

Table des matières

Introduction	6
Première partie – Revue bibliographique	
1. Cycle global du silicium.....	8
2. Le silicium dans le sol	10
2.1 Le silicium dans la phase solide du sol.....	11
2.2 Le silicium dans la phase liquide du sol.....	12
3. Le silicium dans la plante.....	12
3.1 Teneurs dans la plante.....	12
3.2 Absorption.....	14
3.3 Transport et accumulation du silicium dans la plante.....	15
3.4 Facteurs influençant la teneur en silicium dans la plante.....	15
4. Effets positifs du silicium sur la plante.....	16
4.1 Croissance et rendement.....	17
4.2 Résistance aux stress abiotiques.....	18
4.2.1 Stress climatiques.....	18
4.2.2 Stress minéral.....	18
4.3 Silicium et stress biotiques.....	19
4.3.1 Mise en évidence des effets du silicium dans différents pathosystèmes....	19
4.3.2 Mécanismes d’action du silicium.....	21
4.3.2.1 Action mécanique.....	21
4.3.2.2 Action sur les mécanismes de défense de la plante	22
A. Réactions de défense de la plante.....	22
B. Effets du silicium sur ces mécanismes de défense.....	24
5. Le bananier.....	27
5.1 Importance économique et distribution.....	27
5.2 Position taxonomique.....	27
5.3 Morphologie.....	29
5.4 Ecologie.....	31
5.4.1 Facteurs climatiques.....	31
5.4.2 Facteurs édaphiques.....	32
5.5 Maladies du bananier.....	32
5.5.1 Maladies bactériennes.....	33

5.5.2	Maladies virales.....	33
5.5.3	Ravageurs.....	33
5.5.4	Adventices.....	34
5.5.5	Méthodes de lutte.....	34
5.6	Bananier et silicium.....	35
5.6.1	Contenu en silicium chez le bananier.....	35
5.6.2	Mode d'absorption et répartition du silicium dans la plante.....	35
5.6.3	Effets positifs du silicium sur le bananier	36
6.	Le genre <i>Cylindrocladium</i>	37
6.1	Position taxonomique et caractéristiques morphologiques.....	37
6.2	Pouvoir pathogène et écologie.....	37
6.3	Symptômes et distribution.....	38
6.4	Méthodes de lutte.....	39
6.5	Les <i>Cylindrocladium</i> sp. des bananiers.....	40
6.6	<i>Cylindrocladium spathiphylli</i>	40
7.	La Guadeloupe et ses sols au contenu en silicium contrasté	43
7.1	Localisation de la Guadeloupe.....	43
7.2	Climat.....	44
7.3	Caractéristiques géopédologiques.....	46
7.4	Activités agricoles.....	48

Seconde partie - Matériaux et méthodes

1.	Dispositif expérimental.....	49
2.	Matériel pédologique.....	49
3.	Inoculum du pathogène.....	50
3.1	Isolement à partir de la rhizosphère de bananier.....	50
3.2	Production d'inoculum de masse.....	51
4.	Réalisation de la solution d'acide monosilicique.....	51
5.	Matériel végétal.....	52
5.1	Mise en place et sevrage.....	52
5.2	Inoculation et repiquage.....	52
5.3	Conditions de culture.....	53

6. Echantillonnages, mesures et analyses.....	55
6.1 Substrat.....	55
6.2 Matériel végétal.....	56
6.2.1 Suivi des bananiers.....	56
6.2.2 Analyse des nécroses.....	56
6.2.3 Analyse de la teneur en minéraux des bananiers.....	57
6.3 Tests statistiques.....	58

Troisième partie – Résultats

1. Caractérisation des tourbes et du sol.....	59
1.1 Mesures du pH.....	59
1.2 Dosage des éléments.....	59
1.3 Caractéristiques physico-chimiques du sol ferrallitique.....	61
2. Importance des nécroses racinaires.....	61
2.1 Images obtenues et leur analyse.....	61
2.2 Pourcentages de nécroses une semaine après l'inoculation.....	63
2.3 Pourcentages de nécroses deux semaines après l'inoculation.....	65
2.4 Pourcentages de nécroses trois semaines après l'inoculation.....	67
3. Poids de racines saines.....	69
3.1 Première date d'observation.....	69
3.2 Deuxième date d'observation.....	70
3.3 Troisième date d'observation.....	72
3.4 Evolution dans le temps du poids de racines saines.....	73
4. Les indicateurs de biomasse.....	74
4.1 Surface foliaire.....	74
4.2 Poids sec racinaire.....	75
4.3 Poids sec des parties aériennes.....	78
5. Suivi de l'évapotranspiration des bananiers.....	80
6. Analyse de la teneur en éléments minéraux des bananiers.....	82
6.1 Teneur en silicium.....	82
6.2 Teneur en autres éléments.....	83

Quatrième partie – Discussion

1. Impact du silicium sur la croissance des bananiers durant le sevrage.....	89
2. Biodisponibilité en silicium dans le sol ferrallitique.....	89
3. Développement de la maladie.....	90
4. Impact du silicium sur le développement de la maladie.....	91
5. Impact du silicium sur la croissance des bananiers après inoculation.....	92
6. Impact du silicium sur le contenu en éléments minéraux des bananiers.....	93
7. Réflexion sur l'amélioration du protocole expérimental.....	94

Conclusion	96
-------------------------	----

Références bibliographiques	98
--	----

Annexes	110
----------------------	-----

Introduction

Le silicium, deuxième élément le plus abondant de la croûte terrestre, joue un rôle essentiel dans de nombreux cycles biogéochimiques globaux, tels que la régulation du CO₂ atmosphérique (Epstein, 1999 ; Sommer *et al.*, 2006).

Cet élément est prélevé par les plantes sous forme d'acide monosilicique (H₄SiO₄) soluble dans la solution du sol (Ma *et al.*, 2001), puis transporté suivant le flux transpiratoire des racines vers les organes aériens (Raven, 2001) où il est accumulé et précipite pour former des opales biogéniques, appelées phytolithes (Ma et Yamaji, 2006).

De nombreuses études ont mis en évidence les effets très positifs du silicium sur la résistance des plantes aux maladies, et ce sur des pathosystèmes variés (Bélanger *et al.*, 1995 ; Epstein, 1999 ; Fauteux *et al.*, 2005 ; Datnoff *et al.*, 2007). Par contre, les mécanismes d'action de cet élément sont encore peu connus. La première hypothèse avancée est que le silicium polymérisé à la surface des tissus agirait comme une barrière mécanique à la pénétration des pathogènes (Datnoff *et al.*, 2007). Cependant, les études récentes ont mis en évidence des modifications métaboliques dans les cellules végétales suite au traitement en silicium, suggérant qu'il pourrait agir sous forme soluble comme un activateur des réactions de défense de la plante, incluant la synthèse de phytoalexines (Fawe *et al.*, 2001).

A l'heure actuelle, on dispose de peu de connaissances précises sur l'impact du silicium sur la tolérance du bananier aux maladies, bien qu'il soit une plante accumulatrice de cet élément (Lahav, 1995).

En Guadeloupe, la culture bananière génère le revenu agricole le plus important du pays (Ganry, 2004). Cette culture est soumise à de fortes pressions parasitaires. Le principal pathogène fongique d'origine tellurique est le *Cylindrocladium* spp., qui forme un complexe parasitaire avec le nématode *Radopholus similis* (Loridat, 1989 ; Ganry, 2004). Parmi les champignons du genre *Cylindrocladium*, l'espèce *C. spathiphylli* a été reconnue comme l'une des plus agressives pour le bananier (Risède et Simoneau, 2004).

C'est dans ce contexte que se situe la question fondamentale de ce travail, à savoir si un traitement en silicium permet d'augmenter la tolérance du bananier au pathogène *C. spathiphylli*.

Pour répondre à cette question, une expérience en conditions contrôlées a été réalisée au CIRAD (Guadeloupe). De jeunes plants de bananiers (*Musa acuminata* cv. Grande naine) ont été sevrés 10 semaines dans de la tourbe, puis inoculés par trempage

racinaire dans une suspension conidienne et repiqués dans un sol ferrallitique au faible contenu en silicium. Tout au long de l'expérience, une moitié des bananiers a été alimentée avec une solution d'acide monosilicique, l'autre moitié avec de l'eau distillée. L'évaluation des nécroses a été réalisée 7, 14 et 21 jours après l'inoculation avec le logiciel d'analyse d'images WinRHIZO.

Ce travail sera composé de quatre parties. Dans la première, nous tenterons d'établir un bilan des connaissances actuelles sur le silicium. Nous préciserons aussi les caractéristiques principales du bananier ainsi que celles du pathogène étudié. La seconde partie sera consacrée à la description de la méthode appliquée lors de cette expérience et la troisième à la présentation des résultats obtenus. Nous terminerons par une discussion de ces résultats, ce qui nous permettra d'ouvrir de nouvelles perspectives de recherche.

Première partie

- Revue bibliographique -

1. Cycle global du silicium

Le silicium est le deuxième élément le plus abondant de la croûte terrestre après l'oxygène (Epstein, 1999). Le cycle global du silicium attire de plus en plus l'attention en raison de son rôle crucial dans de nombreux processus biogéochimiques tels que la régulation du CO₂ atmosphérique via la nutrition des biotes aquatiques (Sommer *et al.*, 2006).

Le cycle du silicium peut être divisé en deux parties : un cycle continental et un cycle marin (Exley, 1998).

Dans le cycle continental (figure 1), le silicium présent dans les minéraux primaires (matériau parental) est libéré sous forme d'acide monosilicique (H₄SiO₄) dans la solution du sol via l'altération. Il peut ensuite (1) participer à la néoformation des minéraux secondaires, (2) être adsorbé à la surface des oxydes ou (3) précipiter sous forme de silicates amorphes si la solution est sursaturée (Beckwith and Reeve, 1962 ; McKeague and Kline, 1963).

Les végétaux participent également au cycle terrestre du silicium (Meunier, 2003 ; Farmer *et al.*, 2005). Ils absorbent le silicium présent dans la solution du sol (et en modifient donc la concentration), le précipitent dans leurs organes en silicium phytogénique (phytolithes) puis le retournent au sol via la dégradation des tissus. Les phytolithes incluent les formes de silice les plus solubles du système Si-H₂O. Ainsi, leur dissolution libère du silicium dans la solution du sol à des niveaux de concentration pouvant atteindre le double de celui correspondant à l'altération des silicates. Cet état de fait donne une importance primordiale aux plantes dans le cycle global (Alexandre *et al.*, 1997). De plus, bien que l'altération des roches ait longtemps été attribuée uniquement aux processus météoriques, les plantes et leurs microbiotes associés affectent directement l'altération des minéraux, entre autres en générant des ions chélatants, en modifiant le pH et les conditions redox, et en altérant les propriétés physiques des sols (Hinsinger *et al.*, 2001 ; Conley, 2002).

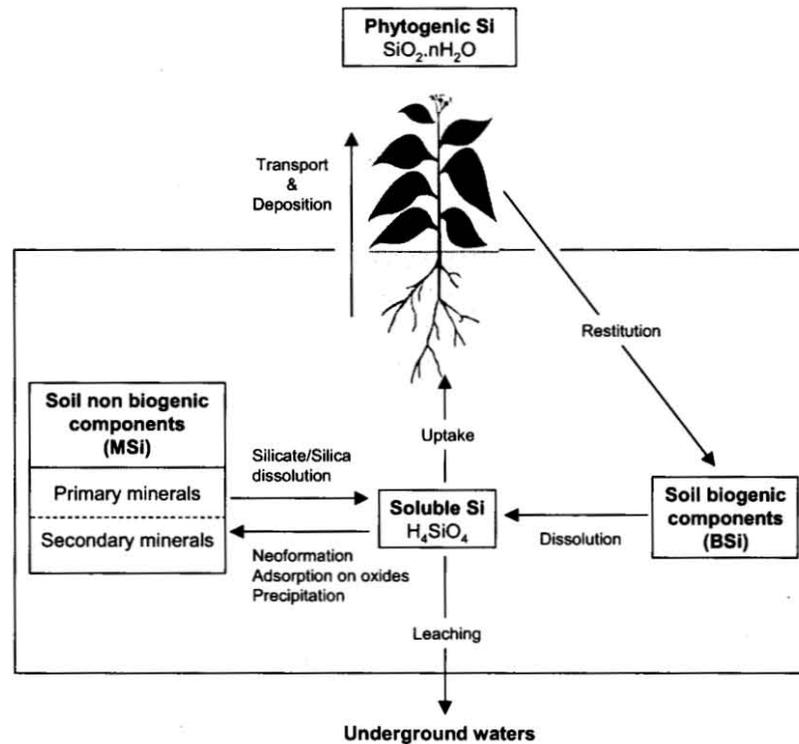
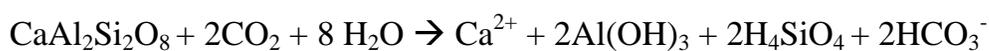


Figure 1- Cycle terrestre du silicium (Henriet *et al.*, 2008, adapté de Alexandre *et al.*, 1997).
MSi: mineral Si ; BSi: biogenic Si.

Au cours du développement du sol, une partie du silicium peut être lessivée et se retrouver dans les eaux de surface ou souterraines. Le cycle terrestre alimente ainsi le cycle marin en silicium soluble via les rivières (Exley, 1998). Une fois dans les océans, ce dernier est prélevé par les organismes planctoniques marins (principalement les diatomées) (Tréguer *et al.*, 1995). A leur mort, le silicium biogénique accumulé par ces organismes va soit se redissoudre, soit sédimenter dans le fond des océans (Tréguer *et al.*, 1995). Le retour du silicium marin au cycle terrestre se fait ensuite via des processus géotectoniques prenant des centaines de millions d'années (Exley, 1998).

Le silicium joue un rôle très important dans le cycle du carbone. D'une part, le processus d'altération des silicates primaires régule le CO₂ atmosphérique en le consommant par la réaction suivante (Sommer *et al.*, 2006) :



Le HCO₃⁻ est transporté jusqu'aux océans où il sera stocké en tant que carbonate dans le biogéosystème marin. D'autre part, le cycle du silicium est couplé avec celui du carbone

dans les océans, car les diatomées, qui représentent approximativement 50% de la biomasse océanique actuelle, ont besoin de silicium pour synthétiser leur chlorophylle, leurs protéines, ADN et squelettes (Tréguer *et al.*, 1995 ; Exley, 1998). Plus l'apport en silicium aux océans est grand, plus la quantité de carbone exportée vers les sédiments marins, et donc retirée de l'atmosphère, est grande.

Outre les diatomées, le silicium est également important pour les animaux supérieurs, en participant à la formation des os, des cartilages et des tissus conjonctifs, et en étant impliqué dans le contrôle hormonal (Carlisle, 1988). De plus, le rôle du silicium dans la croissance et le développement des plantes, mais aussi et surtout dans la résistance aux stress biotiques et abiotiques est de plus en plus reconnu.

Les activités humaines récentes ont altéré le cycle biogéochimique du silicium dans les systèmes terrestres et aquatiques, entre autres par la déforestation, la production de grandes quantités de CO₂ et l'eutrophisation des eaux (Conley, 2002). Ces modifications peuvent avoir d'importants impacts sur le cycle du carbone, mais également sur toute la chaîne alimentaire marine, en agissant sur les diatomées qui en constituent le premier niveau trophique.

2. Le silicium dans le sol

Dans le sol, le silicium est présent dans la phase liquide, solide et adsorbée (figure 2).

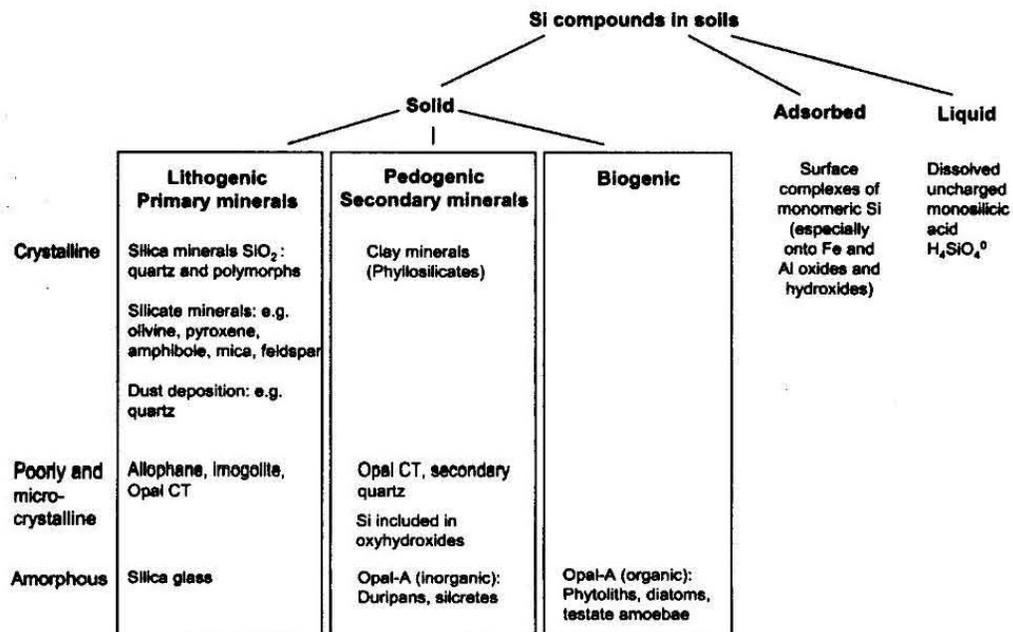


Figure 2 - Classification des pools de silicium dans le sol (Matichenkov and Bocharnikova, 2001 modifié par Opfergelt, 2008).

2.1 Le silicium dans la phase solide du sol

Bien qu'il soit très abondant, le silicium n'est jamais trouvé sous forme libre dans la phase solide du sol mais est toujours combiné à d'autres éléments, formant généralement des oxydes ou silicates (Richmond and Sussman, 2003). Plus de 90% des minéraux de l'écorce terrestre sont des silicates, dont l'unité de base est le motif élémentaire tétraédrique $[\text{SiO}_4]^{4-}$ (Richmond and Sussman, 2003). La classification des minéraux silicatés se base sur le nombre d'atomes d'oxygène liés soit à l'atome de Si d'un autre tétraèdre, soit à un autre atome tel que l'Al (McKeague and Kline, 1963). Ces tétraèdres sont soit isolés (néosilicates), soit reliés entre eux par paires (sorosilicates), en cercle (cyclosilicates), en chaînes (inosilicates), en feuillets (phyllosilicates) ou en réseau tridimensionnel (tectosilicates). La sensibilité de ces minéraux à l'altération diminue des néosilicates (p.ex. olivine) aux tectosilicates (p.ex. quartz). Les minéraux silicatés peuvent se présenter sous forme cristalline, c'est-à-dire dans laquelle les tétraèdres se répètent dans l'espace, ou sous une forme amorphe, dans laquelle les atomes ne sont pas disposés selon un réseau régulier.

Le silicium dans le sol peut être subdivisé en trois catégories : minéraux primaires, minéraux secondaires et silicium biogénique (Matichenkov and Bocharnikova, 2001 ; Sommer *et al.*, 2006).

Les minéraux primaires sont hérités du matériau parental. Il s'agit du quartz (SiO_2) et des silicates cristallins ordinaires (feldspaths, plagioclases, orthoclase, micas, olivine, pyroxènes, amphiboles). Ils composent la majorité de la fraction sableuse et limoneuse des sols. L'altération de ces minéraux primaires va libérer les produits d'altération dans la solution du sol. La vitesse à laquelle s'effectue cette altération dépend de la composition chimique et de la structure des minéraux primaires, mais aussi de facteurs extérieurs tels que le pH, la température et les précipitations.

C'est à partir des éléments présents dans la solution du sol que les minéraux secondaires vont se former suite aux processus de formation des sols. Les minéraux secondaires silicatés sont principalement les minéraux argileux (phyllosilicates : kaolinite, vermiculite, smectite, etc.). Le minéral formé dépend de nombreux critères, dont la composition de la solution du sol et les conditions climatiques. Des silicates amorphes (Opales A), et des formes microcristallines secondaires (quartz secondaire, Opal CT, imogolite, allophane) peuvent également être formés à partir de la solution du sol. Les silicates amorphes se forment lors de la précipitation du silicium lorsque la solution devient saturée (rapport molaire Si : Al de 0,5 à 1,0) (Sommer *et al.*, 2006), ou dans les plantes et autres organismes vivants. C'est via les plantes que la plus grande quantité de silicium en solution retourne au sol (la quantité de silicium recyclée annuellement par les plantes est deux fois plus grande que celle perdue par les eaux de drainage) (McKeague and Kline,

1963). Une grande partie du silicium présent dans le sol l'est sous forme minérale. Cependant, il y a également un pool de Si biogénique, composé d'opales A amorphes (Meunier, 2003 ; Farmer, 2005). Ce pool biogénique peut être divisé en silicium phytogénique (incluant les phytolithes, de taille $>5\mu\text{m}$), microbien et protozoïque. (Sommer *et al.*, 2006). Les phytolithes sont les composants majeurs du pool de Si biogénique (Sommer *et al.*, 2006).

