

Silicium et plantes terrestres

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

Généralités

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

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

En fonction de la valeur du rapport des teneurs molaires de silicium et de calcium (Si / Ca) on distingue des groupes de plantes accumulatrices, moyennement accumulatrices ou non accumulatrices ; certaines d'entre elles semblent même rejeter partiellement le « Si » comme les Fabaceae ou la tomate (**). Il est démontré que les plantes primitives (Hépatiques et Mousses, Lycophytes, Equisétophytes pour les plantes à spores ou les Schisandraceae pour les Dicotylédones primitives) accumulent davantage de silicium que les plantes plus récentes comme les Polypodiophytes (Fougères), les Gymnospermes et les Angiospermes. Parmi ces dernières, les Monocotylédones comportent des familles de plantes fortement accumulatrices comme les Poales (Graminées), les Cyperaceae (Carex) et les Arécales (palmiers). Chez les Dicotylédones, les plantes de certains taxons en accumulent de notables quantités, comme les Urticaceae (cf. *Urtica dioica* = ortie dioïque), les Cucurbitaceae (*Cucumis sativa* = concombre) ou les Boraginaceae (*Borago officinalis* = bourrache).

Remarque :

* « Si » désigne le silicium sous forme de silice (SiO₂) ou d'acide silicique (Si(OH)₄) ; sauf précision le contexte indique au lecteur de quelle forme il s'agit.

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

Absorption, transport et distribution du silicium dans la plante

Le sol constitue la source principale des éléments minéraux nécessaires à l'édification des plantes. Les minéraux siliceux sont avant tout constitués

d'aluminosilicates (1/3) et des phytolithes siliceux (2/3), lesquels proviennent des plantes mortes. L'eau du sol est alimentée en acide silicique, la forme absorbable du « Si », par l'érosion, notamment par l'interaction permanente entre ces éléments solides et les phases gazeuses et liquides. Elle l'est aussi par l'intervention des êtres vivants de la biosphère du sol (champignons, bactéries et autres êtres vivants). Les racines des plantes, elles-mêmes, interagissent avec les minéraux du sol et jouent un rôle important dans la solubilisation du « Si ». Dans l'eau du sol en contact avec les racines des plantes, l'acide silicique est largement présent à une concentration moyenne comprise entre 0,1 et 0,6 mM, une concentration voisine de celle de la plupart des nutriments minéraux majeurs comme le potassium, le calcium et les sulfates.

Origine de la silice

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

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

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

On a identifié des variantes de ces transporteurs selon les espèces (riz, maïs et orge) et différents mécanismes d'absorption actifs ou passifs chez d'autres plantes que les Poaceae. On admet que d'autres mécanismes d'absorption du « Si » existent ainsi que d'autres transporteurs non encore identifiés.

Formation des dépôts de silice

Lorsqu'il est déposé chez les plantes accumulatrices, le silicium l'est sous forme de polymère de silice hydratée amorphe (**phytolithe d'opale**). Il semble exister une corrélation positive entre transpiration, activité métabolique (photosynthèse) et accumulation de silice. Mais chez les sujets âgés de certaines

espèces, les dépôts ont lieu dans le chlorenchyme (tissus contenant les chloroplastes) réduisant ainsi les échanges gazeux et corrélativement les performances de la photosynthèse (bambou).

Globalement, le processus de silicification comporte deux stades. Tout d'abord lorsque la cellule est encore active, l'acide silicique s'accumule dans la paroi primaire. La synthèse de la paroi secondaire initie le processus de **mort programmée des cellules**, conduisant au second stade de la silicification, à savoir l'accumulation massive d'acide silicique supplémentaire et la polymérisation en silice. La silice est déposée dans les cellules après dégradation du protoplasme ; elle l'est davantage en **fin de cycle**, dans des cellules abîmées ou dans des cellules âgées. Le dépôt de silice est intimement associé à la cellulose et apparaît comme un processus analogue à la lignification. En revanche, la silicification ne se produit pas dans les cellules imprégnées de cutine ou de subérine, des substances fortement hydrophobes ; la paroi peut donc contenir des substances inhibitrices de la silicification.

Des sites spécifiques sont dédiés au recueil de la silice, alors que les cellules adjacentes ne le sont pas et peuvent activement la rejeter. La silice est principalement déposée en **périphérie**, dans les parois cellulaires, dans les épidermes et les cellules des gaines autour des faisceaux conducteurs de sève, mais aussi dans les espaces extra et intercellulaires, par exemple sous forme d'une couche extracellulaire entre épiderme et cuticule. On trouve aussi des dépôts (« corps » siliceux) à l'intérieur de cellules particulières de la plante. Tous les organes sont concernés : racine, tige, feuilles, gaines, appareil reproducteur. Les dépôts de silice sont irréversibles : une fois déposée, la silice n'est plus utilisable. La conséquence des dépôts primaires et secondaires est le renforcement de la rigidité et de la stabilité de la paroi cellulaire.

