gènes associés à la photosynthèse chez le riz (Song *et al.*, 2014). De nombreuses autres plantes peuvent bénéficier d'une photosynthèse améliorée en présence de silicium, telles que le coton (Farooq *et al.*, 2013), le maïs (Malčovská *et al.*, 2014) et l'orge (Ali *et al.*, 2013).

d) Stress hydriques

Dues aux changements climatiques, les prévisions estiment que les sécheresses seront plus fréquentes et plus sévères à l'avenir (Shen *et al.*, 2010). Un manque d'eau entraîne la fermeture des stomates et limite le taux de photosynthèse et la productivité de la plante (Zlatev & Yordanov, 2004). Le silicium peut réduire le stress hydrique en diminuant le flux de transpiration et en limitant les pertes en eau. Le silicium peut se déposer en une couche sous la cuticule de la feuille et former une barrière mécanique au passage de l'eau (Matoh *et al.*, 1986). Dans le grain des céréales, sa présence est particulièrement importante et permet de contenir une certaine humidité (Ma, 2004). Dans leur livre, Liang *et al.* (2015) citent d'autres mécanismes qui limiteraient les effets dus au stress hydrique comme l'élongation racinaire, la production d'agents antioxydants et la stimulation de la photosynthèse.

e) Températures

Le silicium augmente la résistance de la plante à la chaleur (Ma, 2004). Des températures élevées causent une fuite des solutés cytoplasmiques en dehors des tissus végétaux (Agarie *et al.*, 1998). Le pourcentage de fuite d'électrolytes, utile pour mesurer l'intégrité des membranes, augmente avec la température mais est atténué par un apport de silicium (Agarie *et al.*, 1998). Au niveau des parois cellulaires, le silicium augmente la teneur en polysaccharides, qui contrôle en partie la gestion de l'eau contenue dans les cellules (Agarie *et al.*, 1998).

Les températures basses s'accompagnent d'une déshydratation de la plante et causent le même genre d'effets délétères qu'un stress hydrique (Yadav, 2010). Le silicium permet donc également d'alléger les symptômes engendrés par ce stress.

f) Déséquilibre minéral

Déficiences ou excès de phosphore

Les effets bénéfiques du silicium sur une déficience en phosphore ont déjà été démontrés chez de nombreuses cultures (Ma & Takahashi, 1990b). Une première hypothèse indique que l'apport de silicium sous forme de silicates de calcium ou sodium fait augmenter le pH et rend ainsi le phosphore plus disponible. Le phosphore est adsorbé sur les particules du sol à pH entre 2 et 4, alors que le silicium est adsorbé à pH entre 9 et 10 (Higashi & Shinagawa, 1981 ; Imai, 1981 ; Obihara & Russell, 1972). Donc, le phosphore est relâché à pH légèrement alcalin (Toth, 1939).

Dans un second temps, l'absorption de phosphore par la plante est meilleure lorsque les rapports P/Mn et P/Fe augmentent. Ce sont de meilleurs indicateurs de la nutrition phosphorée que la seule concentration en phosphore dans la plante (Ma & Takahashi, 1990a). Le phosphore a une forte affinité pour le manganèse, le fer et d'autres métaux et sa disponibilité dépend de leur concentration (Ma, 2004). La disponibilité du phosphore sera améliorée si les concentrations en manganèse et fer sont réduites (Ma, 2004). En général, le prélèvement de manganèse mais également de fer sont réduits avec la présence de silicium, ce qui permet à la plante de prélever plus facilement le phosphore (Ma, 2004).

Les excès de phosphore sont fréquents avec l'utilisation de fertilisants phosphatés (Silveira *et al.*, 2012). Ils engendrent des chloroses ou des nécroses des feuilles, probablement dues à la réduction de la disponibilité de métaux essentiels comme le fer et le zinc (Ma, 2004). Le silicium peut limiter le prélèvement de phosphore en se déposant sur les racines et/ou en limitant la transpiration. Ainsi, la concentration en phosphore inorganique interne chute (Ma, 2004). Le silicium peut aussi se déposer dans les cellules endodermiques de la racine et agir comme une barrière dans l'apoplasme, empêchant le passage radial du phosphore dans la racine (Lux *et al.*, 2003).

Excès d'azote

L'azote est souvent utilisé pour augmenter le rendement mais il peut aussi causer la verse et une augmentation de la sensibilité aux maladies et ravageurs (Ma, 2004 ; Malav & Ramani, 2015). Le silicium déposé dans les tiges prévient la verse, comme cité précédemment (Ma, 2004). Il a aussi certains effets positifs contre des maladies et ravageurs des cultures. Ceux-ci seront abordés dans les points suivants.

2.4.2. Résistance aux phytopathogènes

L'effet du silicium sur la résistance aux maladies a surtout été traité dans le cas de pathogènes fongiques (Reynolds *et al.*, 2016). L'effet qu'a le silicium sur les maladies fongiques est essentiellement dû à son accumulation et sa polymérisation dans certains organes végétaux (Ma *et al.*, 2011). En se déposant sous la cuticule des feuilles et en formant ainsi une double couche (Ma & Yamaji, 2006), il empêche la pénétration des appressoria du champignon dans l'épiderme végétal (Fig. 3) (Ma *et al.*, 2011 ; Debona *et al.*, 2017). Il se peut que, malgré cette barrière physique, l'appressorium parvienne à pénétrer l'épiderme. Cependant, la période d'incubation et la période de latence du champignon pourront être allongées par l'action du silicium (Cacique *et al.*, 2013 ; Guerra *et al.*, 2013). De plus, le développement des haustoria dans l'épiderme peut être altéré (Fig. 3) (Carver *et al.*, 1998). Le silicium favorise la formation de papilles et l'accumulation de callose et composés phénoliques glycosylés qui sont d'autres mécanismes de défense contre les maladies fongiques (Bélanger *et al.*, 2003).

Une application foliaire de silicium réduit l'impact du phytopathogène *Podosphaera xanthii*, responsable de l'oïdium (Liang *et al.*, 2005b ; Guével *et al.*, 2007). Le silicium appliqué ainsi aurait un effet mécanique et osmotique sur ces spores, même si son absorption est limitée. Son effet serait localisé sur la feuille traitée uniquement, puisqu'une fois absorbé, le silicium est immobilisé dans les parois cellulaires et n'est donc pas transporté via le xylème dans d'autres organes de la plante (Samuels *et al.*, 1991).

Une application racinaire de silicium est cependant plus efficace puisque le silicium est mieux absorbé de cette manière (Guével *et al.*, 2007). Le silicium permet ainsi de limiter les effets de différentes maladies dans différentes cultures. Le silicium réduit l'impact de l'oïdium dans la culture de blé (Guével *et al.*, 2007), melon (Buttaro *et al.*, 2009), concombre (Liang *et al.*, 2005b), courgette (Savvas *et al.*, 2008) ou encore, dans la culture de fraise (Kanto *et al.*, 2006). Il réduit aussi la propagation de la pyriculariose, qui est la maladie fongique la plus destructive dans les rizières (Seebold *et al.*, 2001).

Le silicium agit sur la résistance à de nombreuses autres maladies telles que l'échaudement des feuilles (*Microdochium oryzae*) (Araujo *et al.*, 2015) et le rhizoctone brun du riz (*Rhizoctonia solani*) (Zhang *et al.*, 2013), l'helminthosporiose du blé (*Bipolaris sorokiniana*) (Domiciano *et al.*, 2013), la fusariose du coton (*Fusarium oxysporum*) (Whan *et al.*, 2016), etc.

Pour que son effet sur les phytopathogènes soit optimal, le silicium doit être appliqué en quantités suffisantes et de façon régulière car son effet est limité dans le temps (Sun *et al.*, 2010).

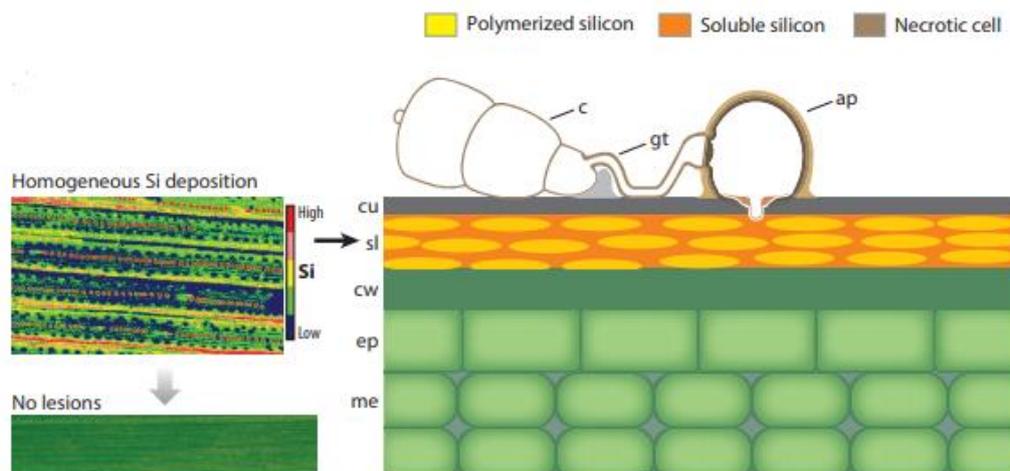


Figure 3 : Accumulation de silicium sous la cuticule des feuilles et protection contre l'agent phytopathogène (Debona *et al.*, 2017).

3. Le silicium et les insectes folivores

Le *fitness* d'un ravageur est influencé par son génotype et l'environnement dans lequel il évolue (Slansky, 1982). Le comportement et les processus physiologiques de l'individu sont modifiés dans un environnement changeant (Slansky, 1982).

Chaque espèce végétale est unique quant à ses constituants nutritifs et différentes espèces d'insectes présentent donc des régimes alimentaires différents suivant leurs besoins alimentaires (Bernays & Chapman, 1994). Ainsi, une plante enrichie en silicium ne possède pas les mêmes caractéristiques physicochimiques qu'une plante non enrichie. L'effet induit par le silicium est un des grands mécanismes de défense physique des plantes (Hartley *et al.*, 2015). Son effet sur la consommation des herbivores vertébrés (Massey & Hartley, 2006 ; McNaughton & Tarrants, 1983) et invertébrés (Goussain *et al.*, 2005) a déjà été démontré à de nombreuses reprises. En affectant les quantités ingérées par l'insecte, le silicium affecte aussi son développement, sa survie et sa reproduction (Slansky, 1982). De plus, l'insecte ne semble pas pouvoir développer de résistance à cet élément (Massey & Hartley, 2009), au contraire de nombreux autres moyens de défense chimiques (Ratzka *et al.*, 2002). Le silicium induit certains mécanismes de défense directe, en affectant l'insecte ravageur, et indirecte, en attirant les prédateurs du même ravageur (Alhousari & Greger, 2018).

3.1. Mécanismes d'action du silicium

3.1.1. Modifications biochimiques

Une plante émet un ensemble de composés organiques volatils (COV) lors de son développement physiologique mais aussi en réponse à un stress biotique ou abiotique (Altindal & Altindal, 2017). Les COV peuvent être un mécanisme de défense directe ou indirecte de la plante (Heil, 2008). Il existe quatre grandes classes de COV : les terpénoïdes, les dérivés d'acides gras, les phénylpropanoïdes et les composés soufrés ou azotés (Mumm & Dicke, 2010). Le silicium est impliqué dans l'émission de ces COV.

Les HIPVs sont des COVs impliqués dans la défense indirecte de la plante contre les ravageurs (Turlings *et al.*, 1997). Lorsque la plante est endommagée par un insecte phytophage, elle produit ces HIPVs (Alhousari & Greger, 2018). Ces composés allélochimiques émis par la plante sont soit des attractants, soit des répulsifs (Slansky, 1982) et leur émission, production et composition peut varier avec le contenu en silicium de la plante (Alhousari & Greger, 2018 ; Liu *et al.*, 2017). Ces modifications ont un effet sur l'attraction des parasitoïdes et des prédateurs de l'insecte ravageur (Schuman *et al.*, 2012), mais également sur le ravageur lui-même. Face à un choix entre deux plantes, l'une fertilisée en silicium et l'autre non, l'insecte folivore (*Spodoptera exempta*) préférera la plante qui n'a pas reçu de silicium (Massey *et al.*, 2006). L'insecte phytophage est particulièrement sensible aux stimuli olfactifs et gustatifs émis par la plante hôte, qui varient avec sa composition en micro et macro-nutriments, et donc avec les composés allélochimiques notamment (Slansky, 1982). L'appétence, de par la présence de la barrière mécanique formée par le silicium, est réduite chez une plante amendée en silicium (Massey *et al.*, 2006).

3.1.2. Modifications physiques

Les herbivores doivent pénétrer la paroi végétale pour se nourrir (Epstein, 1994). La consistance de la paroi est un facteur important affectant l'intensité de l'attaque (Epstein, 1994). Les plantes au contenu élevé en silicium seraient davantage protégées contre ces herbivores grâce à son dépôt dans les corps siliciques et les trichomes (Massey & Hartley, 2006 ; Dorairaj & Ismail, 2017).

Le silicium rend les tissus de la plante plus abrasifs et difficiles à prélever, réduisant ainsi leur consommation par l'herbivore (Massey & Hartley, 2006 ; Massey *et al.*, 2006 ; Alhousari & Greger, 2018). Les mandibules de *Spodoptera exempta* sont significativement abimées par une diète enrichie en silicium (Massey & Hartley, 2009). Lors de la mue, la larve renouvelle ses mandibules et le silicium n'affecte donc leur usure que pour un stade larvaire à la fois (Massey & Hartley, 2009). Cette abrasion des mandibules est corrélée à une réduction de la croissance et à une absorption réduite de l'azote et donc, à une digestibilité réduite (Massey & Hartley, 2009).

3.2. Efficacité de l'ingestion et de la digestion

Afin d'étudier l'influence de la qualité de la diète sur le *fitness* du ravageur, il est essentiel d'aborder son comportement alimentaire (Slansky, 1982). Ce dernier aura des conséquences directes sur son développement, sa survie et sa reproduction (Slansky, 1982). Il faut noter qu'une alimentation d'une certaine qualité n'a pas le même effet sur tous les individus de la population (Awmack & Leather, 2002). Une population est constituée d'un ensemble de génotypes qui ont une certaine plasticité et peuvent répondre différemment à une alimentation identique (Lill & Marquis, 2001).

Contrairement aux autres défenses chimiques de la plante (Wiseman *et al.*, 1996), le silicium a le même effet délétère sur chaque stade larvaire (Massey & Hartley, 2009). Lors d'une exposition à plus long terme, sur plusieurs stades, le silicium a un effet progressif sur la larve et celle-ci ne développe pas de tolérance, à condition que le contenu en silicium de la diète soit élevé (Massey & Hartley, 2009). Pour eux, un contenu en silicium est bas/élevé lorsqu'il atteint 1,79/6,62% de la matière sèche de *Deschampsia caespitosa*, 0,52/2,44% chez *Festuca ovina* et 0,54/4,68% chez *Lolium perenne*.

Le silicium affecte la consommation et l'assimilation du végétal par l'insecte. Différents index, décrits ci-dessous, sont utilisés pour évaluer les performances de l'insecte en présence d'une diète carencée ou enrichie en silicium. Les formules utilisées pour calculer ces différents indices sont reprises dans la section « Matériel et méthodes ».

Taux de consommation relatif

Le taux de consommation relatif ou *relative consumption rate* (RCR) est le poids de diète ingérée par la chenille en fonction du poids moyen de la larve multiplié par la durée de l'essai (Senthil Kumar *et al.*, 2007). Le RCR augmenterait significativement (de 130%) avec une diète fortement enrichie en silicium (Han *et al.*, 2015). La chenille consommerait au moins un tiers supplémentaire et jusqu'à deux fois plus de matériel végétal (Massey *et al.*, 2006). Mais ces résultats ne se limitent qu'à certaines espèces végétales et, selon les mêmes auteurs, la capacité d'ingestion de la larve reste limitée.

Taux de croissance relatif

Un indice utilisé pour mesurer le développement des larves en fonction de la diète fournie est le RGR ou *relative growth rate*, qui est le poids gagné par la larve en fonction du poids moyen d'une larve multiplié par la durée de l'expérimentation (Senthil Kumar *et al.*, 2007).

Spodoptera exempta voit son RGR larvaire réduit de plus de 50% en présence d'une diète enrichie en silicium en comparaison avec une diète non enrichie (Massey *et al.*, 2006 ; Massey & Hartley, 2009). Si la larve est exposée durant une plus longue période à la diète à haute teneur en silicium, son RGR sera davantage atteint (Massey & Hartley, 2009).

Des végétaux peu digestibles vont prolonger la durée du développement de l'insecte (Massey *et al.*, 2006). Le RGR varie donc en fonction de la teneur en silicium de la diète mais également en fonction des espèces animale et végétale étudiées.

Le déficit de croissance larvaire engendre des nymphes de masse inférieure (Massey *et al.*, 2006). Lill et Marquis (2001) ont démontré que la masse des nymphes dépendait de la qualité de l'alimentation donnée aux larves. Si la larve est alimentée avec une diète pauvre en éléments nutritifs, sa nymphe sera plus petite et légère. Et d'une nymphe plus légère émergera une femelle moins féconde, qui produira moins de gamètes (Labeyrie, 1978). La fécondité est bien sûr essentielle pour la multiplication d'une population et une alimentation de moindre qualité peut donc directement réduire la pression d'un ravageur sur une culture.

S. exempta peut s'adapter à une diète faiblement enrichie en silicium et améliorer son RGR à condition qu'elle ait précédemment été nourrie avec cette diète (Massey & Hartley, 2009). Cependant, si la diète est plus riche en silicium, la réduction de croissance et d'efficacité d'utilisation de la nourriture seront irréversibles, même si la larve est par la suite exposée à une diète non enrichie. Le silicium a un effet majeur et à long terme sur le développement de la larve (Massey & Hartley, 2009).

Digestibilité approximative

La digestibilité approximative (AD), soit le pourcentage de nourriture ingérée qui a été réellement absorbé (Shannag *et al.*, 2014), n'est pas impactée par une diète enrichie en silicium, selon Han *et al.* (2015).

Efficacité de conversion du matériel ingéré

L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI), soit la facilité avec laquelle la larve transforme la biomasse ingérée en masse corporelle, est réduite en présence d'une diète enrichie en silicium chez *S. exempta* et *S. gregaria* (Massey *et al.*, 2006 ; Massey & Hartley, 2009 ; Han *et al.*,

2015). L'efficacité de conversion de la diète ingérée est affectée plus intensément avec une exposition prolongée à la diète enrichie en silicium (Massey & Hartley, 2009).

Efficacité de conversion du matériel absorbé

L'efficacité de conversion du matériel absorbé ou digéré (ECD) représente la facilité avec laquelle le matériel digéré est transformé en masse corporelle (Senthil Kumar *et al.*, 2007).

Les avis concernant l'impact du silicium sur l'ECD divergent. Selon Massey et Hartley (2009), le silicium n'impacte pas cet indice chez *S. exempta*. Mais selon Han *et al.* (2015), le silicium réduit significativement l'ECD du lépidoptère *Cnaphalocrocis medinalis*.

En affectant les capacités d'ingestion et d'absorption de nutriments, le silicium affecte la durée du cycle de développement de l'insecte. La croissance de la larve est ralentie, la larve et la nymphe sont plus légères et la proportion de larves se nymphosant est réduite, sans que la durée de la nymphose soit affectée (Han *et al.*, 2015). La survie des larves est significativement réduite si celles-ci sont nourries avec une diète riche en silicium (Han *et al.*, 2015).

3.3. Reproduction

Comme énoncé précédemment, la fécondité est en partie liée à la taille de la nymphe. Celle-ci est quant à elle dépendante de la qualité de l'alimentation de la larve. Elle dépend aussi d'autres contraintes environnementales, telles que le climat ou la stimulation chez les insectes sociaux (Labeyrie, 1978).

Avant l'oviposition, la femelle réalise un choix notamment en fonction de l'alimentation qu'a reçue la larve (*Spodoptera littoralis*) (Anderson *et al.*, 2013). Une larve nourrie sur une espèce végétale en particulier aura tendance, une fois adulte, à pondre davantage sur la même plante hôte (Anderson *et al.*, 2013). La femelle sera davantage féconde si elle a été nourrie à l'état larvaire avec une plante non enrichie en silicium (Alvarenga *et al.*, 2017). En plus de la diète de la larve, les qualités de la plante hôte telles que la taille de la plante, la couleur, l'odeur et la présence d'autres œufs sont également importantes dans le choix d'oviposition (Rauscher, 1978, 1979 ; Williams & Gilbert, 1981; Markheiser *et al.*, 2018).

Ainsi, en sachant que le silicium influence la croissance et la production de composés allélochimiques de la plante, il est possible qu'il influence également l'oviposition de l'insecte folivore (Silva *et al.*, 2014). Un insecte nourri avec une diète enrichie en silicium produira moins d'œufs une fois adulte (He *et al.*, 2015). La fécondité et le choix d'oviposition sont directement liés à la qualité de la plante et donc aux métabolites (terpénoïdes,...) qu'elle contient, l'adulte préférant pondre sur la plante qui assurera le meilleur taux de survie de ses larves (Awmack & Leather, 2002).

4. Etude d'un folivore en particulier : *Spodoptera exigua* (Hübner)

Ce travail est destiné à l'étude de l'impact d'un substrat enrichi en silicium sur les interactions plantes-insectes. Le modèle insecte utilisé est *Spodoptera exigua*, appelée plus couramment la légionnaire ou la noctuelle de la betterave, *beet armyworm* en anglais (CABI, 2018). Il s'agit d'un lépidoptère folivore appartenant à la famille des Noctuidae (Idris & Emelia, 2001).

4.1. Problématique

Spodoptera exigua est polyphage et peut se nourrir de diverses adventices et de nombreuses espèces cultivées telles que le coton, le maïs, la pomme de terre, la betterave sucrière, la tomate, le soja et l'oignon ainsi que certaines espèces de prairie (trèfle, luzerne) et espèces sauvages (plantain, amarante, mauve) (Ahmad & Arif, 2010 ; Abdullah *et al.*, 2000). C'est un ravageur qui cause des dommages importants en grandes cultures (Idris & Emelia, 2001). Un insecte folivore ou phyllophage est un insecte broyeur ou suceur qui se nourrit des limbes foliaires (Varanda & Pies, 2006). Les larves de *S. exigua* sont folivores et consomment les limbes foliaires pour ne laisser que les nervures (Mardani-Talae *et al.*, 2012). Lors des premiers stades larvaires, les individus sont grégaires mais deviennent solitaires durant les derniers stades (Mardani-Talae *et al.*, 2012).