Le silicium peut également être présent dans le sol sous forme adsorbée à la surface des oxydes et hydroxydes de fer, d'aluminium et de manganèse (Beckwith and Reeve, 1962 ; McKeague and Kline, 1963), ou complexée avec les métaux lourds (Matichenkov and Bocharnikova, 2001).

2.2 Le silicium dans la phase liquide du sol

Il y a trois groupes principaux de silicates solubles : les acides monosiliciques, les acides polysiliciques et les composés organosiliciés. On trouve également des complexes de silicium avec les métaux lourds, l'Al, le Fe et des composés organiques dans la solution du sol (Matichenkov et Bocharnikova, 2001). La forme dominante aux pH inférieurs à 9 est cependant l'acide monosilicique (H_4SiO_4). Aux pH supérieures à 9, il se dissocie en ions silicates ($(\text{OH})_3\text{SiO}^{-1}$) (Ma *et al.*, 2001). La limite de saturation de la solution est de 2 mM à 25°C (McKeague and Kline, 1963).

La concentration typique en silicium dans la solution du sol varie de 0,1 à 0,6 mM. (Epstein, 1994). Cette concentration dépend de la composition des minéraux du sol, de l'adsorption/désorption de l'acide monosilicique sur les surfaces des oxydes et hydroxydes d'Al, de Fe et de Mn et de sa précipitation avec ces oxydes, de la température, du pH, du drainage et du prélèvement par les plantes (McKeague and Kline, 1963 ; Datnoff *et al.*, 2007).

3. Le silicium dans la plante

3.1 Teneurs dans la plante

Le silicium étant un des éléments les plus abondants dans les sols, toutes les plantes terrestres en contiennent (Ma and Yamaji, 2006). Cependant, des déficiences en Si peuvent se produire par exemple sur les sols cultivés de manière continue avec des cultures très demandeuses (comme le riz) ou dans des régions soumises à de fortes pluies menant à de hauts degrés d'altération, lessivage et désilicification (Datnoff *et al.*, 2007).

Le contenu en silicium des plantes peut aller de 0,1% à 10,0% de Si par rapport au poids sec (Epstein, 1999 ; Ma and Takahashi, 2002 ; Richmond and Sussman, 2003). Il est donc du même ordre de grandeur que celui des macronutriments de la plante (Epstein, 2001). Il varie énormément selon l'espèce. Ma *et al.* (2001) ont divisé les plantes en trois catégories selon leur contenu en Si (figure 3). Les plantes accumulatrices de silicium sont celles contenant plus de 1% de Si et un ratio molaire Si/Ca > 1 (Bryophytes, Graminées, Cypéracées, Musacées). Les plantes contenant entre 0,5 et 1% de Si, ou plus de 1% mais un ratio Si/Ca < 1 sont définies comme intermédiaires (cucurbitales et Urticales). Les plantes considérées comme non accumulatrices sont celles contenant moins de 0,5% de silicium (Gymnospermes, Dicotylédones).

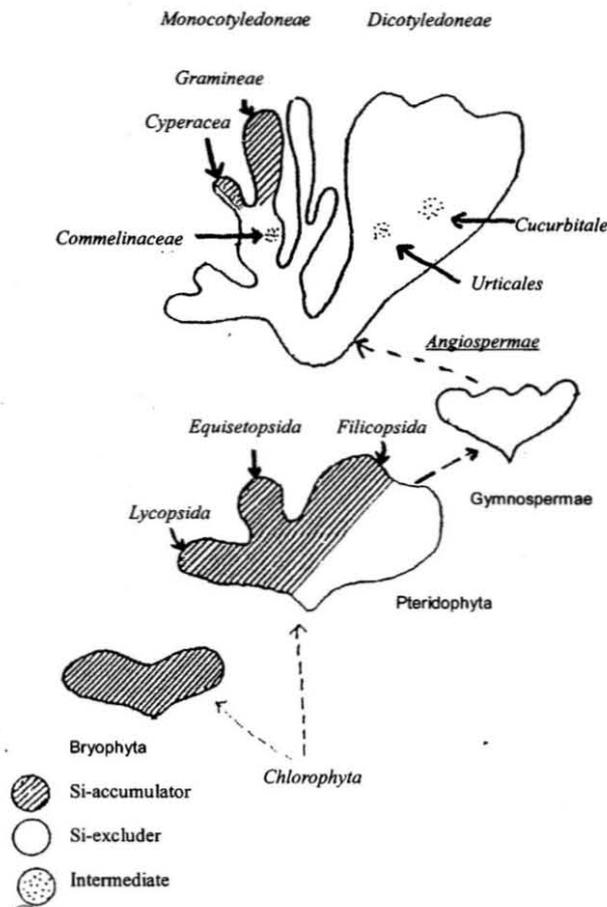


Figure 3- Distribution des plantes accumulatrices de silicium dans l'arbre phylogénétique (Ma and Takahashi, 2002).

3.2 Absorption

Le silicium est prélevé par les racines sous forme d'acide monosilicique non-chargé $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ présent dans la solution du sol lorsque le pH est inférieur à 9 (Fawe *et al.*, 2001 ; Ma and Takahashi, 2002). Le mode de prélèvement varie selon les espèces végétales (Ma and Yamaji, 2006).

Selon Ma *et al.* (2001), on peut distinguer trois différents modes de prélèvement : 'rejectif', passif et actif, correspondant respectivement aux plantes non accumulatrices, intermédiaires et accumulatrices. Ils ont donc classés les espèces en trois groupes, en se basant sur leur contenu en silicium. Les plantes du groupe A ont un contenu en Si $<0,5\%$. Ces plantes prélèvent le silicium en quantité inférieure à celle estimée par flux de masse : il y a donc un mécanisme de rejet de cet élément, $0,5\%$ étant le contenu de référence en silicium dans la plante obtenu en tenant compte des vitesses moyennes de transpiration de 147 espèces de plantes et d'une concentration en silicium moyenne de 10 ppm dans la solution du sol. Le groupe B comprend les plantes ayant un contenu en silicium proche de $0,5\%$, lié au fait qu'elles prélèvent le silicium de manière passive, par diffusion et flux de masse. Le groupe C regroupe les plantes au contenu en Si $>0,5\%$. Ces plantes prélèvent le silicium en quantité supérieure à celle estimée par le flux de masse, ce qui suggère l'existence d'un transport actif.

Les mécanismes impliqués dans le prélèvement actif et 'rejectif' sont encore inconnus. Cependant, certaines études récentes comparant le mode de prélèvement de plantes accumulatrices (comme le riz) et non accumulatrices (comme la tomate) apportent quelques informations intéressantes (Mitani and Ma, 2005 ; Ma and Yamaji, 2006 ; Ma and Yamaji, 2008). Il y aurait un transport dépendant en énergie par transporteur en plus du transport passif permettant au silicium de passer de la solution du sol à l'intérieur de la plante. Ce transporteur est similaire mais présent en densité différente selon l'espèce (densité plus grande chez le riz que chez la tomate). Un transporteur a été identifié au niveau du chargement du xylème chez le riz, mais pas chez la tomate (Ma and Yamaji, 2006). La conséquence de ces différences est que la concentration en Si dans le xylème est plus grande pour les plantes accumulatrices que pour les non accumulatrices (Datnoff, 2007).

3.3 Transport et accumulation du silicium dans la plante

Le mouvement de l'acide monosilicique à travers les tissus implique l'apoplasme, c'est-à-dire les parois cellulaires et les espaces intercellulaires, mais aussi les vaisseaux du xylème, et le symplasme, c'est-à-dire le cytosol et les cellules conductrices du phloème (Raven, 2001). Le transport se fait par diffusion et flux de masse (Raven, 2001).

Arrivé dans les parties aériennes, l'acide monosilicique est concentré via la transpiration puis polymérise sous forme de silicate amorphe, autrement appelé opale ou phytolithe ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), lorsque la concentration dépasse le niveau critique, qui est de 2 mM à 25°C (Jones and Handreck, 1967 ; Ma and Yamaji, 2006). Certains scientifiques suggèrent qu'un mécanisme actif peut être impliqué dans le dépôt du silicium à certains sites spécifiques (Sangster *et al.*, 2001).

Une fois polymérisé, le silicium est immobile et n'est plus disponible pour d'autres parties de la plante (Fawe, 2001). Plus de 90% du silicium total présent dans la plante est sous forme de phytolithe. La plus grande partie du Si dans la plante se trouve donc sous forme polymérisée (Fawe, 2001). La taille et la forme des phytolithes varient selon l'espèce végétale et les conditions physico-chimiques lors de leur formation (Fauteux, 2005).

Les dépôts de silicium se forment dans les parois cellulaires, le lumen des cellules, les espaces intercellulaires et extracellulaires (la couche subcuticulaire) des tiges et des feuilles, mais aussi dans les racines et les inflorescences (Sangster *et al.*, 2001). La distribution du Si est contrôlée par la transpiration (Ma and Yamaji, 2006). Il se localise donc principalement dans les sites majeurs de transpiration (Richmond and Sussman, 2003) et se concentre généralement davantage dans les tissus âgés (Ma and Yamaji, 2006).

3.4 Facteurs influençant la teneur en silicium dans la plante

Mis à part les variations de contenu en silicium dues aux capacités de prélèvement et d'accumulation différentes selon les espèces, on peut citer un certain nombre de facteurs influençant le contenu en silicium des plantes.

Par leur incidence sur la concentration en acide monosilicique dans la solution du sol, les facteurs pédologiques tels que la teneur en minéraux altérables (Henriet *et al.*, 2008 a ; Henriet *et al.*, 2008 b), le contenu en oxydes d'Al et de Fe (en raison de l'adsorption de l'acide monosilicique à leur surface), le contenu en eau et le pH (contrôlant la solubilité du silicium et les phénomènes d'adsorption), influencent beaucoup la teneur en silicium des

plantes (Jones and Handreck, 1967). De plus, la fertilisation en azote et en phosphore diminue la quantité de silicium présente dans la plante (Jones and Handreck, 1967).

La transpiration des plantes affecte également le contenu en silicium (Ma and Takahashi, 2002).

4. Effets positifs du silicium sur la plante

Actuellement, seuls deux groupes de plantes sont connus pour avoir un besoin absolu et quantitatif en silicium : les diatomées et autres algues jaunes-brunes et dorées appartenant aux *Chrystophyceae*, et les 'scouring rushes', plantes terrestres appartenant aux *Equisitaceae* (Epstein, 1999). Cependant, son statut est difficile à déterminer pour les plantes supérieures et les scientifiques ne parviennent pas à se mettre d'accord à ce sujet.

Arnon et Stout (1939), ont proposé trois critères pour déterminer l'essentialité d'un élément. A) L'élément est essentiel si la plante ne peut pas compléter son cycle de vie en son absence. B) Une déficience en l'élément est spécifique et ne peut pas être compensée par un autre élément. C) L'élément agit directement sur la plante et non par l'intermédiaire d'une amélioration de certaines conditions physiques et chimiques du substrat. Cependant, dans le cas du silicium, ces critères sont difficiles à vérifier, car il est très difficile de produire des plants qui en sont dépourvus, en raison de son omniprésence et des contaminations. Selon Rice (2007), le silicium serait un micronutriment dont la plante a besoin en très petites quantités. Pour Ma *et al.* (2001), il est typiquement un élément bénéfique mais pas essentiel car les effets positifs sont observés sur certaines plantes mais pas sur toutes et se manifestent principalement en conditions de stress. Epstein (1999) propose quant à lui que le silicium soit un élément quasi-essentiel pour de nombreuses plantes, sa déficience causant beaucoup de problèmes de croissance, de développement, de reproduction ou de viabilité.

En dehors de la question de son essentialité, il a été prouvé sur différentes plantes que le silicium a de nombreux effets bénéfiques sur les plantes (figure 4), comme nous le verrons par la suite. Ces effets sont surtout visibles sur les cultures qui accumulent activement le silicium, tels que le riz, le maïs et la canne à sucre (Ma *et al.*, 2001). Actuellement, un grand nombre de cultures en serre sont amendées en Si pour lutter contre les maladies, entre autres les roses et les concombres (Bélanger *et al.*, 1995). Le silicium est considéré comme un élément « agronomiquement essentiel » pour le riz et l'application de fertilisants silicatés est commune au Japon, en Chine, aux USA et en Corée (Ma and Takahashi, 2002). Il est également appliqué sur les champs de canne à sucre pour stimuler sa croissance dans de nombreux pays tels que le Brésil, l'Australie, l'Afrique du Sud et l'Inde (Epstein, 1999).

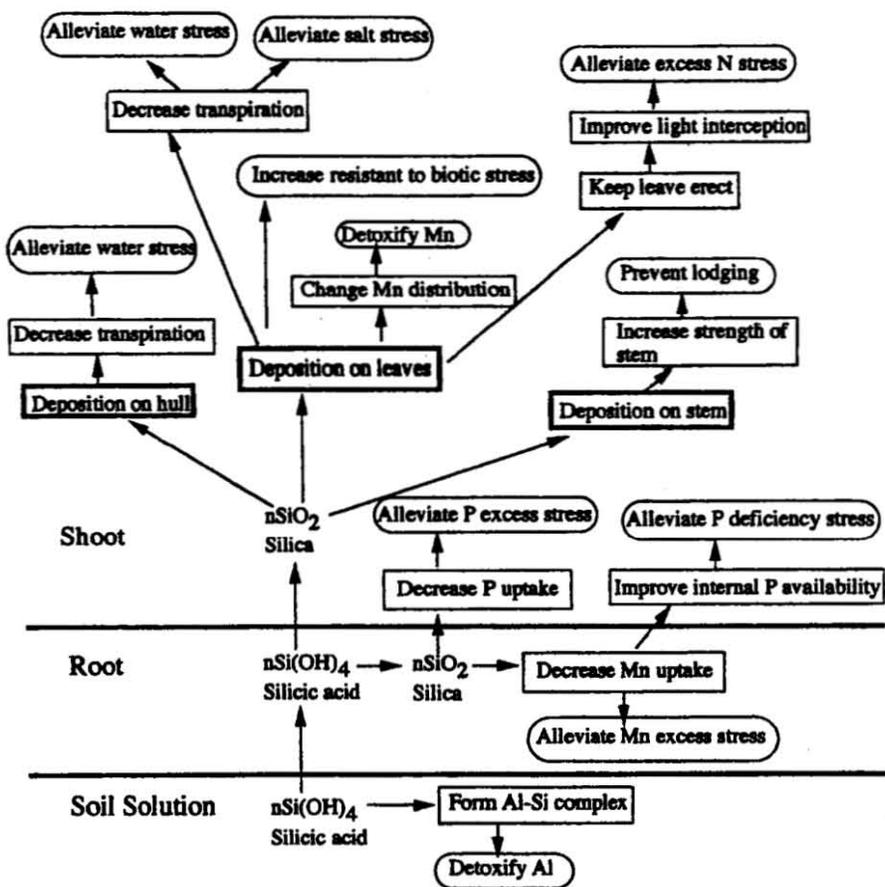


Figure 4- Effets positifs du silicium sur la plante (Ma *et al.*, 2001).

4.1 Croissance et rendement

Le silicium remplit de nombreuses fonctions contribuant à augmenter la production de matière sèche des plantes et le rendement. Son dépôt dans les cellules épidermiques et leurs parois réduit la vitesse de transpiration des plantes et confère une solidité mécanique aux tissus. De ce fait, il favorise la résistance à la verse pour les cultures céréalières et la posture érigée des feuilles, stimulant ainsi la photosynthèse en améliorant l'interception de la lumière (Ma and Yamaji, 2008). Le silicium améliore également la translocation du CO_2 photoassimilé vers les panicules du riz (Ma and Takahashi, 2002).

L'importance du silicium sur la croissance est très grande, du moins pour certaines espèces en conditions de champ (Epstein, 1994). Chez le riz, il a été prouvé qu'un apport de silicium permet entre autres une meilleure croissance et une augmentation des rendements et de la qualité du grain (Ma and Takahashi, 2002). Des effets similaires ont été observés sur d'autres céréales telles que l'orge (Okuda and Takahashi, 1961) et le blé

(Hinsinger *et al.*, 1996). Une augmentation de la biomasse a été observée chez la canne à sucre, une autre plante accumulatrice de Si (Ma and Takahashi, 2002). Des effets positifs ont également été observés sur la tomate, le concombre, le soja, le coton, le fraisier et le bambou (Epstein, 1994 ; Epstein, 1999 ; Ma and Takahashi, 2002).

Cependant, cette stimulation de croissance pourrait être la résultante de l'effet protecteur du silicium contre les stress biotiques et abiotiques (Epstein, 1999) et les effets du Si sont faibles en conditions de culture optimales (Ma *et al.*, 2001).

4.2 Résistance aux stress abiotiques

4.2.1 Stress climatique

Le dépôt de silicium dans les cellules réduit les problèmes de verse et de blessures causées par des typhons, les radiations excessives, les UV, le gel. Il diminue également la transpiration cuticulaire, limitant ainsi les effets des hautes températures et de la sécheresse sur la plante (par exemple les problèmes de stérilité chez le riz) (Ma *et al.*, 2001).

4.2.2 Stress minéral

Le silicium permet de diminuer les effets de nombreux déséquilibres minéraux tels que la déficience et l'excès de phosphore ou l'excès d'azote (Ma *et al.*, 2001).

Il a également été mis en évidence un effet positif du silicium sur le stress salin en diminuant la transpiration et donc la translocation du Na des racines vers les feuilles (Epstein, 1999 ; Rice, 2007).

Plusieurs études sur des plantes telles que le riz, l'orge, le maïs, le coton, la tomate, le concombre, le soja ou le haricot, ont mis en évidence une contribution importante du silicium dans la diminution des toxicités métalliques (Cocker *et al.*, 1998). Les plantes traitées au silicium supportent mieux la toxicité au manganèse (Epstein, 1999), ferreuse (Ma and Takahashi, 2002) et aluminique (Cocker *et al.*, 1998). Différents mécanismes sont impliqués. Le silicium peut agir sur le pouvoir oxydant des racines, ce qui permet à la plante de réduire le prélèvement des ions métalliques (Ma *et al.*, 2001 ; Ma and Takahashi, 2002). Il peut également favoriser une meilleure distribution de ces ions dans les feuilles, ou leur stockage sous une forme métaboliquement inactive (Ma *et al.*, 2001). Selon Cocker *et al.* (1998) le mécanisme d'action pourrait être une formation de complexes Si-Al dans la solution du sol ou d'hydroponie, réduisant ainsi l'activité des ions métalliques toxiques et leur prélèvement.

4.3 Silicium et stress biotiques

4.3.1 Mise en évidence des effets du silicium dans différents pathosystèmes

Bien que les effets positifs du silicium sur la protection des plantes soient signalés depuis des siècles, les premiers travaux scientifiques réalisés à ce sujet ont été réalisés dans les années 1920 et 1930 (Bélangier *et al.*, 1995).

Un grand nombre d'études ont mis en évidence les effets positifs du silicium dans la lutte contre les maladies fongiques. Dans beaucoup de cas, l'application de silicium confère un niveau de contrôle de la maladie équivalent à celui obtenu par un traitement fongicide standard (Rodrigues and Datnoff, 2005 ; Datnoff *et al.*, 2001).

La plupart des travaux étudiant le rôle du silicium dans les maladies fongiques ont été réalisées sur le riz (Datnoff *et al.*, 2007). Une augmentation de la résistance du riz en réponse à l'augmentation du contenu en silicium de la plante a été observée sur un certain nombre de maladies, telles que les pourritures de la tige (stem rot) causées par *Magnaporthe salvinii* (Datnoff *et al.*, 2007), la pyriculariose (blast) causée par *Magnaporthe grisea* (Datnoff *et al.*, 1991 ; Datnoff *et al.*, 1992 ; Seebold *et al.*, 2000 ; Cai *et al.*, 2008 ; Nataka *et al.*, 2008 ; Buck *et al.*, 2008), le sheath blight causé par *Thanatephorus cucumeris* (Seebold *et al.*, 2000 ; Rodrigues *et al.*, 2003 b), les taches brunes (brown spot) causées par *Cochliobolus albescens*, *Bipolaris oryzae* ou *Cochliobolus miyabeanus* (Savant *et al.*, 1997 ; Datnoff *et al.*, 2007 ; Rezende *et al.*, 2009) la décoloration du grain (Grain discoloration) causée par un complexe d'insectes et d'espèces fongiques (Korndörfer *et al.*, 1999) et l'échaudure des feuilles (leaf scald) causées par *Monographella albescens* (Seebold *et al.*, 2000).