Les trichomes sont des lieux privilégiés de dépôt de silice. Communément le terme « trichome » désigne un ensemble de poils ou un revêtement de poils ; par extension cette définition comporte toute excroissance de la surface de l'épiderme comme les papilles ou les écailles. Un exemple connu est celui des fibres du coton où la silice jouerait un rôle dans leur développement. **Dans le cas du concombre** (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae), les trichomes consistent en une fine poudre blanche à la surface des fruits. Il est démontré que leur présence est la conséquence de **l'absorption de silicium** par des transporteurs ; une mutation les rend incapables de l'absorber et les concombres sont alors dépourvus de trichomes.

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

Alors que la silice minérale n'a pas de forme particulière, les phytolithes de silice ont des configurations d'une **énorme diversité** quant à leur morphologie ou quant à leur taille. Leur formation est fonction de l'espèce et du génotype ; elle est influencée par les conditions du milieu. Ceci suppose le rôle de facteurs extrinsèques, notamment celui d'une matrice organique où ces dépôts se forment. Parmi les constituants de cette matrice on a trouvé des composés protéiques dont la structure permet d'établir une parenté avec le **collagène** et des « **polyolates** », des composés organiques à nombreuses fonctions hydroxyles (–OH) en position cis, qui

forment avec le silicium des liaisons stables Si-O-C. Parmi ces polyolates se trouvent la cellulose, des pectines, des hémicelluloses (callose), des xyloglucanes et divers autres polymères sucrés.

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

Constitution de la paroi cellulaire

La paroi constitue une charpente plus ou moins rigide en périphérie de la cellule, constituée principalement de cellulose (polymère ramifié de glucose). La paroi primaire est souple, extensible, perméable et permet la croissance cellulaire. Les fibres cellulosiques sont désordonnées, sans orientation particulière. La paroi secondaire est une structure définitive, rigide, imperméable, dont les fibres cellulosiques sont orientées. Cette paroi est plus ou moins chargée de lignine. La cellule est morte. Le « Si » constitue un élément important de la paroi : il se comporte comme un **agent de réticulation** fortement lié aux polysaccharides constitutifs.

La paroi est du type II chez les Monocots (cf. Poales) **et les prêles**. Dans ce cas le silicium est l'élément minéral essentiel assurant la stabilité de la paroi primaire. Par contre **chez les Dicots, la paroi primaire est de type I**. Le silicium et principalement le bore (B) sont responsables du maintien de la robustesse structurelle de la paroi.

Silicium et croissance de la plante

La corrélation entre richesse en silice et **robustesse mécanique** de la plante est constamment observée ; elle résulte de l'incorporation de silice dans la paroi cellulaire, voire de dépôts sous forme de phytolithes (voir plus haut). Le « Si » agent de réticulation améliore les propriétés mécaniques de la paroi et garantit le maintien de la forme cellulaire. Il assure la viabilité des cellules en culture (cellules de callose de riz) et conserve leur forme pendant les étapes de la mitose (division cellulaire) ; en absence de « Si » la mitose ne peut pas arriver à son terme. Par conséquent le « Si » apparaît comme un **élément crucial** pour la plante. Les plantes cultivées dans des solutions nutritives ou en plein champ, auxquelles on a fourni du silicium en quantités suffisantes, résistent à la verse, ne s'affaissent pas, ne penchent pas ou n'ont pas tendance à être prostrées ; elles maintiennent un **port érigé** et une **disposition foliaire** qui sont favorables à la **captation de la lumière** et au bon **fonctionnement de la photosynthèse**.

La silice est un **composant structurel** de la paroi, économique du point de vue énergétique. En effet, on estime que le coût énergétique de l'incorporation de silicium est inférieur au dixième de celui de l'incorporation de la lignine ou de la cellulose. Cette fonction du silicium, un matériau abondamment disponible, permet d'économiser les ressources carbonées résultant de la photosynthèse : **ce que fait le silicium, le carbone n'a plus à le faire**. En outre, le « Si » (silice) forme des structures de soutien minérales, comme le font les Poaceae.

Tout ceci explique que le « Si » peut être une **alternative à la cellulose et à la lignine**. Le « Si » augmente la vitesse de croissance en permettant au carbone d'être utilisé pour le développement de nouvelles feuilles. En revanche, les Dicotylédones utilisent plutôt la lignine produite par la photosynthèse, et qui est plus efficace. Un exemple intéressant est donné par les plantes aquatiques (captation de la lumière difficile sous l'eau) où la silice assure le rôle mécanique dévolu normalement à ces composés carbonés.