Cette espèce est cosmopolite, de climat tropical et tempéré, puisqu'on la retrouve en Amérique du Nord, en Amérique Centrale, en Europe, en Afrique, en Asie et en Océanie (Fig. 4) (Abdullah *et al.*, 2000 ; CABI, 2018). Elle est originaire du sud de l'Asie (Yonow *et al.*, 2018) et s'est disséminée vers les autres continents il y a plus d'un siècle (Zheng *et al.*, 2011).



Figure 4 : Répartition de *Spodoptera exigua* (CABI).

Cette espèce a été recensée en **Europe** dès 1856 (French, 1969). On la retrouve dans des pays du sud de l'Europe tels que l'Espagne, le Portugal, l'Italie, la Grèce et la Bulgarie (CIE, 1972). Elle est présente en France (CIE, 1972) et a été trouvée en tant qu'espèce migrante dans des pays plus nordiques tels que la Pologne, avant les années 2000 (Winiarska, 2002) ; la Suède en 2006 (Lindeborg, 2007) ; le Royaume-Uni dès 1856 (Tremewan, 2002) et les Pays-Bas dès 1868 (French, 1969). Selon une étude de l'Université de Gand, *Spodoptera exigua* a également été prélevée dans des serres en Belgique, juste avant le début des années 2000 (Smaghe *et al.*, 2000).

Ce ravageur a des capacités de multiplication et d'expansion impressionnantes. Ceci peut s'expliquer par sa résistance aux insecticides, son potentiel de migration et sa fécondité mais également par un changement des pratiques agricoles et le réchauffement climatique (Talekar & Shelton, 1993 ; Ahmad & Arif, 2010). Les insecticides et les conditions climatiques changeantes favorisent le développement de *Spodoptera exigua* en éliminant ses ennemis naturels plus sensibles (Stewart *et al.*, 1996).

Son développement dans les pays du nord est limité par le froid hivernal (French, 1969) puisqu'elle ne possède pas de mécanisme de diapause (Kim & Kim, 1997). Cependant French (1969) a révélé que l'espèce immigrait dans les îles britanniques tout au long de l'année et ce, dès le mois de février. Le réchauffement climatique pose donc un problème de taille. En plus d'être une espèce migrante avec une présence limitée à certaines régions et périodes dans les pays du nord de l'Europe, elle pourrait immigrer précocement et se multiplier davantage voire survivre aux hivers plus doux, se reproduire et se disperser tout au long de l'année.

4.2. Cycle de développement

Les œufs sont déposés en lots de 50 à 150 œufs sur les feuilles des plantes (Dyar, 1984 ; Abdullah *et al.*, 2000). La période d'incubation, qui s'étend de la ponte à l'éclosion des œufs, dure en moyenne 3 jours (Azidah & Sofian-Azidun, 2006).

La période larvaire dure de 10 à 29 jours selon les conditions d'élevage et comprend cinq à six stades, selon les individus et selon les références bibliographiques (Fye & McAda, 1972 ; Dyar, 1984 ; Abdullah *et al.*, 2000 ; Idris & Emelia, 2001 ; Mardani-Talae, 2012). La rapidité du développement de la larve dépend d'une part de la température ambiante (Fye & McAda, 1972) et d'autre part de son alimentation. La larve mue plus rapidement si la température est plus élevée, avec une température minimum de 15°C et maximum de 33°C (Fye & McAda, 1972). En fonction de l'espèce végétale, le contenu en nutriments et composés secondaires varie (Mardani-Talae, 2012). Le passage de l'état larvaire à l'état nymphal pourrait nécessiter jusqu'à sept ou huit stades si la diète reçue par la larve est de mauvaise qualité (Azidah & Sofian-Azidun, 2006 ; Mardani-Talae, 2012).

Le stade nymphal dure de 9 à 10 jours (Azidah & Sofian-Azidun, 2006) et se termine avec l'émergence de l'adulte. La période de post-oviposition dure de 1 à 10 jours (Fye & McAda, 1972). L'adulte vit de 10 à 13 jours (Azidah & Sofian-Azidun, 2006 ; Mardani-Talae, 2012). La femelle vit un peu plus longtemps que le mâle et produit en moyenne 500 œufs (Abdullah *et al.*, 2000).

Ci-après est repris la durée de développement de chaque période et les mesures des larves telles qu'observées dans les conditions de nos expérimentations.

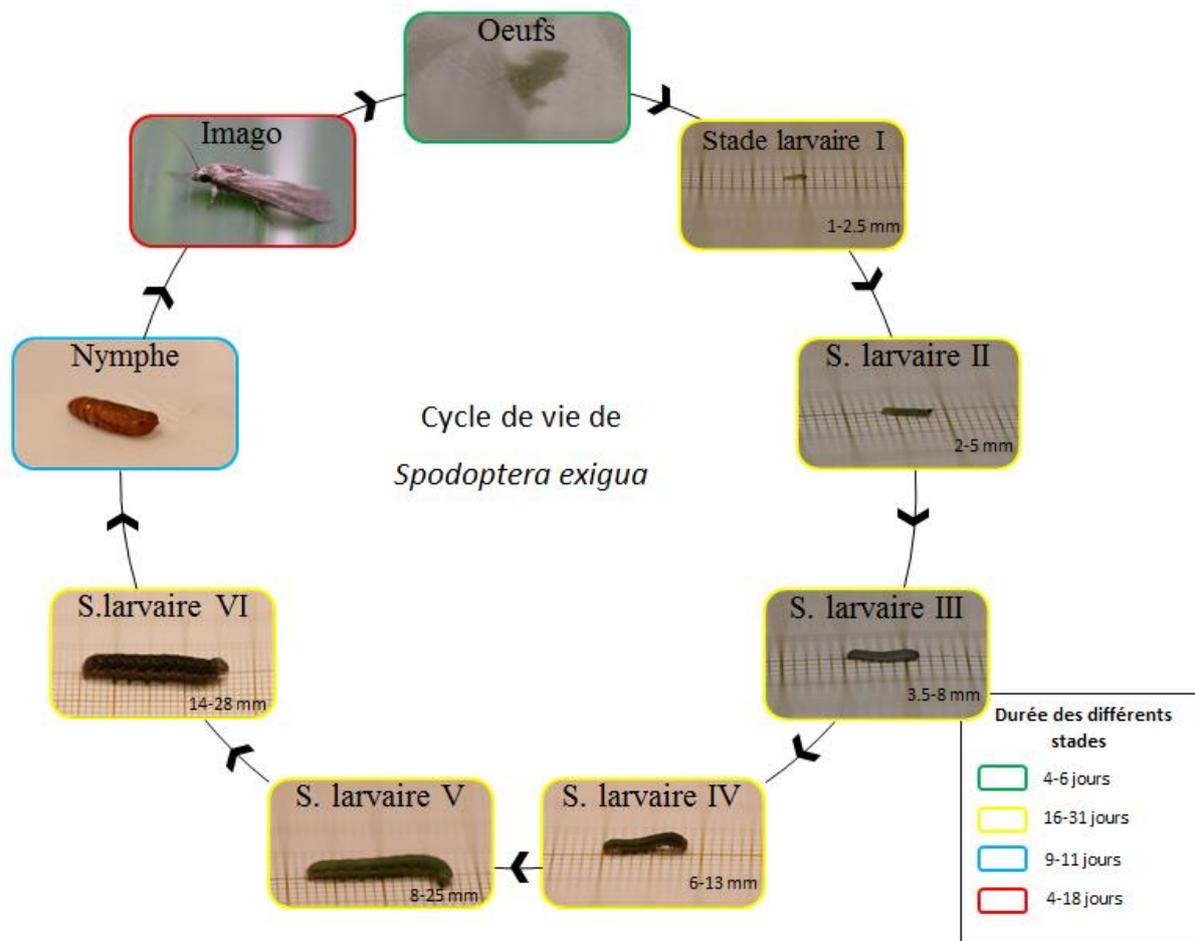


Figure 5 : Cycle de vie de *S. exigua*, tel qu’observé en conditions de laboratoire dans nos expérimentations. Les longueurs minimale et maximale des larves observées pour chaque stade sont indiquées en bas à droite sur la photo. Les larves ont été prises en photo sur du papier millimétré ; la plus petite unité fait 1x1 mm de côté. Le code couleur en légende est utilisé pour renseigner les durées minimale et maximale de développement des différents stades.

4.3. Lutte

Un contrôle chimique peut être effectué pour lutter contre *Spodoptera exigua* mais est peu efficace (Idris & Emelia, 2001). En effet, cette noctuelle a développé des résistances croisées à de nombreux insecticides chimiques connus tels que l’endosulfan, les pyréthriinoïdes et les organophosphorés (Che *et al.*, 2013 ; Ahmad & Arif, 2010). Les agriculteurs ont alors tendance à appliquer des doses plus importantes, à fréquence plus régulière et en réalisant des mélanges de produits (Lopez *et al.*, 2014). Avec la mauvaise gestion des produits appliqués, les résistances aux insecticides se multiplient et s’intensifient (Talekar & Shelton, 1993).

Bien entendu, la recherche de produits efficaces continue et des insecticides de nouvelle génération, avec un mécanisme d’action différent comme les agonistes d’ecdysone, capables de provoquer prématurément la mue de l’insecte, sont testés (Ahmad & Arif, 2010). Ils seraient efficaces en combinaison avec une gestion intégrée des ravageurs qui alternerait correctement la succession des cultures (Talekar & Shelton, 1993).

Afin de développer une lutte efficace contre ce ravageur, il est essentiel d’avoir un système d’avertissement. Comme les larves à un stade plus avancé sont davantage résistantes aux insecticides, il faut les appliquer au bon moment (Tisdale & Sappington, 2001). Une stratégie de lutte intégrée serait davantage efficace contre ce ravageur puisque la chimie seule ne suffit pas. Elle consisterait en

un mélange de techniques biologiques et chimiques, avec en parallèle l'utilisation de cultivars résistants (Du *et al.*, 2004). Il est aussi intéressant de dresser un seuil de dommage économique. Celui-ci permet d'évaluer à partir de quelle intensité d'infestation il est bénéfique d'appliquer une méthode de lutte, d'un point de vue économique. Ce seuil est égal à la densité minimale d'individus causant une perte économique, soit quand les coûts engendrés par l'infestation sont supérieurs aux bénéfices qu'apporterait l'application de la méthode de lutte (Taylor & Riley, 2008). Le silicium peut être utilisé comme moyen de renforcement des mécanismes de défense de la plante face au défoliateur (Alhousari & Greger, 2018).

4.4. Effet du silicium sur le *fitness* de *Spodoptera exigua*

La durée du cycle de développement de *Spodoptera exigua* est influencée par la qualité de la diète reçue (Azidah & Sofian-Azidun, 2006 ; Faharani *et al.*, 2011). La qualité de la diète dépend de l'espèce végétale mais aussi des organes de la plante et du stade de développement de la plante (Nelson *et al.*, 1981). La surface foliaire consommée par la larve varie en fonction de l'espèce végétale (Showler, 2001). Le silicium modifiant la qualité de la plante, il est logique que le silicium ait un effet sur le développement de cette espèce.

L'oviposition de *Spodoptera exigua* est elle aussi, fortement influencée par la qualité de la plante hôte (Showler, 2001 ; Tisdale & Sappington, 2001 ; Faharani *et al.*, 2011). Face à un choix entre deux espèces végétales, la femelle préférera pondre sur une certaine espèce végétale (*Amaranthus hybridus* L.) plutôt que sur l'autre (*Gossypium hirsutum* L.), et y laissera davantage d'œufs (Showler, 2001).

Aucune étude n'a encore été réalisée sur l'effet qu'a une diète enrichie en silicium sur *Spodoptera exigua* en particulier. Des études sur le sujet ont déjà été réalisées pour le genre *Spodoptera* (Goussain *et al.*, 2002 ; WahyuTrisnawati *et al.*, 2017 ; Nascimento *et al.*, 2018) mais jamais sur l'espèce *exigua*.

Wahyu Trisnawati *et al.* (2017) ont étudié l'effet du silicium sur la croissance et le développement de *S. litura*. Ces deux mesures ont été affectées par la présence de silicium dans des plants de soja. Le poids des larves et des nymphes, la fécondité et la survie sont significativement modifiées par l'action du silicium sur l'individu.

Dans leur étude, Goussain *et al.* (2002) ont observé la mortalité ; la longueur des larves ; la durée des stades larvaires et nymphal et la masse des nymphes d'individus de l'espèce *S. frugiperda* nourris avec du maïs enrichi – ou non – en silicium. Le silicium n'a pas eu d'effet sur la longueur des larves, la durée des stades larvaires et nymphal et la mortalité des nymphes. Seule la mortalité des larves à certains stades a été significativement modifiée par la présence de silicium dans la diète. Le pourcentage de mortalité observé chez des larves au stade deux est de 36.3 avec du silicium contre 14.5 sans silicium et de 20,9% avec du silicium, contre 7.9% sans silicium pour des larves au stade six. Chez des larves au premier stade larvaire, les résultats sont inversés avec un pourcentage de 7.8 avec silicium et 32.9 sans silicium. Les résultats ne sont pas significatifs pour les autres stades larvaires.

Nascimento *et al.* (2017) se sont eux aussi intéressés au développement de *S. frugiperda*, nourries cette fois avec du riz. Les durées des stades larvaires et du stade nymphal, la survie des larves et des nymphes et le sex-ratio n'ont pas été impactés par la présence de silicium dans la diète. À l'inverse, la masse de la larve et de la nymphe, la longévité des adultes, le nombre et la viabilité des œufs sont inférieurs dans le cas d'une diète enrichie en silicium. La masse des larves est diminuée de 10 mg, passant de 30 mg dans le cas d'une diète non enrichie à 20 mg dans le cas d'une diète enrichie en silicium.

II. Objectifs

Afin de réaliser ce travail, nous avons un objectif préliminaire à atteindre : quantifier la teneur en silicium des feuilles de plants de maïs cultivés dans des substrats à teneurs contrastées en silicium.

Nous avons ensuite testé une première hypothèse : une diète enrichie en silicium réduit l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*. Pour y parvenir, nous avons sélectionné cinq indices permettant de caractériser l'alimentation de la chenille :

- Taux de consommation relatif
- Taux de croissance relatif
- Digestibilité approximative
- Efficacité de conversion de la nourriture ingérée
- Efficacité de conversion de la nourriture digérée

Nous avons testé une seconde hypothèse selon laquelle une diète enrichie en silicium impacte négativement le développement, la survie, la fécondité et le comportement de ponte à travers la quantification de :

- La durée de chaque stade
- Le poids des nymphes
- Le pourcentage d'émergence et le sex-ratio des imagos
- Le nombre d'œufs pondus

Enfin, nous avons testé une troisième hypothèse : des plants enrichis en silicium sont moins attractifs pour des femelles de *S. exigua*. Nous avons ainsi placé des femelles adultes gravides en présence d'une plante carencée et d'une plante enrichie en silicium et nous avons mesuré le nombre d'œufs pondus sur chaque plante.

III. Matériel et méthodes

1. Choix du modèle biologique

Le modèle biologique plante-insecte étudié est composé de plants de maïs, *Zea mays* L. variété Delprim (Delley Semences et Plantes, Delley, Suisse) et d'un insecte phytophage, *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptères : Noctuidae).

Le maïs a été choisi pour sa capacité à accumuler le silicium (Alhousari & Greger, 2018). De plus, le maïs est adapté à notre climat, ce qui rend sa culture en serre aisée et rapide. La culture de maïs est une composante agronomique et économique d'importance dans notre système agricole tempéré.

1.1. Elevage de *S. exigua*

La noctuelle de la betterave, *S. exigua*, est un insecte phytophage généraliste s'attaquant à différentes grandes cultures (maïs, coton, soja et tomate) et à des cultures maraîchères (fraises). *S. exigua* a déjà été observé dans le nord de la France (Somme, Moselle, Aisne) (INPN) et il est fort probable qu'il s'installe en Belgique dans un futur proche. Il est donc important d'étudier cet insecte dans le cadre de la lutte intégrée biologique.

L'insecte est élevé dans un laboratoire de quarantaine. La photopériode était de 16/8, la température de 23-24°C et l'humidité relative de 50% en moyenne. Les larves ont été élevées sur du papier absorbant dans des boîtes en plastique (Fig. 6). Le papier était changé deux fois par semaine. Elles ont été nourries avec de la diète artificielle (Spodoptera General Diet : Frontiers Insects, USA). Les nymphes ont été transférées dans une cage cubique en nylon de 60x60x60 cm.



Figure 6 : Boîte d'élevage de *S. exigua*.

1.2. Culture de *Zea mays* L.

Des graines de maïs ont été semées dans un substrat de perlite-vermiculite (1:1) dans des bacs de 30 x 20 x 5 cm afin d'obtenir un lot de plantules de taille homogène (Fig. 7-A). Les bacs ont été placés dans une serre chauffée en l'absence d'éclairage artificiel. Après environ sept jours, les plantules ont été transplantées au stade BBCH 11, soit avec une feuille étalée (Lancashire *et al.*, 1991), dans des pots de

5 L remplis de terreau universel (La Plaine Chassart, Belgique) (Fig. 7-B). Deux semaines après transplantation, les plantes ont été fertilisées tous les sept jours avec 200 ml d'une solution d'Hy-Pro Hydro A+B (227.81 ppm N, 23.94 ppm P, 227.81 ppm K, 115.12 ppm Ca, 0.085 ppm Cu, 38.79 ppm Mg, 1.476 ppm Fe, 0.152 ppm Mn, 0.1275 ppm Zn, 3.7 ppm Na).

La moitié des plantes a reçu un apport supplémentaire de 3 ml d'une solution d'acide monosilicique (H_4SiO_4) à 1000 ppm Si, deux fois par semaine et à partir de 0 DAT (*days after transplantation*) et jusqu'à 30 DAT. La quantité et les fréquences des apports ont été adaptées à partir des expériences de Moïse *et al.* (2019) et Moraes *et al.* (2005). Les plantes sont donc cultivées selon une modalité sans apport de silicium (Si-) ou avec un apport de silicium (Si+). Ces dénominations seront utilisées dans la suite de ce travail. Les plants sont utilisés pour les expérimentations 10 jours après le dernier apport de silicium (Neri *et al.*, 2009), soit 40 DAT.

Deux fois par semaine, la hauteur et le stade phénologique de 5 plants (Si- et Si+) ont été mesurés. Ensuite, le dosage du silicium contenu dans les feuilles a été réalisé sur 5 plants de maïs de chaque modalité (Si- et Si+) à 40 DAT.

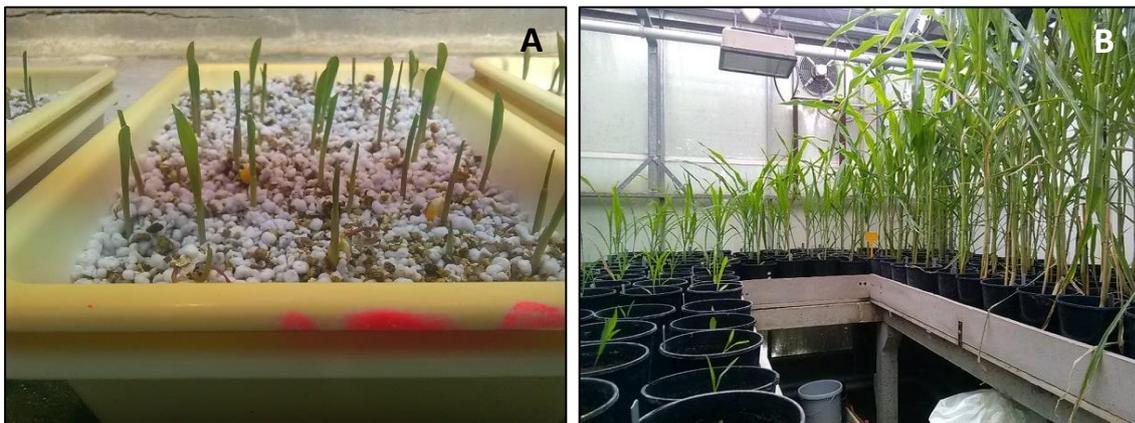


Figure 7: Plantules de *Z. mays* dans un substrat de perlite-vermiculite (A) ; culture des plants en serre (B).

2. Préparation de la solution d'acide monosilicique

La solution mère d'acide monosilicique est réalisée selon le protocole de Cornélis *et al.* (2010). Un litre d'une solution 0.5M de métasilicate de sodium pentahydraté ($Na_2SiO_3 \cdot 5H_2O$) est réparti dans cinq béciers de 500 ml et 200 ml de résine échangeuse d'ions saturée en H^+ (Amberlite IR-120) y sont rajoutés. Ensuite, les béciers sont agités pendant 1h30 sur des plaques agitatrices. Cette étape permet d'obtenir un litre d' H_4SiO_4 , les ions sodium étant remplacés par des ions hydrogène présents dans la résine. La solution est filtrée sur un tamis de 250 microns et rincée avec un litre d'eau déminéralisée. Une seconde filtration est réalisée dans un système sous vide avec un papier filtre Whatman 41 de 25 μm . Aux deux litres obtenus sont ajoutés huit litres d'eau milli-q. On obtient ainsi dix litres de solution d' H_4SiO_4 à ± 1200 ppm Si. La solution est conservée à 4°C.

La résine est régénérée afin de pouvoir être réutilisée. À un litre de résine est ajouté un litre d'HCl 2M. La solution est agitée pendant 2h à l'aide d'un bras mécanique à hélice. L'opération est répétée trois fois. La résine est enfin rincée à l'eau déminéralisée dans une éprouvette graduée de 2l. Pour que le rinçage soit efficace, la résine contenue dans l'éprouvette est remuée grâce à un écoulement continu d'eau déminéralisée pendant deux jours. Le pH de la résine est vérifié et doit être égal au pH de l'eau de rinçage.

3. Dosage du silicium foliaire

Afin de vérifier que les apports en acide monosilicique au terreau sont suffisants pour augmenter significativement la concentration en silicium des tissus foliaires du maïs, nous avons procédé au dosage du silicium dans les feuilles de maïs à 40 DAT.

Pour ce faire, le protocole de Chao et Sanzalone (1992) a été appliqué car il permet d'obtenir une solution qui pourra être analysée par ICP-OES (Optical Emission Spectrometry Inductively Coupled Plasma). Cette technique nécessite d'abord une calcination des feuilles de maïs suivie de la fusion alcaline des cendres récoltées par calcination.

Calcination

Les 7^{ème}, 8^{ème} et 9^{ème} feuilles de plants au stade 19 de l'échelle BBCH ont été prélevées et mises à l'étuve à 50°C pendant 48h. Les échantillons végétaux ont ensuite été broyés et transvasés dans des creusets en porcelaine préalablement pesés à l'aide d'une balance analytique Kern (Kern & Sohn, Allemagne). La masse sèche végétale a été calculée en pesant à nouveau les creusets, pleins cette fois, et en y soustrayant la masse des creusets vides. Les creusets sont mis au four (pour une période de 24h avec différents paliers (Table 1).