Le concombre est également largement utilisé dans l'étude des effets du silicium sur la réaction des plantes aux champignons (Fawe *et al.*, 2001). Les maladies fongiques du concombre contrôlées par le silicium incluent l'oïdium causé par *Sphaerotheca fuliginea* ou *Erysiphe cichoracearum* (Menziez *et al.*, 1991 ; Samuels *et al.*, 1991 ; Menziez *et al.*, 1992 ; Liang *et al.*, 2005) et les pourritures de racines causées par *Pythium ultimum* et *P. aphanidermatum* (Chérif *et al.*, 1992 a ; Chérif *et al.*, 1992 b ; Chérif *et al.*, 1994).

L'effet protecteur d'un traitement en silicium a également été démontré sur le blé contre l'oïdium causé par *Blumeria graminis* (Bélangier *et al.*, 2003 ; Guével *et al.*, 2007).

Une augmentation de résistance aux maladies fongiques a été observée sur bien d'autres plantes, telles que le maïs (Sun *et al.*, 1994), l'avoine (Carver *et al.*, 1998), la vigne (Bowen *et al.*, 1992), le caféier (Martinati *et al.*, 2008), sur *Arabidopsis* (Fauteux *et al.*, 2006), le melon et la courge (Menziez *et al.*, 1992).

Les effets du traitement en silicium observés dans ces différentes études sont une diminution du nombre de lésions, une réduction de la surface couverte par les colonies et de leur nombre, une baisse de la germination des conidies et un retard dans le développement du champignon, un amoindrissement des symptômes de la maladie (pourritures des racines, flétrissement des feuilles, etc.) et donc une réduction du taux de mortalité des plantes et des pertes de rendements. Le silicium peut également ralentir le développement épidémique de certaines maladies (Seebold *et al.*, 2000).

Il est intéressant d'investiguer les effets du silicium sur différents pathosystèmes, mais également pour différents formes d'application (Datnoff *et al.*, 2007 ; Bélanger *et al.*, 1995). Menzies *et al.* (1991b) ont observé le même effet de suppression lorsque le silicium était appliqué sous forme de silicate de potassium ou de sodium. Côté-Beaulieu *et al.* (2009) ont quant à eux tenté l'application d'acide mono-, di- et triméthylsilicique. Ces traitements ayant induit des symptômes sévères de phytotoxicité pour le blé, ces auteurs ont donc conclu que l'acide silicique est le seul composé connu capable d'effets positifs sur la plante. Diverses études ont également comparé les effets d'une application foliaire de silicium avec un apport par la solution nutritive ou solution du sol. Les résultats obtenus varient d'une étude à l'autre : Rezende *et al.*, (2009), Liang *et al.*, (2005) et Guével *et al.*, (2007) ont observé ,respectivement sur le riz, le concombre et le blé, une diminution plus importante de la maladie dans le cas d'un apport par les racines que pour les applications foliaires. Ils ont donc conclu que l'absorption par les racines est essentielle pour un effet prophylactique optimal.

Outre les maladies fongiques, les effets positifs du silicium ont également été observés sur des maladies bactériennes (Datnoff *et al.*, 2007), les nématodes (Swain and Prasad, 1988), les plantes parasites (*Striga* spp) (El Hiweris, 1987, cité par Epstein, 1994), ainsi que sur divers ravageurs tels que les insectes nuisibles, les araignées et les acariens. Le silicium rend la pénétration de ces ravageurs plus difficile, détériore leurs mandibules, augmentation leur taux de mortalité et diminue leur fertilité (Keeping and Kvedaras, 2008). Gali-Muhtasib and Smith (1992) ont montré que le silicium protégeait également les plantes des mammifères herbivores en diminuant leur appétence.

4.3.2 Mécanisme d'action du silicium

Bien que les propriétés prophylactiques du silicium soient signalées depuis des centaines d'années, les mécanismes en jeu *in planta* sont encore peu connus (Fawe *et al.*, 2001).

4.3.2.1 Action mécanique

La première hypothèse avancée, lancée par Wagner *et al.* (1940, cité par Bélanger *et al.*, 1995), est que le silicium polymérisé à la surface des tissus est responsable de l'effet protecteur du silicium sur les stress biotiques. En renforçant les parois cellulaires, il agirait comme une barrière mécanique s'opposant à la pénétration physique et/ou rendant la cellule végétale moins susceptible à la dégradation enzymatique par le pathogène (Ma and Takahashi, 2002). Cette barrière empêcherait également le mouvement du pathogène d'une cellule à une autre (Chérif *et al.*, 1992). En effet, les sites primaires de dépôt du silicium, c'est-à-dire les parois des cellules foliaires et les vaisseaux du xylème, sont aussi les zones privilégiées de pénétration des hyphes fongiques (Rice, 2007) mais également des mandibules des insectes (Jones and Handreck, 1967). Cette hypothèse provient également du fait qu'on a observé dans de nombreux pathosystèmes une accumulation systématique de silicium se produisant dans les parois cellulaires au niveau des sites de pénétration du pathogène (Fawe *et al.*, 2001). La raison de cette accumulation pourrait être une plus grande transpiration au niveau des sites d'infection (Chérif *et al.*, 1992). De plus, selon Volk *et al.* (1958), le silicium pourrait former un complexe avec les composants organiques des parois cellulaires, augmentant ainsi leur résistance à la dégradation enzymatique, diminuant ainsi la pénétration des hyphes dans les feuilles.

L'hypothèse du silicium comme barrière mécanique a été fortement remise en question par de nombreux scientifiques. L'étude d'Ito et Sakamoto (1939, cités par Datnoff *et al.*, 2007) apporte un premier élément en défaveur de cette hypothèse. Ces derniers ont étudié la résistance aux piqûres d'aiguille de cellules épidermiques de plants de riz cultivés avec ou sans amendement en silicium. Ils ont montré que la résistance à la piqûre était expliquée principalement par la nature du protoplasme, et uniquement en partie par la silicification des épidermes foliaires. La première preuve écartant réellement l'hypothèse du silicium comme barrière mécanique a été apportée par Samuels *et al.* (1991). Ces derniers ont remarqué que les plants de concombre cultivés dans un substrat riche en silicium puis transférés dans un substrat déficient en silicium ne montraient aucune résistance au pathogène *Sphaerotheca fuliginea*, bien qu'ils aient accumulé une grande quantité de silicium polymérisé dans leurs feuilles. L'effet protecteur est donc perdu quand l'alimentation en silicium est arrêtée. A l'inverse, les plants cultivés dans un milieu pauvre en silicium puis transféré dans un milieu riche montraient une résistance accrue au

pathogène et une rapide silicification. Ils ont donc apporté la preuve que le silicium déposé dans les feuilles participe peu à la réduction de la maladie et que le silicium total présent est moins important que le silicium soluble, mobile et disponible présent au moment de l'infection dans l'induction des réactions de défense de la plante. L'étude de Chérif *et al.* (1992 a) apporte également des résultats intéressants. Ces derniers ont inoculés avec le pathogène *Pythium ultimum*, ou percé avec une fine aiguille, les racines, hypocotyles et feuilles de plants de concombre cultivés avec ou sans amendement en silicium dans des conditions d'humidité à 100%. Bien que le traitement en silicium ait réduit la sévérité de la maladie, ils n'ont pas observé d'accumulation de silicium au niveau des sites de pénétration fongique, quel que soit l'organe étudié, et ont remarqué que les hyphes fongiques arrivaient à pénétrer les tissus des plants traités au silicium. Le silicium était également absent dans les organes blessés avec une aiguille. Ces résultats renforcent l'idée selon laquelle le dépôt de silicium dans les tissus au niveau des sites de pénétration du champignon ou dans les parois cellulaires épidermiques n'a pas de rôle de barrière physique contre l'attaque fongique (Chérif *et al.*, 1992).

4.3.2.2 Action sur les mécanismes de défense de la plante

Le silicium interagirait avec les mécanismes de défense naturels de la plante. Avant d'aller plus loin dans le rôle spécifique joué par ce dernier, une première partie est consacrée à une brève présentation de ces mécanismes.

A. Réactions de défense de la plante

La première étape de toutes les réactions de défense est la reconnaissance par la plante de molécules appelées éliciteurs, pouvant être originaires de la plante après interaction avec l'agent pathogène ou du pathogène lui même (Prell and Day, 2000). Ces éliciteurs sont reconnus par des récepteurs spécifiques situés au niveau des membranes cellulaires de la plante (Vidhyasekaran, 2008).

La deuxième étape est le transfert intracellulaire du signal mis en place en réponse à l'élicitation vers le noyau, pour agir sur l'expression des gènes de défense de la plante (Vidhyasekaran, 2008). Ces signaux, décrits par Vidhyasekaran (2008), peuvent faire intervenir des changements de concentration du Ca^{2+} cytosolique. Les variations de concentration sont perçues par des protéines intracellulaires qui vont à leur tour jouer un rôle important dans l'activation de toute une série de cascades de signalisation, entre autres via une interaction avec les protéines kinases. La phosphorylation des protéines est un mécanisme essentiel dans la perception/transmission des signaux provenant du pathogène, et donc dans l'induction des réactions de défense de la plante. L'éliciteur peut également activer des canaux à anions présents dans la membrane plasmique et provoquer des

variations de pH, qui sont importants dans les processus de transmission de signaux induisant les réponses de la plante. Les systèmes de signalisation intracellulaires impliquent toute une série de composés qui s'accumulent après l'infection, tels que différents types d'anions oxygène actifs (O_2^- , H_2O_2 , OH^- et le radical hydroxyle, en anglais : 'Burst oxydatif'), les oxydes nitriques, l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène. Tous ces mécanismes sont en interaction et l'activation des gènes de défense peut requérir différents systèmes de transmission de signaux.

Ces cascades de signalisations cellulaires vont mener, via l'activation de nombreux gènes de défense, à différents changements dans les cellules ayant pour objectif d'empêcher la pénétration, de limiter le déplacement ou même de détruire le pathogène. La réponse de la plante à l'infection peut être accompagnée d'une mort rapide des cellules au niveau du site d'infection (réaction hypersensible) et/ou d'une fortification de la paroi par la formation de papilles (composées principalement de callose), par une lignification ou par une subérisation (Vidhyasekaran, 2008). L'évènement le plus important se produisant en réponse à l'infection est l'induction et l'accumulation de protéines PR (en anglais : Pathogenesis-related proteins) (Ferreira *et al.*, 2007). Ces protéines seraient impliquées dans l'inhibition du développement du pathogène, dans la production de molécules élicitrices ou encore dans le renforcement des parois cellulaires (Vidhyasekaran, 2008). Les réactions de défense de la plante font également intervenir différents métabolites secondaires, dont la plupart ont une activité antifongique. Il y a deux types de métabolites secondaires antifongiques : les phytoanticipines, composés déjà présents dans la plante avant l'attaque ou synthétisés à partir de constituants préexistants, et les phytoalexines (Vidhyasekaran, 2008). Ces dernières sont synthétisées *de novo* suite à une activation génétique en réponse à une infection, mais également à un stress abiotique (Rouxel, 1989). Ces substances sont de faible poids moléculaire et appartiennent à des groupes chimiques variés mais un bon nombre d'entre elles sont de nature phénolique (Prell and Day, 2000). Elles sont présentes chez de nombreuses espèces végétales et les espèces d'une même famille produisent le plus souvent une unité de structure chimique (Macheix *et al.*, 2005). La plupart d'entre elles sont très toxiques pour les champignons, mais également pour les bactéries et les animaux, et jouent un rôle central dans la résistance aux agents pathogènes (Rouxel, 1989).

La résistance systémique acquise (SAR en anglais : systemic acquired resistance) est un mécanisme de défense induite qui confère à la plante une protection durable contre les infections futures par un large spectre de pathogènes (Durrant *et al.*, 2004). Un élément essentiel requis pour déclencher la SAR est que la première infection cause des lésions nécrotiques (Prell and Day, 2000). En réponse à cette infection, un signal se propage depuis le lieu d'infection vers les différentes parties de la plante par l'intermédiaire de molécules signal, dont certaines sont également impliquées dans la transmission d'un signal intracellulaire au niveau du site d'infection, telles que l'acide salicylique, l'acide jasmonique, l'éthylène, l'oxyde nitrique ou les oxygènes actifs. Ces substances seraient

transmises systématiquement comme les hormones. Le signal transmis à travers la plante pourrait également être de nature électrique (Prell and Day, 2000). Les messagers interagissent avec des protéines spécifiques impliquées dans l'activation des gènes SAR, eux-mêmes responsables de l'augmentation de résistance vis-à-vis des infections suivantes au niveau des tissus non infectés de la plante (Ferreira *et al.*, 2007). La SAR est associée à la synthèse et l'accumulation de protéines PR et d'enzymes dans les tissus non infectés (Ferreira *et al.*, 2007).

B. Effets du silicium sur ces mécanismes de défense

Ces 20 dernières années, un certain nombre d'études, réalisées principalement sur le riz, le blé et le concombre, ont mis en avant des changements métaboliques majeurs dans les cellules végétales et des modifications radicales dans l'expression des réactions de défense de la plante se produisant suite à un traitement en silicium en réponse à une infection, presque systématiquement liés à une résistance accrue aux maladies.

La plus grosse différence cytochimique entre les plants traités ou non en silicium montrée par un grand nombre d'études est l'accumulation d'un matériel phénolique amorphe dense en électrons, de faible poids moléculaire et dépourvu de silicium dans les tissus infectés en réponse au traitement en silicium, associée à une résistance accrue des plantes à l'attaque fongique (Menzies *et al.*, 1991 a ; Chérif *et al.*, 1992 b ; Chérif *et al.*, 1994 ; Fawe *et al.*, 1998 ; Rodrigues *et al.*, 2003 a ; Bélanger *et al.*, 2003 ; Rodrigues *et al.*, 2004 ; Ghanmi *et al.*, 2004). Ces auteurs ont observé une forte activité fongitoxique de ce matériel phénolique. Le mycélium en contact avec lui était fortement endommagé, parfois réduit à des hyphes vides, le nombre d'haustoria produits par colonie était plus faible et le développement du conidiophore fortement affecté. Tout cela a mené à une diminution de l'étendue de la colonisation par les champignons. La conclusion des différentes études citées est donc que ce matériel phénolique pourrait être assimilé à des phytoalexines.

Le traitement en silicium agit non seulement sur l'intensité des réactions de défense (accumulation plus importante dans les cellules infectées et augmentation du nombre de cellules accumulant le composé phénolique), mais également sur le timing de ces réactions (diminution du temps nécessaire à la production et à l'accumulation du composé) (Chérif *et al.*, 1992 ; Chérif *et al.*, 1994 ; Menzies *et al.*, 1991 a).

D'autres changements métaboliques ont également été observés comme une stimulation de l'activité chitinase, une activation plus rapide et intense des peroxydases et des polyphénoloxydases (PPO) (Chérif *et al.*, 1994), une augmentation de la génération de superoxydes (O_2^-) (Maekawa *et al.*, 2002), la formation de papilles et la production de callose dans les plants amendés en silicium après l'infection (Bélanger *et al.*, 2003).

La production de phytoalexines, la génération de superoxydes, ainsi que d'autres mécanismes induits par le silicium font partie des réactions de défense naturelles de la plante. Ces différentes études ont donc conduit à considérer une nouvelle hypothèse selon laquelle le silicium interviendrait de manière active sur les mécanismes de défense de la plante, bien que le rôle des parois cellulaires silicifiées dans la protection des plantes contre les pathogènes ne peut pas être complètement écartée (Bélanger *et al.*, 1995).

Les études décrites précédemment (Menzies *et al.*, 1991 a ; Chérif *et al.*, 1992 b ; Chérif *et al.*, 1994 ; Fawe *et al.*, 1998 ; Bélanger *et al.*, 2003, etc) ont mis en évidence des réactions similaires chez différents pathosystèmes, tant chez les monocotylées que chez les dicotylées, suite au traitement en silicium, entre autres la production de phytoalexines. Etant donné que les phytoalexines sont très spécifiques à chaque espèce de plante, il est probable que le silicium agisse sur des mécanismes partagés par toutes les espèces de plantes, tels que ceux menant à l'expression des gènes de défense de la plante, c'est-à-dire les cascades de signalisation (Bélanger *et al.*, 2003 ; Fauteux *et al.*, 2005). Le silicium modulerait donc la transduction du signal intracellulaires post-élicitation (Fauteux *et al.*, 2005).

Comme nous l'avons vu plus haut, ces signaux intracellulaires sont transmis jusqu'au noyau entre autres par des cascades de kinases/phosphatases (phosphorylation de groupements hydroxyles d'acides aminés résiduels de protéines). Le silicium pourrait interagir avec ces cascades de kinases. Il est connu pour se lier avec les groupements hydroxyle, affectant ainsi l'activité ou la conformation des protéines (Fauteux *et al.*, 2005).

Le mode d'action du silicium dans la transduction des signaux pourrait aussi dériver d'interactions avec le phosphore, ou avec des métaux tels que le manganèse et le fer jouant un rôle structural dans nombre d'enzymes (Fauteux *et al.*, 2005). On pourrait penser que le silicium améliore les réactions de défense de la plante indirectement en séquestrant les cations métalliques, ou directement en modulant l'activité des protéines impliquées dans la transduction du signal (Fauteux *et al.*, 2005).

De plus, en agissant sur les événements de signalisation menant entre autres à la synthèse d'acide salicylique, d'acide jasmonique et d'éthylène, qui sont des composés participant à la transmission de l'information dans les cellules mais également des signaux systémiques de stress, le silicium pourrait donc jouer un rôle positif à la fois dans la résistance locale et systémique (Fauteux *et al.*, 2005). Fawe *et al.* (2001) ont émis une hypothèse intéressante pour expliquer l'action du silicium sur les mécanismes de défense des plantes. Ils ont remarqué que la résistance induite par le silicium présente des similarités avec la résistance systémique acquise et ont donc proposé que le silicium serait un activateur/modulateur similaire aux composés inducteurs de la SAR. En effet, le silicium et les composés activateurs de la SAR ont de nombreux points communs (Fawe *et*

al., 2001). Leurs propriétés stimulantes sur la résistance de la plante ne sont visibles qu'une fois que l'infection s'est produite, donc après l'élicitation, et sont caractérisées par une expression précoce et amplifiée des réactions de défense, il n'y a pas d'apparition d'un stade d'accoutumance de la plante et ils ont tous deux un niveau de saturation (en apporter plus n'augmente plus l'effet). Il existe cependant une grande différence entre le silicium et les autres activateurs de SAR, qui est la perte rapide de l'effet du silicium lorsque l'apport est arrêté, alors que la SAR est caractérisée par un effet durable. Cependant, cette perte d'effet provient peut-être du fait que le silicium doit être sous forme soluble pour stimuler les mécanismes de défense, mais qu'il est sans cesse 'inactivé' en tant qu'inducteur de résistance par sa polymérisation, d'où la nécessité d'un apport continu (Samuels *et al.*, 1991 ; Fawe *et al.*, 2001).

5. Le bananier

5.1 Importance économique et distribution

Originaires d'Asie du sud-est, les bananes et bananes plantains sont maintenant cultivées dans de nombreuses autres régions du monde, principalement en Amérique latine et en Afrique (Swennen et Vuylsteke, 2001).

Les bananes et bananes plantain jouent un rôle majeur dans la nutrition, le bien-être et la vie culturelle de millions de personnes (Price, 1995). C'est en Afrique qu'elles ont la plus grande importance alimentaire. L'organisation de ces sociétés a été fortement façonnée autour de la culture de la banane et cette dernière est au centre de nombreuses croyances, rites et traditions (Price, 1995). La banane plantain est une des cultures alimentaires les moins chères à produire, d'où son faible coût et son importance dans l'alimentation des groupes à faibles revenus (Chandler, 1995).

Bien qu'une grande partie des bananes soit produite dans le cadre des systèmes agraires traditionnels et destinée à la consommation domestique ou au commerce local (principalement en Afrique, où 90% des bananes produites sont consommées localement), elle est également cultivée en monoculture intensive pour l'exportation vers les pays développés d'Europe et d'Amérique du Nord et le Japon (Hallam, 1995). La banane est le quatrième produit agricole en termes de production mondiale après le riz, le blé et le maïs et elle occupe le premier rang de la production fruitière, avec un peu plus de 100 millions de tonnes en 2003 (Lassoudière, 2007). Les bananes dites 'dessert' ne représentent que 56% de la production mondiale, mais plus de 97% des exportations (Lassoudière, 2007). Les productions destinées à l'exportation sont concentrées dans les pays pauvres d'Amérique latine et les Antilles, pour qui la banane représente une source importante de revenu et d'emploi (Hallam, 1995).