La **longévité foliaire** est corrélée négativement avec

- la teneur en silicium
- et divers paramètres biochimiques et physiologiques, dont le rendement maximum de la photosynthèse et la vitesse de croissance relative.

Les feuilles à vie courte (cf. Poaceae), grâce au silicium, développent une stratégie favorable à la croissance en optimisant l'utilisation des ressources carbonées et des nutriments : le rendement photosynthétique est maximum et la croissance relative est importante. En revanche, les feuilles à vie longue (Dicotylédones, plus pauvre en « Si »), préfèrent la lignine au « Si » et connaissent des coûts de construction élevés, qu'elles compensent par une activité photosynthétique prolongée. La corrélation entre longévité des feuilles et leur concentration en « Si » est une généralité dans le monde des plantes. C'est le cas des annuelles par rapport aux vivaces, comme aussi des buissons ou des arbres à feuilles caduques comparés à ceux à feuilles persistantes.

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

L'effet lumière de « Si »

Les effets du « Si » sur la croissance peuvent être **directement observables**. À concentration élevée dans le milieu de culture (liquide), le « Si » influence favorablement la croissance du concombre ; ce n'est pas le cas lorsque cette concentration est basse. Ces effets sont semblables à ceux observés par l'exposition des plantes à un ensoleillement intense ; ils se traduisent par l'augmentation de la biomasse racinaire et par l'efficacité accrue de la photosynthèse. Ces observations confirment les travaux de Kolisko (1953), qui montrent que l'ajout de silice finement pulvérisée au milieu de culture, produit sur le développement du blé des effets semblables à ceux résultant de l'exposition à la lumière. Kolisko parle de « **l'effet lumière** » de la silice. Steiner (GA327) décrit la silice du sol comme un capteur (récepteur) de lumière solaire influencé par les énergies cosmiques des planètes lointaines, de Mars, de Jupiter et de Saturne et des étoiles fixes.

L'efficacité de la photosynthèse est caractérisée par l'augmentation de la biomasse racinaire, des feuilles plus épaisses, la sénescence foliaire retardée, des feuilles inférieures mieux positionnées pour capter la lumière solaire et d'un vert plus sombre, de la chlorophylle et de la RUBISCO* en quantité nettement augmentée (+50%). Kolisko rajoute à ces critères le raccourcissement des entre-nœuds, la dimension plus réduite de la première feuille, la couleur verte plus intense. La RUBISCO (ribulose bis phosphate carboxylase oxygénase) est l'une des enzymes les plus importantes du monde vivant : elle catalyse la première étape du cycle de Calvin de la photosynthèse qui consiste à fixer le CO₂ sur un substrat carboné préexistant (ribulose bis-phosphate).

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

Le rôle favorable du « Si » sur la croissance peut être **démontré indirectement** par des expériences d'atténuation d'effets toxiques. Ainsi, le manganèse, un oligoélément, devient toxique à concentration élevée. Dans ces conditions l'orge pousse mal. Mais lorsque le milieu est additionné de « Si », sa croissance est nettement améliorée, la biomasse des racines et des pousses est environ doublée, comparée à celle des plantes cultivées en son absence.

Enfin, l'ajout de « Si » au milieu de culture peut aussi **atténuer des déséquilibres nutritionnels** et améliorer ainsi la croissance. C'est ce que l'on observe lorsque la composition en phosphore et en zinc du milieu de culture du concombre est déséquilibrée. L'effet obtenu est le même qu'en corrigeant les concentrations de zinc et de phosphore du milieu.

Le « Si » peut aussi modifier l'absorption des nutriments du milieu, même si sa composition est satisfaisante. Dans le cas du riz, la croissance est augmentée par l'ajout de « Si » (1,66mM) ; l'effet observé est corrélé à la diminution de la teneur en calcium dans les feuilles du riz. D'autres résultats confirment l'observation précédente avec des plantes non accumulatrices comme la luzerne (*Medicago sativa*) ou le canola (*Brassica napus* L.), ainsi qu'avec des plantes accumulatrices telles que le phragmite commun (*Phragmites australis*), le coton (*Gossypium hirsutum* L.) et le blé (*Triticum aestivum*) : le silicium **réduit l'absorption du calcium** en renforçant la bande de Caspary par des dépôts de silice, de lignine ou de subérine. Le « Si » réduit non seulement l'absorption du calcium, mais aussi celle de l'azote ; azote et calcium sont deux éléments support de l'astral, l'un caractéristique de l'atmosphère (l'azote), l'autre caractéristique du sol (le calcaire). Enfin, le « Si » augmente aussi l'absorption d'autres nutriments comme le fer, le zinc, le potassium et le phosphore.