Tableau 1 : Paliers de températures utilisés pour la calcination des échantillons de maïs.

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

La perte à feu, soit la différence entre la masse initiale et finale des morceaux de maïs, après calcination, est évaluée en pesant à nouveau les creusets.

Fusion alcaline

Aux cendres de maïs sont ajoutés 1,8 g de métaborate de lithium (LiBO_2) et 0,4 g de tétraborate de lithium ($\text{Li}_2\text{B}_4\text{O}_7$). Le mélange avec les cendres est homogénéisé dans le creuset en porcelaine avant d'être transféré dans un creuset de graphite. Les creusets en graphite sont insérés à l'aide de pinces et de gants dans le four, préalablement porté et stabilisé à 1000°C, pendant 5 minutes. Trois erlenmeyers contenant 60 – 70 ml de HNO_3 2M sont mis à chauffer entre 100 – 150°C sur des plaques agitatrices chauffantes. Après les cinq minutes de fusion, les creusets sont sortis du four (Fig. 8-A, B, C). Le pellet en fusion est directement transvasé dans l'erlenmeyer sur la plaque agitatrice. Une fois le pellet complètement dissous, la solution est versée dans un ballon jaugé de 100 ml à l'aide d'un entonnoir. Cette manipulation est réalisée sous hotte. L'erlenmeyer, l'agitateur et l'entonnoir sont rincés avec de l' HNO_3 2M afin de récupérer l'entièreté de la solution. La solution est portée au trait de jauge avec de l' HNO_3 2M. Le ballon est agité et la solution est versée dans un cove en plastique avant d'être analysée.

L'analyse du contenu en silicium de cette solution est obtenue par quantification élémentaire grâce à l'ICP-AES. La machine a été calibrée avec un standard de référence (Energy Grass). La droite d'étalonnage a été réalisée avec un standard de calibration : du SiO₂ Certipur étalon mono-élément à une concentration de 1000 mg L⁻¹ (VWR, Belgique). Le standard est échelonné à 1, 2, 4 et 10 ppm. Notre solution a été diluée 10x dans de l'eau milli-q avant de réaliser la quantification.



Figure 8 : Creuset en graphite dans le four après cinq minutes de fusion (A), pellet à la sortie du four (B) et quelques minutes après sa sortie (C).

4. Efficacité de l'alimentation de *Spodoptera exigua*

Quarante-huit larves de cinquième stade ayant mué depuis moins de 24h ont été utilisées pour cette expérience. Les larves ont été placées individuellement dans des boîtes de Pétri de 9 cm de diamètre contenant trois morceaux de 4x4 cm de la septième, huitième ou neuvième feuille d'un plant de maïs de 40 DAT. Une moitié des chenilles a reçu du maïs enrichi en silicium, et l'autre moitié du maïs carencé en silicium. Un papier filtre de 32 mm de diamètre a été humidifié et disposé au centre de la boîte afin de conserver une humidité relative suffisante. Les boîtes ont été placées dans le laboratoire de quarantaine afin d'être dans des conditions optimales d'éclairage, température et humidité.

Plusieurs pesées ont été réalisées avec une balance analytique de la marque Kern qui peut atteindre une précision d'un cent-millième de gramme (Kern & Sohn, Allemagne) :

- La masse fraîche des chenilles introduites en boîte de Pétri ;
- La masse sèche des fèces de chaque larve. Celles-ci ont été mises à l'étuve à 50°C pendant 48h ;
- Le poids frais des morceaux de maïs introduits ;
- Le poids frais et sec des morceaux de maïs après 24h. Les morceaux partiellement consommés ont été pesés, mis à l'étuve à 50°C pendant 48h et pesés à nouveau. Ainsi, le contenu en matière sèche du maïs a pu être déterminé et utilisé pour évaluer la matière sèche apportée à la chenille ;
- En fin d'expérimentation, le contenu en matière sèche des chenilles a pu être déterminé en pesant les chenilles avant et après mise à l'étuve.

L'ensemble des pesées ont été répétées toutes les 24h et ce, pendant trois jours.

La quantité de matière sèche ingérée par chenille et par jour a pu être estimée en soustrayant le poids sec de maïs restant après 24h au poids sec de maïs apporté. Le gain de poids de la chenille a aussi été évalué.

Cinq indices caractérisant l'efficacité de l'alimentation des larves ont été déterminés grâce aux formules utilisées par Waldbauer (1978).

1. Le taux de consommation relatif (R.C.R. : *Relative consumption rate*) :

$$R.C.R. = \frac{M}{T \times L}$$

2. Le taux de croissance relatif (R.G.R. : *Relative Growth Rate*):

$$R.G.R. = \frac{G}{T \times L}$$

3. La digestibilité approximative (A.D. : *Approximative Digestibility*) :

$$A.D. = \frac{M - F}{M} \times 100$$

La digestibilité réelle ne peut être calculée ici. Elle ne prend en compte que les éléments nutritifs digérés. La digestibilité est approximée car les fèces contiennent certaines substances métaboliques, telles que la membrane péritrophique, présente dans l'intestin de l'insecte (Waldbauer, 1978). Également, les matières fécales de la chenille contiennent l'urine excrétée par l'insecte.

4. L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée en masse corporelle (E.C.I. : *Efficiency of Conversion of Ingested food*) :

$$E.C.I. = \frac{G}{M} \times 100$$

L'E.C.I. mesure la capacité de l'insecte à transformer la diète ingérée en croissance corporelle. Elle est fonction de la digestibilité de la diète et de la part d'énergie consacrée au métabolisme.

5. L'efficacité de conversion de la nourriture digérée (E.C.D. : *Efficiency of Conversion of Digested food*) :

$$E.C.D. = \frac{G}{M - F} \times 100$$

M= poids sec de maïs ingéré (mg)

T=durée de la période d'alimentation (jours)

L= poids sec moyen de la larve (mg)

G= poids sec gagné par la chenille (mg)

F= poids sec des fèces (mg)

5. Choix du site d'oviposition de *Spodoptera exigua*

Des femelles gravides âgées de 48h ont été utilisées dans cette expérimentation. Elles ont été introduites dans des cages d'oviposition en nylon de dimensions 60x60x60 cm. Les feuilles ont été disposées de manière à obtenir deux zones identiques au sein de la cage (Si+ et Si-). La troisième zone est une zone neutre où les œufs ne sont pas comptés et où il est supposé que le papillon n'ait pas effectué de choix entre les deux modalités (Si+ et Si-). Chaque feuille est placée dans un tube en verre rempli d'eau. Les feuilles utilisées sont les septième à dixième feuilles de maïs de 40 DAT. D'une cage à l'autre, la disposition est alternée afin d'annuler l'effet de position. Les cages sont orientées de manière à ce que les deux feuilles reçoivent une intensité lumineuse similaire.

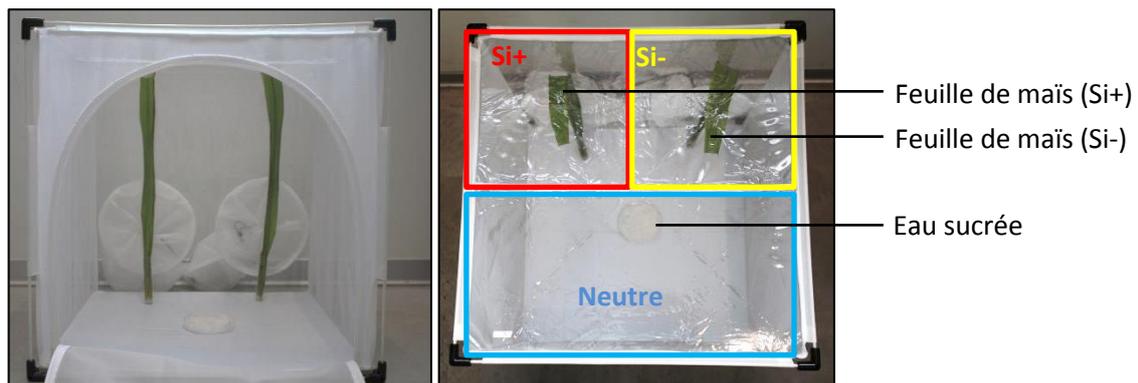


Figure 9 : Cages d'oviposition (60x60x60 cm) à l'intérieur desquelles deux feuilles de maïs (Si+ et Si-) sont disposées de manière à obtenir deux zones identiques au sein de la cage où les œufs seront comptés. La troisième zone est une zone où les œufs ne sont pas comptés. En rouge : zone Si+ ; en jaune : zone Si- et en bleu : zone neutre.

L'expérimentation a duré deux jours. Chaque jour, les œufs étaient dénombrés dans chaque zone (Si+ et Si-), sur les feuilles maïs également sur les parois de la cage afin d'évaluer la fertilité du papillon. Tous les jours, les œufs étaient retirés afin d'éviter qu'ils n'influencent le comportement de ponte du lendemain.

6. Traits d'histoire de vie de *Spodoptera exigua*

Cent-soixante larves nouvellement écloses ont été introduites, séparément, dans des boîtes de Pétri en plastique de 9 cm de diamètre. Un papier filtre de 32 mm de diamètre a été humidifié et disposé au centre de chaque boîte. Un morceau de feuille de maïs a été placé par-dessus. La moitié des larves a reçu un morceau de feuille de maïs non enrichi en silicium et l'autre moitié, un morceau enrichi en silicium. Tous les deux jours, les morceaux de maïs sont remplacés.

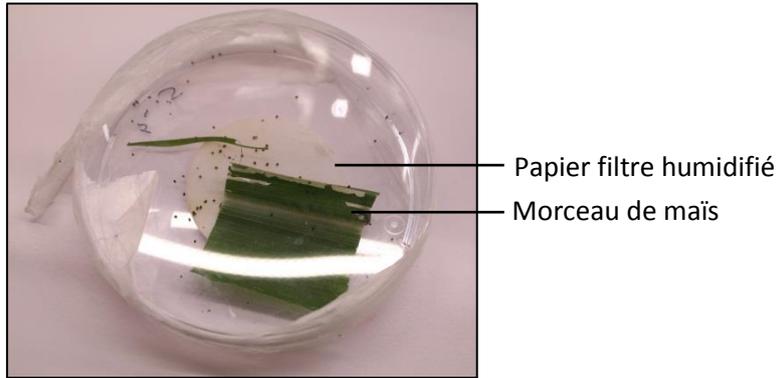


Figure 10 : Boîte de Pétri (9 cm de diamètre) avec un papier filtre humidifié et un morceau de feuille de maïs. La boîte a été fermée de manière plus hermétique avec du Parafilm pour les larves de premiers stades.

Quotidiennement, les larves ont été mesurées en les plaçant sur un papier millimétré (Fig. 11-A). La présence d'une capsule céphalique ou de l'exuvie complète (Fig 11-B, C), à condition qu'elle n'ait pas été consommée par la chenille, a été relevée afin d'établir le passage d'un stade larvaire à l'autre. La durée de la période pré-nymphale a également été évaluée (Fig. 11). Une fois au stade nymphal (Fig. 13-A, B, C), la nymphe a été pesée et mesurée. Le sex-ratio a pu être évalué en observant les nymphes au binoculaire (Fig. 12-A, B). La durée de chaque stade et la mortalité ont aussi été évaluées.



Figure 11 : Larve sur papier millimétré (A) ; larve et sa mue (B) et capsule céphalique (C).

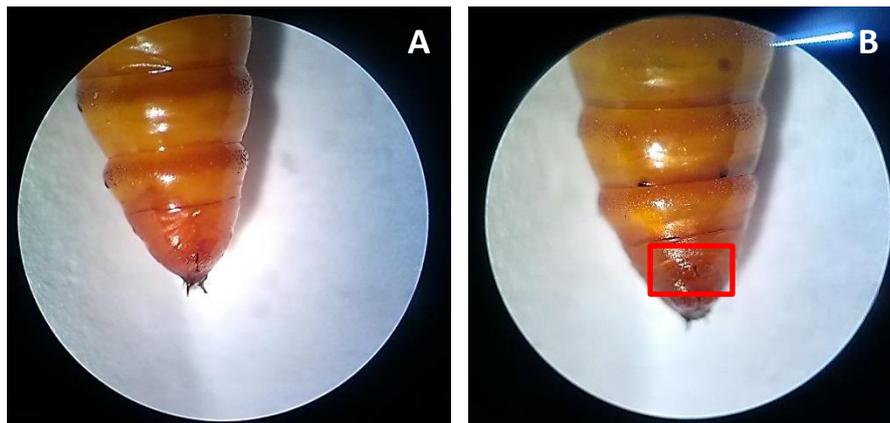


Figure 12 : Photos réalisées au binoculaire de la partie inférieure de la face ventrale de nymphes femelle (A) et mâle (B). On observe chez le mâle, dans la zone tracée en rouge, la présence de deux cercles, non présents chez la nymphe femelle.



Figure 13 : Photos d'une pré-nymphe en début (A) et en fin (B) de nymphose ; nymphe (C).

Enfin, la fécondité des femelles a été évaluée. Une fois l'adulte émergé, les femelles ont été mises séparément dans des cages d'oviposition de 30 x 30 x 30 cm en présence de deux mâles. Une feuille de maïs de 40 DAT a été disposée dans chaque cage. Un imago ayant reçu une alimentation enrichie en silicium durant sa période larvaire sera placé dans une cage avec une feuille de maïs enrichie en silicium. À l'inverse, un imago ayant été alimenté avec une diète carencée en silicium sera placé dans une cage avec une feuille de maïs carencée en silicium. Les œufs déposés dans la cage sont dénombrés tous les quatre jours jusqu'à la mort de la femelle. Si nécessaire, les feuilles de maïs seront remplacées. Le nombre de réplicats utilisés lors de l'évaluation de l'oviposition sera fonction du sex-ratio et de la survie des individus tout au long de l'expérimentation.

7. Analyse des données et statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio. Les données portant sur le contenu en silicium des feuilles ont été traitées par un test de Student. Un Boxplot a été réalisé avec R. Les données caractérisant la croissance des plants de maïs ont été travaillées avec une ANOVA à un facteur fixe (le traitement : Si- ou Si+). La normalité et l'homoscédasticité ont été vérifiées. Plusieurs graphiques ont été réalisés avec Excel.

Une ANOVA mixte, avec un facteur fixe (le traitement) a été utilisée pour traiter les différents paramètres d'alimentation de *S. exigua*. Les valeurs du RCR formaient un jeu de données anormal et une transformation logarithmique a été appliquée sur ce paramètre. Les autres indices ont été traités sans transformation de variables. Des *box-plots* ont été réalisés avec R pour représenter la répartition des données obtenues pour chaque indice.

Concernant le choix d'oviposition, les données de la seconde expérience ont été analysées avec une GLMM (*Generalized linear mixed model*). Un graphique représentant la répartition de la ponte des papillons a été réalisé avec R.

Pour la dernière expérimentation, les durées de développement des différents stades larvaires ainsi que la taille du premier stade larvaire ont été analysées avec un test non paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney. Il teste l'hypothèse d'égalité des médianes des deux traitements. Il a également été appliqué sur la durée de la période pré-nymphale. L'ANOVA n'a pas pu être utilisée car les différents jeux de données n'étaient pas normaux. Différentes transformations des variables ont été réalisées mais n'ont pas permis d'obtenir des populations normales. La durée de la période larvaire complète a pu être traitée par une ANOVA à un facteur, après transformation de variables ($1/x$). La taille de larves de stade III, IV (après transformation logarithmique), V et VI ainsi que la durée de développement de la nymphose et de vie de l'imago, le nombre d'œufs pondus dans chaque modalité et la longueur et la masse des nymphes ont été traités avec une ANOVA. La mortalité observée dans chaque stade a été traitée avec un test du χ^2 .

La mortalité des individus tout au long de cette dernière expérience est un paramètre plus particulier à évaluer. Elle a pu être représentée par une courbe de survie de Kaplan-Meier, agrémentée d'un test de type log-rank. Ces outils statistiques seront présentés plus en détails dans les résultats.

IV. Résultats

1. Impacts du silicium sur *Z. mays*

1.1. Quantification du silicium dans les feuilles de maïs

La teneur en silicium des septième à neuvième feuilles de *Z. mays* est significativement augmentée par une addition de silicium au substrat de culture ($t=-2,8669$; $dl= 10,143$ $p=0,0165$). Elle passe d'une moyenne de $2,1 \text{ g kg}^{-1}$ à $3,0 \text{ g Si kg}^{-1}$ matière sèche avec l'apport de silicium (Fig.14).

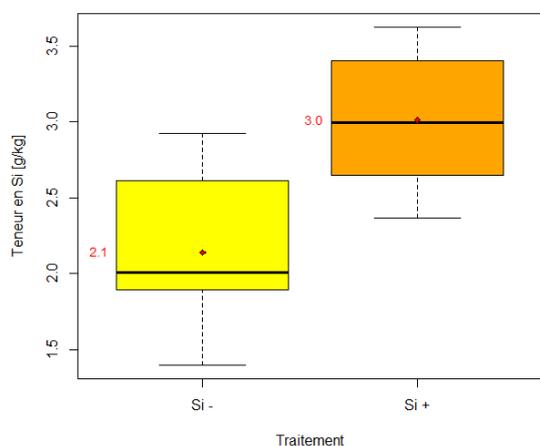


Figure 14: Boxplot représentant les teneurs en silicium des septième à neuvième feuilles de *Z. mays* sous deux traitements différents (Si+ et Si-). La moyenne de chaque traitement est indiquée par un carré rouge ; sa valeur est indiquée sur la gauche du boxplot.

1.2. Impacts sur la croissance et les stades phénologiques

Les résultats du suivi de la croissance et du développement des stades phénologiques sont repris aux figures 15 et 16. La croissance du maïs n'a globalement pas été impactée par une addition d'acide monosilicique au substrat de culture. La hauteur de plants de maïs a été mesurée à intervalles réguliers et son évolution semble similaire dans les deux traitements (Fig. 15). On remarque un léger écart entre les courbes Si- et Si+, la seconde étant supérieure à la première (Fig. 15). Après 15 jours de suivi, le maïs enrichi est significativement plus grand que le maïs non enrichi en silicium ($F=7,136$; $dl=1,8$; $p=0,0283$). Cependant, l'écart entre les deux courbes n'est plus significatif par la suite.

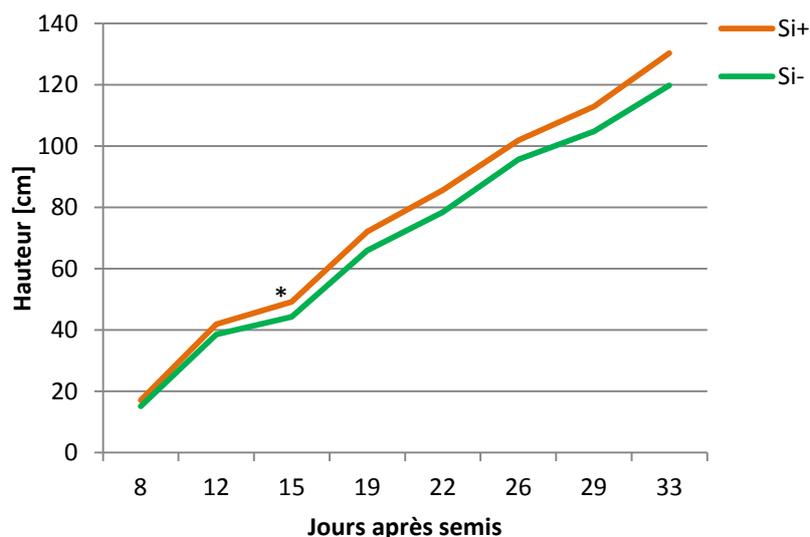


Figure 15 : Courbes de croissance de *Z. mays* sous deux traitements différents (Si+ et Si-). Un écart significatif est indiqué par « * ».

De même, l'évolution des stades phénologiques ne démontre pas de différence significative entre les deux traitements (Fig. 16). Les légers écarts observés 8 et 19 jours après le semis ne sont pas significatifs.

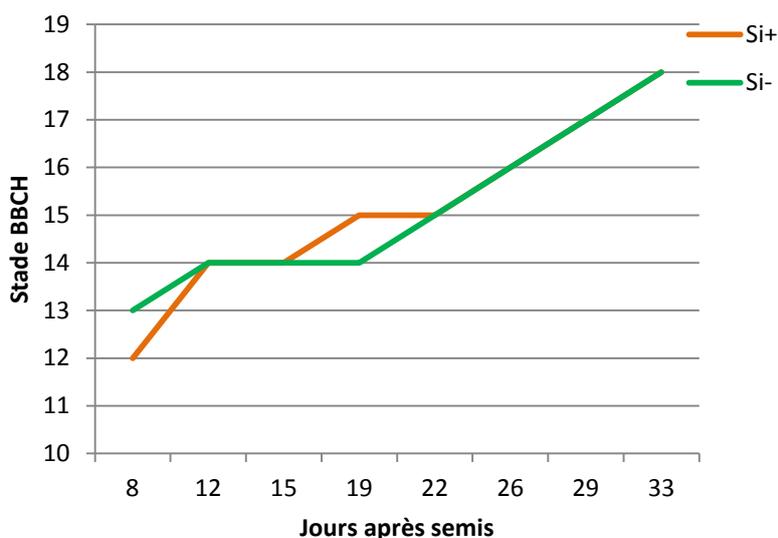


Figure 16 : Evolution des stades phénologiques de *Z. mays* sous les deux traitements (Si+ et Si-).

2. Effet d'un régime alimentaire à teneurs contrastées en Si sur l'efficacité de l'alimentation

L'appétence de *S. exigua* pour le maïs n'a pas été impactée par la présence de silicium dans la feuille. Dans la présente étude, la chenille alimentée avec du maïs non enrichi en silicium en consomme en moyenne 0,196 g matière fraîche par jour et celle alimentée avec du maïs enrichi en silicium en consomme 0,186 g j^{-1} ($F=0,392$; $dl=1,40$; $p=0,535$). Les données de consommation de matière fraîche (MF ingérée) sont reprises ci-après dans le tableau 2. Ces quantités ne sont pas

significativement différentes. La quantité de fèces produite par les larves est, elle, significativement plus faible pour une chenille alimentée avec du maïs enrichi en silicium ($F=6,155$; $dl=1,40$; $p=0,0174$), passant de 8,45 mg dans le cas d'une alimentation non enrichie en silicium, à 6,34 mg pour une alimentation enrichie en silicium (Table 2).