5.2 Position taxonomique

Section tirée de Lassoudière (2007).

Les bananiers, plantes monocotylédones, appartiennent à l'ordre des zingibérales et forment la famille des musacées. Cette famille comporte trois genres : *Musella*, *Ensete* et *Musa*. Des différentes sections du genre *Musa*, seule la section des *Eumusa* a donné les espèces parthénocarpiques. Les deux espèces principales de cette section sont *Musa acuminata* (AA) et *Musa balbisiana* (BB). Les espèces à fruits séminifères (donc non comestibles), sont toutes diploïdes et fréquemment utilisées dans des programmes d'amélioration végétale en raison de leur fertilité et de leur résistance à certaines maladies

ou ravageurs. L'espèce *Musa acuminata* est à l'origine de tous les bananiers à fruits parténocarpiques, seule ou avec la participation de *Musa balbisiana*.

On compte actuellement environ 1200 variétés à fruits charnus réparties dans cinq groupes (tableau 1) : les groupes diploïdes, AA et AB, et les groupes triploïdes, AAA, comprenant la majorité des cultivars à fruits destinés à l'exportation, dont les sous-groupes Gros Michel et Cavendish, AAB, contenant le sous-groupe des Plantains, et ABB, bananiers rustiques donnant des fruits à consommer cuits.

Tableau 1- Principaux cultivars à fruits comestibles (Lassoudière, 2007).

Groupe	Sous-groupe	Cultivar	Type de fruit
AA	Sucrier	Pisang mas, Frayssinette, Figue sucrée	Dessert
	Pisang liln	Pisang liln	Dessert
	Pisang berangan	Pisang berangan	Dessert
	Lakatan	Lakatan	Dessert
AAA	Cavendish	Lacatan, Poyo, Williams, Grande Naine, Petite Naine	Dessert
	Gros Michel	Gros Michel, Cocos, Highgate	Dessert
	Figue rose	Figue rose, Figue rose verte	Dessert
	Lijugira	Intutu, Mujuba	À bière, à cuire
	Ibota	Yangambi km5	Dessert
AB	Ney Poovan	Safet Velchi, Sukari	Dessert acide
AAB	Figue pomme	Maça, Silk	Dessert acide
	Pome	Prata	Dessert acide
	Mysore	Pisang ceylan	Dessert acide
	Pisang kelat	Pisang kelat	Dessert
	Pisang rajah	Pisang rajah bulu	À cuire
	Plantains	cultivars French	À cuire
	Plantains	cultivars Faux corne	À cuire
	Plantains	cultivars Corne	À cuire
	Popoulou	Popoulou	À cuire
	Laknao	Laknao	À cuire
Pisang nangka	Pisang nangka	À cuire	
ABB	Bluggoe	Bluggoe, Matavia, Poteau, Cacambou	À cuire
	Pelepita	Pelepita	À cuire
	Pisang awak	Fougamou	Dessert
	Peyan	Peyan	À cuire

5.3 Morphologie

Les informations présentes dans cette section proviennent de Price (1995), Karamura et Karamura (1995) et Swennen et Vuylsteke (2001).

Le bananier est une plante herbacée géante, vivace, qui peut atteindre une hauteur de 1,5 à 8 m. Il est constitué d'une partie aérienne et racinaire, toutes deux issues d'un rhizome souterrain, ou cormus, qui est la vraie tige de la plante (figure 5).

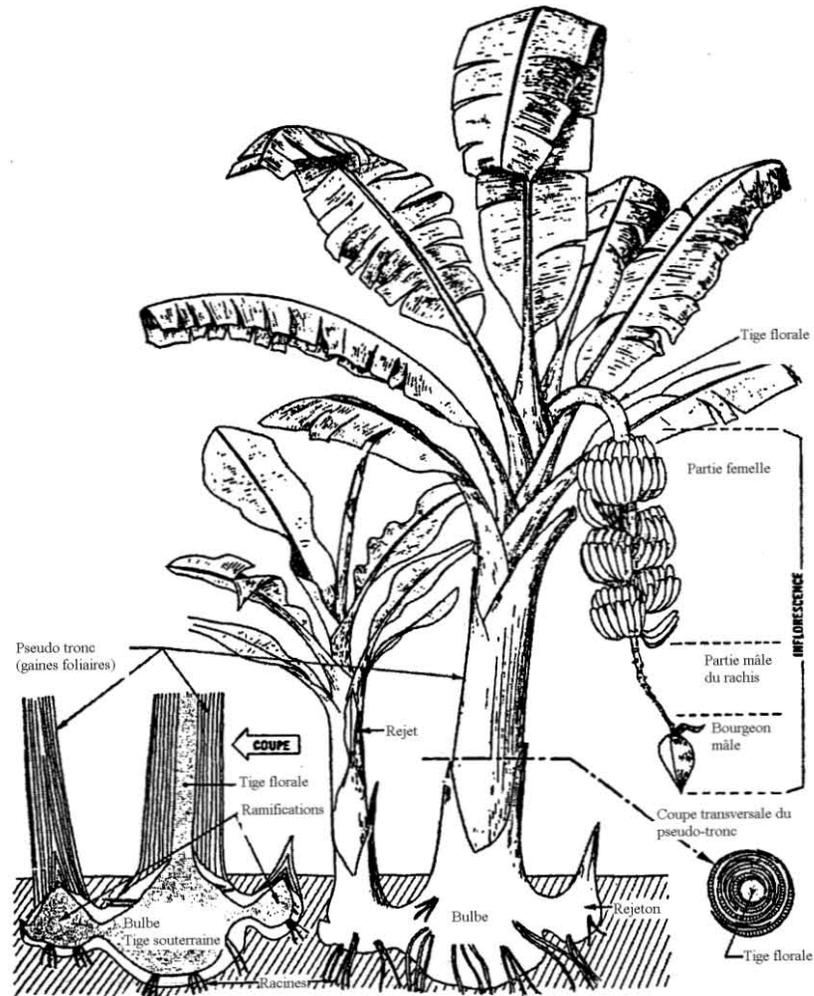


Figure 5- Vue schématique du bananier (Champion, 1963).

Le rhizome est divisé en deux zones : un cylindre central parenchymateux entouré d'un cortex. La zone apicale du rhizome contient les tissus méristématiques à partir desquels se développent le système vasculaire et les parties aériennes. Ce méristème reste enfoui jusqu'à l'initiation florale.

Les feuilles de bananier sont composées d'une gaine, d'un pétiole et d'un limbe avec des nervures parallèles. Les nouvelles feuilles se développent au centre à partir du méristème, repoussant les feuilles plus anciennes vers l'extérieur, qui finissent par mourir. Les gaines foliaires des feuilles successives forment une structure compacte appelée pseudo-tronc. La feuille émergente, alors enroulée sur elle-même, est appelée cigare. Le cigare s'allonge de plus en plus, puis se déroule. La jeune feuille, tout d'abord dressée, s'affaisse ensuite avec le temps. Une nouvelle feuille est formée tous les 7 à 10 jours, mais la période est allongée lorsque les conditions de croissance ne sont pas optimales. Le nombre total de feuilles produites varie selon le cultivar et les conditions de culture. Un bananier porte environ 10-15 feuilles fonctionnelles au moment de la floraison.

Les racines primaires sont produites à partir de la partie inférieure du rhizome dans une zone située entre le cortex et le cylindre central (zone de Mangin) et peuvent donner naissance à des racines secondaires ou tertiaires. Les racines sont divisées en un cylindre vasculaire central séparé du cortex par un endoderme et un péricycle. Elles sont produites en continu tout au long de la phase végétative. Le renouvellement continu des racines est un élément important dans la lutte contre les pathogènes racinaires. La vitesse de croissance racinaire va de 1-4 cm/j. Elle est plus faible lorsque la température diminue ou dans les sols lourds et compactés. Les racines supportent mal le déficit en eau, et encore moins son excès. Les fonctions principales des racines sont l'ancrage, l'absorption de l'eau et des nutriments et la synthèse de certaines hormones.

Le système racinaire est peu profond, fortement ramifié et largement dispersé, formant un tapis dense. La plupart des racines se trouvent dans un rayon de 60 cm autour de la plante, mais elles peuvent s'étendre sur 2-3m, voire même 5, et ne vont en général pas beaucoup plus profondément que 40 cm.

Des méristèmes latéraux apparaissent sur le rhizome après 12-15 feuilles. Ils assureront la multiplication végétative du bananier. Ces méristèmes se développent et forment les rejets lorsque la dominance apicale du méristème principal diminue (au fur et à mesure qu'il s'éloigne de la tige). Cette dominance apicale disparaît complètement quand le méristème apical se transforme en inflorescence.

L'inflorescence se forme à l'extrémité de la tige et traverse tout le faux tronc, poussée par la hampe florale ou rachis (Lassoudière, 2007). Cette inflorescence est composée de fleurs femelles groupées par 10-20, le plus souvent en deux rangées qui forment une « main ». Leurs ovaires augmentent de volume sans fécondation (parthénocarpie végétative) et constituent des doigts, ou banane. Les ovules sont avortés dans la suite du développement du fruit. Les fleurs mâles apparaissent ensuite. Un régime peut comporter 1 à 15 mains et peser de 5 à 70 kg.

5.4 Ecologie

5.4.1 Facteurs climatiques

La température et l'apport en eau sont les facteurs les plus importants pour la croissance et le développement du bananier.

Les températures optimales pour le bananier se situent entre 19 et 33°C (Swennen et Vuylsteke, 2001). Il supporte des températures supérieures si l'apport en eau est suffisant, car il peut alors réguler sa température grâce à la transpiration, mais la croissance s'arrête au-delà de 38°C (Lassoudière, 2007). Le bananier tolère moins bien les températures plus faibles. Sa croissance est nulle au dessous de 14°C, les effets sur la végétation se marquent à partir de 6°C, et la mort survient aux environs de 0°C (Swennen et Vuylsteke, 2001). Les effets d'une température non adéquate sur le bananier se manifestent d'une part par des dommages sur les tissus, et d'autre part sur la durée du cycle de la plante en agissant sur la vitesse de nombreux processus physiologiques, tels que l'émergence des nouvelles feuilles ou la vitesse de croissance des fruits (Turner, 1995).

L'influence du rayonnement se fait principalement par l'intermédiaire de la température. Les fortes insulations n'ont pas d'effet néfaste sur le bananier, mais un rayonnement trop faible peut faire 'filer' les plantes, et ainsi créer un risque de verse (Lassoudière, 2007). La photopériode influence le développement pour certaines plantes, mais cet effet n'a pas encore été clairement décrit chez le bananier (Turner, 1995).

Les bananiers ont des besoins en eau relativement importants. Ils sont cultivés dans un environnement humide à hygrométrie élevée et requièrent 1300 à 3600 mm d'eau par an, en fonction du taux d'évaporation (Swennen et Vuylsteke, 2001). Les conséquences d'un manque d'eau sont entre autres une diminution de la taille de la plante et un prélèvement plus faible de nutriments donc une qualité de récolte moindre (Turner, 1995).

Bien qu'il permette un renouvellement de l'air au niveau des feuilles, donc de meilleurs échanges gazeux et un rafraîchissement des feuilles, le vent peut être néfaste pour le bananier. S'il est assez fort, il peut lacérer les feuilles, diminuant ainsi la surface photosynthétique et la résistance au stress hydrique, voire même provoquer la verse du bananier. Il peut également poser problème lorsqu'il est très sec ou chargé en sel (Lassoudière, 2007).

5.4.2 Facteurs édaphiques

Dans les milieux tropicaux humides, ce sont principalement les caractéristiques physiques d'un sol qui déterminent s'il convient ou non à la culture du bananier (Delvaux, 1995). Le bananier apprécie les sols profonds, limoneux et bien drainés, avec une grande teneur en eau utile (Lassoudière, 2007 ; Swennen et Vuylsteke, 2001).

Le bananier est une plante exigeante en éléments minéraux. Les éléments N, P, K, Ca et Mg sont indispensables pour atteindre un bon niveau de développement et une production élevée. Les besoins en potassium sont particulièrement importants et le principal critère pour savoir s'il y a un bon équilibre cationique est le rapport K/Mg (Delvaux, 1995).

Pour ce qui est du pH, le bananier requiert des conditions neutres voire modérément acides, mais peut se développer dans une gamme de pH allant de 4,5 à 8,5 (Delvaux, 1995). Un pH inférieur peut induire la désaturation du complexe d'échange, entraînant la lixiviation des cations, la diminution de l'assimilabilité du P et Mn et l'augmentation de la solubilité d'ions toxiques (Lassoudière, 2007).

5.5 Maladies du bananier

Les trois bio-agresseurs majeurs du bananier dans les Antilles sont l'agent fongique *Mycosphaerella musicola*, le nématode *Radopholus similis* et l'insecte foreur *Cosmopolites sordidus* (Ganry, 2004).

5.5.1 Maladies fongiques

Très répandues, les maladies fongiques les plus néfastes sont actuellement les cercosporioses causées par des champignons du genre *Mycosphaerella* spp., telles que la maladie des raies noires et la cercosporiose jaune (Lassoudière, 2007). Ces maladies se manifestent par des taches foliaires de plus en plus importantes et peuvent occasionner des pertes de rendement de 50%, voire plus (Swennen et Vuylsteke, 2001).

La fusariose vasculaire, ou « maladie de Panama », causée par *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (FOC) est l'une des plus graves maladies fongiques des bananiers. Cet agent pathogène s'introduit dans les racines et le système vasculaire, entraînant un flétrissement des feuilles et la mort de la plante (Jeger, 1995).

Une maladie autre maladie fongique encore peu connue est la pourriture de racines causée par les champignons du genre *Cylindrocladium* spp.

On peut également citer l'antracnose (*Colletotrichum musae*), la maladie du bout du cigare (*Trachysphaera fructigena*) et la maladie de la ponctuation (causée par *Magnaporthe grisea*), affectant les fruits et les rendant impropres à la commercialisation (Lassoudière, 2007).

5.5.2 Maladies bactériennes

Parmi les maladies bactériennes, les plus importantes sont la maladie de Moko, due à *Ralstonia solanacearum* et qui consiste en un flétrissement vasculaire, et les pourritures de la tige souterraine causée par différentes espèces d'*Erwinia* spp. (Jeger *et al.*, 1995).

5.5.3 Maladies virales

Les maladies virales sont toujours des infections systémiques se disséminant rapidement dans le matériel végétatif (Jeger *et al.*, 1995). Elles sont souvent transmises par les pucerons, ou éventuellement les cochenilles (Swennen et Vuylsteke, 2001). La mosaïque en plage (causée par le *Cucumber mosaic virus*) et la mosaïque en tirets (causée par le *Banana streak virus*) sont deux maladies largement répandues qui provoquent des stries sur les feuilles entraînant leur mort, parfois même dès l'émergence (Lassoudière, 2007). La maladie 'Bunchy top' est une des plus graves pour la production de bananes car la plante contaminée ne produit pas de fruits (Swennen et Vuylsteke, 2001). Elle est causée par le *banana bunchy top virus*, qui est heureusement encore peu répandu (Lassoudière, 2007).

5.5.4 Ravageurs

Le charançon noir (*Cosmopolites sordidus*) est un des insectes causant le plus de dégâts chez le bananier (Swennen et Vuylsteke, 2001). Ses larves creusent des galeries dans les bulbes des bananiers, endommagent parfois le méristème et tuent ainsi la plante en gênant le transfert de l'eau et des éléments nutritifs (Gowen, 1995). Les pertes de rendement peuvent être très importantes en l'absence de contrôle chimique (de l'ordre de 70%) (Ganry, 2004). Actuellement, on estime que 50% des bananiers d'Afrique de l'Ouest et 100% de ceux d'Afrique de l'Est sont infestés (Swennen et Vuylsteke, 2001).

Les nématodes sont également des parasites très disséminés. Ils envahissent, se nourrissent et se reproduisent dans les cellules du cortex des racines et du rhizome, affectant donc l'ancrage du bananier et le transport de l'eau et des nutriments. Les principaux nématodes sont *Radopholus similis*, *Pratylenchus* spp. et *Helicotylenchus* spp. (Tixier *et al.*, 2006). Ils endommagent les racines des bananiers seuls ou associés à des

champignons tels que les *Cylindrocladium*, certains *Fusarium* ou *Rhizoctonia* (Loridat, 1989), formant alors un complexe parasitaire racinaire (Risède, 2002). Le complexe parasitaire le plus destructeur du bananier est celui associant le nématode *Radopholus similis* au champignon *Cylindrocladium spathiphylli*, pouvant causer la verse du bananier (Loridat, 1989 ; Risède et Simoneau, 2004).

Il existe également des parasites responsables de dégâts sur les régimes, tels que les thrips qui sont de petits insectes affectant la qualité des bananes (Gowen, 1995).

5.5.5 Adventices

Les cultures bananières peuvent également subir des problèmes d'enherbement par les adventices (Ganry, 2004).

5.5.6 Méthodes de lutte

La gestion des différents bioagresseurs des bananiers a longtemps reposé dans les systèmes les plus intensifs sur l'utilisation d'une grande quantité de produits chimiques (pesticides, fongicides, herbicides). Cependant, aucun produit phytosanitaire spécifique n'a jamais été disponible contre la maladie de Panama, la maladie de Moko et les viroses (Lassoudière, 2007).

Le développement de la culture de banane de manière de plus en plus intensive, l'uniformisation des variétés utilisées et le mauvais usage des pesticides (entraînant des problèmes de résistance de certains pathogènes, la destruction d'organismes bénéfiques, ...) a engendré une augmentation des problèmes parasites et une grande pollution des sols et des eaux. L'insecticide Chlordécone a notamment provoqué d'importantes pollutions aux Antilles, et dans d'autres régions du monde. Ce produit étant rémanent dans le sol, il subsiste encore actuellement une pollution résiduelle dans le sol et dans l'eau même si son utilisation est interdite depuis 1994 (Ganry, 2004).

De nouvelles alternatives se développent progressivement, telles qu'une agriculture intégrée, visant à réduire les charges phytosanitaires et polluantes en favorisant la lutte biologique, la diversification des cultivars de banane utilisés, la pratique des rotations culturales ou des jachères pour réduire la charge parasitaire, tout en évitant d'augmenter les coûts de production. Ces alternatives sont en plein développement aux Antilles.

5.6 Bananier et silicium

Peu de données précises sont connues sur les relations entre silicium et bananier. Tomlinson (1969) a pour la première fois mis en évidence la présence de silicium chez le bananier. Des phytolithes ont été observés dans différents tissus, excepté dans les racines, principalement dans les limbes foliaires où ils forment de longues chaînes. Leur forme est typiquement conique, avec une base rectangulaire et une dépression au centre, leur donnant l'aspect d'une cuvette. Ils peuvent également être de forme plus ou moins sphérique (Tomlinson, 1969). Leur forme caractéristique permet aux archéologues d'utiliser ces phytolithes pour retracer l'histoire de la culture du bananier (Mbida *et al.*, 2000 ; Mindzie *et al.*, 2001).

5.6.1 Contenu en silicium chez le bananier

Le bananier est considéré comme une plante accumulatrice de silicium, étant donné qu'il peut en contenir plus de 2% dans sa matière sèche, mais cet élément n'est pas considéré comme essentiel pour cette plante (Lahav, 1995). La concentration en silicium dans les tissus foliaires du bananier est proportionnelle à celle présente dans d'autres accumulateurs de Si connus, comme le blé ou la canne à sucre (Henriet, 2008).

La quantité de silicium dans le bananier est proportionnelle à la quantité d'eau prélevée et à la concentration en silicium dans la solution (Henriet *et al.*, 2006). Étant donné que la concentration en silicium dans la solution du sol dépend de la constitution, et donc du stade d'altération du sol, la concentration en silicium dans les feuilles est donc également proportionnelle au stade d'altération (Henriet *et al.*, 2008 b). En effet, lors d'une étude effectuée en Guadeloupe, Henriet *et al.* (2008 b) ont montré que la concentration en silicium des feuilles était beaucoup plus élevée lorsque le bananier est cultivés sur les sols de la côte Ouest (côte sous le vent) par rapport à ceux de la côte Est (côte au vent), soumis à des précipitations plus importantes et donc plus altérés, la désilicification étant une des conséquences majeures de l'altération en régions tropicales humides (Chadwick *et al.*, 2003). Le stade d'altération du sol influence par conséquent le stock de silicium biogénique présent dans le système sol-plante impliquant le bananier (Henriet *et al.*, 2008 a).

5.6.2 Mode d'absorption et répartition du silicium dans la plante

Lors d'une étude sur le prélèvement du silicium, Henriet *et al.* (2006) ont montré la coexistence d'un mode de prélèvement actif et passif chez le bananier. De plus, les racines de bananier sont capables d'induire l'altération minérale, et donc la dissolution des

silicates, ce qui augmente la disponibilité en silicium dans la rhizosphère (Hinsinger *et al.*, 2001).