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

Atténuation de la toxicité des métaux lourds

Le « Si » atténue la **toxicité de métaux lourds** selon des mécanismes complexes internes et externes, qui ont pour conséquence l'amélioration de la croissance des plantes. Les **mécanismes internes** comportent :

- d'une part, la **co-précipitation de silice et des métaux** dans la paroi cellulaire où ils sont insolubilisés, ce qui entraîne la diminution significative de leur transport dans les tissus de la plante et de leur interférence dans les réactions biochimiques de la plante,
- d'autre part, la réduction de la peroxydation membranaire par la production accrue d'antioxydants enzymatiques et chimiques.

La paroi est devenue l'**émonctoire** des métaux lourds. Ces mécanismes ont une grande importance à l'heure actuelle où la pollution par des métaux lourds devient préoccupante. Ce mécanisme a été mis en évidence chez de nombreuses plantes pour différents métaux. La co-précipitation de silice et de métaux lourds peut aussi se produire dans le cytoplasme et aboutir aux mêmes effets.

Des **mécanismes externes** complètent ce dispositif : ils portent sur la composition du milieu de culture (diminution de l'ionisation, complexes Si-Métal insolubles ou complexes avec des dérivés phénolés libérés en grandes quantités sous l'influence du « Si ») qui ont pour effet de diminuer la **disponibilité** du métal et son **absorption** racinaire.

Silicium et toxicité de métaux : quelques exemples

L'atténuation de la toxicité des métaux par le « Si » a été étudiée chez de nombreuses plantes pour différents métaux. Par exemple, celle du manganèse et sa correction par le « Si » a été largement étudiée avec l'orge, le haricot, le concombre (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae), la tomate (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae). Il en est de même de la toxicité de l'aluminium chez le sorgho, l'orge, le soja, la tomate, chez l'épinette blanche (*Picea glauca*, Pinaceae) ou encore de celle du cadmium chez le riz et le maïs.

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

Silice et atténuation des stress

Le « Si » chez les plantes, en déclenchant un large éventail de défenses naturelles, permet d'atténuer les effets de **stress abiotiques**, toxicité des métaux lourds (voir ci-dessus), sécheresse, excès d'eau, vent, températures extrêmes, salinité, déséquilibre nutritionnel ou les effets de **stress biotiques** dus aux insectes et autres herbivores, nématodes ou champignons, bactéries et virus. Le stress abiotique affecte toute la plante, ou au moins l'appareil racinaire ou la tige dans leur totalité, alors que le stress biotique est une agression localisée. Dans ce dernier cas et contrairement au stress abiotique, on admet que des mécanismes de transmission de signaux à longue distance jouent un rôle important. Chez les plantes accumulatrices, ces effets sont corrélés avec le dépôt de silice dans les tissus ; une accumulation importante semble nécessaire.

Il existe de nombreux moyens de défense **contre les herbivores** (mammifères, insectes folivores, suceurs et perceurs), parmi lesquels les épines, les aiguillons, les trichomes, les raphides, la dureté des cellules épidermiques. Le « Si » fait partie de ces mécanismes de défense **physiques**. Les dépôts de silice, le matériau le plus dur des tissus de la plante, constituent une barrière, renforcent la rugosité des feuilles et des tiges et diminue leur acceptabilité et leur digestibilité, ce qui empêche, diminue ou retarde l'attaque par les herbivores. En outre, ils perturbent les performances biologiques des insectes herbivores, retarde la ponte des œufs,

augmente la mortalité des larves et des nymphes, et contrarie l'utilisation efficace de l'azote. Il en résulte que les insectes herbivores sont exposés plus longtemps à leurs prédateurs naturels. L'efficacité de cette barrière est conditionnée par la densité et l'homogénéité des dépôts de silice. Elle est une alternative aux systèmes mettant en jeu les dérivés carbonés (cf. phénols). L'accumulation de silice peut être induite et stimulée par les dommages causés par les herbivores, ce qui constitue une stratégie utile si l'herbivorie est intermittente ou prévisible. C'est ainsi que la concentration foliaire en silice chez *Lolium perenne* et *Festuca ovina* (Poaceae) augmente de 400% après l'intervention répétée d'herbivores (mouton).