La digestibilité approximative (AD) des larves de *S. exigua* au stade V augmente de manière hautement significative ($F=7,617$; $dl = 1,40$; $p=0,00868$; Table 2 et Fig. 14) dans le cas d'une diète enrichie en silicium.

Malgré l'augmentation de la digestibilité de la diète, les larves alimentées avec du maïs enrichi en silicium gagnent moins de poids que les autres, même si ce n'est pas significatif (Table 2). Après deux jours d'expérimentation, leur masse sèche était en moyenne de 8,4% inférieure à celle des larves nourries avec du maïs non enrichi. Après trois jours, cet écart s'est creusé pour passer à 13,1%.

L'efficacité de conversion du matériel digéré est négativement impactée par une diète enrichie en silicium ($F=3,168$; $dl= 1,40$; $p=0,0827$; Table 2 et Fig. 17).

L'addition de silicium aux plants de maïs n'a pas eu d'effet sur les autres indices d'efficacité de l'alimentation. Le taux de consommation relatif (RCR), le taux de croissance relatif (RGR) ainsi que l'efficacité de conversion de la diète ingérée (ECI) (Table 2 et Fig. 17) sont restés inchangés entre les deux traitements. Cependant, on remarque une tendance à la hausse pour le RCR et une tendance à la baisse pour le RGR et l'ECI avec l'augmentation de la teneur en silicium dans le maïs.

Tableau 2: Indices de l'efficacité d'alimentation de larves de *S. exigua* au stade V en fonction de la teneur en silicium de la diète. Matière fraîche ingérée par la larve par jour (MF ingérée) ; Masse des fèces produites (Fèces) ; Masse sèche des larves après 1(Masse larves (+1j), 2 (Masse larves (+2j)) et 3 jours d'expérimentation (Masse larves (+3j) ; Masse sèche des larves moyenne sur la durée de l'expérimentation (Masse \bar{m} larves) ; Taux de consommation relatif (RCR) ; Taux de croissance relatif (RGR) ; Digestibilité approximative (AD) ; Efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI) et digérée (ECD). La moyenne est suivie de l'écart-type. Sur une même ligne, deux lettres différentes signifient que la différence entre les deux modalités est significative.

Indices	Traitement	
	Si-	Si+
MF ingérée (g)	0,196 ± 0,055a	0,186 ± 0,049a
Fèces (mg)	8,45 ± 2,92a	6,34 ± 2,59b
Masse larves (+1j) (mg)	8,77 ± 2,60a	8,160 ± 2,119a
Masse larves (+2j) (mg)	11,65 ± 3,15a	10,67 ± 2,78a
Masse larves (+3j) (mg)	12,59 ± 3,86a	10,94 ± 2,65a
Masse \bar{m} larves (mg)	11,00 ± 3,01a	9,92 ± 2,23a
RCR	2,492 ± 0,865a	2,517 ± 0,661a
RGR	0,208 ± 0,087a	0,185 ± 0,070a
AD	63,394 ± 10,078a	71,101 ± 7,887b
ECI	8,989 ± 4,022a	7,860 ± 3,578a
ECD	15,147 ± 8,179a	11,321 ± 5,490b

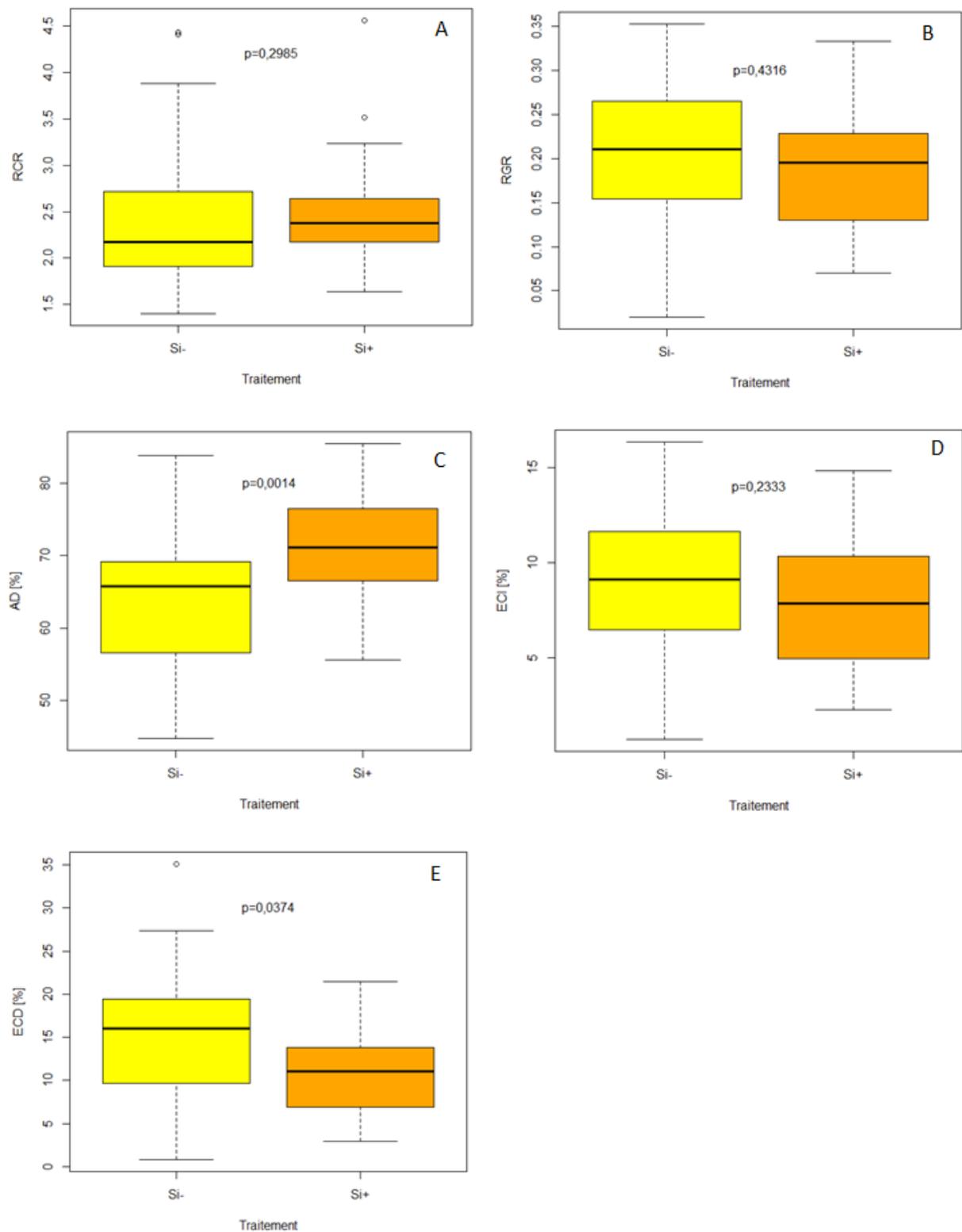


Figure 17 : Boxplots des indices d'efficacité de l'alimentation de *S. exigua* en fonction des deux traitements appliqués aux plants de maïs. A : Taux de consommation relatif (RCR), B : Taux de croissance relatif (RGR), C : Digestibilité approximative (AD), D : Efficacité de conversion du matériel ingéré (ECI), E : Efficacité de conversion du matériel digéré (ECD). Les p-valeurs sont indiquées au-dessus des boîtes.

3. Impact de teneurs contrastées en silicium dans les feuilles de maïs sur le choix du site d'oviposition

Le nombre d'œufs déposés par les adultes de *S. exigua* dans chacune des zones délimitées dans la cage d'oviposition n'a pas été influencé par la teneur en silicium de la feuille de maïs ($z= 0,678$; $p=0,498$). En moyenne, les individus ont déposé 47 œufs dans la zone Si- et 58 dans la zone Si+ (Fig. 18).

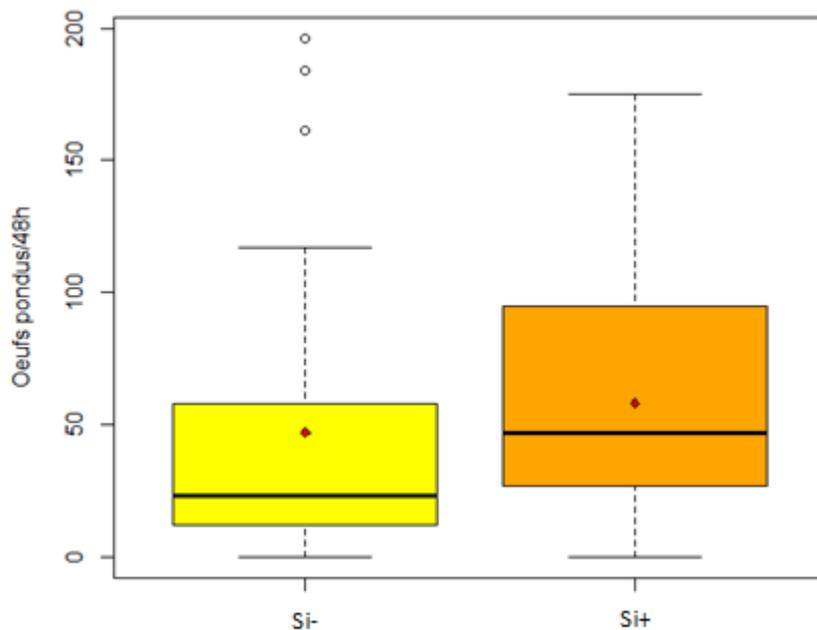


Figure 18: Boxplots du nombre moyen d'œufs pondus dans chaque traitement. Le carré rouge représente la moyenne.

La figure 19 permet d'évaluer la répartition de la ponte de chaque individu dans les deux zones (Si- et Si+). Sur les 33 femelles étudiées, une seule n'a pondu qu'en zone Si-, alors que 7 autres ont pondu dans la zone Si+ uniquement. Les individus restants ont pondu dans les deux zones.

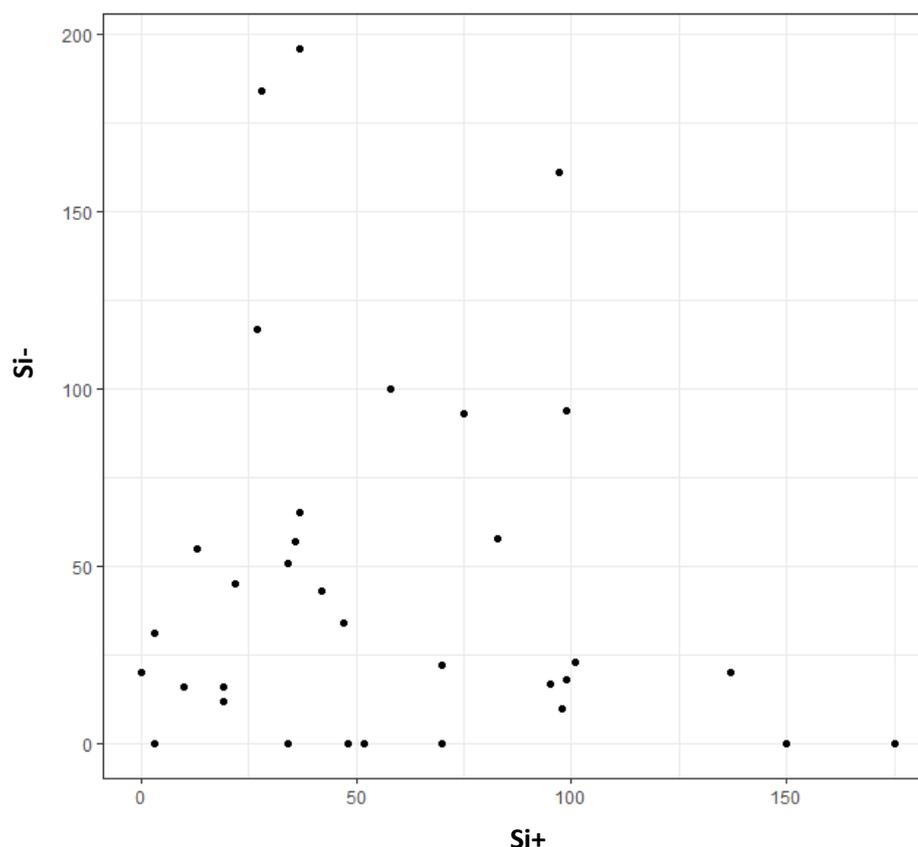


Figure 19: Répartition des pontes de *S. exigua* selon les deux zones de ponte (Si- et Si+). Chaque point représente l'ensemble des œufs déposés par un individu dans un intervalle de 48h.

4. Impact du silicium sur le développement, la survie, l'oviposition et la fécondité

La durée des 4^{ème} et 5^{ème} stades larvaires de *S. exigua* est plus élevée dans le cas d'une alimentation enrichie en silicium, passant de 2,2 à 2,9 ($W=1320,5$; $p=0,005$) et 3,3 à 4 jours ($W=1201$; $p=0,026$) respectivement (Table 3). La durée de la période larvaire complète est, elle aussi augmentée (de 9,7%) lorsque l'alimentation est enrichie en silicium ($F=8,379$; $dl= 1,82$; $p=0,005$) (Table 3).

La durée des autres stades larvaires est augmentée mais non significativement, à l'exception du stade III qui est plus court en présence d'une diète enrichie (Table 3).

Tableau 3 : Durées des six stades larvaires de *S. exigua* et de la période larvaire complète, en jours. La moyenne pour chaque stade est suivie de l'écart-type. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée. Dans une même colonne, des lettres différentes signifient que la différence entre les deux modalités est significative.

	Stade I _{ns}	Stade II _{ns}	Stade III _{ns}	Stade IV _{ns}	Stade V _{ns}	Stade VI _{ns}	Période complète
Si-	3.35 ± 0.78	3.06 ± 1.37	3.49 ± 1.29	2.20 ± 1.00	3.32 ± 1.32	3.67 ± 1.19	19.16 ± 2.66a
Si+	3.65 ± 1.13	3.30 ± 1.50	3.19 ± 1.42	2.91 ± 1.24	4.00 ± 1.46	4.12 ± 1.04	21.24 ± 3.76b

La taille des larves n'est pas significativement impactée par la concentration en silicium de la diète, à l'exception des larves de stade IV qui sont plus petites dans le cas d'une alimentation enrichie en silicium ($F=7,667$; $dl=1,86$; $p=0,0069$) (Table 4).

Tableau 4 : Longueur des larves aux différents stades larvaires, en millimètres. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée. Dans une même colonne, des lettres différentes signifient que la différence entre les deux modalités est significative.

	Stade I _{ns}	Stade II _{ns}	Stade III _{ns}	Stade IV	Stade V _{ns}	Stade VI _{ns}
Si-	1,37 ± 0,13	2,89 ± 0,31	5,31 ± 0,69	8,90 ± 0,95a	14,29 ± 1,55	22,38 ± 1,87
Si+	1,38 ± 0,16	2,92 ± 0,37	5,20 ± 1,02	8,31 ± 1,10b	13,66 ± 1,61	21,70 ± 1,94

La durée de la période nymphale ainsi que la longueur et la masse de la nymphe ne sont pas influencées par la teneur en silicium de la diète reçue par *S. exigua* (Table 5).

Tableau 5 : Durée de la nymphose (jours) et longueur et masse de la nymphe de *S. exigua*. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée.

	Durée de la nymphose _{ns}	Longueur de la nymphe _{ns}	Masse de la nymphe _{ns}
Si-	9.68 ± 0.69a	11.04 ± 0.89a	0.0807 ± 0.105a
Si+	10.00 ± 0.77a	10.57 ± 2.15a	0.0627 ± 0.009a

Le sex-ratio des adultes est égal au nombre de mâles divisé par le nombre de femelles. Il est égal à 1 pour la population se développant sur du maïs enrichi en silicium et 0,29 pour la population alimentée avec du maïs non enrichi en silicium.

L'adulte vit en moyenne un peu moins de huit jours (Table 6), qu'il ait été alimenté avec du maïs enrichi – ou non – en silicium durant sa période larvaire. Il pond plus de 300 œufs sur sa vie, sans variation significative entre les deux traitements (Table 6).

Tableau 6 : Durée de vie (jours) et nombre d'œufs pondus par l'imago. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée.

	Durée de vie de l'imago _{ns}	Nombre d'œufs pondus _{ns}
Si-	7.92 ± 4.07	321.07 ± 131.20
Si+	7.53 ± 3.79	353.78 ± 209.69

Analyse de la mortalité

On peut étudier la mortalité de *S. exigua* en réalisant une courbe de survie grâce à un estimateur de Kaplan-Meier. Il permet d'obtenir le graphique ci-dessous à partir de la durée de vie de chaque individu (Fig. 20). L'axe vertical représente la survie des individus de la population. Le chiffre 1 représente 100% de survie (aucun individu n'est mort). L'axe horizontal est une échelle de temps, allant de 0 à 52 jours dans le cas présent. La survie diminue et chute sous 50% après 23 et 24 jours, respectivement en Si- et en Si+. Elle finit par atteindre zéro après 49 (Si-) et 52 (Si+) jours d'expérimentation. Globalement, les deux courbes suivent la même trajectoire. Il est possible de comparer ces deux courbes avec le test du Logrank. Le test du Logrank compare les risques de mortalité dans les deux modalités par rapport au taux de mortalité attendu s'il n'y avait pas de différence entre les deux modalités (Laporte, 2005). Ici, le test du Logrank nous donne une p-valeur de 0,99, non significative. Ce test perd cependant en efficacité lorsque les courbes se croisent, comme dans ce cas-ci. Cela signifie que les courbes n'évoluent pas de manière équivalente. Il est alors préférable d'ajouter à ce test une analyse visuelle des courbes. La survie des individus alimentés avec du maïs enrichi en silicium est légèrement meilleure par endroits, lorsque leur courbe est au-dessus de celle des individus alimentés avec du maïs non enrichi en silicium. L'écart entre les deux courbes se creuse après 9 et entre 20 et 30 jours d'expérimentation.

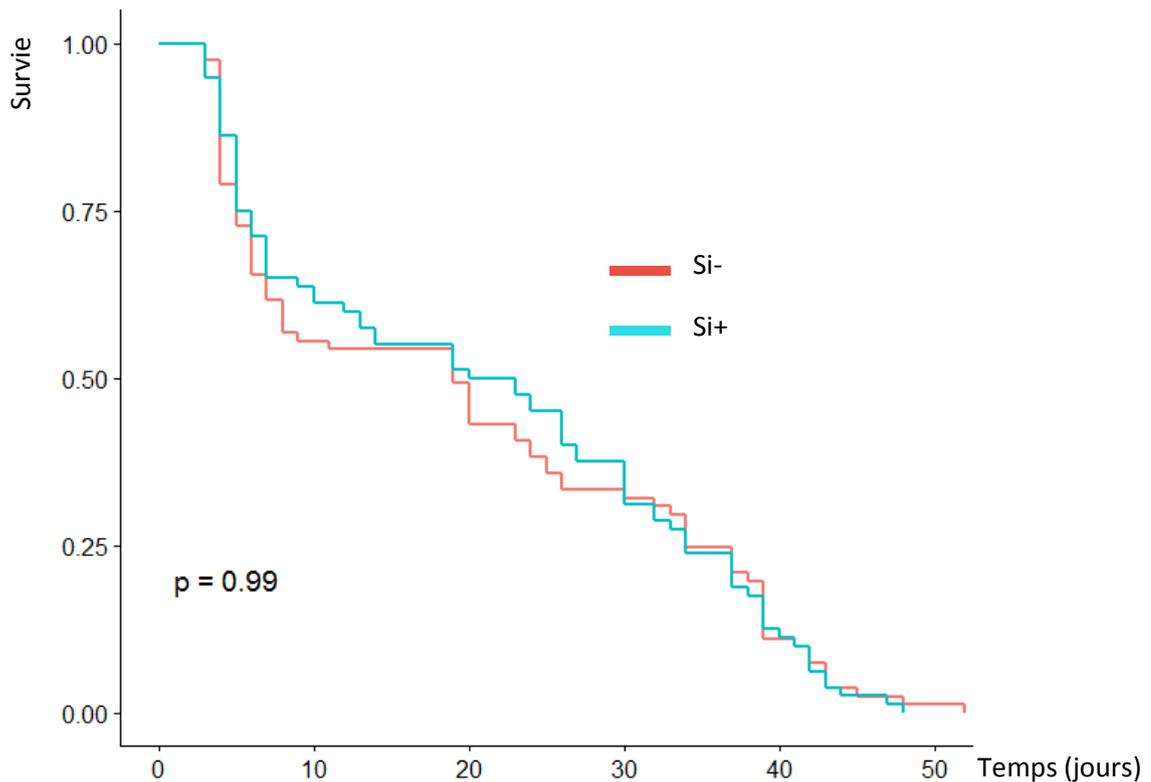


Figure 20: Courbe de survie de *S. exigua* en fonction du nombre de jours. La lettre p désigne la p-valeur obtenue grâce au test de comparaison des deux courbes (test de type *Logrank*).

Le premier stade larvaire est le stade le plus sensible, la mortalité y est très élevée (28,5% en Si+, 30% en Si-) (Table 7). La mortalité chute à partir du troisième stade larvaire. Plusieurs chenilles sont mortes au stade III, IV, V et VI alors qu'elles ne présentaient apparemment aucune pathologie la veille de leur mort. Au total, 5 larves (sur 80) appartenant à la modalité Si+ et deux larves (sur 80) appartenant à la modalité Si- sont mortes de cette manière.

Tableau 7 : Pourcentage de mortalité observé dans chaque traitement et pour chaque stade larvaire et la période larvaire complète. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée.

	Stade I _{ns}	Stade II _{ns}	Stade III _{ns}	Stade IV _{ns}	Stade V _{ns}	Stade VI _{ns}	Période complète _{ns}
Si-	30.00	11.25	2.50	0.00	0.00	2.50	46.25
Si+	28.75	8.75	3.75	2.50	1.25	1.25	46.25

La mortalité au stade pré-nymphal (lorsque la chenille entre en nymphose) et la mortalité au stade nymphal sont assez élevées (Table 8).

Tableau 8 : Pourcentage de mortalité aux stades pré-nymphal, nymphal et mortalité précoce totale. ns indiqué en indice signifie qu'aucune différence significative n'a été observée.

	Stade pré-nymphal _{ns}	Stade nymphal _{ns}	Mortalité précoce totale (avant l'émergence de l'imago) _{ns}
Si-	8.75	12.50	67.50
Si+	17.50	10.00	73.75

V. Discussion

1. Effet du silicium sur la plante hôte, *Zea mays* L.

Les résultats obtenus lors de l'étude de l'impact du silicium sur la croissance et le développement de *Z. mays* ne sont pas surprenants. Sous des conditions optimales, c'est-à-dire sans stress, le silicium n'a qu'un effet minime – voire inexistant – sur les plants de maïs (Epstein, 2009). Les conditions dans lesquelles la présente expérience a eu lieu sont optimales. Les plants ont reçu lumière, eau et nutriments en suffisance. Ils n'ont manifesté aucun symptôme de stress. Selon Epstein, il est donc normal que le maïs ayant reçu davantage de silicium ne soit pas significativement plus grand.