Henriet *et al.* (2006) ont montré que la teneur en silicium dans le bananier suivait un gradient de concentration augmentant depuis les racines jusqu'aux vieilles feuilles, indépendamment de l'apport en silicium, ce qui confirme le rôle majeur de la transpiration dans l'accumulation du silicium. En effet, la distribution dans les organes suit la transpiration cumulée de ces organes, elle-même fonction de leur âge et vitesse de transpiration.

5.6.3 Effets positifs du silicium sur le bananier

Le silicium semble ne pas avoir d'effet sur la croissance et sur les vitesses de prélèvement de l'eau et des nutriments du bananier, du moins en conditions optimales (hydroponie) (Henriet *et al.*, 2006). Cependant, le silicium pourrait être bénéfique au bananier dans le cadre de la lutte contre les maladies. Il a été observé en Guadeloupe une résistance fongique dans les bananeraies situées sur des Vertisols, qui présentent une grande concentration en silicium dans la solution du sol, alors que les sols ferrallitiques très désilicifiés semblent plutôt conducteurs des maladies (Dorel, communication orale, CIRAD, 2009). Il a d'ailleurs été prouvé par Schadeck *et al.* (1998) que les dommages racinaires causés sur la banane sont reliés au type de sol et au stade d'altération.

Dans son étude sur les effets d'un traitement en silicium sur la maladie causée par le *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (FOC), Henriet (2008) a montré qu'une disponibilité en silicium quatre semaines avant l'inoculation et les premières 24h après inoculation a retardé l'apparition des premiers symptômes, permettant une plus grande croissance des plantes. Cependant, l'apport de silicium n'a pas permis une tolérance de la maladie.

6. Le genre *Cylindrocladium*

6.1 Position taxonomique et caractéristiques morphologiques

Le stade téléomorphe (forme sexuée) des *Cylindrocladium* appartient au genre *Calonectria*. Ces champignons sont des euascomycètes filamenteux de la famille des *Nectriaceae* et de l'ordre des Hypocréales (Crous, 2002).

Les champignons du genre *Cylindrocladium* présentent un macroconidiophore constitué d'un arrangement pénicillé de banches fertiles, d'un stipe septé à paroi mince et une extension de stipe se terminant par une vésicule terminale de forme variable (Crous, 2002). Tous les champignons du genre *Cylindrocladium* (sauf *Cy. penicilloides*) possèdent un ou plusieurs appendices stériles sur le conidiophore (Peerally, 1991). Les conidies (spores asexuées, mitotiques et non mobiles) sont droites ou incurvées, cylindriques, hyalines (c'est-à-dire incolores, claires par transparence), de taille supérieure à 30µm et sont entourées d'un mucilage hydrosoluble (Risède, 1994 ; Risède, 2002).

Le champignon forme des colonies de couleur brun-rouille sur un milieu d'extrait de malt à 1%, avec production de chlamydospores qui s'arrangent en chaînettes pour former des microsclérotés bruns (Risède, 1994).

Le genre *Cylindrocladium* inclut environ 30 espèces différentes (Crous, 2002). Les critères utilisés pour les différencier sont la morphologie des conidies (taille, forme, nombre de septa), la taille et la forme de la vésicule terminale, etc. (Risède et Simoneau, 2001).

6.2 Pouvoir pathogène et écologie

Le déroulement du processus infectieux du *Cylindrocladium* a été décrit brièvement par Crous (2002). L'infection par le pathogène commence généralement par la germination des conidies, microsclérotés ou ascospores en présence de l'hôte, ce qui demande une humidité suffisante, d'où l'importance de la pluie et du mode d'irrigation sur le développement de la maladie. Après la germination, on observe souvent la formation d'anastomoses entre les tubes germinatifs provenant d'une même ou de différentes conidies. La pénétration directe est probablement le mode de pénétration le plus commun pour la plupart des espèces. Après l'infection, on observe le développement de chlamydospores et ensuite de microsclérotés (les chlamydospores s'assemblent en chaînettes pour former les microsclérotés). Ces microsclérotés sont ensuite libérés dans le sol lorsque le matériel végétal infecté se dégrade et tombe au sol.

Les conidies, les ascospores et les microsclérotos constituent les principales unités de dissémination des champignons du genre *Cylindrocladium* (Peerally, 1991). Les microsclérotos sont produits en grande quantité et jouent un rôle très important dans l'épidémiologie de la maladie causée par *Cylindrocladium* sp. (Peerally, 1991). Ce sont les propagules les plus infectieuses et les principales structures de survie dans le sol où elles peuvent survivre pendant plusieurs années (Jones, 1999).

La température et l'humidité sont les facteurs environnementaux les plus importants influençant la croissance du champignon. La plupart des champignons du genre *Cylindrocladium* croissent de manière optimale dans des conditions très humides et chaudes (Peerally, 1991 ; Schoulties, 1983). La température et l'humidité sont également des facteurs essentiels pour la survie des microsclérotos (Peerally, 1991). Ils ne survivent pas dans les conditions extrêmes d'humidité et de températures (Peerally, 1991).

Le type de sol est également un facteur important déterminant la distribution et la densité de ce pathogène (Declerck *et al.*, 2002). D'après Schadeck *et al.* (1998), les dommages racinaires causés aux bananiers sont liés au type de sol et à leur stade d'altération. Ils augmentent avec la diminution de l'argile et du contenu en Mn et Fe libre. Les sols argileux riches en smectite (vertisols) sont faiblement conducteurs de la maladie, à l'opposé des andosols issus de cendres volcaniques qui sont quant à eux fortement conducteurs. Les nitisols occupent une position intermédiaire. La maladie est également plus sévère si les plantes sont exposées à un stress nutritionnel.

6.3 Symptômes et distribution

Les maladies causées par les champignons du genre *Cylindrocladium* ont été signalées mondialement sur plusieurs familles de plantes d'importance économique (Peerally, 1991 ; Crous, 2002). Les plantes touchées sont entre autres beaucoup de cultures fruitières, de plantes ornementales ou d'arbres forestiers tels que l'eucalyptus, l'acacia et le pin (Risède, 2002). Ils causent de sévères maladies dans les pépinières forestières, par exemple au Canada et aux États-Unis (Jeng, 1997).

Les champignons du genre *Cylindrocladium* peuvent occasionner plusieurs types de symptômes, répertoriés par Crous (2002). Ils peuvent provoquer des nécroses sur les organes aériens des plantes, qui se manifestent par des noircissements sur les tiges et par une « rouille » brune sur les feuilles, des chancre de la tige, la « rouille » des rejets (Shoot blight) ou des taches foliaires, causant des décolorations rouges ou pourpres virant au brun, de forme variable. Ils sont également responsables d'une des plus sérieuses maladies en pépinières, la fonte des semis (Damping off), qui mène à la mort des plantules avant ou peu de temps après qu'elles aient émergé du sol.

Plusieurs espèces de *Cylindrocladium* sont également associées à des problèmes de nécroses racinaires. On peut par exemple citer la pourriture racinaire causée par le *Cylindrocladium spathiphylli* chez *Spathiphyllum*, la pourriture du tubercule sur les pommes de terre et les pourritures des racines et des gousses d'arachide et de soja.

Ces champignons peuvent aussi provoquer des pourritures sur certains fruits (Crous, 2002).

Une même maladie peut être causée par différentes espèces de champignons appartenant au genre *Cylindrocladium*, les symptômes variant selon l'hôte et l'espèce du pathogène.

6.4 Méthodes de lutte

Les méthodes de lutte contre les maladies causées par les champignons du genre *Cylindrocladium* sont actuellement essentiellement chimiques, et consistent en l'application de différents fongicides (entre autres le Benomyl, le Triflumizole et le Prochloraz) (Risède, 2002). La stérilisation et la fumigation du sol permettent également d'éradiquer le champignon du sol (Crous, 2002).

Cependant, il est préférable de lutter contre le champignon de manière moins polluante, par exemple en adoptant de bonnes pratiques culturales. Selon Crous (2002), il est possible d'agir sur la température, le pH, la compaction, la teneur en azote et l'humidité du sol afin de le rendre moins propice au champignon. Le choix d'espèces résistantes et la pratique de rotations adéquates permettraient également de diminuer l'impact du champignon sur les cultures.

La lutte biologique, c'est-à-dire l'utilisation de microorganismes antagonistes pour contrôler les cylindrocladioses, pourrait également être une alternative intéressante à la lutte chimique. Sutra *et al.* (2000) ont observé un effet antagoniste des bactéries *Pseudomonas*. Les espèces de *Trichoderma*, et également certains isolats de *Bacillus* et *Streptomyces* spp. sont des agents potentiels de contrôle biologique (Crous, 2002). Quelques champignons mycorhiziens sont également connus pour lutter contre les pathogènes racinaires. Declerck *et al.* (2002) ont observé une diminution de la maladie causée par le champignon *Cylindrocladium spathiphylli* sur des bananiers préinoculés avec des champignons mycorhiziens à arbuscules.

6.5 Les *Cylindrocladium* sp. des bananiers

Plusieurs *Cylindrocladium* ont été isolés de racines et rhizomes de beaucoup de bananiers aux Antilles, au Costa Rica, en Côte d'Ivoire et au Cameroun (Risède et Simoneau, 2001).

Des études menées en Martinique ont montré que les espèces de *Cylindrocladium* sont les pathogènes fongiques majeurs des racines de bananier avec des nématodes tels que *Radopholus similis* (Loridat, 1989 ; Risède, 1994). Ces deux pathogènes interagissent souvent de manière synergique (Ganry, 2004) et forment un complexe parasitaire responsable de la formation de lésions nécrotiques sur les racines. Ces dernières entraînent une diminution du prélèvement des nutriments et même la chute des bananiers, ce qui occasionne une baisse de production (Risède *et al.*, 2004 ; Loridat, 1989). L'intensité des nécroses causées par chaque composante de ce complexe varie avec le climat et les caractéristiques du sol (Jones, 1999).

Dans une étude sur le pouvoir pathogène de différentes espèces de *Cylindrocladium* issues de cultures bananières, Risède *et al.* (2004) ont montré que les espèces les plus pathogènes pour le cultivar 'Grande Naine' étaient des isolats semblables au *Cylindrocladium gracile* (appelés *gracile-like*) et les isolats de *Cylindrocladium spathiphylli*, ce dernier étant le plus agressif.

Les symptômes causés sur les racines sont des lésions nécrotiques commençant par des petits tirets de 1-5 mm de long, de couleur ocre, devenant progressivement plus longues et larges pour finir par engainer la racine. Elles affectent tant les fines racines latérales que d'autres types de racines, telles que les racines primaires et secondaires (Risède, 2004).

6.6 *Cylindrocladium spathiphylli*

Depuis 1978, beaucoup de pépinières en Floride ont subi de grosses pertes économiques sur plusieurs espèces de *Spathiphyllum* (plantes ornementales) à cause de maladies foliaires et racinaires causées par un champignon du genre *Cylindrocladium* (Schoulties *et al.*, 1982). Le pathogène isolé du *Spathiphyllum* sp. a été décrit pour la première fois par Schoulties *et al.* (1982) comme une nouvelle espèce qu'il a appelée *Cylindrocladium spathiphylli*.

Ce *Cylindrocladium* diffère des autres espèces par les caractéristiques suivantes (Figure 6). Il possède des conidies septées de forme cylindriques et un stipe unique et central par conidiophore, l'extension du stipe se terminant par une vésicule terminale de forme goboïdale à ellipsoïdale (Crous, 2002).

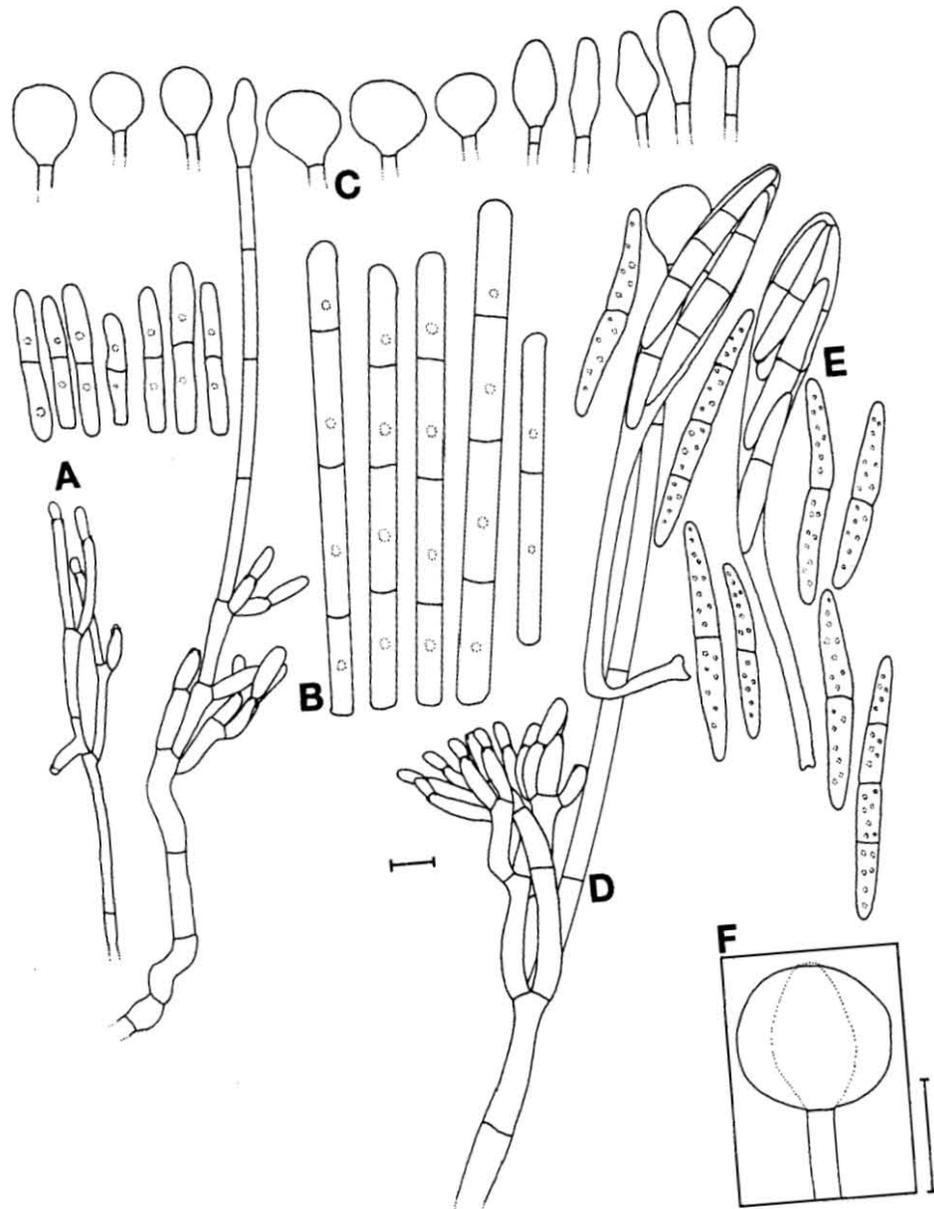


Figure 6- *Calonectria spathiphylli*. A. Microconidiophore et microconidies, B. et D. Macroconidiophore et macroconidies du stade anamorphe *Cylindrocladium*, C. Macrovésicules du stade anamorphe *Cylindrocladium*, E. Asques et ascospores F. Variabilité de morphologie de la vésicule (Crous, 2002).

Il cause d'énormes dégâts sur les cultivars de genre *Spathiphyllum* sp., mais aussi sur *Eucalyptus* spp. et *Musa* sp.. Les symptômes se manifestent sur les racines, mais également sur les tiges et les feuilles chez certaines plantes (Crous, 2002).

Ce pathogène apprécie les conditions chaudes et humides, on le retrouve donc dans les régions chaudes, tant en Amérique centrale et du sud qu'en Europe, en Afrique, également en Asie et en Australie, comme l'illustre la figure 7 (Crous, 2002).

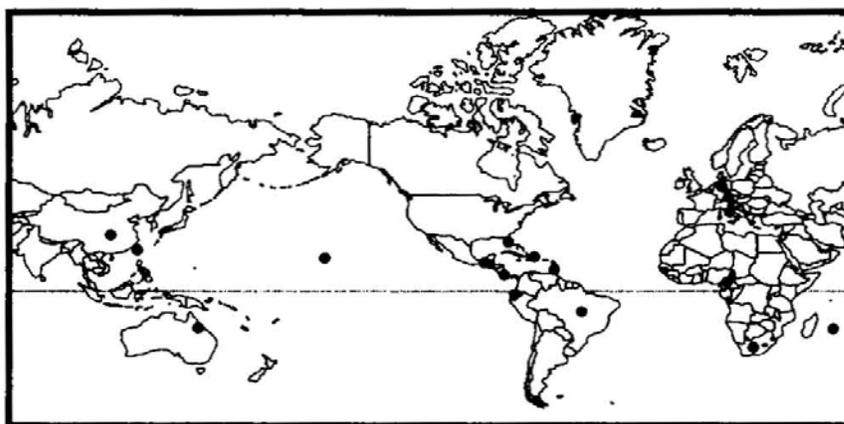


Figure 7- Répartition géographique du *Cyindrocladium spathiphylli* (Crous, 2002).

Cette espèce n'a été rapportée que récemment comme étant pathogène de bananiers (Risède et Simoneau, 2001). C'est pourtant l'espèce la plus pathogène des *Cyindrocladium* isolés de la rhizosphère de bananier (Risède et Simoneau, 2004).

7. La Guadeloupe et ses sols au contenu en silicium contrasté

7.1 Localisation de la Guadeloupe

La Guadeloupe, département français d'outre-mer, est située à 16° de Latitude Nord et 61° de Longitude Ouest. C'est un archipel de sept îles situé au milieu de l'arc des Petites Antilles, entre la mer des Caraïbes et l'Océan Atlantique (figure 8). Elle se compose de deux îles principales, la Grande-Terre (570 Km²) et la Basse-Terre (950 Km²), auxquelles viennent s'ajouter plusieurs îles plus petites, telles que Marie-Galante, l'archipel des Saintes ou la Désirade (figure 9). L'archipel de la Guadeloupe se situe à la limite orientale du bouclier caraïbe (Chaperon *et al.*, 1983).

Notre étude a été réalisée en Basse-Terre. Cette dernière est située sur une chaîne volcanique et ses hauts reliefs sont dus principalement à des éruptions quaternaires (Chaperon *et al.*, 1983). La Soufrière est le seul volcan de l'île qui soit encore en activité.



Figure 8- Situation géographique de l'arc des Petites Antilles et de la Guadeloupe.