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

Ces mécanismes biochimiques conduisent à la synthèse d'enzymes défensives et de substances volatiles parmi lesquelles des **phytohormones** comme l'acide salicylique, l'éthylène ou l'acide jasmonique. Le **jasmonate** et le **méthyl jasmonate**, sa forme volatile, jouent un rôle crucial dans la défense contre les herbivores. Globalement, le « Si » renforce les effets du jasmonate en augmentant sa concentration et la synthèse de différentes substances que celui-ci initie, comme par exemple des inhibiteurs d'enzymes digestives (inhibiteurs tryptiques, inhibiteur de Bowmann-Birk, des perturbateurs de la digestion des herbivores). Les effets peuvent être ceux d'un coupe-faim sur les insectes. Réciproquement, le jasmonate favorise le dépôt de silice amorphe dans ou sur les épidermes en favorisant son absorption. Les effets du « Si » sont modulés par le jasmonate et réciproquement, les effets du jasmonate sont amplifiés par le silicium. L'interaction entre « Si » et jasmonate constitue probablement un mécanisme largement répandu par lequel le « Si » augmente la résistance des plantes contre les agresseurs biotiques. Il est intéressant de préciser que le « Si » ajouté au milieu de culture atténue l'effet promotionnel ou d'attraction des engrais azotés sur les insectes herbivores.

« Si » et maladie des plantes

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

Pour le riz et pour d'autres céréales, les résultats sont du même ordre. Par exemple, lorsque le riz est cultivé sur des sols pauvres en « Si » mais amendés par du « Si », on observe une nette augmentation du rendement et la réduction sensible voire spectaculaire de la sévérité des maladies fongiques (pyriculariose, syndrome de dépérissement foliaire, maladie des taches brunes ou des taches pâles, maladie de la pourriture des tiges et mildiou). La réponse peut varier en fonction du génotype de riz étudié. Globalement, les résultats obtenus sont impressionnants et économiquement valables.

Les observations sont semblables avec des plantes non accumulatrices comme par exemple le tabac (*Nicotina tabacum*, Solanaceae). On constate que le « Si » protège, retarde, ou réduit les

lésions dues au ring spot virus et que la teneur des feuilles en « Si » est influencée par le virus : les feuilles des plantes infestées contiennent 4 x plus de « Si » qu'en l'absence d'infection. Par contre, le « Si » ne protège pas contre la mosaïque du tabac et dans ce cas la teneur en « Si » dépend uniquement du « Si » disponible dans le milieu.

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

« Si » et salinité :

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

« Si » et sécheresse : La sécheresse ralentit la croissance, diminue l'élongation des tiges, diminue l'expansion du limbe et les mouvements stomatiques, augmente la concentration des espèces oxygénées réactives (ROS) qui endommagent les lipides membranaires (plasmique, vacuolaire, chloroplastique) et les protéines de la photosynthèse. L'apport de « Si » corrige ces effets négatifs, en modifiant les mêmes aspects physiologiques et biochimiques que dans le cas de salinité excessive. Il est à remarquer que les effets du « Si » ne sont explicites qu'en cas de sécheresse ; on n'observe pas de différences significatives entre plantes alimentées ou non en « Si », si l'apport d'eau est suffisant.

La formation d'une couche sous-cuticulaire de silice précipitée est un autre moyen contribuant à atténuer les effets de la sécheresse en réduisant l'évaporation.

Discussion et conclusion

Caractère essentiel du « Si »

Le « Si » est un contaminant ubiquitaire, c'est pourquoi il est difficile de préparer un milieu qui en soit dépourvu pour pouvoir démontrer son caractère essentiel. Ceci est le cas de toutes les plantes, excepté les Equisétacées, pour lesquelles il a été démontré. Les plantes cultivées avec des solutions nutritives, ne contenant en matière de « Si » que les contaminants apportés par le milieu, sont à considérer comme **anormales** et sont d'une certaine manière des **artefacts expérimentaux**. Lorsque le « Si » est disponible pour les plantes, il joue à l'évidence un rôle important pour leur nutrition minérale, leur croissance, leur solidité mécanique et pour leur résistance aux maladies, leur résistance aux herbivores et aux conditions hostiles du milieu. C'est pourquoi on considère aujourd'hui le « Si » comme un élément **« quasi essentiel »** pour le développement des plantes. En fait, des travaux récents ont démontré qu'il est un **élément crucial** pour la vie de la cellule.

L'incorporation de « Si » dans la paroi cellulaire confère aux cellules la viabilité et assure la stabilité de la forme lors de la division cellulaire (mitose). En son absence, les cellules en culture meurent et sont incapables de mener la mitose à son terme. Il suffit de faibles quantités de « Si » pour maintenir la forme de la cellule et ses propriétés mécaniques. Pour résumer, on peut dire que **le « Si » préserve l'expression du génie de la plante.**

Rôles physiologiques du « Si »

Il est aujourd'hui évident que le rôle physiologique du « Si » ne peut plus se limiter aux propriétés physiques et mécaniques des dépôts de silice et la recherche aux seules plantes accumulatrices, car toutes les plantes étudiées en contiennent. Le « Si » pourrait être un facteur important de leurs stratégies écologiques et de leur fonction foliaire mais nous ignorons beaucoup des phénomènes siliciques chez les plantes non accumulatrices ou chez les plantes des écosystèmes sauvages.