Même si les résultats sont conformes à certaines publications de la littérature, d'autres démontrent que le silicium a certains impacts positifs sur une plante non stressée. L'effet qu'a le silicium sur la plante dépend de plusieurs facteurs. Certains facteurs sont repris ci-après.

1.1. La quantité de silicium appliquée

Il est essentiel de veiller à apporter la dose optimale de silicium lors de l'étude de l'impact du silicium sur la croissance du maïs. Si la dose appliquée est trop faible, l'impact sera nul ou réduit. Si elle est trop grande, le silicium peut défavoriser l'absorption de certains nutriments essentiels à la plante. Le graphique ci-dessous (Fig. 21) atteste du fait que le contenu en silicium du plant de riz n'est pas forcément proportionnel au contenu en silicium du substrat de culture. À partir d'un certain seuil de concentration en silicium dans le sol, le contenu de la plante devient plus ou moins constant, exception faite des organes floraux dans ce cas précis (Fig. 21).

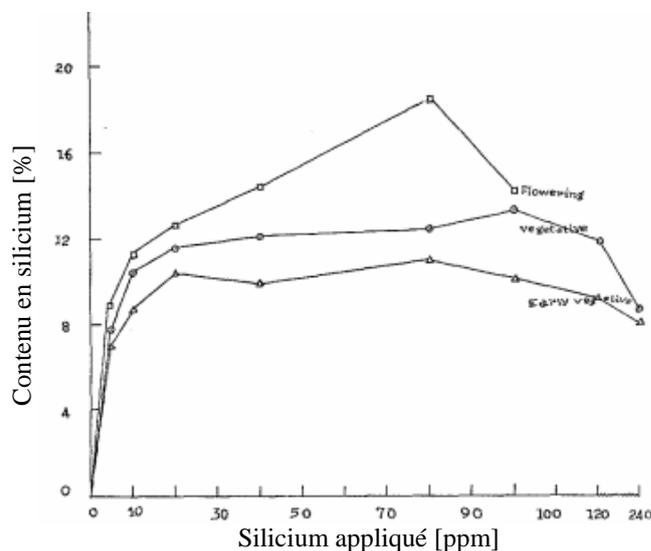


Figure 21: Contenu en silicium des plants de riz à trois stades de croissance différents en fonction de la quantité de silicium appliquée à la solution nutritive (Islam & Saha, 1969). La courbe supérieure représente le stade de floraison, celle du milieu le stade végétatif et la courbe inférieure le stade végétatif précoce.

González *et al.* (2015) ont démontré qu'un apport de 0,025ml de silicium par litre de solution hydroponique permettait d'obtenir des plants de maïs de hauteur supérieure (14,48 cm) à celle des plants non amendés en silicium (10,52 cm). Lorsque l'apport de silicium doublait (0,050 ml), la hauteur du plant n'était pas significativement supérieure à celle du plant non amendé. De même, le

rendement fourrager était supérieur dans le cas de maïs amendé avec $0,025 \text{ ml l}^{-1}$ et inchangé avec $0,5 \text{ ml l}^{-1}$. Il existerait une concentration optimale en silicium dans la solution, qui apporterait un bénéfice maximal à la plante (Horna, 2007). Les deux figures (Fig. 22 et 23) ci-dessous illustrent que la concentration en silicium la plus utile à la plante n'est pas forcément celle qui est la plus élevée (Fig. 18 et 19). En voici une autre illustration : la hauteur du soja augmente de façon significative un jour après l'apport de métasilicate de sodium à une concentration de 1 ou 2 mM de silicium dans la solution hydroponique (Park *et al.*, 2019). Mais si l'apport est supérieur, la hauteur n'est plus significativement augmentée. Après trois à sept jours, la hauteur du plant n'est plus impactée par une concentration de 1 ou 2 mM de silicium. Mais si la concentration dépasse 4 mM, la hauteur du plant est significativement réduite (de 14,3 jusqu'à 29,5%). Costa *et al.* (2016) font le même constat chez le fruit de la passion, mis en culture dans un substrat terreux et fertilisé avec différentes modalités de silicium, apporté sous la forme d'une solution à 1% d'acide silicique (Fig. 22).

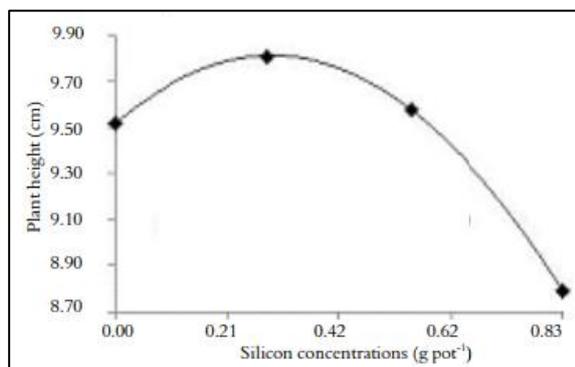


Figure 22: Hauteur de plants de fruits de la passion en fonction de la concentration en silicium du substrat (Costa *et al.*, 2016).

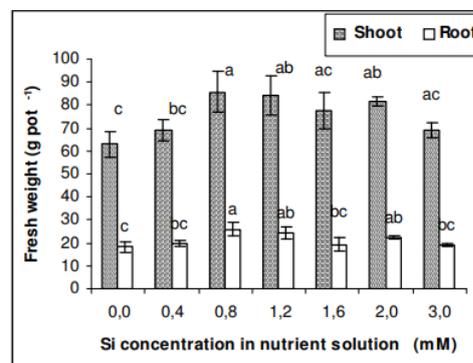


Figure 23: Masse fraîche des parties aériennes et souterraines de maïs en fonction de la concentration en silicium de la solution nutritive (Bakhat *et al.*, 2009).

Il apparaît que de grandes concentrations en silicium dans le milieu de culture induisent un stress chez la plante. L'addition de silicium au substrat de culture réduirait le contenu en azote et potassium des plants de fruits de la passion (Costa *et al.*, 2016). De même, s'il est en concentration suffisante, le contenu en calcium, manganèse, fer, azote et potassium du riz sont réduits (Islam & Saha, 1969). Il n'aurait plus d'effet bénéfique sur le contenu en calcium et potassium du blé s'il est en concentration supérieure à 100 ppm dans la solution nutritive (Mali & Aery, 2008).

Dans notre étude, nous avons apporté 3 ml d'une solution d'acide monosilicique à 1000 ppm, deux fois par semaine et pendant 30 jours. Au total, chaque pot a reçu 0,0054 g silicium par litre de substrat. Cet apport a été suffisant pour augmenter la concentration en silicium des feuilles de manière significative. Moise *et al.* (2019) ont obtenu une augmentation très hautement significative du contenu en silicium des feuilles de maïs par quatre apports de 0,0016 g de silicium par litre de terreau, soit un total de 0,0064 g Si l⁻¹ (Table 8). Goussain *et al.* (2002) ont obtenu une augmentation significative du contenu en silicium des feuilles de maïs avec un apport total de 0,0020 g de silicium par litre de sol. Aucune des deux études ne précise le délai entre le dernier apport de silicium et l'expérimentation. C'est peut-être parce qu'en théorie, une fois le silicium absorbé et déposé dans les tissus de la plante, il ne peut plus être resolubilisé par la suite (Exley, 2009). Cependant, si le délai est trop long entre le dernier apport de silicium et l'utilisation des feuilles de maïs, il est probable que les feuilles plus jeunes en contiennent moins que les feuilles plus anciennes, formées lorsque le contenu en silicium du sol était plus élevé. Plusieurs articles donnent un délai d'une dizaine de jours entre le dernier apport et

l'utilisation des feuilles, que ce soit pour un dosage de silicium foliaire ou pour étudier le développement ou le *fitness* d'un insecte (Moraes *et al.*, 2005 ; Gong *et al.*, 2003 ; Assis *et al.*, 2013).

Dans notre étude, le contenu en silicium des feuilles de *Z. mays* a été significativement augmenté par l'apport de 0,0054 g Si L⁻¹ substrat. Nous obtenons un contenu en silicium dans les feuilles de 3 g Si kg⁻¹ de matière sèche, soit un pourcentage massique de 0,3. Sans apport de silicium, nous obtenons un contenu moyen de 0,21%. Les valeurs obtenues ici sont inférieures à celles retrouvées dans la littérature, que ce soit avec ou sans apport de silicium.

Goussain *et al.* (2002) apportent 0,002 g L⁻¹ de silicate de sodium et obtiennent une teneur en silicium foliaire de 0,65%. Sans cet amendement, le contenu en silicium est de 0,46%. Ils calculent cette teneur sur du maïs de 50 jours, soit 25 jours après le dernier traitement (Table 9).

En théorie, le contenu en silicium des parties aériennes de *Z. mays* devrait être de 0,827% du poids sec (Wallace, 1989 ; Ellis *et al.*, 1995). Cependant, ce pourcentage comprend le contenu en silicium des tiges et de l'ensemble des feuilles. La teneur en silicium du maïs varie d'un organe à l'autre. Elle est maximale dans le limbe foliaire du maïs arrivé à maturité, et minimale dans la moelle de la tige (Lanning *et al.*, 1980). Nos résultats indiquent un contenu en silicium bien inférieur à ces valeurs théoriques. Le contenu en silicium de *Z. mays* varie d'une espèce à l'autre et durant la croissance de la plante (Lanning *et al.*, 1980). Il est possible que la variété utilisée ici (Delprim) accumule moins de silicium que certaines autres variétés. Egalement, les feuilles utilisées ne sont pas celles contenant le plus de silicium. Nous avons utilisé les septième à neuvième feuilles pour nos expérimentations. Il est probable que la neuvième feuille contienne davantage de silicium que la septième. Normalement, la dernière feuille étalée est celle qui contient le plus de silicium puisque l'élément suit le flux d'eau dans la plante. Cependant, il était impossible, d'un point de vue purement pratique, de n'utiliser que la dernière feuille des plants de maïs pour nos expérimentations.

1.2. La forme de silicium appliquée

Dans le présent travail, il a été décidé de travailler avec de l'acide monosilicique, qui est la seule forme sous laquelle le silicium est prélevé par la plante. Il est donc absorbé plus rapidement qu'une forme minérale, qui devrait d'abord être dégradée en acide monosilicique avant d'être prélevée. De nombreuses études travaillent avec de l'acide monosilicique, de la silice ou des silicates de sodium ou calcium (Table 8, 9 et 10).

Yuvakkumar *et al.* (2011) ont testé l'effet d'un apport au champ de poudre de nanoparticules de silice sur différents paramètres de croissance de *Z. mays*. Ils ont également relevé l'impact d'un apport de silice, soit sous une forme plus conventionnelle, sur ces indices. La hauteur et la largeur de la tige étaient augmentées en présence de silice et, en plus grande mesure, en présence des nanoparticules, en comparaison avec le contrôle. Selon la forme de silicium appliquée au sol, le silicium peut être plus ou moins efficace dans l'amélioration des performances de rendement et/ou de qualité. Il est donc important de choisir la forme adaptée pour étudier ses effets sur la plante.

Tableau 9: Exemples témoignant de la diversité des amendements en silicium et leurs différents effets sur la plante.
 Les quantités de silicium sont indiquées en g l⁻¹, g kg⁻¹ ou g pot⁻¹ selon les informations données dans l'article. La fréquence des apports n'est pas toujours précisée dans l'article de référence. Dans la colonne 'Paramètres augmentés' sont repris différentes mesures qui sont plus élevées en présence de silicium. Les degrés de signification sont indiqués comme suit : * pour une p-valeur <0.05; ** pour 0.05<p-valeur≤0.01 et *** pour une p-valeur<0.001

Plante	Forme d'amendement	Paramètres augmentés	Auteurs
	Quantité de silicium		
	Fréquence des apports		
<i>Zea mays</i> L.	Silicate de sodium	Concentration Si feuilles ***	Moise <i>et al.</i> , 2019
	0.0016 g l ⁻¹ terreau		
	1 x semaine ⁻¹ pendant 4 semaines		
<i>Triticum aestivum</i> L.	Silice (SiO ₂)	Biomasse de la paille *	Neu <i>et al.</i> , 2017
	0.47g pot ⁻¹		
	Non précisée		
<i>Triticum aestivum</i> L.	Silicate de sodium	Hauteur du plant * Surface foliaire *	Gong <i>et al.</i> , 2003
	0.025 g kg ⁻¹ sol		
	1 x semaine ⁻¹ pendant trois semaines		
<i>Zea mays</i> L.	Silicate de sodium	Contenu Si feuilles *	Goussain <i>et al.</i> , 2002
	0.0004 g l ⁻¹ sol		
	5, 10, 15, 20 et 25 jours après émergence		
<i>Oryza sativa</i> L.	Acide monosilicique AU SOL	Contenu Si parties aériennes *** Hauteur *** Contenu en chlorophylle *** Masse sèche ***	Nascimento <i>et al.</i> , 2017
	0,23 g kg ⁻¹ sol		
	5 jours après émergence		

1.3. Le support de culture : en hydroponie ou sur un substrat terreux

L'utilisation d'un système hydroponique est particulièrement avantageuse dans l'étude de l'impact du silicium sur le végétal. En effet, il est aisé de contrôler la concentration en silicium de la solution de culture. Il est aussi possible d'obtenir une solution contenant une quantité presque nulle de silicium. Cette solution sert de substrat de culture aux plantes témoins. Il est ainsi facile d'obtenir des plantes carencées en silicium comme témoins. À l'inverse, lorsque le substrat de culture utilisé est terreux, le contenu en silicium du substrat est souvent inconnu. Il est aussi possible que le silicium naturellement présent dans le substrat n'y soit pas réparti de façon homogène et que certaines plantes puissent en prélever davantage que d'autres. En conséquence, les plantes croissant sur un substrat terreux présenteront une teneur en silicium plus élevée que celles croissant en hydroponie, lorsqu'aucun apport de silicium n'est effectué. Les plantes croissant sur un substrat terreux ne souffriront pas forcément d'une déficience en silicium, si celui-ci est en concentration suffisante dans le substrat utilisé. Il est envisageable que le contenu en silicium du substrat terreux soit suffisant pour la plante et qu'une addition de silicium n'entraîne aucun effet bénéfique supplémentaire pour le développement de la plante.

2. Effet du silicium sur l'insecte ravageur, *Spodoptera exigua* Hübner

2.1. Impacts à court terme

Les tissus végétaux sont durcis par un apport de silicium, leur composition chimique change et ils sont moins appétents pour les insectes (Assis *et al.*, 2013), et donc consommés en plus faible quantité. D'un autre côté, la digestibilité d'un végétal enrichi en silicium est normalement moindre puisque le silicium n'est généralement pas absorbé par l'insecte (Barbehenn, 1993). Cet élément traverse le tube digestif de l'insecte sans être assimilé et transformé en biomasse (Peterson *et al.*, 1988). Si la digestibilité de la diète diminue, l'insecte aura tendance à en consommer davantage pour couvrir ses besoins en éléments nutritifs (Peterson *et al.*, 1988). Les résultats obtenus dans la littérature sont plus mitigés, comme en témoigne le tableau 10. Moise *et al.* (2019) obtiennent une digestibilité approximative plus élevée dans le cas de maïs enrichi en silicium, en comparaison avec du non enrichi (Table 10). La larve consomme alors une quantité moindre de maïs. Han *et al.* (2015) obtiennent des résultats inverses, mais non significatifs pour la digestibilité approximative (Table 10). Peterson *et al.* (1988) ont étudié l'impact d'un ajout de silicium dans de la diète artificielle sur des larves de *Spodoptera eridania* Cramer au stade VI. Ils affirment que la digestibilité diminue (de 65 à 57%) lorsque le contenu en silicium de la diète augmente (de 0 à 20% de sa masse sèche). L'insecte consommait dans ce cas davantage de diète. Ainsi, la croissance de *S. eridania* pouvait être maintenue car la larve comblait ses besoins nutritifs en augmentant son ingestion.

Il est difficile de démêler le vrai du faux puisque les résultats sont divers et variés, tant au niveau de la digestibilité qu'au niveau des quantités ingérées (Table 10). Dans les deux cas, la capacité d'ingestion est limitée ; elle ne peut augmenter indéfiniment (Massey & Hartley, 2009).

Les résultats obtenus dans le présent travail sont surprenants puisque la digestibilité est augmentée de manière hautement significative dans le cas d'une diète enrichie en silicium, en comparaison avec une diète non enrichie. Rappelons la formule utilisée pour calculer la digestibilité approximative :

$$AD = \frac{M - F}{M} \times 100$$

Si la larve ne consomme pas moins de matière sèche (M), c'est au niveau de la quantité excrétée (F) que la différence est significative. Les quantités de matière fraîche, ou sèche, ingérées par la larve sont diminuées mais de manière non significative lorsque le contenu en silicium de la diète augmente. La larve produit par contre significativement moins de fèces que la larve nourrie avec du maïs non enrichi en silicium. Ainsi, selon la formule reprise ci-avant, si la quantité ingérée ne varie pas entre les deux traitements mais que la quantité de fèces produites augmente, la digestibilité approximative augmente aussi.

Dans notre expérimentation, la chenille consommerait donc, comme vu précédemment, des quantités similaires quelle que soit son alimentation mais digérerait mieux une diète enrichie en silicium. Ce faisant, elle gagnerait un peu moins de poids qu'une chenille consommant du maïs non enrichi en silicium. Il est donc envisageable que la conversion de la diète digérée en masse corporelle soit moins efficace dans le cas d'une diète enrichie en silicium. L'indice caractérisant l'efficacité de conversion de la biomasse ingérée en masse corporelle est l'ECD. La formule utile à son calcul est reprise ci-dessous :

$$ECD = \frac{G}{M - F} \times 100$$

Nous obtenons une ECD significativement inférieure dans le cas d'une diète enrichie en silicium. La larve a beau digérer davantage de diète, elle ne gagne pas davantage de masse corporelle. La quantité de fèces produites par la larve est en effet significativement inférieure dans le cas de maïs enrichi en silicium, alors que le gain de poids et la quantité ingérée sont similaires.

Peterson *et al.* concluent que le silicium n'a pas d'effet sur l'ECD puisque les moyennes obtenues avec différents traitements en silicium (0 à 20% de la matière sèche de la diète) ne montrent pas de tendance claire. Massey et Hartley (2009) ont réalisé le même genre d'étude mais sur l'espèce *Spodoptera exempta* (Walker) et estiment que le silicium n'a pas d'impact sur l'ECD (Table 9). On peut cependant citer l'étude de Han *et al.* (2015), qui appuie les résultats obtenus ici : l'ECD de larves au stade III de *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée), un lépidoptère de la famille des Pyralidae, diminue avec l'augmentation de la teneur en silicium des feuilles de riz (Table 10).

$$RCR = \frac{M}{T \times L} \quad RGR = \frac{G}{T \times L}$$

Par ces formules, on comprend aisément pourquoi le RCR et le RGR ne varient pas significativement dans notre étude. Les quantités ingérées (M) restent inchangées lorsque le contenu en silicium de la diète augmente, tout comme le poids des larves (L). La durée de l'expérimentation est constante d'un bloc à l'autre (T). Le gain de poids (G) est lui aussi inchangé. Les publications de la littérature reprises dans le tableau 10 s'accordent à dire que le RGR est négativement impacté par l'augmentation du contenu en silicium.

L'efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI) est réduite mais de manière non significative dans notre expérimentation. Ce résultat coïncide avec une croissance et une ingestion similaires dans les deux différents traitements (Si+ et Si-), l'ECI étant égal au rapport entre le gain de poids de la larve (G) et la quantité de matière ingérée (M), comme formulé ci-après :

$$ECI = \frac{G}{M} \times 100$$

L'ECI est hautement négativement impactée par une addition de silicium à la diète dans les références reprises ci-dessous (Table 10). Han *et al.* (2015) expliquent que le contenu en nutriments des feuilles de riz ou leur digestibilité a été modifié par la présence d'une teneur élevée en silicium, impactant négativement l'ECI de *C. medinalis*.

Tableau 10: Illustrations de l'impact d'un apport en silicium sur différents indices de l'alimentation : consommation de matériel végétal par l'insecte (Conso.), taux de consommation relatif (RCR), taux de croissance relatif (RGR), digestibilité approximative (AD), efficacité de conversion de la nourriture ingérée (ECI), efficacité de conversion de la nourriture digérée (ECD). Le code couleur est utilisé pour représenter une augmentation du paramètre en vert et une diminution en rose. Les degrés de signification sont du même type que ceux utilisés dans le précédent tableau. NS signifie 'non significatif'. Le stade larvaire est précisé quand il est spécifié dans l'article (I, II, III, IV, V ou VI). Les cases NS sans couleurs signifient qu'aucune tendance d'augmentation ou diminution claire du paramètre n'est démontrée.

Plante	Insecte	Forme silicium	Conso.	RCR	RGR	AD	ECI	ECD	Auteurs
		Quantité							
		Fréquence apport							
<i>Zea mays</i> L.	<i>Pseudeletia unipuncta</i> Haworth	Silicate de sodium	IV *			IV *			Moise <i>et al.</i> , 2019
		0.00168 g l ⁻¹ terreau							
		1 x semaine ⁻¹ pendant 4 semaines							
<i>Zea mays</i> L.	<i>S. frugiperda</i>	Silice (SiO ₂)	*						Neri <i>et al.</i> , 2005
		0,21 g kg ⁻¹ sol							
		1x avant semis							
<i>Helianthus annuus</i> L.	<i>Chlosyne lacinia</i> Geyer	Acide orthosilicique	*						Assis <i>et al.</i> , 2013
		0.075 g kg ⁻¹ sol							
		30 et 40 jours après émergence							
- <i>Deschampsia caespitosa</i> L. - <i>Festuca ovina</i> L. - <i>Lolium perenne</i> L.	<i>Spodoptera exempta</i> Walker	Silicate de sodium		NS	II et V **	NS	II et V **	NS	Massey & Hartley, 2009
		0,0016 g pot ⁻¹ (hydroponie)							
		Tous les 3 jours							
- <i>Agrostis capillaris</i> L. - <i>Brachypodium pinnatum</i> L. - <i>F. ovina</i> - <i>L. perenne</i> - <i>Poa annua</i> L.	<i>S. exempta</i>	Silicate de sodium	***		III *		III **		Massey <i>et al.</i> , 2006
		0,0016 g pot ⁻¹ (hydroponie)							
		Tous les 3 jours							
<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Cnaphalocrocis medinalis</i> Guenée	Silicate de calcium	III **	III ***	III NS	III NS	III ***	III **	Han <i>et al.</i> , 2015
		0.32 g kg ⁻¹ sol							
		1x, avant transplantation							

2.2. Impacts à plus long terme

2.2.1. Le développement larvaire et nymphal

Massey & Hartley (2009) expliquent que l'augmentation de l'abrasivité et la réduction de la digestibilité des tissus enrichis en silicium causent une réduction de la croissance et de la reproduction de l'insecte. Certes, la digestibilité est augmentée dans le cas de notre étude, mais la croissance des larves est négativement impactée, avec une durée de la période larvaire qui passe de 19 à 21 jours lorsque la concentration en silicium de la diète augmente. La durée de la nymphose est légèrement plus longue, et la longueur et la masse de la nymphe tendent à être plus petites, même si ces différences ne sont pas significatives.