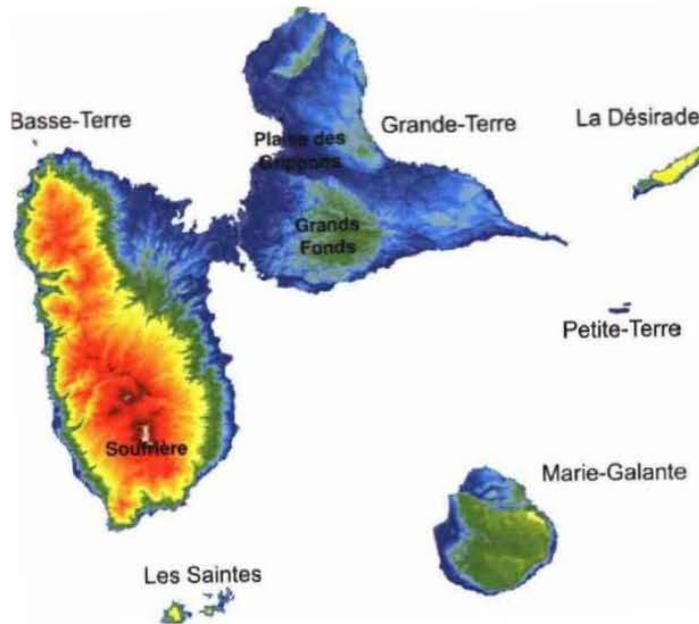
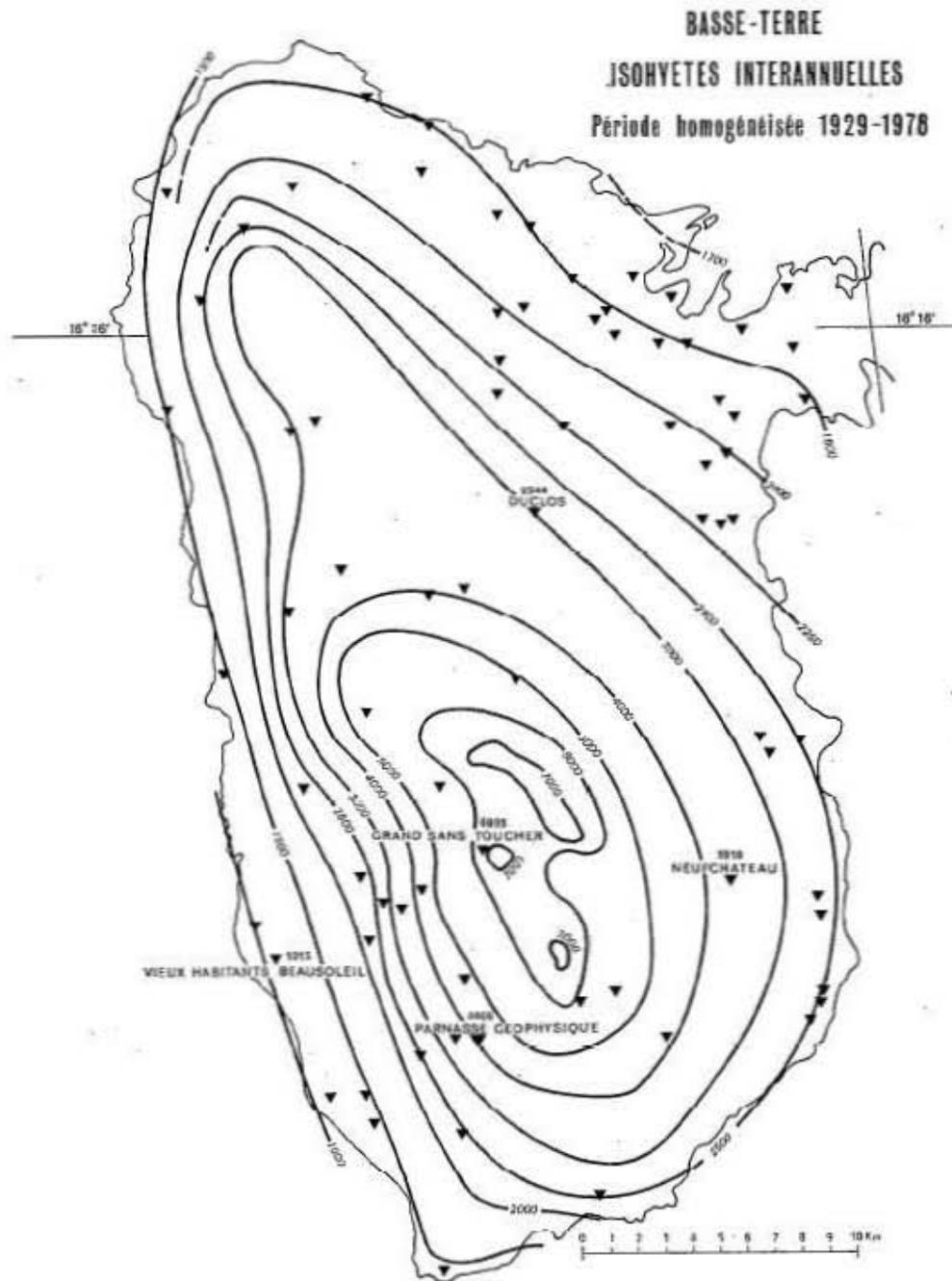


Figure 9- Vue des îles de la Guadeloupe et de leur relief.

7.2 Climat

Le climat guadeloupéen est chaud et humide. La température moyenne annuelle est de 25°C et l'humidité relative de l'air est généralement supérieure à 75 % (Chaperon *et al.*, 1983).

De grandes différences de précipitations s'observent en Basse-Terre en fonction de l'orientation des versants par rapport aux vents dominants et de l'altitude (Ndayiragije, 1996). Le versant Est du volcan (Versant au Vent) est exposé aux vents alizés très humides provenant de l'Océan Atlantique. Ces flux d'air sont contraints de s'élever au contact du volcan et se refroidissent, ce qui donne lieu à des précipitations suite à la condensation de l'eau qu'ils contiennent. Au-delà de la ligne de crête, ce sont des vents moins chargés en humidité qui descendent le long du versant ouest de La Soufrière. La pluviométrie est donc répartie de manière asymétrique entre les deux versants (figure 10). Une coupe pluviométrique (figure 11) montre que la pluviométrie est plus faible sur le versant ouest que sur le versant est à altitude égale, et que la pluviométrie augmente avec l'altitude.



**Figure 10- Précipitations moyennes annuelles sur l'île de la Basse-Terre
(Chaperon *et al.*, 1983).**

En raison de son relief très plat et peu élevé, la Grande-Terre est plus sèche que la Basse-Terre (Chaperon *et al.*, 1983).

Les pluies ne sont pas homogènes pendant l'année, mais sont réparties entre une saison sèche (de décembre à mai) et une saison humide (de juin à novembre).

7.3 Caractéristiques géopédologiques

La Grande-Terre et la Basse-Terre présentent des caractéristiques pédologiques très différentes. La première repose sur un plateau calcaire corallien très ancien, alors que la seconde se situe sur une chaîne volcanique plus récente (Chaperon, 1983).

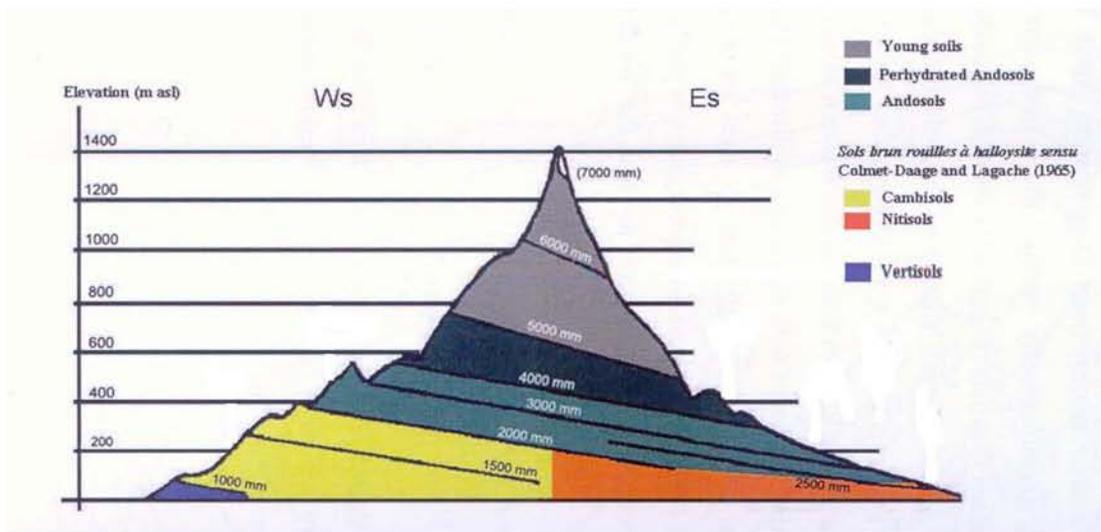
En raison des nombreux évènements volcaniques qui ont jalonné son histoire, la Basse-Terre est composée de dépôts de cendres volcaniques d'âges très différents, mais chimiquement homogènes. On distingue deux catégories de sols en Basse-Terre (Chaperon *et al.*, 1983). D'une part les formations volcaniques anciennes, sur lesquelles on retrouve des sols ferrallitiques plus ou moins désaturés dans les régions chaudes et humides et des vertisols dans les régions plus sèches, caractérisés par la présence de montmorillonite (une argile gonflante). Ces sols sont disposés en auréole autour du massif montagneux. D'autre part les formations volcaniques récentes, sur lesquelles on rencontre des andosols dans les zones à pluviométrie importante, et des sols argileux à halloysite dans les zones moins humides.

A cette variabilité d'âges des matériaux et de topographie viennent s'ajouter les différences pluviométriques entre les versants Est et Ouest pour contribuer à créer des séquences d'altération sur chaque versant (Ndayiragije, 1996), et une grande variabilité de contenu en silicium des sols (Henriet *et al.*, 2008 b). En effet, le stade d'altération est lié aux précipitations annuelles et à l'âge du matériau parental (Ndayiragije, 1996). Dans les régions tropicales humides, la désilicification est une des conséquences majeures de l'altération (Datnoff *et al.*, 2001). Les sols les plus désilicifiés se produisent dans les zones les plus humides, c'est-à-dire sur le Versant au Vent de la Basse-Terre. A l'opposé, les sols les moins désilicifiés se trouvent sur le versant Ouest.

C'est en raison de cette grande diversité de sols avec des caractéristiques morphologiques, physico-chimiques et minéralogiques très variées sur des courtes distances que la Basse-Terre représente un site très intéressant pour l'étude des processus d'altération et de formation des sols (Ndayiragije, 1996). La séquence d'altération typique des sols peut être résumée comme suit :

Pyroclastes → Andosol → sol brun andique → sol brun-rouille à halloysite → sol ferrallitique

A cela s'ajoutent également des vertisols, présents aux altitudes les plus basses sur la côte sous le vent. La séquence d'altération n'est pas identique sur tous les versants de la Basse-Terre (figure 11).



Les sols ferrallitiques ne sont pas présentés sur la coupe pédologique de la figure 11. Ils sont situés plus au nord de l'île et issus de matériaux plus anciens (figure 12).



7.4 Activités agricoles

L'agriculture guadeloupéenne est dominée par deux productions végétales principales : la banane et la canne à sucre, toutes deux en monoculture monovariétale. La canne à sucre couvre 14 000 ha et les bananeraies 5 000 ha. La production de bananes s'élevait à 54000 tonnes en 2005 (Lassoudière, 2007). Il s'agit principalement de cultivars du sous-groupe Cavendish (Ganry, 2004). L'essentiel des bananeraies est situé sur l'île de la Basse-Terre.

Les bananeraies de Guadeloupe sont soumises à de fortes pressions parasitaires. Les deux agents pathogènes principaux mis en évidence sont *Radopholus similis* et *Cylindrocladium spathiphylli* (Loridat, 1989).

Il semblerait que les bananiers cultivés sur les sols de la côte sous le vent, donc moins altérés et moins désilicifiés, soient moins touchés par le complexe parasitaire que les sols de la côte au vent, mais cette observation n'a pas encore fait l'objet d'une étude scientifique (Dorel, communication personnelle, 2009).

Seconde partie

- Matériaux et méthodes -

1. Dispositif expérimental

L'effet d'un traitement en silicium sur la tolérance du bananier au champignon *Cylindrocladium spathiphylli* a été étudié dans le cadre d'une expérience en conditions contrôlées au CIRAD de Neufchâteau, en Basse-Terre (Guadeloupe).

Des bananiers ont tout d'abord été sevrés pendant 10 semaines dans de la tourbe. A la fin du sevrage, les bananiers ont été inoculés puis repiqués en pots dans un sol ferrallitique stérile. Durant toute la durée de l'expérience, une moitié des bananiers a été arrosée avec une solution d'acide monosilicique (bananiers Si+) et l'autre moitié avec de l'eau distillée (bananiers Si-). L'expérience comprenait six traitements (trois doses d'inoculum et deux traitements en silicium). Les bananiers étaient répartis de manière aléatoire dans la serre.

L'évolution des nécroses a été observée 7, 14 et 21 jours après l'inoculation, avec le logiciel d'analyse d'images WinRHIZO.

2. Matériel pédologique

Le sol utilisé devait d'une part présenter un faible contenu en silicium, afin d'éviter au maximum un apport aux bananiers Si-, et d'autre part ne pas être trop affecté par la stérilisation. Le choix s'est donc porté sur un sol ferrallitique situé sur le versant Est du volcan. C'est en effet dans ces zones humides de Guadeloupe que l'on trouve les sols les plus désilicifiés (Henriet *et al.*, 2008 b). Les sols ferrallitiques se situent au nord de la Basse-Terre et occupent une grande partie de l'île. Ils constituent le dernier stade de la séquence d'altération caractéristique des climats tropicaux humides. La quasi-totalité des minéraux primaires altérables a disparu et la teneur en argile dépasse 70 %. La fraction argileuse est composée principalement de kaolinite ou d'un mélange de kaolinite et d'halloysite, ainsi que d'oxyhydroxydes de fer et d'aluminium (Ndayiragije, 1996). Ce type de sol pose moins de problèmes de toxicité et de modification de structure suite à la stérilisation que les andosols.

Le sol a été prélevé sur la station Féneteau (figure 12), que l'on sait très pauvre en silicium (Henriet *et al.*, 2008). La parcelle se situe à une altitude de 162 m et est soumise à des précipitations moyennes annuelles de 3284 mm. Environ 500 l de sol ont été prélevés à une profondeur comprise entre 0 et 20 cm, en évitant les zones où de l'engrais avait été appliqué. Ce sol a ensuite été tamisé sur une table de maille de 2 cm sur 2 pour homogénéiser la structure, puis stérilisé deux fois à la vapeur à 100 °C pendant 12 h, avec un intervalle de 48 h entre les deux.

3. Inoculum du pathogène

3.1 Isolement à partir de la rhizosphère de bananiers

L'isolement de souches de *Cylindrocladium* à partir de racines nécrosées récoltées sur différentes parcelles du CIRAD a été réalisé selon le protocole de Risède (2008).

Les racines ont tout d'abord été lavées à l'eau claire pour enlever la terre. Des fragments de dimension comprise entre 2 et 5 cm, présentant une nécrose nette et propre ainsi qu'une partie saine, ont été sélectionnés. Dans une hotte à flux laminaire horizontal, chaque fragment a été désinfecté avec un coton imbibé d'alcool à 95° puis rincé à l'eau déminéralisée. Une rondelle de quelques millimètres d'épaisseur a été prélevée dans chaque fragment à l'interface entre la nécrose et la partie saine, puis placée dans une boîte de Pétri de milieu M1 100 CHL (2 % en poids Agar-agar, 1% en poids extrait de malt bactérien, 100 ppm chloramphénicol). Les boîtes de Pétri, contenant différentes espèces, genres et colonies de champignon (le *Cylindrocladium* étant le plus fréquent), ont été mises à incuber pendant 3-4 jours à 25 °C.

Pour isoler uniquement les colonies de *Cylindrocladium*, des carrés d'environ 2/2 mm ont été prélevés au niveau du front de croissance des colonies présentant les caractéristiques typiques (entre-autres une couleur brun-rouille et la présence de chlamydospores en chainettes s'assemblant en microsclérote), puis déposés sur milieu M1.

Un isolement monoconidien a été réalisé afin d'obtenir une souche de *C. spathiphylli* pure (protocole de Risède et Rhino, 2008). La sporulation conidienne a d'abord été induite en plaçant des petits carrés de gélose prélevés au niveau du front de croissance des isolats d'intérêt dans des boîtes de Pétri contenant un milieu BLA. Ce dernier se compose de trois morceaux autoclavés de jeunes feuilles de bananier d'environ 2 cm sur 3, déposés dans une boîte de Pétri contenant de l'eau gélosée (à 2 % en poids d'Agar-agar). Les boîtes de Pétri ont ensuite été placées pendant 7 jours sous lumière continue et à une température de 25 °C. Les conidies ainsi formées ont été prélevées et

placées dans des boîtes de Pétri d'eau gélosée. Après une période de 3 h à 25 °C pour permettre la germination, les conidies ont été observées sous une loupe binoculaire (grossissement 4), afin de repérer celles étant isolées, en bon état et ayant germé. Ces dernières ont ensuite été prélevées et déposées sur milieu M2 (2 % en poids Agar-agar, 2 % en poids extrait de malt bactérien). Les souches ont ensuite été mises à l'étuve à 25 °C pendant 4 à 5 jours.

3.2 Production d'inoculum de masse

Une seule souche a été sélectionnée pour être multipliée en grande quantité en vue de l'inoculation des bananiers. En tout, 80 boîtes de BLA ont étéensemencées selon la méthode décrite précédemment, puis placées pendant 7 jours à 25 °C sous lumière continue afin d'induire la sporulation conidienne.

La suspension conidienne permettant de réaliser l'inoculation a été préparée selon le protocole de Risède et Rhino (2008). Pour commencer, six fragments de feuille du milieu BLA sur lesquelles ont poussé les conidies ont été placées dans des tubes à essai pyrex contenant 15 ml d'eau distillée stérile tritonée (250 µl/l de Triton X 100). Ces derniers ont été agités pendant 20 secondes à 1600 tours/min avec un agitateur MS1 minishaker IKA avant d'être filtrés sur un tamis de maille 32 µm pour séparer les conidies du mycélium. Deux rinçages à l'eau tritonée ont été réalisés pour chaque tube afin de récupérer un maximum de conidies. La solution a ensuite été concentrée par centrifugation. La concentration en conidies a été mesurée par comptage avec un nématimètre de Malassez. Une fois la concentration déterminée, une dilution a été réalisée pour arriver à la concentration désirée. Nous avons choisi de travailler avec deux doses pour l'inoculation, une dose de $2 \cdot 10^3$ conidies/ml (appelées d2) et un quart de dose de $0,5 \cdot 10^3$ conidies/ml (appelée d0,5), une dose trop élevée risquant de masquer l'effet éventuel de l'apport en silicium.

4. Réalisation de la solution d'acide monosilicique

Dans un premier temps, 110 g de métasilicate de sodium pentahydraté ont été placés dans un jaugé de 1l mis à niveau avec de l'eau distillée, puis agités jusqu'à dissolution complète avec un barreau magnétique. La solution obtenue est ensuite répartie dans 5 berlines de 500 ml, à raison de 200 ml par berlin. De la résine Na⁺ (échangeur d'ions Amberlite IR-120), ayant été préalablement saturée en H⁺ grâce à une agitation en colonne de régénération en présence d'HCl, puis rincée abondamment à l'eau déminéralisée pour obtenir un pH proche de la neutralité et enfin filtrée dans un tamis de maille 200 µm, est ajoutée à ces 5 récipients pour atteindre 400 ml. Chaque récipient est agité avec un barreau

magnétique pendant 1h30, il se produit alors un échange sur la résine entre les H^+ et les Na^+ . Le mélange est ensuite filtré avec un tamis de maille 200 μm , puis sur un filtre Durieux fibre de verre (n°28). La solution obtenue est mise à niveau avec de l'eau distillée dans un jauge de 2 l, puis placée dans un bidon dans lequel 8 l d'eau déminéralisée sont ensuite ajoutés pour obtenir une quantité finale de 10 l.

On obtient ainsi une solution mère dont la concentration est mesurée par spectrophotométrie d'émission de masse ICP-AES. En fonction de la concentration de la solution mère obtenue et de la concentration désirée pour l'alimentation des plants, une dilution est réalisée. Dans le cadre de cette étude, nous avons travaillé avec une solution fille à 2 mM. Une production de 20 l de solution mère a permis de fournir suffisamment de solution fille pour toute la durée de l'expérience.

5. Matériel végétal

Le cultivar étudié est *Musa acuminata* cv. Grande Naine du groupe Cavendish (cultivar 902, R1-P2). Des bananiers produits in vitro au CIRAD ont été utilisés.

5.1 Mise en place et sevrage

Les vitroplants ont tout d'abord été retirés de leur solution gélosée, rincés et débarrassés de leurs racines. Ils ont ensuite été plantés dans des plaques d'alvéoles contenant de la tourbe (la contenance d'une alvéole est de 0,3 l). Au total, 252 bananiers ont été plantés dans 6 plaques de 42 alvéoles. Une dose de 1,5 g d'engrais Osmocote (formule : 11-11-18+2 MgO) a été appliquée au pied de chaque bananier. Les plants ont été brumisés 5 fois par jour environ pendant la première semaine pour permettre une bonne reprise, puis l'arrosage manuel et le traitement en silicium ont été mis en place. Le sevrage des bananiers a duré 10 semaines.

Remarque : A la 8^{ème} semaine de sevrage, nous avons repoté les bananiers dans des plaques d'alvéoles plus grandes, car le manque de place risquait de les faire filer en hauteur et la quantité d'eau pouvant être contenue dans une alvéole devenait trop faible.

5.2 Inoculation et repiquage

Après 10 semaines de sevrage et environ 9 semaines d'apport en silicium, les plants sevrés ont été déposés et débarrassés de leur substrat à l'eau courante. Chaque bananier a été inoculé par trempage du système racinaire pendant 20 secondes dans 250 ml de

suspension conidienne titrant à d2 (2.10^3 conidies/ml) ou d0,5 ($0,5.10^3$ conidies/ml). Les bananiers témoins ont uniquement été trempés dans de l'eau tritonée (bananiers non inoculés, appelés NI par la suite). Les plants sont ensuite laissés à ressuyer pendant une minute avant d'être transplantés dans des pots individuels de 2 l contenant le sol ferrallitique. Au total, 35 bananiers ont été repiqués pour chacun des six traitements (Si+NI, Si+d0,5, Si+d2, Si-NI, Si-d0,5 et Si-d2), soit 210 bananiers. L'expérience post-repiquage a duré trois semaines.