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

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

En outre, le « Si » du sol réduit l'absorption du calcium et de l'azote : le « Si » contrarie l'absorption de 2 éléments supports de l'astral. Divers travaux mettent en évidence l'antagonisme acide silicique - calcium dans les phénomènes de croissance. Étonnamment, le classement de Ma (2001) distingue les plantes accumulatrices de silice, non accumulatrices et intermédiaires sur la base du rapport molaire des teneurs en silicium et en calcium, sans que cet auteur explique les raisons de ce choix de méthode.

L'effet lumière de la silice du sol

Les descriptions de Steiner (GA312, GA327) ont constitué la base du travail de Kolisko, qui a mis en évidence expérimentalement l'effet lumière de la silice sur le développement des plantes ; des travaux récents ont confirmé les observations de Kolisko. Le « Si » du sol a un effet équivalent à un ensoleillement intense : il agit sur

la robustesse de la plante, améliore l'exposition des feuilles à la lumière et l'efficacité de la photosynthèse ; il stimule la croissance et augmente la biomasse.

Les conceptions de Steiner place le rôle du « Si » dans un contexte beaucoup plus vaste, cosmique et tellurique. La silice du sol et des couches plus profondes de la croûte terrestre se comporte comme un capteur de lumière et de ce fait devient semblable à un organe des sens pour toute la terre. La silice des roches, du sol, de l'eau, de l'air et de la chaleur, génère un milieu favorable pour la vie des plantes. Lors de la croissance, ce « milieu silice » leur transmet, par le détour de l'appareil racinaire et de l'écorce des arbres (cambium), l'activité des **forces formatrices** des étoiles fixes et des planètes supra-solaires, Mars, Jupiter et Saturne, en vue de la genèse de structures et de substances. Lors des phénomènes de croissance, cette activité rayonne du bas vers le haut, des racines jusqu'aux semences, de l'obscurité humide du monde minéral vers l'environnement cosmique. La silice agit comme **principe formateur**, en étroite association avec le carbone pour structurer l'édifice végétal, en commençant par la racine ou par les branches, jusqu'aux tiges et aux inflorescences. La silice agit aussi dans le domaine des **substances (métabolique)** et suscite des **couleurs** (rouge et Mars, blanc, jaune et Jupiter ou encore bleu et Saturne), des **arômes**, du **nectar**, des **sucres** et des substances complexes (**amidon, protéines et huiles**). Ce faisant elle confère aux plantes des propriétés alimentaires intéressantes pour l'animal et l'homme.

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

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

Effets de la silice en agriculture (Pierre Masson)

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

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

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

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

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

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

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

Les feuilles de la **vigne** traitée par des pulvérisations de silice de corne sont plus brillantes et leur disposition est de nature à améliorer la captation de la lumière. La silice de corne améliore la maturité phénolique des raisins et parallèlement accroît la richesse en sucres (plus 10% environ) (Masson, 2007 ; Meissner, 2012). Les vins obtenus sont plus aromatiques, plus riches en polyphénols et la répartition des acides est plus équilibrée.

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

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

D'une **façon générale**, la silice de corne accroît la qualité des produits et améliore leur conservation (épinard, pommes de terre et céréales ; Spiess, 1994) ou leur résistance aux charançons durant le stockage) diminution des toxines de fusarium dans les céréales (Berner et al., 2005). En arrière saison, on peut employer la pulvérisation de silice de corne (en soirée) pour dévitaliser la partie foliaire des plantes. Pour les arbres et la vigne, les réserves migrent mieux dans le tronc et les racines ; ceci permet un débourrement plus régulier au printemps suivant.

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

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

Glossaire (Brice)

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

Littérature

Ali S, Farooq MA, Yasmeen T, Hussain S, Arif MS, Abbas F, Bharwana SA & Zhang G (2013) The influence of silicon on barley growth, photosynthesis and ultra-structure under chromium stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 89, 66-72.

Augereau JM (2008) Les plantes médicinales. *in* Hallé F Aux origine des plantes. Tome 2. Editions Fayard.

Bauer P, Elbaum R et Weiss I (2011) Calcium and Silicon mineralization in land plants : transport, structure and function. *Plant Science* 180, 746-755.

Belton DJ, Deschaume O & Perry CC (2012) An overview of the fundamentals of the chemistry of silica with relevance to biosilification and technological advances. *FEBS J.* 279(10) : 1710-1720.