La durée de développement des différents stades de *S. exigua*, larvaires ou autres, varie avec la température ambiante. Ali et Gaylor (1992) ont étudié l'effet de la température sur le développement de cette espèce. La durée de développement de chaque stade peut être calculée grâce au nombre de degrés jours (DJ) dont a besoin l'insecte pour muer. Ce nombre est calculé comme suit :

$$DJ = \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_{base} \right) * durée$$

T_{max} : Température ambiante maximale

T_{min} : Température ambiante minimale

T_{base} : Température seuil de développement de l'insecte

La température seuil désigne la température minimale à atteindre pour que la larve se développe. Ali et Gaylor ont estimé cette température égale à 13,56°C. À partir des durées obtenues pour le développement de chaque stade et des températures minimales et maximales ambiantes, ils ont pu déterminer le nombre de degrés jours nécessaires au développement de chaque stade. Puisque l'on connaît les différentes températures (T_{min}, T_{max} du laboratoire et T_{base} de la larve), on peut évaluer le nombre théorique de jours nécessaires pour chaque stade larvaire, et ensuite le comparer aux données obtenues dans notre expérimentation. On peut ainsi vérifier que les durées obtenues ici sont similaires à celles obtenues dans la littérature, pour une même température ambiante. La température du laboratoire dans lequel l'expérimentation a eu lieu est stable, elle est comprise entre 23 et 24°C. Le premier stade larvaire nécessite en moyenne 32,34 DJ, selon l'étude d'Ali et Gaylor. On peut réaliser le calcul suivant :

$$32,34 = \left(\frac{24+23}{2} - 13,56 \right) * durée I$$

$$Durée I = 3,25$$

La durée du premier stade larvaire est de 3,25 jours en théorie, dans un laboratoire à 23-24°C. Ce chiffre est semblable à celui obtenu dans la présente étude lorsque la chenille était alimentée avec du maïs non enrichi en silicium. Par la même méthode de calcul, la durée théorique de quatre autres stades a pu être estimée : 2,32 (stade II) ; 2,21 (stade III) ; 2,66 (stade IV) et 5,45 jours (stade V). Ali et Gaylor, comme d'autres auteurs (Taylor, 1931 ; Hogg & Gutierrez, 1980), pensent que les larves de *S. exigua* se développent en cinq, et non pas six stades. Cependant, comme expliqué dans la section « Bibliographie », la larve se développe en cinq, six ou davantage de stades. Ce nombre est essentiellement fonction de la qualité de la diète. Durant nos expérimentations, nous avons observé six stades larvaires différents. En théorie, le dernier stade (V ou VI) est beaucoup plus long que les autres (Ali et Gaylor, (1992). Dans leur étude, il est probable que le début de la nymphose ait été

comptabilisé dans la durée de développement du dernier stade larvaire (la chenille n'ayant pas encore l'apparence d'une nymphe). Dans notre travail, la durée du dernier stade larvaire reste similaire aux durées des autres stades larvaires. La durée de développement larvaire total augmente de 9,7% avec l'augmentation de la teneur en silicium des feuilles de maïs. Han *et al.* ont obtenu exactement le même résultat (+ 9,7%) chez *Cnaphalocrocis medinalis* alimentée avec du riz enrichi en silicium. Le développement larvaire complet reste plus lent que le développement théorique, qui dure 16 jours selon Ali et Gaylor.

Durant cette étude, il a parfois été compliqué d'affirmer avec certitude que la larve avait mué – ou non. En effet, il n'est pas facile de retrouver les exuvies ou capsules céphaliques des larves dans les boîtes de Pétri. Parfois, la larve consommait son exuvie. Une solution serait d'effectuer cette expérimentation en plus petits blocs afin de pouvoir prendre davantage de temps pour l'observation de chaque individu. Par manque de temps, l'ensemble des réplicats a dû être effectué sur la même période, le développement complet de l'oeuf jusqu'à l'adulte prenant plus d'un mois. Ici, il a été question d'observer une centaine d'individus en début d'expérimentation. Le passage d'un stade larvaire à l'autre est d'autant plus difficile à observer quand la larve est petite, les mues et capsules céphaliques étant minuscules. Bien souvent, la capsule céphalique doit être recherchée à l'aide d'un binoculaire pour les premières mues. Au vu du taux de mortalité observé dans la période larvaire, le nombre de réplicats de départ doit être suffisamment élevé pour obtenir suffisamment d'imagos femelles nécessaires à la suite de l'expérimentation. Nous avons utilisé 80 larves nouvellement émergées de chaque modalité pour n'obtenir que 20 et 26 individus adultes, respectivement dans la modalité Si+ et Si-. Au total, 10 femelles ont été utilisées pour étudier la fécondité sur du maïs enrichi en silicium et 17 autres pour étudier la fécondité sur du maïs non enrichi en silicium.

L'article de Nascimento *et al.* (2017) est l'un des rares retrouvés dans la littérature à aborder le développement complet d'un insecte du genre *Spodoptera* dans le cadre d'une expérimentation. Après l'article de Han *et al.* (2015), c'est peut-être l'article qui se rapproche le plus du nôtre en termes de choix de mesures (Table 11). Mais ils ont étudié un modèle différent du nôtre puisqu'ils ont opté pour l'espèce *S. frugiperda* alimentée avec du riz. Le silicium a été appliqué de deux manières dans ce travail. Ils ont testé l'application foliaire et l'application au sol d'acide monosilicique. L'application de silicium foliaire s'est avérée être la méthode d'application qui engendrait les résultats les plus contrastés pour le poids des larves et des nymphes (Table 11). Dans notre expérimentation sur le fitness de *S. exigua*, les larves n'ont pas été pesées. Pour des raisons pratiques, nous avons préféré mesurer leur taille. La taille des larves n'a globalement pas été influencée par la teneur en silicium de la diète.

Une larve alimentée avec une diète de qualité inférieure donnera une nymphe plus petite et légère (Lill & Marquis, 2001) (Table 11). Même si nos résultats montrent que les nymphes sont plus légères et de plus petite taille dans le cas des larves nourries avec du maïs enrichi en silicium, les différences entre les deux modalités ne sont pas significatives. La durée de la période nymphale n'a pas été impactée dans notre expérimentation par la teneur en silicium de la diète ingérée par la larve. Les résultats donnés dans la littérature sont identiques (Table 11). La nymphose a duré en moyenne 10 jours, comme retrouvé dans plusieurs références pour le genre *Spodoptera* (Goussain *et al.*, 2002 ; Baskar *et al.*, 2011 ; Nascimento *et al.*, 2017).

Le sex-ratio d'une population de papillons peut varier au cours des saisons et d'une année à l'autre avec l'abondance et la qualité de la nourriture disponible pour les larves (Owen, 1974 ; Battisti, 1988). Souvent, le sex-ratio est étudié sur deux générations ou plus. En effet, le *fitness* d'une population peut

évoluer sur plusieurs générations en réponse à certains changements dans son environnement. Ainsi, la densité de population mère influençait le sex-ratio de la population fille. Si les individus parents étaient présents en plus forte densité, le pourcentage de mâles retrouvé dans la population descendante de ces individus augmentait. Le sex-ratio est dans ce cas un régulateur de la taille de la population. Lorsque les individus sont trop nombreux par rapport aux ressources alimentaires ou à l'espace disponible, le sex-ratio augmente (le pourcentage de mâles augmente) et la taille de la population finit par diminuer (Owen, 1974 ; Battisti, 1988 ; Myers *et al.*, 1998).

Le sex-ratio des nymphes a été comparé avec les ratios retrouvés dans la littérature. En moyenne, le nombre de femelles est égal au nombre de mâles dans une population de papillons (Owen, 1974). Greenberg *et al.* (2001) ont étudié le pourcentage de femelles de *S. exigua* retrouvé dans une population nourrie avec du chou, du coton, du poivron, de l'amarante ou du tournesol. Ce pourcentage oscillait entre 43,6 et 62,2% selon l'espèce végétale, avec une moyenne de 52%. Chen *et al.* (2018) et Kurra (2012) obtiennent un sex-ratio d'environ 1, le nombre de mâles étant égal au nombre de femelles, pour *S. frugiperda* et *S. litura*. Le ratio théorique est donc fixé à 1, comme retrouvé dans la littérature. Les résultats obtenus ici sont semblables dans le cas de maïs enrichi en silicium, le sex-ratio étant égal à 1. Dans le cas du traitement non enrichi en silicium, le ratio est très hautement significativement différent du ratio théorique. Le nombre de mâles de la population Si- est très inférieur au nombre de femelles puisque le ratio vaut 0,29. Un ratio plus faible indique une proportion de femelles plus élevée et donc une taille de population descendante plus grande. Il est surprenant d'observer une telle variation du sex-ratio sur une période si restreinte. Nous pouvons formuler une hypothèse pour expliquer cela : une diète à haute teneur en silicium a un impact négatif sur la survie des individus femelles de la population. Battisti (1988) explique que les femelles de *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermüller), la Processionnaire du pin, sont plus sensibles que les mâles à une mauvaise qualité de nourriture. Il a en effet observé une mortalité larvaire plus élevée chez les femelles que chez les mâles, lorsque la qualité et la quantité de la diète étaient réduites. Les résultats obtenus ici pourraient être enrichis par une étude du sex-ratio exécutée sur plusieurs générations, et avec un nombre de réplicats plus important. Ceci donnerait une idée plus précise de l'impact qu'a le silicium sur le *fitness* de la population.

La durée de vie de l'imago n'est pas impactée par la teneur en silicium de l'alimentation donnée durant la période larvaire de cet individu. L'adulte a vécu en moyenne un peu moins de 8 jours. La durée de vie des adultes est souvent supérieure à 10 jours dans la littérature (Etman *et al.*, 1979 ; Capinera, 1999 ; Nascimento *et al.*, 2017).

2.2.2. L'oviposition

Le test de non-choix de l'oviposition n'a pas donné de résultats significatifs. Les larves alimentées avec du maïs enrichi en silicium ont pondus un peu plus d'œufs que celles alimentées avec du maïs non-enrichi, ce qui va plutôt à l'encontre des résultats obtenus dans la littérature (Table 11). Normalement, le silicium impacte négativement la ponte des individus qui ont été alimentés avec une plante enrichie en cet élément (Labeyrie, 1978). En effet, comme cité plus haut, une larve ayant reçu une alimentation de moindre qualité se transformera en une nymphe plus petite. Et il existe une corrélation positive entre la taille de la nymphe et la fécondité de la femelle émergeant de cette nymphe (Labeyrie, 1978). Ainsi, il aurait été logique que les femelles issues de nymphes plus petites, auparavant nourries avec du maïs enrichi en silicium, pondent moins que les femelles issues de nymphes plus grandes, nourries à l'état larvaire avec du maïs plus pauvre en silicium.

Il aurait été intéressant d'étudier la viabilité des œufs pondus pour chaque modalité. Nascimento *et al.* (2017) obtiennent des résultats très intéressants avec cette mesure : la viabilité des œufs pondus par

des individus alimentés avec du maïs enrichi en silicium (par apport de silicium au substrat) est diminuée de 39% en comparaison du contrôle !

Dans une autre expérimentation, il a été décidé de réaliser un test de choix pour étudier l'impact qu'a le silicium sur l'oviposition. Deux feuilles de maïs, une de chaque modalité (Si+ et Si-), ont été mises en présence de la femelle. Le choix de ponte de *S. exigua* n'a pas été influencé par la teneur en silicium des feuilles de maïs. Elle a pondu autant d'œufs dans les deux modalités. On trouve des résultats semblables dans la littérature. Le choix du site d'oviposition de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Santos *et al.*, 2012) et de l'aleurode *Bemisia tabaci* (Genn.) (Ferreira *et al.*, 2011) n'a pas été modifié par la présence d'acide silicique dans le substrat de culture des plantes hôtes. Santos *et al.* ont aussi testé l'application d'acide silicique au niveau des feuilles de plants de tomate. L'insecte préférerait pondre sur les plantes contrôle ou, avec la même intensité, sur les plantes ayant reçu du silicium via le substrat de culture. En revanche, il pondait presque moitié moins d'œufs sur la plante ayant reçu le traitement par application foliaire. Il faut cependant préciser que les plants de tomate ne sont pas des accumulateurs de silicium, il est donc logique que le papillon ne perçoive pas la variation entre le plant de contrôle et le plant amendé en silicium via le substrat. Par contre, le test d'application foliaire est intéressant. L'insecte a bien perçu une variation entre un plant n'ayant pas reçu de traitement et un plant aspergé d'acide monosilicique. L'application de silicium au niveau des feuilles modifie la surface de celles-ci, en formant une couche de silice (Fernandes *et al.*, 2009). Le papillon a perçu une modification physique et/ou chimique du substrat de ponte et a préféré pondre sur un plant non enrichi en silicium.

Dans notre expérimentation, il est probable que le papillon n'ait pas perçu de variation dans les composés allélochimiques produits par la feuille de maïs, l'une enrichie en silicium et l'autre non. Ou, s'il l'a perçue, cette modification chimique n'a pas eu d'impact sur son choix de site d'oviposition. Une dernière hypothèse est que les composés allélochimiques émis par la plante n'ont pas été significativement modifiés par la présence d'une haute teneur en silicium.

2.2.3. La mortalité

Goussain *et al.* (2002) ont étudié la mortalité observée pour les six stades larvaires de *S. frugiperda*, alimentée avec du maïs enrichi – ou non – en silicium. Le taux de mortalité observé dans le stade II passait de 14 à 36 % lorsque le contenu en silicium des feuilles de maïs était plus élevé. Les auteurs expliquent que les larves ont eu des difficultés pour s'alimenter dans le cas de maïs riche en silicium car celui-ci forme une barrière mécanique aux mandibules. La mortalité dans le stade VI passait de 8 à 20% lorsque la teneur en silicium des feuilles augmentait. Pour les autres stades, la présence d'une teneur élevée en silicium n'augmentait pas significativement le taux de mortalité. Dans le premier stade larvaire, le taux de mortalité était significativement plus élevé dans le cas d'une diète non-enrichie en silicium. Dans notre étude, aucune tendance claire n'a été mise en évidence ; le taux de mortalité est équivalent dans les deux modalités, quel que soit le stade larvaire étudié (Si et Si-). Si l'on compare nos résultats à ceux de Goussain *et al.* (2002) ou Han *et al.* (2015) on constate que notre taux de mortalité larvaire, identique dans les deux modalités (46,25%), est bien inférieur à ceux repris dans ces études : autour de 60% de mortalité pour une diète non-enrichie en silicium et 80% pour une diète enrichie. La mortalité nymphale est aussi inférieure à celle obtenue par Goussain *et al.* (2002).

Les taux de mortalité larvaire et nymphal retrouvés dans la littérature sont très variables. Nascimento *et al.* (2017) obtiennent des taux très faibles dans le cas d'une diète appauvrie en silicium (24% pour la mortalité larvaire et 0% pour la mortalité nymphale). La qualité de la diète reçue par la larve est probablement l'un des paramètres ayant le plus d'influence sur le taux de mortalité (Slansky, 1982).

Mais un autre paramètre, indépendant à notre étude, a également impacté les taux de mortalité obtenus dans notre expérimentation. La mortalité observée dans les stades IV, V et VI, et probablement une

partie observée dans le stade III, serait due au développement d'un pathogène. Les larves affectées par ce pathogène présentent plusieurs symptômes caractéristiques. Leur couleur devient anormale : jaune lorsque la larve de stade IV ou V est en mutation (Fig. 24-A) ou noire si elle est à son dernier stade larvaire (Fig. 24-B). Leur texture change également : une fois morte, la larve est d'aspect visqueux et elle peut se liquéfier.

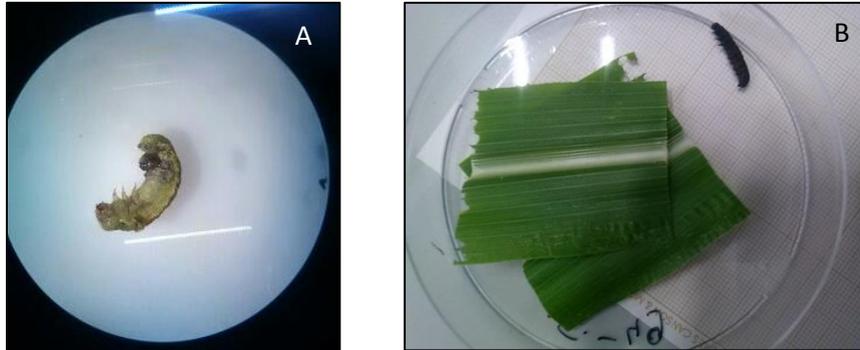


Figure 24: Photo réalisée au binoculaire d'une larve au stade V morte durant sa mutation (A), probablement atteinte par un entomopathogène ; photo d'une larve morte au stade VI, atteinte par le même pathogène (B).

Il est très probable que ce pathogène ait tué certaines chenilles lors de leur nymphose ou, plus tard, lorsqu'elles étaient déjà des nymphes.

Par cette expérience, on ne peut conclure que le silicium impacte ou n'impacte pas la mortalité de *S. exigua* puisque la présence du pathogène a faussé le taux de mortalité, dans l'une comme dans l'autre modalité. Il est possible que durant les premiers stades larvaires, les symptômes engendrés par la bactérie ne soient pas clairement visibles et que la présence de celle-ci augmente le taux de mortalité observé dans ces stades.

Goussain et al. (2002) ont également étudié le pourcentage de cannibalisme observé dans le stade II. Il était de 5,2% chez des larves alimentées avec du maïs non-enrichi en silicium et de 44% chez les larves nourries avec du maïs enrichi en silicium ! Cette importante augmentation du taux de cannibalisme serait due à l'endurcissement des tissus du maïs, qui rendrait difficile l'alimentation des jeunes larves. Ce comportement serait typique chez les chenilles soumises à un stress alimentaire, soit quand la diète est de mauvaise qualité ou qu'elle est présente en quantité insuffisante (Nalim, 1991). Il serait intéressant d'étudier ce type de comportement chez *S. exigua*. Dans nos expérimentations, les chenilles sont isolées afin de permettre leur étude individuelle. Mais du cannibalisme a pu être observé dans les boîtes d'élevage, particulièrement lorsque la densité des larves de derniers stades était importante. Etudier le cannibalisme chez *S. exigua* alimentée avec une diète à teneur en silicium variable serait pertinent pour évaluer l'appétence et la facilité d'ingestion d'une diète enrichie en silicium.

Tableau 11: Illustrations de paramètres de développement influencés par la teneur en silicium de la diète : consommation, durées des stades, ponte et mortalité. La symbolique et le code couleur sont les mêmes que ceux utilisés dans les deux précédents tableaux.

Plante	Insecte	Forme silicium	Conso.	Durée larve	Durée nymphe	Durée vie imago	Poids larve	Poids nymphe	Sex-ratio	Ponte	Mortalité Larvaire (%)	Auteur
		Quantité										
		Fréquence apport										
<i>Zea mays</i> L.	<i>S. frugiperda</i>	Silicate de sodium		NS	NS			NS			II et VI *	Goussain <i>et al.</i> , 2002
		0.0004 g l ⁻¹ sol										
		5, 10, 15, 20 et 25 jours après émergence										
<i>P. annua</i>	<i>S. exempta</i>	Silicate de sodium						*				Massey <i>et al.</i> , 2006
		0,0016 g pot ⁻¹ (hydroponie)										
		Tous les 3 jours										
<i>O. sativa</i> L.	<i>S. frugiperda</i>	A. monosilicique Au sol	**	NS	NS	*** (mâle) * (femelle)	NS	NS	NS	***	NS Larves et nymphes	Nascimento <i>et al.</i> , 2017
		0,23 g kg ⁻¹ sol										
		5 jours après émergence										
<i>O. sativa</i> L.	<i>S. frugiperda</i>	A. monosilicique Spray foliaire	**	NS	NS	*** (mâle) NS (femelle)	*	*	NS	***	NS Larves et nymphes	Nascimento <i>et al.</i> , 2017
		0,036 g Si plante ⁻¹										
		10 et 30 jours après émergence										
<i>O. sativa</i> L.	<i>C. medinalis</i>	Silicate de calcium	**	***	NS		**	***	NS	NS	***	Han <i>et al.</i> , 2015
		0.32 g kg ⁻¹ sol										
		1x, avant transplantation										

VI. Conclusion et perspectives

Dans ce travail, nous avons d'abord étudié l'impact d'un apport d'acide monosilicique sur les plants de maïs. Un premier objectif a été de déterminer la teneur en silicium des feuilles de maïs dans chacun des deux traitements (Si+ et Si-). Ceci a permis de vérifier que l'apport en silicium était suffisant pour augmenter de manière significative la teneur en cet élément dans la plante. Malgré l'augmentation de la concentration en silicium dans les plants, aucun bénéfice de cet apport sur la croissance des plants enrichis n'a été mis en évidence.

Dans un second temps, les feuilles de maïs ont été utilisées dans plusieurs expérimentations portant sur le développement de *S. exigua*. La teneur plus élevée en silicium dans les feuilles de maïs a un impact légèrement négatif sur la quantité de maïs ingérée par des larves de stade V, du moins à court terme. Ces larves nourries pendant trois jours avec une diète enrichie en silicium ont gagné significativement moins de poids que celles nourries avec du maïs non-enrichi en silicium. Avec une quantité digérée proportionnellement plus importante (comme en témoigne la mesure de la digestibilité approximative), le gain de masse corporelle reste inférieur, comme en témoigne l'efficacité de conversion de matériel digéré plus faible.