5.3 Conditions de culture

Les bananiers ont été cultivés dans une serre de quarantaine recouverte d'une ombrière à coefficient d'extinction de 50 %, pour éviter au maximum toute infection par des pathogènes autres que celui choisi pour l'expérience et d'avoir des conditions de croissance homogènes et contrôlées.

Pendant le sevrage, l'arrosage a été effectué tous les 2 jours environ par pesée, afin d'effectuer un suivi de l'évapotranspiration. Lors de chaque arrosage, le poids des plaques d'alvéoles a été réajusté au poids de référence. Ce dernier est le poids de la plaque à la capacité au champ, obtenu en humectant la plaque par le bas puis en la laissant ressuyer pendant 24 h. La différence de poids par rapport au poids de référence, donc la quantité d'eau évapotranspirée, est calculée puis divisée par le nombre d'alvéoles par plaque afin de déterminer la quantité d'eau à apporter à chaque plante. Trois plants ont été pesés afin de permettre un ajustement du poids de référence tout au long de la croissance des bananiers. L'arrosage a été réalisé à la pissette. Lors du sevrage, une moitié des bananiers a reçu uniquement de l'eau distillée (bananiers Si-) et l'autre moitié a été arrosée avec la solution d'acide monosilicique à 2 mM (bananiers Si+).

L'arrosage et le traitement en silicium ont été poursuivis de manière similaire après l'inoculation. Environ tous les deux jours, le poids de chaque pot était réajusté au poids de référence, fixé à 1,700 Kg pour tous les pots, avec de l'eau distillée pour les bananiers Si-, et avec la solution d'acide monosilicique pour les bananiers Si+.

Les plaques d'alvéoles pendant le sevrage et les pots individuels après l'inoculation ont été disposés de manière aléatoire et déplacés à chaque arrosage de manière à éviter l'effet d'une différence de luminosité et de vent dans la serre de quarantaine.

Les conditions climatiques auxquelles les bananiers ont été soumis pendant toute la durée de l'expérience ont été mesurées à la station climatique de Neufchâteau (Guadeloupe). Le rayonnement global journalier à l'intérieur de la serre a été calculé en appliquant le coefficient d'extinction de 50 % de l'ombrière au rayonnement extérieur (figure 13). La température moyenne journalière est présentée à la figure 14 et l'humidité relative moyenne journalière à la figure 15.

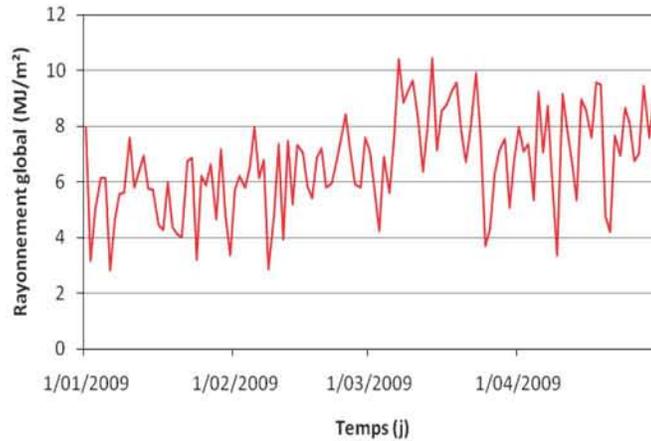


Figure 13- Evolution du rayonnement global journalier à l'intérieur de la serre pendant toute la durée de l'expérience.

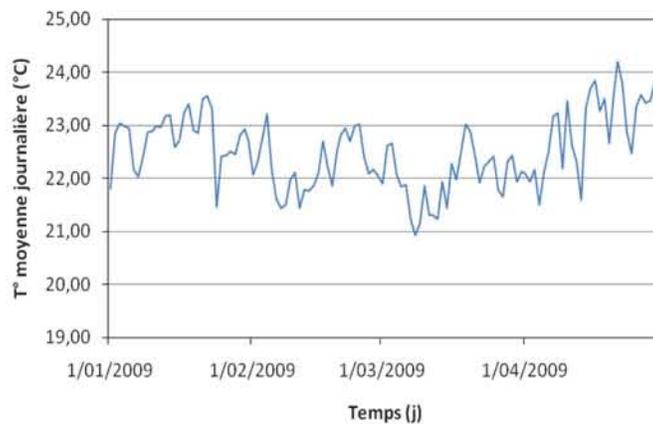


Figure 14- Evolution de la température moyenne journalière pendant toute la durée de l'expérience.

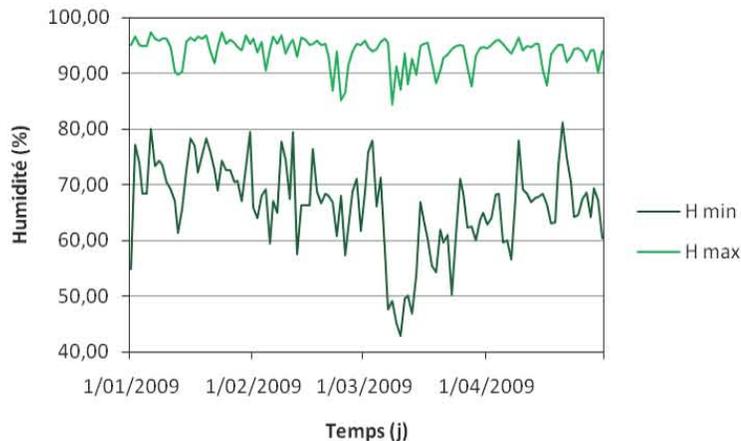


Figure 15- Evolution de l'humidité relative minimum et maximum journalière pendant toute la durée de l'expérience.

6. Échantillonnages, mesures et analyses

6.1 Substrat

Au moment du repiquage, un échantillon de tourbe ayant contenu les bananiers lors du sevrage a été prélevé pour chacun des deux traitements (Si+ et Si-). Un échantillon du sol ferrallitique stérilisé dans lequel ont été repiqués les bananiers a également été prélevé, après séchage à l'air libre. Ces échantillons ont été conditionnés dans des pochettes en plastique puis envoyés au Laboratoire de Sciences du sol de l'UCL (Belgique) pour y être analysés.

Le pH-H₂O et le pH-KCl ont été mesurés sur une suspension sol-eau ou sol-KCl 1N dans un rapport 1:5. Le pH-H₂O a été mesuré sur les deux échantillons de tourbe de la même manière. Un dosage du contenu en silicium et autres éléments a été réalisé par spectrophotométrie d'émission de masse ICP-AES sur ces trois échantillons. Etant donné le nombre d'études déjà réalisées sur le sol utilisé (entre autres Henriet *et al.*, 2008 a et Henriet *et al.*, 2008 b), nous n'avons pas analysé ses propriétés physico-chimiques.

6.2 Matériel végétal

6.2.1 Suivi des bananiers

Différentes mesures ont été réalisées sur les bananiers en cours d'expérimentation.

Évapotranspiration. Pendant toute la durée de l'expérience, la quantité d'eau évapotranspirée par les bananiers a été mesurée par pesée à chaque arrosage.

Taux d'émergence foliaire. Après le repiquage, le stade de développement des bananiers a été suivi de manière hebdomadaire. La mesure consiste à attribuer au bananier un chiffre qui correspond au nombre de feuilles déroulées et au stade de déroulement du cigare. Pour ce faire, la dernière feuille déroulée au moment du repiquage a reçu le numéro zéro et chaque feuille apparaissant ensuite était numérotée selon un ordre croissant (première feuille déroulée après repiquage = n°1,...). Le niveau de déroulement du cigare permet de noter les stades intermédiaires entre l'émergence de deux feuilles en ajoutant une décimale : 0 = pas de cigare visible, ..., 0,8 = cigare presque entièrement déroulé.

Surface foliaire. La surface foliaire a été calculée pour les bananiers restés en terre jusqu'en fin d'expérience, soit 15 bananiers par traitement (les autres ont été dépotés au fur et à mesure pour l'observation de l'évolution de la maladie, voire ci-dessous). La longueur et la largeur de chaque feuille ont été mesurées et la surface foliaire a été obtenue par le calcul suivant : $L \times l \times 0,83$ (Lassoudière, 2007 ; Dorel, communication personnelle, 2009).

6.2.2 Analyse des nécroses

Le suivi de l'évolution des nécroses a été réalisé 7, 14 et 21 jours après l'inoculation. A chacune des trois périodes, 10 bananiers par traitement, choisis de manière aléatoire, ont été analysés (soit 60 bananiers par date d'observation). La méthode suivie était la même pour les trois dates.

Les bananiers ont tout d'abord été dépotés et leurs racines soigneusement nettoyées. Ils ont ensuite été emmenés à l'INRA. Après un second lavage, les racines ont été disposées en évitant au maximum les chevauchements sur la vitre du scanner (EPSON expression 1680, Seiko EPSON Corp, Japan) protégée d'un film transparent, puis scannées. Pour chaque système racinaire, une image noir et blanc (résolution 200 dpi) ainsi qu'une image couleur (résolution 300 dpi) ont été réalisées. Un fond bleu a été utilisé pour les images couleur car il permet d'éviter les ombres et de bien faire ressortir les couleurs des racines (Sturite *et al.*, 2005).

Les images ainsi obtenues ont été analysées avec le logiciel WinRHIZO (v. Pro ; Regent Instruments, Inc., Québec, Canada). Ce logiciel est un système d'analyse d'images interactif conçu spécifiquement pour réaliser différents types de mesures sur système racinaire (Sturite *et al.*, 2005). Il peut fournir des informations sur la morphologie (longueur, surface, volume), la topologie et l'architecture des racines, mais également réaliser des analyses basées sur la couleur. Les images noir et blanc ont permis d'acquérir des informations sur la morphologie des racines (longueurs racinaires, surface, diamètre, volume,...), tandis que les images couleur ont servi de base aux analyses des nécroses.

WinRHIZO permet de mesurer la surface couverte par une couleur spécifique. L'analyse couleur est basée sur une mesure relative, et non absolue, de la couleur. Afin de réaliser l'analyse, l'utilisateur doit d'abord sélectionner les différentes couleurs présentes sur l'image (une couleur est appelée 'classe') et les répartir dans trois groupes. En premier lieu, l'arrière-fond a été défini comme un groupe de couleurs contenant deux classes de couleur, une première identifiée à une certaine distance des racines (bleu clair) et une seconde classe définie dans les zones d'ombres autour des racines (bleu foncé). Le second groupe a été défini sur base des couleurs observées sur les racines saines, soit 10 couleurs allant du blanc très clair à différentes teintes de gris et brun. Le troisième groupe, représentant les racines nécrosées, comprenait 7 couleurs, allant du noir au brun-rouge plus ou moins foncé. Le logiciel répartit ensuite tous les pixels de l'image dans les différentes classes de couleur choisies. Les pixels dont la couleur ne correspond à aucune classe définie par l'opérateur (« orphan pixels ») sont alloués à la classe la plus proche (option choisie par l'opérateur). Après le traitement de l'image, la surface couverte pour chaque groupe et classe de couleur est calculée par le logiciel en multipliant le nombre de pixels concernés par la taille d'un pixel. Les données produites par WinRHIZO peuvent être exportées dans un fichier Excel grâce au programme XLRhizo afin d'être manipulées. Le pourcentage de nécroses pour chaque système racinaire a été calculé sur base des données fournies par WinRHIZO en faisant le calcul suivant : $\text{surface nécrosée} / (\text{surface saine} + \text{surface nécrosée})$.

6.2.3 Analyse de la teneur en minéraux des bananiers

Afin de vérifier le bon prélèvement du silicium par les plants lors du sevrage, 10 bananiers Si+ et 10 bananiers Si- ont été prélevés au moment du repiquage afin d'être analysés. Tous les bananiers sur lesquels l'analyse des nécroses a été réalisée ont également été récupérés pour être soumis à des analyses minérales.

Les bananiers ont été divisés en deux parties, d'un côté le système racinaire et de l'autre les parties aériennes, puis mis à sécher dans une étuve à 50°C pendant une semaine dans des barquettes en aluminium. À la sortie de l'étuve, le poids sec des parties aériennes et des systèmes racinaires a été mesuré. Les parties aériennes et racinaires de chaque

bananier ont ensuite été emballées individuellement et expédiées en Belgique pour y être analysées.

Pour chaque bananier, l'analyse a été réalisée sur un échantillon composé de l'ensemble de ses feuilles, le pseudotrunc ayant été écarté. Le dosage des éléments n'a pas été réalisé sur les racines car malgré un lavage soigné, les résidus de terre et de tourbe risquaient de fausser les résultats.

Pour commencer, le matériel végétal a été broyé en fine poussière puis placé dans une étuve à 60 °C pendant 24 h. Après cela, les échantillons ont été placés dans un dessiccateur pendant environ 30 minutes, pour éviter leur humectation pendant le refroidissement. Afin de connaître la quantité de matière sèche analysée, environ un gramme de poudre est pesé et mis dans des creusets en porcelaine. Ces derniers sont ensuite placés dans un four à 450 °C pendant 48 h. Une fois sorti du four, le contenu des creusets a été mélangé à 1,6 g de métaborate de lithium et 0,4 g de tétraborate de lithium puis placé dans des creusets en graphite. Ces creusets sont alors mis au four à 1005 °C pendant 8 minutes et la pastille ainsi obtenue dissoute à chaud dans du HNO₃ 2N. La solution est portée au trait dans un jaugé de 100 ml avant d'être analysée. Le dosage des cations se fait par spectrophotométrie d'émission de masse (ICP-AES). La solution est vaporisée dans un plasma à 8000-10000 °C et la longueur d'onde de la lumière émise est fonction de l'élément dosé.

6.3 Tests statistiques

Les résultats des diverses analyses ont été traités avec le logiciel 'Enterprise Guide' SAS. Des ANOVA 2 croisées, dont les deux facteurs de variation sont la dose d'inoculum et le traitement en silicium, ont été réalisées afin de voir si l'effet des facteurs, ou leur interaction, est significatif sur les paramètres analysés. Lorsqu'un effet significatif était observé, des comparaisons de moyennes ont été réalisées (test de Student, $\alpha = 0,05$).

Troisième partie

- Résultats -

1. Caractérisation des tourbes et du sol

1.1 Mesures du pH

Les valeurs de pH-H₂O et de pH-KCl sont reprises dans le tableau 2. La « tourbe Si+ » constitue le substrat de sevrage utilisé pour les bananiers ayant reçu du silicium, tandis que la « tourbe Si- » correspond aux bananiers arrosés uniquement avec de l'eau distillée.

Tableau 2- pH H₂O et KCl pour les deux échantillons de tourbe et l'échantillon de sol.

	pH H ₂ O	pH KCl
Tourbe Si+	5,7	
Tourbe Si -	5,5	
Sol ferrallitique	6,0	4,9

Les valeurs de pH H₂O du sol et des deux tourbes montrent que les trois matériaux sont modérément acides. En raison de la difficulté de mesurer le pH sur la tourbe, nous n'avons mesuré que le pH H₂O. Etant donné que le pH KCl du sol est plus faible que le pH₂O, il est donc à charge principalement négative.

1.2 Dosage des éléments

Les résultats de l'analyse totale par ICP-AES du sol ferrallitique stérilisé dans lequel ont été repiqués les bananiers ainsi que des deux échantillons de tourbe prélevés en fin de sevrage sont repris dans le tableau 3.

On observe une différence de teneur en éléments minéraux majeurs (Si, Al, Fe) entre le sol et la tourbe. La tourbe est composée principalement de matière organique, ce qui explique la perte au feu très importante (95,62 % pour la tourbe Si- et 95,87 % pour la

tourbe Si+). Le sol ferrallitique, riche en minéraux alumino-silicatés, présente une perte au feu beaucoup plus faible (16,9 %).

La réserve totale en bases (TRB = Ca+Mg+Na+K) est très faible pour le sol ferrallitique (29,1 cmolc/Kg ms), ce qui prouve que ce dernier est très altéré. Elle est plus grande pour la tourbe (89,30 cmolc/Kg ms pour la tourbe Si+, 105,50 cmolc/Kg ms pour la tourbe Si-). Le rapport atomique Si/Al du sol est de 0,91. Ce sol est donc composé principalement de kaolinite (qui a un rapport atomique de 1). La kaolinite est une argile à charge variable. Le rapport Si/(Al+Fe), qui est un indicateur de la désilicification par rapport à l'aluminium et au fer, et donc de l'altération, est encore plus faible (0,69), ce qui indique que le sol est désilicifié et riche en oxydes, le silicium présent dans le sol n'étant pas disponible pour la plante mais dans la kaolinite.

Tableau 3- Résultats du dosage des éléments du sol tamisé à 2 cm et stérilisé à la vapeur et de la tourbe.

	Tourbe Si+	Tourbe Si -	Sol ferrallitique
Al mg/kg ms	996	1109	165261
Al ₂ O ₃ %	0,19	0,21	31,23
Fe mg/kg ms	483	563	108132
Fe ₂ O ₃ %	0,07	0,08	15,46
Si mg/kg ms	4033	2816	155458
SiO ₂ %	0,86	0,60	33,26
Ca mg/kg ms	16052	19077	1903
CaO %	2,25	2,67	0,27
K mg/kg ms	287	119	2382
K ₂ O %	0,03	0,01	0,29
Mg mg/kg ms	1031	1222	1529
MgO %	0,17	0,20	0,25
Mn mg/kg ms	30	33	972
MnO %	0,08	0,08	0,07
Na mg/kg ms	69	37	268
Na ₂ O %	0,01	0,00	0,04
P mg/kg ms	326	413	442
P ₂ O ₅ %	0,07	0,09	0,10
S mg/kg ms	1312	1442	384
SO ₄ %	0,39	0,43	0,12
Ti mg/kg ms	81	78	8263
TiO ₂ %	0,01	0,01	1,38
Perte au feu 950°C %	95,87	95,62	16,9
TRB cmolc/Kg	89,30	105,50	29,1
Rapport atomique Si/Al			0,91
Rapport atomique Si/(Fe+Al)			0,69

1.3 Caractéristiques physico-chimiques du sol ferrallitique

Les caractéristiques physico-chimiques du sol ferrallitique utilisé, tirées de Henriet *et al.* (2008 a et 2008 b) sont reprises dans le tableau 4.

Tableau 4- Propriétés physico-chimiques du sol ferrallitique: contenu en carbone organique (C_{org}), cations échangeables, capacité d'échange cationique (CEC), CEC effective (ECEC), analyse granulométrique et contenu en Si extractible au $CaCl_2$.

C_{org} (%)	Bases échangeables (cmol _c /Kg)				CEC (cmol _c /Kg)	ECEC (cmol _c /Kg)	Analyse granulométrique (%)			Si extractible (mg/Kg)
	Ca	Mg	Na	K			sable	limon	argile	
2,53	5,2	2,2	0,1	1,9	25	7,8	5,9	14,5	81,6	21,1

2. Importance des nécroses racinaires

2.1 Images obtenues et leur analyse

Les systèmes racinaires de 180 bananiers (60 par date d'observation, à raison de 10 par traitement) ont été scannés. La figure 16 illustre la manière dont le logiciel WinRHIZO a analysé les images couleur obtenues, en répartissant les pixels entre les classes de couleur sélectionnées par l'opérateur, elles-mêmes réparties dans trois groupes de couleurs : arrière fond, racines saines et racines nécrosées.

On peut constater que les classes de couleur choisies par l'opérateur permettent de reproduire correctement l'image originale (figure 16, en bas à gauche). Il s'ensuit que l'image en trois couleurs (bleu pour le groupe de couleurs représentant l'arrière fond, crème pour le groupe de couleurs représentant les racines saines et brun pour le groupe de couleurs représentant les racines nécrosées), illustre bien la surface de racines saines et la surface de racines nécrosées (figure 16, en bas à droite). Les données chiffrées des valeurs de surfaces saines et nécrosées ont été fournies par le logiciel dans un fichier Excel, ce qui a permis de calculer le pourcentage de nécroses présenté dans les figures 18, 19 et 21.

Un problème a cependant été rencontré lors de la prise d'images et leur analyse. La tourbe du sevrage ainsi que le sol dans lequel les bananiers ont été repiqués n'ont pas pu être retirés entièrement des racines malgré un lavage minutieux au moment du repiquage dans le sol ferrallitique, au moment du dépotage en vue des analyses et un troisième lavage, racine par racine, au moment du positionnement sur le scanner. Cette tourbe et cette terre, présentes sur les images racinaires (figure 17), sont de couleur fort proche de celle des

nécroses et ont donc biaisé l'analyse, le logiciel ne parvenant pas à les différencier des nécroses.