Benesch F et Wilde K (1983) Kiesel, Kalk, Ton. Prozesse in Mineral, Pflanze, Tier und Mensch. Verlag Urachhaus, Stuttgart.

Berner A, Frei R, Dierauer HU, Vogelgsang S, Mäder P (2005) Effects of reduced tillage, fertilisation and biodynamic preparations on crop yield, weed infestation and the occurrence of toxigenic fusaria (Abstract). Proceedings of the 15th IFOAM Organic World Congress: Researching Sustainable Systems - International Scientific Conference on Organic Agriculture, 21.-23.09.2005, Adelaide, Australia: 202-205.

Brice F (2011) Les mots de la botanique. Actes Sud.

Cao BL, Ma Q, Zhao Q, Wang L and Xu K (2015) Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxydant enzymes and ultrstructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. *Scientia Horticulturae* 194, 53-62.

Cha JN, Shimizu K, Zhou Y, Christiansen SC, Chmelka BF, Stucky GD et Morse DE (1999) Silicatein filaments and subunits from a marine sponge direct the polymerization of silica and silicones *in vitro*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 361-365, Biochemistry.

Chaboussou F (2011) Les plantes malades des pesticides. Edition d'Utovie.

- Conley DJ** (2002) Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical cycles*, vol.16, N°4, 1121
- Cooke J & Leishman MR** (2010) Is plant ecology more siliceous than we realise ? *Trends in Plant Science* Vol.16, N°2, 61-68.
- Cooke J & Leishman MR** (2011) Silicon concentration and leaf longevity : is silicon a player in the leaf dry mass spectrum ? *Functional Ecology* 25, 1181-1188.
- Currie HA, Perry CC** (2009) Chemical evidence for intrinsic « Si » within *Equisetum* cell walls. *Phytochemistry* 70, 2089-2095.
- Epstein E** (1994) The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 11-17.
- Epstein E** (2009) Silicon : its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology*, 155, 155-160.
- Gehlig R** (1994) Kiesel, Kalium, Calcium und Wasser als Leitelemente in den Naturreichen. Ein Bild der Lebensvorgänge in der Gesteinwelt. *Tycho de Brahe-Jahrbuch für Goetheanismus*. Tycho Brahe-Verlag, Niefern-Öschelbronn.
- Girke M** (2012) Innere Medizin. Grundlagen und therapeutische Konzepte der anthroposophischen Medizin. Salumed Verlag, Berlin.
- Gong H, Zhu X, Chen K, Wang S & Zhang C** (2005) Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science* 169, 313-321.
- Grégoire C, Rémus-Borel W, Vivancos J, Labbé C, Belzile F & Bélanger RR** (2012) Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant *Equisetum arvense*. *The Plant Journal* 72, 320-330.
- Habibi G, Hajiboland R** (2013) Alleviation of drought stress by silicon supplementation in Pistachio (*Pistacia vera* L.) plants. *Folia Horticulturae*, 25/1, 21-29.
- Habibi G, Norouzi F & Hajiboland R** (2014) Silicon alleviates salt stress in pistachio plants. *Progress in Biological Sciences*, Vol 4, N°2, 189-202.
- Hattori T, Inanaga SI, Araki H, An P, Morita S, Luxova M & Lux A** (2005) Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiologia Plantarum* 123, 459-466.
- He C, Wang I, Liu J, Liu X, Li X, Ma J, Lin Y et Xu F** (2013) Evidence for 'silicon' within the cell walls of suspension-cultured rice cells. *New Phytologist* 200 : 700-709.
- He H, Veneklaas EJ, Kuo J et Lambers H** (2014) Physiological and ecological significance or biomineralization in plants. *Trends in Plant Science* vol19 N°3, 166-174.
- Hibou F** (2014) De la lumière à la chaleur – La silice et l'organisation du Moi. Communication personnelle.
- Hodson MJ, White PJ, Maed A et Broadley MR** (2005) Phylogenetic variation in the Silicon composition of plants. *Annales de Botany* 96, 1027-1046.
http://www.numeratortech.com/tech_info/Crop%20Research%20Report.pdf
- Katz O** (2014) Beyond grasses : the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species. *Frontiers in Plant Science* Vol 5, Article 376, 1-3.
- Katz O, Lev-Yadun S & Bar P (Kutiel)** (2013) Plasticity and variability in the patterns of phytolith formation in Asteraceae species along a large rainfall gradient in Israel. *Flora* 208, 438-444.
- Kleiber T, Calomme M & Borowiak K** (2015) The effect of choline-stabilized orthosilicic acid on microelements and silicon concentration, photosynthesis activity and yield of tomato grown under Mn stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 96, 180-188.
- Klett M** (1968) Untersuchungen über Licht- und Schattenqualität in Relation zum Anbau und Test von Kieselpräparaten zur Qualitätserhebung. Projektbericht, VW-Stiftung, Darmstadt.
- Kolisko E et Kolisko L** (1953) Die Landwirtschaft der Zukunft. Selbstverlag L. Kolisko.
- Kröger N, Deutzmann R, Bergsdorf C, Sumper M** (2000) Species-specific polyamines from diatoms control silica morphology. *PNAS* vol 97, N°26, 14133-14138.
- Law C, Exley C** (2011) New insight into silica deposition in horsetail (*Equisetum arvense*). *BMC Plant Biology* 11 :112, 1-9.
- Liang Y, Sun W, Zhu YG et Christie P** (2007) Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants : a review. *Environmental Pollution* 147, 422-428.
- Lüttge U, Kluge M & Bauer G** (2002) *Botanique*. Tec et Doc, Paris
- Ma JF** (2001) Silicon as a beneficial element for crop plants. In Datnoff LE, Snyder GH et Korndörfer GH Silicon in agriculture. Elsevier, New York.
- Ma JF** (2009) Silicon uptake and translocation in plants. The proceedings of the international Plant Nutrition Colloquium XVI, University of California.
- Ma JF, Yamaji N & Mitani-Ueno N** (2011) Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad.*, Ser B87, 377-385.
- Mann S.** (2001) Biomineralization. Principles and concepts in bioinorganic materials chemistry. Oxford University Press.
- Marmioli M, Pignoni V, Savo-Sardaro ML & Marmioli N** (2014) Environmental and Experimental Botany 99, 9-17.