Cette augmentation de la teneur en silicium a également impacté la durée de la période larvaire. Le développement larvaire a été allongé de deux jours en moyenne pour les chenilles recevant une alimentation enrichie en silicium. La teneur élevée en silicium de la diète a eu un impact négatif sur le développement larvaire. Les nymphes et les adultes ainsi que leur ponte n'ont pas été impactés, à l'exception d'une mesure : le sex-ratio. Le sex-ratio était identique à celui retrouvé dans la littérature pour une alimentation enrichie en silicium. Par contre, dans le cas d'une alimentation non-enrichie, il a chuté de façon importante. Pour 12 femelles, il n'y avait alors que quatre mâles. Il est possible que le silicium impacte négativement la survie des larves femelles (Battisti, 1988). À quel stade que ce soit, le silicium n'a cependant aucun impact sur le taux de mortalité des individus, mâles et femelles confondus. La teneur en silicium des feuilles de maïs n'a finalement pas impacté le choix d'oviposition de *S. exigua*. Lorsque l'on passe en revue l'ensemble des résultats, on peut conclure que la teneur plus élevée en silicium de la diète n'a engendré que des effets négatifs sur le développement et le *fitness* de l'insecte.

Ce travail considère une espèce jusqu'alors non abordée dans la littérature portant sur l'étude de l'impact de diètes à concentrations variables en silicium sur un insecte. Aucune comparaison de l'impact d'une teneur variée en silicium dans un végétal n'a pu être réalisée entre notre étude et la revue littéraire pour l'espèce *S. exigua*. Il serait intéressant de poursuivre ce type d'expériences pour en apprendre davantage sur cette espèce invasive et l'effet que le silicium a sur elle. L'expérience portant sur le sex-ratio de la population pourrait être développée, notamment en réalisant un nombre de réplicats plus important. Il serait aussi utile d'étudier cet indice sur plusieurs générations pour observer l'impact du silicium à long terme. On pourrait également peser les larves tout au long de leur développement. Cet indice est davantage utilisé dans la littérature que la taille des larves. Il donne une estimation plus précise de la croissance des individus. Nous avons pu observer un gain de poids diminuant au cours des trois jours d'expérimentation dans le cas d'une larve alimentée avec du maïs enrichi en silicium. Si la mesure de ce paramètre était allongée, il est possible que la différence de masse entre les deux modalités devienne significative. Une autre mesure serait intéressante à évaluer : le taux de cannibalisme. G *et al.* (2015) ont observé que le taux de cannibalisme de *S. frugiperda* augmentait de façon importante avec la teneur en silicium des feuilles de maïs. On pourrait tenter l'expérience sur *S. exigua*.

Références bibliographiques

- A.-H.-Mackerness, S., 2000. Plant responses to ultraviolet-B (UV-B: 280–320 nm) stress: What are the key regulators? *Plant Growth Regulation*, pp.27–39.
- 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*, 344(3), pp.339–344.
- Abedin, M.D.J., Cotter-Howells, J. & Meharg, A.A., 2002. Arsenic uptake and accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) irrigated with contaminated water. *Plant and Soil*, 240(2), pp.311–319.
- Agarie, S. et al., 1998. Effects of Silicon on Tolerance to Water Deficit and Heat Stress in Rice Plants (*Oryza sativa* L.), Monitored by Electrolyte Leakage. *Plant Production Science*, 1(2), pp.96–103.
- Ahmad, M. & Arif, I.M., 2010. Resistance of beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) to endosulfan, organophosphorus and pyrethroid insecticides in Pakistan. *Crop Protection*, 29(12), pp.1428–1433.
- Alexandre, A. et al., 1997. Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(3), pp.677–682.
- Alhousari, F. & Greger, M., 2018. Silicon and Mechanisms of Plant Resistance to Insect Pests. *Plants*, 7(2), p.33.
- Altindal, D. & Altindal, N., 2017. Plant Volatile Compounds in Growth. In D. K. Choudary et al., eds. *Volatiles and Food Security: Role of Volatiles in Agro-Ecosystems*. Singapore, pp. 1–14.
- Alvarenga, R. et al., 2017. Induction of resistance of corn plants to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) by application of silicon and gibberellic acid. *Bulletin of Entomological Research*, 107(4), pp.527–533.
- Amre, D.K. et al., 1999. Case-control study of lung cancer among sugar cane farmers in India. *Occup Environ Med*, 56, pp.548–552.
- Anderson, P. et al., 2013. Larval host plant experience modulates both mate finding and oviposition choice in a moth. *Animal Behaviour*, 85(6), pp.1169–1175.
- Anon., 1979. Estimated damage and crop loss caused by insects and mite pests 1978. Calif. Dep. Food Agric. Rep.
- Anon., 2014. *Spodoptera exigua* (Noctuelle de la betterave): Biologie. Ephytia,
- Araujo, L., Paschoalino, R.S. & Rodrigues, F.Á., 2015. Microscopic Aspects of Silicon-Mediated Rice Resistance to Leaf Scald. *Phytopathology*, 106(2), pp.132–141.
- Arnon, D.I. & Stout, P.R., 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiology*, pp.371–375.

- Ashraf, M. et al., 2009. Potassium and silicon improve yield and juice quality in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) under salt stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4), pp.284–291.
- Assis, F.A. et al., 2013. The effects of foliar spray application of silicon on plant damage levels and components of larval biology of the pest butterfly *Chlosyne lacinia saundersii* (Nymphalidae).
- Awmack, C.S. & Leather, S.R., 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47, pp.817–844.
- Azidah, A.A. & Sofian-Azirun, M., 2009. Fecundity Study of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on Various Host Plants. *Journal of Entomology*, 3(3), pp.261–266.
- Bakhat, H.F., Hanstein, S. & Schubert, S., 2009. Optimal level of silicon for maize (*Zea mays* L. c.v. AMADEO) growth in nutrient solution under controlled conditions.
- Bakhat, H.F. et al., 2017. Silicon mitigates biotic stresses in crop plants: A review. *Crop Protection*, 104, pp.21–34.
- Barbehenn, R.V., 1993. Silicon : an indigestible marker for measuring food consumption and utilization by insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67, pp.247–251.
- Barcelo, J., Guevara, P. & Poschenrieder, C., 1993. Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. mexicana). *Plant and Soil*, 154(2), pp.249–255.
- Bartoli, F., 1983. The biogeochemical cycle of silicon in two temperate forest ecosystems. *Ecological Bulletins*, 35, pp.469–476.
- Baskar, K. et al., 2011. Bioefficacy of plant extracts against Asian army worm *Spodoptera litura* Fab . (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of Agricultural Technology*, 7(1), pp.123–131.
- Battisti, A., 1988. Host-plant relationships and population dynamics of the Pine Processionary Caterpillar *Thaumetopoea pityocampa*. *Journal of Applied Entomology*, 105, pp.393–402.
- 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), pp.402–412.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F., 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
- Bosnic, P. et al., 2018. Silicon mediates sodium transport and partitioning in maize under moderate salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 155, pp.681–687.
- Bouwhuis, S. et al., 2011. The Forms and Fitness Cost of Senescence: Age-Specific Recapture, Survival, Reproduction, and Reproductive Value in a Wild Bird Population. *The American Naturalist*, 179(1), pp.E15–E27.
- Brizuela, M.A., Detling, J.K. & Cid, M.S., 1986. Silicon Concentration of Grasses Growing in Sites With Different Grazing Histories. *Ecology*, 67(4), pp.1098–1101.

- Burkhardt, J., Dreitz, S., Goldbach, H. E. and Eichert, T. 1999. “Stomatal uptake as an important factor for foliar fertilization”. In *Technology and Application of Foliar Fertilizers: Proceedings of the Second International Workshop on Foliar Fertilization*, 63–72.
- Buttaro, D. et al., 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. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 84(3), pp.300–304.
- CABI, 2018. *Spodoptera exigua* (Beet armyworm). *Invasive Species Compendium*, Oxfordshire, UK, <https://www.cabi.org/isc/datasheet/29808>.
- Cacique, I.S. et al., 2013. Effect of root and leaf applications of soluble silicon on blast development in rice. *Bragantia*, 72(3), pp.304–309.
- Capinera, J.L., 1999. Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae).
- Carver, T.L.W. et al., 1998. Silicon deprivation enhances localized autofluorescent responses and phenylalanine ammonia-lyase activity in oat attacked by *Blumeria graminis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 52(4), pp.245–257.
- Chaoui, A. et al., 1997. Cadmium and zinc induction of lipid peroxidation and effects on antioxidant enzyme activities in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Science*, 127(2), pp.139–147.
- Che, W. et al., 2013. Insecticide Resistance Status of Field Populations of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) From China. *Journal of Economic Entomology*, 106(4), pp.1855–1862.
- Chen, D. et al., 2014. Silicon increases salt tolerance by influencing the two-phase growth response to salinity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(9), pp.2531–2535.
- Chen, D. et al., 2019. Effects of boron, silicon and their interactions on cadmium accumulation and toxicity in rice plants. *Journal of Hazardous Materials*, 367, pp.447–455.
- Chen, X. et al., 2018. Fitness costs of Vip3A resistance in *Spodoptera frugiperda* on different hosts. *Pest management Sciences*.
- Chiba, Y. et al., 2009. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley. *Plant Journal*, 57(5), pp.810–818.
- CIE, 1972. Distribution Maps of Pests. Map No. 302. Wallingford, UK: CAB International.
- Cocker, K.M., Evans, D.E. & Hodson, M.J., 1998. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: Solution chemistry or an in planta mechanism? In *Physiologia Plantarum*. pp. 608–614.
- Collin, B. et al., 2012. Distribution and variability of silicon, copper and zinc in different bamboo species. *Plant and Soil*, 351(1–2), pp.377–387.
- Conley, D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), pp.68-1-68–8.

- Cooke, J. & Leishman, M.R., 2016. Consistent alleviation of abiotic stress with silicon addition: a meta-analysis. *Functional Ecology*, 30(8), pp.1340–1357.
- Cornelis, J. T., Ranger, J., Iserentant, A., & Delvaux, B. (2010). Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes. *Biogeochemistry*, 97(2), 231–245.
- Correia, C.M., Torres-Pereira, M.S. & Torres-Pereira, J.M.G., 1999. Growth, photosynthesis and UV-B absorbing compounds of Portuguese Barbela wheat exposed to ultraviolet-B radiation. *Environmental Pollution*, 104(3), pp.383–388.
- Costa, B.N.S. et al., 2016. Effects of silicon on the growth and genetic stability of passion fruit. *Acta Scientiarum Agronomy*, 38(4), pp.503–511.
- Debona, D., Rodrigues, F.A. & Datnoff, L.E., 2017. Silicon's Role in Abiotic and Biotic Plant Stresses. *Annual Review of Phytopathology*, 55(1), pp.85–107.
- Deshmukh, R.K. et al., 2013. Identification and functional characterization of silicon transporters in soybean using comparative genomics of major intrinsic proteins in Arabidopsis and rice. *Plant Molecular Biology*, 83(4–5), pp.303–315.
- Dessombz, A. et al., 2016. Structural elucidation of silica present in kidney stones coming from Burkina Faso. *Comptes Rendus Chimie*, 19, pp.1573–1579.
- Detmann, K.C. et al., 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 Phytologist*, 196(3), pp.752–762.
- Domiciano, G.P. et al., 2013. Infection process of *Bipolaris sorokiniana* on wheat leaves is affected by silicon. *Tropical Plant Pathology*, 38(3), pp.258–263.
- Doncheva, S. et al., 2009. Silicon amelioration of manganese toxicity in Mn-sensitive and Mn-tolerant maize varieties. *Environmental and Experimental Botany*, 65(2–3), pp.189–197.
- Dorairaj, D. & Ismail, M.R., 2017. Distribution of silicified microstructures, regulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase and lodging resistance in silicon and paclobutrazol mediated *Oryza sativa*. *Frontiers in Physiology*, 8(JUL), pp.1–19.
- Dorairaj, D. et al., 2017. Influence of silicon on growth, yield, and lodging resistance of MR219, a lowland rice of Malaysia. *Journal of Plant Nutrition*, 40(8), pp.1111–1124.
- Du, L. et al., 2009. Effect of Cotton Cultivar on Development and Reproduction of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) and Its Predator *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(4), pp.1278–1283.
- Dyar, H.G., 1984. Preparatory stages of *Laphygma flavimaculata*, Harv., and other notes. *The Canadian Entomologist*, pp.65–69.
- Ellis, J.R. et al., 1995. Division s-4-soil fertility & plant nutrition. *Soil Science Society of America Journal*, 59, pp.848–852.
- Epstein, E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(1), pp.11–17.

- Epstein, E., 1999. Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50, pp.641–664.
- Epstein, E., 2009. Silicon : its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology*, pp.155–160.
- Ehrlich, H. et al., 2010. Modern Views on Desilicification: Biosilica and Abiotic Silica Dissolution in Natural and Artificial Environments. *Chemical Reviews*, 110(8), pp.4656–4689.
- Etman, A.A.M. & Hooper, G.H.S., 1979. Developmental and reproductive biology of *Spodoptera litura* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Aust. ent. Soc.*, 18(1974), pp.363–372.
- Exley, C., 2009. Silicon in life: Whiter biological silicification? *Biosilica in Evolution, Morphogenesis, and Nanobiotechnology*. pp. 174–183.
- Farahani, S., Naseri, B. & Talebi, A.A., 2011. Comparative life table parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera, noctuidae) on five host plants. *Journal of the Entomological Research Society*, 13(1), pp.91–101.
- Farooq, M.A. et al., 2013. Alleviation of cadmium toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes; suppressed cadmium uptake and oxidative stress in cotton. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 96, pp.242–249.
- Fauteux, F. et al., 2006. The protective role of Si in the Arabidopsis-powdery mildew pathosystem. *PNAS*, 103(46), pp.17554–17559.
- Feng, J. et al., 2010. Silicon supplementation ameliorated the inhibition of photosynthesis and nitrate metabolism by cadmium (Cd) toxicity in *Cucumis sativus* L. *Scientia Horticulturae*, 123(4), pp.521–530.
- Feng, J. P., Shi, Q. H. & Wang, X. F., 2009. Effects of Exogenous Silicon on Photosynthetic Capacity and Antioxidant Enzyme Activities in Chloroplast of Cucumber Seedlings Under Excess Manganese. *Agricultural Sciences in China*, 8(1), pp.40–50.
- Fernandes, A.L.T. et al., 2009. Utilização do silício no controle de pragas e doenças do café irrigado. *Agronomy*, 6, pp.11–52.
- Ferreira, R.S., Moraes, J.C. & Antunes, C.S., 2011. Silicon Influence on Resistance Induction on against *Bemisia tabaci* Biotype B (Genn.) (Hemiptera: Aleyrodidae) and on Vegetative Development in Two Soybean Cultivars. *Neotropical Entomology*, 40(4), pp.495–500.
- French, R.A., 1969. Migration of *Laphygma exigua* Hubner (Lepidoptera : Noctuidae) to the British Isles in Relation to Large-Scale Weather Systems. *Journal of Animal Ecology*, 38(1), pp.199-210
- Fye, R.E. & McAda, W.C., 2009. Laboratory studies on the development, longevity, and fecundity of six lepidopterous pests of cotton in Arizona.
- Galvez, L. et al., 1987. Silicon interactions with manganese and aluminum toxicity in sorghum. *Journal of Plant Nutrition*, 10(9–16), pp.1139–1147.
- Gong, H. et al., 2003. Effects of Silicon on Growth of Wheat Under Drought. *Journal of Plant Nutrition*, 5, pp.1055–1063.
- González, L.C. et al., 2015. Daños por *Spodoptera frugiperda* Smith en maíz en función de nitrógeno , potasio y silicio. *Rev. Protección Veg.*, 30(3), pp.176–184.

- Goussain, M.M. et al., 2002. Efeito da Aplicação de Silício em Plantas de Milho no Desenvolvimento Biológico da Lagarta-do-Cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Neotropical Entomology*, 31(2), pp.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). *Neotropical Entomology*, 34(5), pp.807–813.
- Greenberg, S.M. et al., 2001. Feeding and Life History of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera : Noctuidae) on Different Host Plants. *Arthropod biology*, 94(4), pp.566–575.
- Grégoire, C., 2013. Caractérisation du mécanisme d'absorption du silicium par *Equisetum arvense*.
- Grégoire, C. et al., 2012. Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant *Equisetum arvense*. *Plant Journal*, 72(2), pp.320–330.
- Guerra, A.M.N.M. et al., 2013. Resistência do algodoeiro à ferrugem tropical potencializada pelo silício. *Bragantia*, 72(3), pp.279–291.
- Guével, M.H., Menzies, J.G. & Bélanger, R.R., 2007. Effect of root and foliar applications of soluble silicon on powdery mildew control and growth of wheat plants. *European Journal of Plant Pathology*, 119(4), pp.429–436.
- Guo, W. et al., 2005. Effect of silicate on the growth and arsenate uptake by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings in solution culture. *Plant and Soil*, 272(1–2), pp.173–181.
- Habibi, G., Norouzi, F. & Hajiboland, R., 2014. Silicon alleviates salt stress in pistachio plants. *Progress in Biological Sciences*, 4(2), pp.189–202.
- Hamilton, D.H., 1969. Nutrient limitation of summer phytoplankton growth in Cayuga lake.
- Hammond, K.E., Evans, D.E. & Hodson, M.J., 1995. Aluminium/silicon interactions in barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. *Plant and Soil*, 173(1), pp.89–95.
- Han, Y. et al., 2015. Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *PLoS ONE*, 10(4), pp.1–13.
- Handreck, K.A. & Jones, L.H.P., 1968. Studies of silica in the oat plant. *Plant and Soil*, 29(3), pp.449–459.
- Hartley, S.E. et al., 2015. Defending the leaf surface: intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply. *Frontiers in Plant Science*, 6, pp.1–8.
- Hasanuzzaman, M. et al., 2018. The role of sulfur in plant abiotic stress tolerance: molecular interactions and defense mechanisms. In *Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance*. pp. 221–252.
- He, W. et al., 2015. High levels of silicon provided as a nutrient in hydroponic culture enhances rice plant resistance to brown planthopper. *Crop Protection*, 67, pp.20–25.
- Heil, M., 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist*, 178(1), pp.41–61.

- Higashi, T. & Shinagawa, A., 1981. Phosphorus Sorption by Al(Fe)-Humus Complexes in Volcanic Ash Soils. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University*, 17, pp.253–258.
- Hodson, M.J. et al., 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany*, 96(6), pp.1027–1046.
- Hodson, M.J., 2016. The development of phytoliths in plants and its influence on their chemistry and isotopic composition. Implications for palaeoecology and archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 68, pp.62–69.
- Horiguchi, T. & Morita, S., 1987. Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants VI. effect of silicon on alleviation of manganese toxicity of barley. *Journal of Plant Nutrition*, 10(17), pp.2299–2310.
- Horna, R. 2007. Efectos del silicio en la nutrición vegetal- producción de silicio orgánico. *Agripitus*.
- Idris, A.B. & Emelia, O., 2001. Development and feeding behaviour of *Spodoptera exigua* L. (Lepidoptera: Noctuidae) on Different Food Plants. *OnLine Journal of Biological Sciences*, pp.1161–1164.
- Imai, H., 1981. Effect of equilibrium pH on P absorption by andosols. *Soil Science and Plant Nutrition* 52, pp.11-19.
- Islam, A. & Saha, R.C., 1969. Effects of silicon on the chemical composition of rice plants. *Plant and Soil*, XXX(3), pp.446–458.
- Jones, L.H.P. & Handreck, K.A., 1967. Silica In Soils, Plants, and Animals. *Advances in Agronomy*, 19(C), pp.107–149.
- Kanto, T. et al., 2006. Suppressive effect of liquid potassium silicate on powdery mildew of strawberry in soil. *Journal of General Plant Pathology*, 72(3), pp.137–142.
- Kelly, E.F., Chadwick, O.A. & Hilinski, T.E., 1998. The effect of plants on mineral weathering. In *Biogeochemistry*. pp. 21–53.
- Khan, W.U.D. et al., 2018. Silicon nutrition mitigates salinity stress in maize by modulating ion accumulation, photosynthesis, and antioxidants. *Photosynthetica*, 56(4), pp.1047–1057.
- Khan, W. ud D. et al., 2015. Silicon application improves germination and vegetative growth in maize grown under salt stress. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 52(4), pp.937–944.
- Kidd, P.S. et al., 2001. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 52(359), pp.1339–1352.
- Kim, Y. & Kim, Na., 1997. Cold Hardiness in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiological and Chemical Ecology*, pp.1117–1123.
- Kumar, S. et al., 2017. Mechanism of silica deposition in sorghum silica cells. *New Phytologist*, 213(2), pp.791–798.
- Kurra, S., 2012. Comparison of Two Host Plants for Food Utilisation and Associated Developmental Changes in *Spodoptera litura* Fab. (Lepidoptera: Noctuidae). *Hexapoda*, 19(1), pp.51–68.

- Labeyrie, V., 1978. The Significance of the Environment in the Control of Insect Fecundity. *Annual Review of Entomology*, 23(1), pp.69–89.
- Lancashire, B.Y.P.D. et al., 1991. A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology*, 119, pp.561–601.
- Lanning, F.C., 1980. Silica and Ash Content and Depositional Patterns in Tissues of Mature *Zea mays* L. *Plants* *. *Annals of Botany*, 45, pp.549–554.
- Laporte, S., 2005. Comment lire une courbe de survie ? *mt*, 11, pp.419–423.
- Lehner, A. et al., 2008. Protection mechanisms in the resurrection plant *Xerophyta viscosa*: Cloning, expression, characterisation and role of XvINO1, a gene coding for a myo-inositol 1-phosphate synthase. *Functional Plant Biology*, 35(1), pp.26–39.
- Leslie, E., 2019. Transporters and arsenic toxicity. *Drug Metabolism and Pharmacokinetics*, 34(1), p.S6.
- Lewin, J. & Reimann, B.E.F., 1969. Silicon and Plant Growth. *Annual Review of Plant Physiology*, 20(1), pp.289–304.
- Li, P. et al., 2012. Silicon ameliorates manganese toxicity by regulating manganese transport and antioxidant reactions in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Soil*, 354(1–2), pp.407–419.
- Liang, Y. et al., 2003. Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. *New Phytologist*, 172, pp.63–72.
- Liang, Y.C. et al., 2005. Effects of foliar- and root-applied silicon on the enhancement of induced resistance to powdery mildew in *Cucumis sativus*. *Plant Pathology*, 54(5), pp.678–685.
- Liang, Y.C. et al., 1994. Silicon availability and response of rice and wheat to silicon in calcareous soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25(13–14), pp.2285–2297.
- Liang, Y. et al., 2015. *Silicon in Agriculture: From Theory to Practice*. Springer, Dordrecht.
- Liang, Y. et al., 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. *Environmental Pollution*, 147(2), pp.422–428.
- Liang, Y., Wong, J.W.C. & Wei, L., 2005. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere*, 58(4), pp.475–483.
- Lill, J.T. & Marquis, R.J., 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia*, 126(3), pp.418–428.
- Lindeborg, M., 2007. Intressanta fynd av storfjärilar (Macrolepidoptera) i Sverige 2006. *Entomologisk Tidskrift*, 128(1–2), pp.19–32.
- Lins, U. et al., 2002. Structure, morphology, and composition of silicon biocomposites in the palm tree *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. *Protoplasma*, 220(1–2), pp.89–96.
- Lopez, V. et al., 2014. FAO's support towards the sustainable management of beet armyworm (*Spodoptera exigua*) in Jamaica. *Proceedings of the Caribbean Food Crops Society*, 50, pp.38–48.

- Lucas Y. 2001. The role of plants in controlling rates and products of weathering: importance of biological pumping. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29: 135–163.
- Lux, T. et al., 2003. The dynamics of silicon deposition in the sorghum root endodermis. *New Phytologist*, 158(3), pp.437–441.
- Ma, J.F. & Yamaji, N., 2008. Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65(19), pp.3049–3057.
- Ma, J.F., 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 50(1), pp.11–18.
- Ma, J.F. & Takahashi, E., 1990a. The effect of silicic acid on rice in a P-deficient soil. *Plant and Soil*, 126(1), pp.121–125.
- Ma, J. & Takahashi, E., 1990b. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. *Plant and Soil*, 126(1), pp.115–119.
- Ma, J.F. & Takahashi, E., 2002. Soil, fertilizer and plant silicon research in Japan.
- Ma, J.F. & Yamaji, N., 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*, 11(8), pp.392–397.
- Ma, J.F. et al., 2006. A silicon transporter in rice. *Nature*, 440(7084), pp.688–691
- Ma, J.F. et al., 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448(7150), pp.209–212.
- Ma, J.F. et al., 2008. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(29), pp.9931–9935.
- Ma, J.F., Miyake, Y. & Takahashi, E., 2001. Chapter 2 Silicon as a beneficial element for crop plants. *Studies in Plant Science*, 8(C), pp.17–39.
- Ma, J.F., Yamaji, N. & Mitani-Ueno, N., 2011. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, 87(7), pp.377–385.
- Ma, J.F., Nishimura, K. & Takahashi, E., 1989. Effect of silicon on the growth of rice plant at different growth stages. *Soil Science and Plant Nutrition*, 35(3), pp.347–356.
- Maksimović, J.D. et al., 2012. Silicon ameliorates manganese toxicity in cucumber by decreasing hydroxyl radical accumulation in the leaf apoplast. *Journal of Experimental Botany*, 63(7), pp.2411–2420.
- Malav, J.K. & Ramani, G.P., 2015. Effect of Silicon and Nitrogen nutrition on major pest and disease intensity in low land rice. *African Journal of Agricultural Research*, 10(33), pp.3234–3238.
- Mali, M. & Aery, N.C., 2008. Influence of Silicon on Growth , Relative Water Contents and Uptake of Silicon , Calcium and Potassium in Wheat Grown in Nutrient Solution. *Journal of Plant Nutrition*, 31, pp.1867–1876.
- Mardani-Talaei, M. et al., 2012. Life History Studies of the Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on 10 Corn Hybrids. *Journal of the Entomological Research Society*, 14(3), pp.9–18.

- Markheiser, A. et al., 2018. Physical factors influencing the oviposition behaviour of European grapevine moths *Lobesia botrana* and *Eupoecilia ambiguella*. *Journal of Applied Entomology*, 142(1–2), pp.201–210.
- Massey, F.P. & Hartley, S.E., 2009. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 78, pp.281–291.
- 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. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), pp.595–603.
- Massey, F.P. & Hartley, S.E., 2006. Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: Impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), pp.2299–2304.
- Matichenkov, V.V. & Calvert, D.V., 2002. Silicon as a beneficial element for sugarcane. *Journal American Society of Sugarcane Technologies*, 22.
- Matoh, T., Kairusmee, P. & Takahashi, E., 1986. Salt-Induced Damage to Rice Plants and Alleviation Effect of Silicate. *Soil Science and Plant Nutrition*, 32(2), pp.295–304.
- McKeague, J.A. & Cline, M.G., 1963. Silica in soils. *Advances in Agronomy*, 15(802), pp.339–396.
- McKersie, B.D. & Tomes, D.T., 1980. Effects of dehydration treatments on germination, seedling vigour, and cytoplasmic leakage in wild oats and birdsfoot trefoil. *Canadian Journal of Botany*, 58(4), pp.471–476.
- McKersie, B.D., Hucl, P. & Beversdorf, W.D., 1982. Solute leakage from susceptible and tolerant cultivars of *Phaseolus vulgaris* following ozone exposure. *Canadian Journal of Botany*, 60(1), pp.73–78.
- McNaughton, S.J. & Tarrant, J.L., 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 80(3), pp.790–791.
- Meunier, J.D., Colin, F. & Alarcon, C., 1999. Biogenic silica storage in soils. *Geology*, 27(9), pp.835–838.
- Mitani, N., Yamaji, N. & Ma, J.F., 2009a. Identification of maize silicon influx transporters. *Plant and Cell Physiology*, 50(1), pp.5–12.
- Mitani, N. et al., 2009b. Identification and Characterization of Maize and Barley Lsi2-Like Silicon Efflux Transporters Reveals a Distinct Silicon Uptake System from That in Rice. *The Plant Cell Online*, 21(7), pp.2133–2142.
- Mitani, N. et al., 2011. Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *Plant Journal*, 66(2), pp.231–240.
- Mitra, G.N., 2015. Regulation of nutrient uptake by plants: A biochemical and molecular approach.
- Moise, E.R.D. et al., 2019. Plant silicon effects on insect feeding dynamics are influenced by plant nitrogen availability. *The Netherlands Entomologist Society*, pp.1–7.

- Montpetit, J. et al., 2012. Cloning, functional characterization and heterologous expression of TaLsi1, a wheat silicon transporter gene. *Plant Molecular Biology*, 79(1–2), pp.35–46.
- Moraes, J.C. et al., 2008. Feeding non-preference of the corn leaf aphid *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae) to corn plants (*Zea mays* L.) treated with silicon. *Ciência e Agrotecnologia*, 29(4), pp.761–766.
- Motomura, H., Fujii, T. & Suzuki, M., 2004. Silica deposition in relation to ageing of leaf tissues in *Sasa veitchii* (Carrière) Rehder (Poaceae: Bambusoideae). *Annals of Botany*, 93(3), pp.235–248.
- Mumm, R. & Dicke, M., 2010. Variation in natural plant products and the attraction of bodyguards involved in indirect plant defense. *Canadian Journal of Zoology*, 88(7), pp.628–667.
- Myers, J.H., Boettner, G. & Elkinton, J., 1998. Maternal effects in gypsy moth : only sex ratio varies with population density. *Ecology*, 79(1), pp.305–314.
- Nascimento, A.M. et al., 2017. Silicon application promotes rice growth and negatively affects development of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Journal of Applied Entomology*, 142(1–2), pp.241–249.
- Nelson, C.J., Seiber, J.N. & Brower, L.P., 1981. Seasonal and intraplant variation of cardenolide content in the California milkweed, *Asclepias eriocarpa*, and implications for plant defense. *Journal of Chemical Ecology*, 7(6), pp.981–1010.
- Nelwamondo, A. & Dakora, F.D., 1999. Silicon promotes nodule formation and nodule function in symbiotic cowpea (*Vigna unguiculata*). *New Phytologist*, 142(3), pp.463–467.
- Neri, D.K., Moraes, J.C. & Gavino, M.A., 2005. Interaction of silicon with growth regulating insecticide in the management of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. SMITH, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) in corn plants. *Cienc. agrotec*, 29(6), pp.1167–1174.
- Neri, D.K.P. et al., 2009. Influência do silício na suscetibilidade de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) ao inseticida lufenuron e no desenvolvimento de plantas de milho. *Ciência Rural*, 39(6), pp.1633–1638.
- Neu, S., Schaller, J. & Dudel, E.G., 2017. Silicon availability modifies nutrient use efficiency and content, C : N : P stoichiometry, and productivity of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, pp.3–10.
- Neumann, D. & Zur Nieden, U., 2001. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. *Phytochemistry*, 56(7), pp.685–692.
- Nies, D.H., 1996. Microbial Heavy-metal resistance. *Journal of Biotechnology*, 52(2), pp.75–80.
- Nwugo, C.C. & Huerta, A.J., 2008. Effects of silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium. *Plant and Soil*, 311(1–2), pp.73–86.
- Obihara, C.H. & Russell, E.W., 1972. Specific Adsorption of Silicate and Phosphate By Soils. *Journal of Soil Science*, 23(1), pp.105–117.
- Owen, D.F., 1974. Seasonal change in sex ratio in *Acraea quirina* (F.) (Lep. Nymphalidae), and notes on the factors causing distortions of the sex ratio in butterflies. *Ent. scand.*, 5, pp.110–114.

- Park, Y. et al., 2019. Identification of Optimal Concentration of Silicon Application and Its Roles in Uptake of Essential Nutrients in Soybean (*Glycine max* L.). *J. Crop Sci. Biotech.*, 22(1), pp.1–10.
- Peterson, S.S., Scriber, J.M. & Coors, J.G., 1988. Silica, Cellulose and Their Interactive Effects on the Feeding Performance of the Southern Armyworm, *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 61(2), pp.169–177.
- Prabagar, S., Hodson, M.J. & Evans, D.E., 2011. Silicon amelioration of aluminium toxicity and cell death in suspension cultures of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Environmental and Experimental Botany*, 70(2–3), pp.266–276.
- Prado Figueroa, M. et al., 2008. Biosilicification (chalcedony) in human cerebral cortex, hippocampus and cerebellum from aged patients. *Micron*, 39, pp.859–867.
- Puppe, D. et al., 2015. The protozoic Si pool in temperate forest ecosystems - Quantification, abiotic controls and interactions with earthworms. *Geoderma*, 243–244, pp.196–204.
- Ratzka, A. et al., 2002. Disarming the mustard oil bomb. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(17), pp.11223–11228.
- Rausher, M.D., 1978. Search Image for Leaf Shape in a Butterfly. *Science*, 200, pp.1071–1073.
- Rausher, M.D., 1979. Egg recognition: Its advantage to a butterfly. *Animal Behaviour*, 27(PART 4), pp.1034–1040.
- Raven, J.A., 2003. Cycling silicon – the role of accumulation in plants. *New Phytologist*, 158, pp.419–430.
- Reynolds, O.L. et al., 2016. Silicon: Potential to Promote Direct and Indirect Effects on Plant Defense Against Arthropod Pests in Agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 7(June), pp.1–13.
- Reynolds, O.L. et al., 2017. Silicon Supplementation Alters the Composition of Herbivore Induced Plant Volatiles and Enhances Attraction of Parasitoids to Infested Rice Plants. *Frontiers in Plant Science*, 8(July), pp.1–8.
- Richmond, K.E. & Sussman, M., 2003. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(3), pp.268–272.
- Rizwan, M. et al., 2012. Effect of silicon on reducing cadmium toxicity in durum wheat (*Triticum turgidum* L. cv. Claudio W.) grown in a soil with aged contamination. *Journal of Hazardous Materials*, 209–210, pp.326–334.
- Rogalla, H. & Römheld, V., 2002. Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. *Plant, Cell and Environment*, 25(4), pp.549–555.
- Samuels, A.L. et al., 1991. Mobility and deposition of silicon in cucumber plants. *Plant, Cell & Environment*, 14(5), pp.485–492.
- Sanglard, L.M.V.P. et al., 2016. The role of silicon in metabolic acclimation of rice plants challenged with arsenic. *Environmental and Experimental Botany*, 123, pp.22–36.

- Sangster, A.G. & Parry, D.W., 1976. Endodermal Silicon Deposits and Their Linear Distribution in Developing Roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench . *Annals of Botany*, (iii), pp.361–371.
- Sangster, A.G., 1978. Silicon in the Roots of Higher Plants. *American Journal of Botany*, 65(9), p.929.
- Santos, M.C. et al., 2012. Effect of silicon on behavioral aspects and life history of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae). *RBAS*, 2(1), pp.76–88.
- Savant, N.K., Datnoff, L.E. & Snyder, G.H., 1997. Depletion of plant-available silicon in soils: A possible cause of declining rice yields. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 28(13–14), pp.1245–1252.
- Savant, N.K. et al., 1999. Silicon nutrition and sugarcane production: A review. *Journal of Plant Nutrition*, 22(12), pp.1853–1903.
- Savvas, D. et al., 2008. Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections. *Environmental and Experimental Botany*, 65(1), pp.11–17.
- Schuman, M.C., Barthel, K. & Baldwin, I.T., 2012. Herbivory-induced volatiles function as defenses increasing fitness of the native plant *Nicotiana attenuata* in nature. *eLife*, 1, pp.1–29.
- Seckbach, J. & Kocielek, J.P., 2011. Diatoms: General Introduction. In *The Diatom World*.
- Seebold, K.W. et al., 2001. The Influence of Silicon on Components of Resistance to Blast in Susceptible, Partially Resistant, and Resistant Cultivars of Rice. *Phytopathology*, 91(1), pp.63–69.
- Senthil Kumar, N., Murugan, K. & Zhang, W., 2007. Additive interaction of *Helicoverpa armigera* Nucleopolyhedrovirus and Azadirachtin. *BioControl*, 53(6), pp.869–880.
- Shannag, H.K., Capinera, J.L. & Freihat, N.M., 2015. Effects of Neem-Based Insecticides on Consumption and Utilization of Food in Larvae of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of Insect Science*, 15, pp.1–6
- Shen, X. et al., 2010. Growth, Physiological Attributes and Antioxidant Enzyme Activities in Soybean Seedlings Treated With or Without Silicon Under UV-B Radiation Stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196(6), pp.431–439.
- Shi, G. et al., 2010. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, 61(1), pp.45–52.
- Showler, A.T., 2001. *Spodoptera exigua* oviposition and larval feeding preferences for pigweed, *Amaranthus hybridus*, over squaring cotton, *Gossypium hirsutum*, and a comparison of free amino acids in each host plant. *Journal of Chemical Ecology*, 27(10), pp.2013–2028.
- Silva, A.A. et al., 2014. Biologia de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em Algodoeiro de Fibra Colorida Tratado com Silício. *EntomoBrasilis*, 7(1), pp.65–68.
- Silveira, M.L. et al., 2012. Use of warm-season grasses managed as bioenergy crops for phytoremediation of excess soil phosphorus. *Agronomy Journal*, 105(1), pp.95–100.

- Siminovitch, D. et al., 1964. The quantitative estimation of frost injury and resistance in black locust, alfalfa, and wheat tissues by determination of amino acids and other ninhydrin-reacting substances released after thawing. *Canadian Journal of Botany*, 42, pp.637–649.
- Sivarajasingham, S., Alexander, L.T., Cady, J.G. & Cline, M.G., 1962. *Advan. Agron.* 14, pp.1-60.
- Slansky, F., 1982. Insect Nutrition: An Adaptationist's Perspective. *The Florida Entomologist*, 65(1), p.45.
- Smaghe, G. et al., 2000. Estudios de resistencia a tebufenocida en *Spodoptera exigua*. *Bol. San. Veg. Plagas*, 26, pp.475–481.
- Sommer, M. et al., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes - A review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 169(3), pp.310–329.
- Song, A. et al., 2009. Silicon-enhanced resistance to cadmium toxicity in *Brassica chinensis* L. is attributed to Si-suppressed cadmium uptake and transport and Si-enhanced antioxidant defense capacity. *Journal of Hazardous Materials*, 172(1), pp.74–83.
- Song, A. et al., 2011. The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant and Soil*, 344(1), pp.319–333.
- Song, Z., Müller, K. & Wang, H., 2014. Biogeochemical silicon cycle and carbon sequestration in agricultural ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 139, pp.268–278.
- Stewart, S.D., Layton, M.B. & Williams, M.R., 1996. Occurrence and control of beet armyworm outbreaks in the cotton belt. *Proceedings, Beltwide Cotton Conference*, 2, pp.846–848.
- Struyf, E., Smis, A. & Damme, S. Van, 2009. The Global Biogeochemical Silicon Cycle. *Silicon*, 1, pp.207-213.
- Sun, W. et al., 2010. Silicon-enhanced resistance to rice blast is attributed to silicon-mediated defence resistance and its role as physical barrier. *European Journal of Plant Pathology*, 128(1), pp.39–49.
- Takahashi, E., Ma, J.F. & Miyake, Y., 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *Comments on Agricultural and Food Chemistry*, 2, pp. 99-102.
- Talekar, N.S. & Shelton, A.M., 1992. Management of the Environment Management of the Environment. *Annual Review of Entomology*, (92), pp.275–301.
- Tantawy, A.O. & Rakha, F.A., 1964. Studies on natural populations of *Drosophila*. IV. Genetic variances of and correlations between four characters in *D. melanogaster* and *D. simulans*. *Genetics*, 50(December), pp.1349–1355.
- Taylor, J.E. & Riley, D.G., 2008. Artificial infestations of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), used to estimate an economic injury level in tomato. *Crop Protection*, 27(2), pp.268–274.
- Tisdale, R.A. & Sappington, T.W., 2001. Realized and Potential Fecundity, Egg Fertility, and Longevity of Laboratory-Reared Female Beet Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Under Different Adult Diet Regimes. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3), pp.415–419.

- Toth, S.J., 1939. The stimulating effects of silicates on plant yields in relation to anion displacement. *Soil Science*, 47, pp.123–141.
- Tremewan, W.G., 2002. Interesting Lepidoptera at m.v. light in West Cornwall (V.C. 1), 2001. *Entomologist's Gazette*.
- Tuna, C. et al., 2007. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants. *Environmental and Experimental Botany*, 62(1), pp.10–16.
- Turlings, T.C.J. et al., 1997. The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits : possible consequences for their natural enemies. *Biological Control*, 129(11), pp.2005–2006.
- Uriz, A., Turon, X. & Becerro, M.A., 2003. Siliceous Spicules and Skeleton Frameworks in Sponges : Origin, Diversity, Ultrastructural Patterns, and Biological Functions. *Miscoscopy Research and Technique*, 62, pp.279–299.
- Vaculík, M. et al., 2012. Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. *Annals of Botany*, 110(2), pp.433–443.
- Varanda, E.M. & Pais, M.P., 2006. Insect folivory in *Didymopanax vinosum* (Apiaceae) in a vegetation mosaic of Brazilian cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2b), pp.671–680.
- Villareal, C. & Juliano, B.O., 1989. Variability in contents of thiamine and riboflavin in brown rice , crude oil in brown rice and bran-polish , and silicon in hull of IR rices. *Plant Foods for Human Nutrition*, 39, pp.287–297.
- Vitousek, P.M. et al., 1997. Human Domination of Earth ' s Ecosystems. *Science*, 277, pp.494-499.
- Vitousek, P.M. et al., 2009. Nutrient Imbalances in Agricultural Development. *Science*, 324.
- Voronkov, M.G., 1975. Chapter 27. Silicon in Biology and Medicine. *Annual Reports in Medicinal Chemistry*. Academic Press, pp. 265–273.
- Wahyu Trisnawati, D., Susetya Putra, N. & Heru Purwanto, B., 2017. Pengaruh Nitrogen dan Silika terhadap Pertumbuhan dan Perkembangan *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) pada Kedelai. *Planta Tropika: Journal of Agro Science*, 5(1), pp.52–61.
- Waldbauer, G.P., 1962. The Consumption and Utilization of Food by Insects.
- Wallace, A., 1989. Relationships among nitrogen, silicon, and heavy metal uptake by plants. *Soil Science*, 147(6), pp.457–460.
- Wang, J. et al., 1992. Computer, Simulated Evaluation of Possible Mechanisms for Sequestering Metal Ion Activity in Plant Vacuoles. *Plant Physiology*, 99, pp.621–626.
- Wang, H.-S. et al., 2014. Identification of Two Cucumber Putative Silicon Transporter Genes in *Cucumis sativus*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34(2), pp.332–338.
- Whan, J.A., Dann, E.K. & Aitken, E.A.B., 2016. Effects of silicon treatment and inoculation with *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* on cellular defences in root tissues of two cotton cultivars. *Annals of Botany*, 118(2), pp.219–226.

- Whitton, B.A., 2012. Introduction to the Cyanobacteria. In *Ecology of Cyanobacteria II*. p. 1.
- 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 Physiology*. pp. 404–409.
- Williams, K.S. & Gilbert L.E., 1981. Insects as Selective Agents on Plant Vegetative Morphology : Egg Mimicry Reduces Egg Laying by Butterflies. *Science*, 212, pp.467–469.
- Winiarska, G., 2002. Butterflies and moths (Lepidoptera) in urban habitats: the moths of Warsaw. *Fragmenta faunistica*, 45(Disney 1993), pp.131–145.
- Wiseman, B.R., Carpenter, J.E. & Wheeler, G.S., 1996. Growth Inhibition of Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Larvae Reared on Leaf Diets of Non-Host Plants. *The Florida Entomologist*, 79(3), p.302.
- Xu, C.X., Ma, Y.P. & Liu, Y.L., 2015. Effects of silicon (Si) on growth, quality and ionic homeostasis of aloe under salt stress. *South African Journal of Botany*, 98, pp.26–36.
- Yadav, S.K., 2010. Cold stress tolerance mechanisms in plants. *Sustainable agriculture volume 2*. pp. 606–616.
- Yamaji, N. et al., 2012. Functional Characterization of a Silicon Transporter Gene Implicated in Silicon Distribution in Barley. *Plant Physiology*, 160(3), pp.1491–1497.
- Yamaji, N. et al., 2015. Orchestration of three transporters and distinct vascular structures in node for intervascular transfer of silicon in rice. , 112(36).
- Yan, G. et al., 2018. Silicon acquisition and accumulation in plant and its significance for agriculture. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(10), pp.2138–2150.
- Yeo, A.R. et al., 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 & Environment*, 22(5), pp.559–565.
- Yonow, T. et al., 2018. Considering biology when inferring range-limiting stress mechanisms for agricultural pests: a case study of the beet armyworm. *Journal of Pest Science*, 91(2), pp.523–538.
- Yuvakkumar, R. et al., 2011. Influence of Nanosilica Powder on the Growth of Maize Influence of Nanosilica Powder on the Growth of Maize Crop (*Zea Mays* L .). *International Journal of Green Nanotechnology*, 3, pp.180–190.
- Zhang, G. et al., 2013. Stimulation of phenolic metabolism by silicon contributes to rice resistance to sheath blight. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176(1), pp.118–124.
- Zheng, X.L. et al., 2011. A review of geographic distribution, overwintering and migration in *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of the Entomological Research Society*, 13(3), pp.39–48.
- Zlatev, Z.S. & Yordanov, I.T., 2005. Effects of Soil Drought on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence in Bean Plants. *Plant Physiology*, 30, pp.3–18.