- Masson P** (2015) Guide pratique pour l'agriculture biodynamique. BioDynamie Services, Château, France.
- Meer (van der) M, Levite D, Weibel F, Küffer-Heer S and Hurter U** (2009) Biologisch-dynamische Spritzpräparate im Weinbau. *Lebendige Erde*, 5, 46-49.
- Mehrabanjoubani P, Abdolzadeh A, Sadeghipour HR et Aghdasi M** (2015) Silicon affects transcellular and apoplastic uptake of some nutrients in plants. *Pedosphere* 25 (2), 192-201.
- Misund A, Frengstad B, Siewers U et Reimann C** (1999) Variation of 66 elements in european bottled mineral waters. *The Science of the Total Environment* 243/244, 21-41.
- Mitani N, Yamaji N, Ago Y, Iwasaki K and Ma JF** (2011) Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *The plant journal* 66, 231-240.
- Provance-Bowley M** (2014) Silicon research summaries on Dicotyledonous crops. Crossover agriculture ; from soil to plant.
- Rafi MM, Epstein E and Falk RH** (1997) Silicon deprivation causes physical abnormalities in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of plant physiology* 151, 497-501.
- Remer N** (1996) Rudolf Steiners Landwirtschaftlichen Impuls. Kiesel, das vergessene Element. II Teil. Edition à compte d'auteur.
- Reynolds OL, Keeping MG and Meyer JH** (2009) Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects : a review. *Annals of applied Biology* 155, 171-186.
- Richmond KE, Sussmann M** (2003) Got silicon ? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current opinion in Plant biology* 6, 268-272.
- Shi Y, Zhang Y, Yao H, Wu J, Sun H & Gong H** (2014) Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 78, 27-36.
- Shimizu K, Cha J, StuckyGD et Morse DE** (1998) Silicatéine α : Cathepsine L-like protéine in sponge biosilica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, 6234-6238, Genetics.
- Spieß H** (1994) Chronobiologische Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung lunarer Rhythmen im biologisch-dynamischen Pflanzenbau. *Habil. Schrift Witzenhausen. Schriftenreihe IBDF, Darmstadt, Bd. 3.*
- Steiner R** (1978) *Médecine et science spirituelle* (GA 312). Editions anthroposophiques romandes, Genève.
- Steiner R** (1999) *Cours aux agriculteurs* (GA 327). Editions Triades, Laboissière-en-Thelle.
- Strüh HJ** (1989) *Equisetum und Kiesel. Tycho de Brahe-Jahrbuch für Goetheanismus.* Tycho Brahe-Verlag, Niefern-Öschelbronn.
- Yamaji N, Mitatni N et Ma JF** (2008) A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *The Plant Cell*, 20, 1381-1389.
- Ye M, Song Y, Long J, Wang R, Baerson SR, Pan Z, Zhu-Salzman K, Xie J, Cai K, Luo S & Zeng R** (2013) Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *PNAS*, Published online, September 3, E3631-E3639.
- Zellner W, Frantz J & Leisner S** (2011) Silicon delays Tobacco Ringspot Virus systemic symptoms in *Nicotiana tabacum*. *Journal of Plant Physiology*, 168 :1866-9.