De plus, il est impossible au logiciel de faire la distinction entre les nécroses dues au champignon et celles dues à d'autres facteurs, comme des blessures (provenant par exemple des manipulations lors du repotage, de frottements contre la paroi du pot, ...).

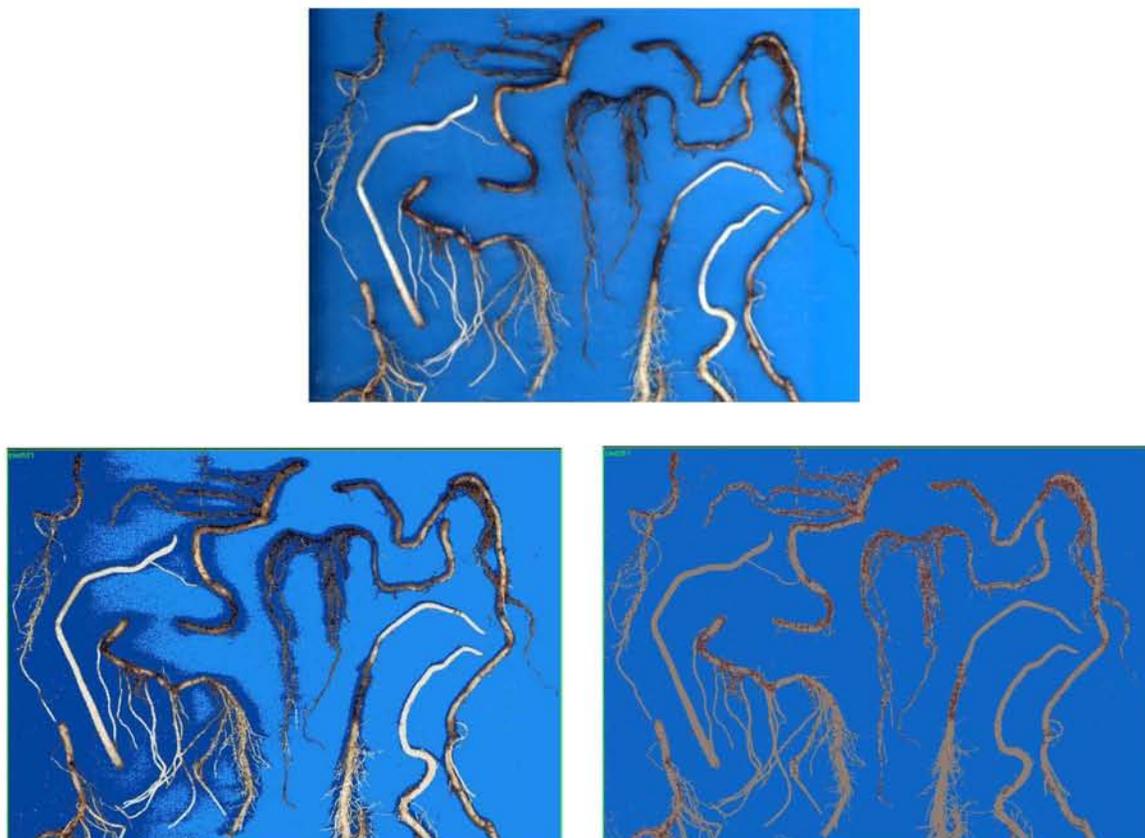


Figure 16- En haut: image originale. En bas à gauche: pixels de l'image répartis dans les différentes classes de couleurs. En bas à droite: pixels de l'image répartis dans les trois groupes de couleur sélectionnés.

Le pourcentage de nécroses donné par le logiciel prend donc en compte à la fois la surface couverte par la tourbe et la terre ainsi que les nécroses de différentes origines. Cependant, une estimation du pourcentage de nécroses dues uniquement au champignon peut être réalisée en considérant que le biais provenant de la tourbe, de la terre et des nécroses dues à d'autres facteurs que le *C. spathiphylli* correspond au pourcentage de nécroses observé chez les plants non inoculés.



**Figure 17- En haut : nécroses typiques du champignon (nécroses en tirets, devenant engainantes)
En bas à gauche: tourbe. En bas à droite: terre.**

Mentionnons également que la surface totale racinaire peut être légèrement sous estimée par le logiciel en raison des chevauchements de racines, inévitables étant donné la taille et la morphologie de certains systèmes racinaires, ainsi que le manque de temps disponible pour étaler parfaitement les racines sur le scanner.

2.2 Pourcentages de nécroses une semaine après l'inoculation

Les pourcentages moyens de nécroses observés pour chacun des six traitements une semaine après l'inoculation (date 1) sont illustrés à la figure 18.

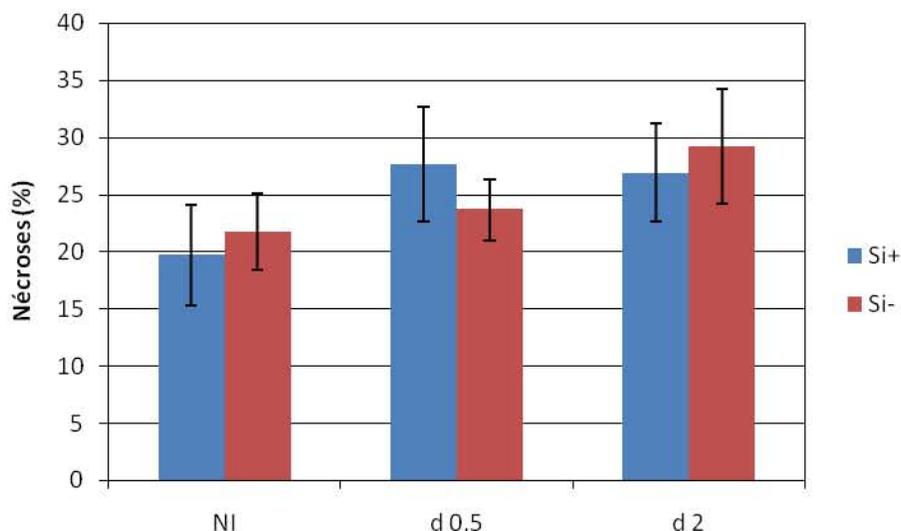


Figure 18- Pourcentage de nécroses moyen une semaine après inoculation (6 bananiers par traitement).

On constate à la figure 18 une augmentation des nécroses avec la dose d'inoculum. Les pourcentages de nécroses les plus faibles sont observés chez les bananiers non inoculés (NI). Ce constat est confirmé par une analyse de la variance à deux critères (ANOVA 2) qui montre un effet hautement significatif de la dose d'inoculum sur les pourcentages de nécroses (tableau 5). Une comparaison de moyennes montre une différence significative entre les doses d'inoculum à la fois chez les bananiers traités en silicium (Si+), où les NI sont significativement moins nécrosés que les bananiers inoculés avec la dose la plus forte (d2) et les bananiers inoculés avec la dose la plus faible (d0,5), et chez les bananiers n'ayant pas reçu de silicium (Si-), où les d2 sont significativement plus nécrosés que les deux autres traitements (tableau 6).

Il n'y a pas d'effet significatif du traitement en silicium sur le pourcentage de nécroses à la date 1 (tableau 5). On peut donc considérer que les différences de pourcentage de nécroses entre les Si+ et les Si- aux différentes doses d'inoculum sont non significatives.

Tableau 5- Analyse de l'effet du traitement en silicium et de la dose d'inoculum sur le pourcentage de nécroses, une semaine après l'inoculation (ANOVA 2)

Variables de classification	P valeur	
Dose d'inoculum	0,0006	***
Traitement en silicium	0,9153	
Interaction	0,1331	

Tableau 6- Analyse de l'effet de la dose d'inoculum sur le pourcentage de nécroses une semaine après inoculation : comparaison de moyennes (Student, $\alpha=0,05$)

Effet dose		
	Si+	Si-
Dose 2	A	A
Dose 0,5	A	B
Dose NI	B	B
P valeur	0,0157 *	0,0108 *

Pour la première date d'observation, les moyennes et les tests statistiques ont été réalisés sur base de six bananiers par traitement au lieu de dix. Les premières images obtenues ont été réalisées avec une méthode différente des images suivantes. L'analyse couleur de logiciel nécessitant une homogénéité entre les images, nous avons donc retiré les quatre premières réalisées.

De plus, mentionnons que les images obtenues à cette date étaient de moins bonne qualité en raison d'une plus grande quantité de tourbe, de terre et de « paquets de racines » n'ayant pas pu être étalés de manière optimale, ce qui a diminué la précision de l'analyse d'image.

2.3 Pourcentages de nécroses deux semaines après l'inoculation

Deux semaines après l'inoculation (date 2), une forte augmentation du pourcentage moyen de nécroses avec la dose d'inoculum est observée chez les bananiers Si-. L'ANOVA 2 révèle un effet significatif de la dose d'inoculum (tableau 7). Le pourcentage de nécroses des bananiers d2 atteint presque le double que celui des NI (figure 19). Ce pourcentage varie par contre très peu chez les bananiers Si+. Une comparaison de moyennes (tableau 8) confirme cette observation : il n'y a pas de différence significative entre les trois doses d'inoculum chez les bananiers Si+, tandis que pour les Si- les pourcentages de nécroses observés chez les bananiers d2 sont significativement supérieurs à ceux observés aux deux autres doses d'inoculum (d0,5 et NI).

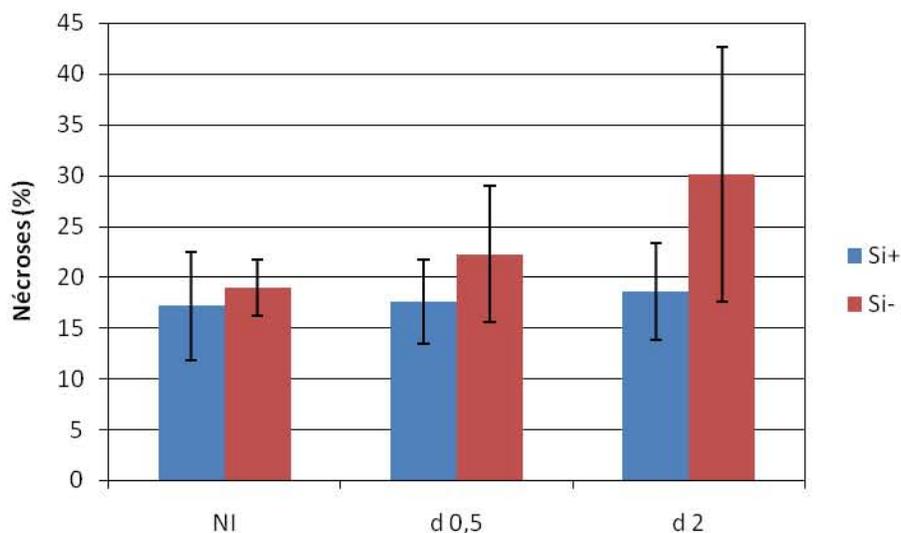


Figure 19- Pourcentage de nécroses moyen deux semaines après inoculation (10 bananiers par traitement).

On observe également à la figure 19 que les pourcentages de nécroses observés chez les bananiers traités au silicium sont toujours plus faibles que ceux observés chez ceux n'ayant pas reçu de silicium, avec une différence particulièrement marquée à la dose d2. Les tests statistiques montrent d'ailleurs un effet hautement significatif du traitement en silicium sur le pourcentage de nécroses (tableau 7), qui est dû à une différence hautement significative entre les bananiers Si- et Si+ à la dose d2 (tableau 9).

Tableau 7- Analyse de l'effet de la dose et du traitement en silicium sur le pourcentage de nécroses, deux semaines après l'inoculation (ANOVA 2).

Variables de classification	P valeur
Dose d'inoculum	0,0143 *
Traitement en silicium	0,0012 **
Interaction	0,0763

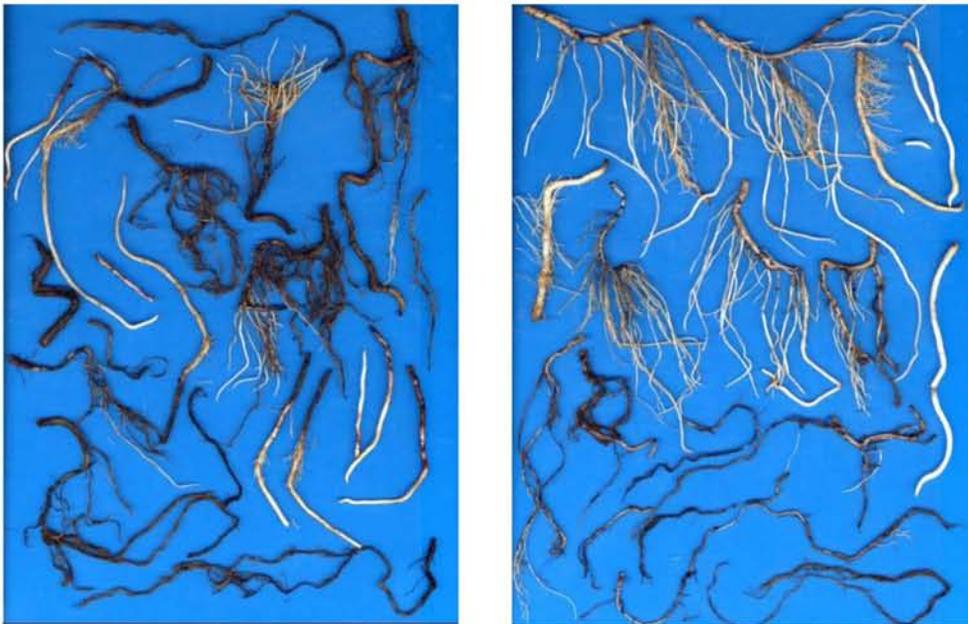
Tableau 8- Effet de la dose d'inoculum sur le pourcentage de nécroses deux semaines après inoculation (Student, $\alpha = 0,05$).

Effet dose	Si	
	Si+	Si-
Dose 2	A	A
Dose 0,5	A	B
Dose NI	A	B
P valeur	0,7752	0,0171 *

Tableau 9- Effet du traitement en silicium sur le pourcentage de nécroses deux semaines après inoculation (Student, $\alpha = 0,05$)

Effet silicium			
	Dose 2	Dose 0,5	Dose NI
Si +	B	A	A
Si -	A	A	A
P valeur	0,0141 **	0,0765	0,3573

La figure 20 illustre l'important contraste observé entre les plants Si+ et Si- inoculés avec une même dose d2.



**Figure 20- A Gauche: bananier Si- d2 (surface nécrosée : 45 %)
A droite: Bananier Si+ d2 (surface nécrosée : 13 %).**

2.4 Pourcentage de nécroses trois semaines après l'inoculation

Trois semaines après l'inoculation, on observe des pourcentages de nécroses comparables entre les plants d'un même traitement en silicium (figure 21). L'ANOVA 2 confirme qu'il n'y a pas d'effet de la dose d'inoculum sur les valeurs de nécroses (tableau 10).

On constate au vu de ce graphique que les pourcentages de nécroses observés chez les bananiers Si+ (aux environs de 18-20 %) sont toujours plus faibles que ceux présents chez les bananiers Si- (vers 23%). Les tests statistiques montrent d'ailleurs un effet significatif du traitement en silicium sur le pourcentage de nécroses (tableau 10).

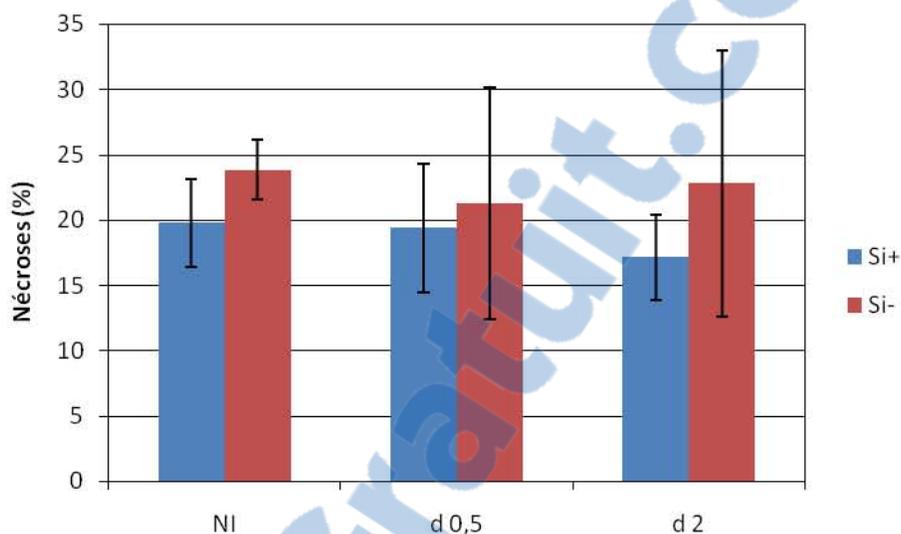


Figure 21- Pourcentage de nécroses moyen 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Tableau 10- Analyse de l'effet du traitement en silicium et de la dose sur le pourcentage de nécroses trois semaines après l'inoculation (ANOVA 2)

Variables de classification	P valeur
Dose d'inoculum	0,6181
Traitement en silicium	0,0197 *
Interaction	0,6325

Si on compare les pourcentages de nécroses observés aux trois dates d'analyses, on constate que le biais, représenté par les bananiers non inoculés, est plus important à la première et à la troisième date d'observation qu'à la deuxième. A la première date d'observation, ce biais plus important est dû à une plus grande quantité de terre et de tourbe restée sur les racines, ces dernières étant plus fines et entremêlées. A la date 3, les systèmes racinaires étaient plus grands et plus abîmés (figure 22), peut-être à cause d'un manque de place dans les pots, d'où le plus grand pourcentage de nécroses observé.



Figure 22- Exemple de système racinaire observé à la date 3 (non inoculé).

3. Poids de racines saines

Pour permettre une meilleure comparaison de l'état sanitaire des systèmes racinaires, le pourcentage de nécroses et le poids sec des systèmes racinaires ont été combinés pour obtenir un 'poids sec de racines saines' par bananier. Cela permet d'avoir une idée quantitative de l'état du système racinaire, à la différence des pourcentages qui ont été observés au point 2. En effet, pour un même pourcentage de nécroses, on peut être en présence d'un poids de racines saines, et donc fonctionnelles, plus important si le poids sec de ce système racinaire est plus grand. Afin d'obtenir ce poids de racines saines, le calcul suivant a été réalisé :

$$\left(\frac{100 - \% \text{ nécroses}}{100} \right) \times \text{poids sec racinaire}$$

3.1 Première date d'observation

Comme nous pouvons le constater à la figure 23, il n'y a pas de grandes différences de poids de racines saines observées une semaine après l'inoculation, ce qui est confirmé par l'ANOVA 2 (tableau 11), qui montre qu'il n'y a pas d'effet significatif ni de la dose d'inoculum ni du traitement en silicium sur le poids de racines saines des bananiers.

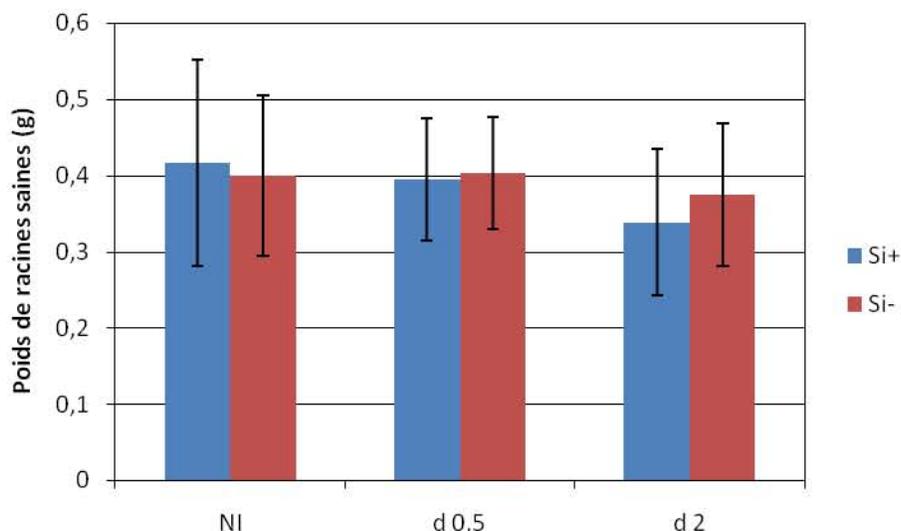


Figure 23- Poids de racines saines moyen par traitement, une semaine après inoculation (6 bananiers par traitement)

Tableau 11- Analyse de l'effet de la dose et du traitement en silicium sur le poids de racines saines date 1

Variables de classification	P valeur
Dose d'inoculum	0,4101
Traitement en silicium	0,7793
Interaction	0,8118

3.2 Deuxième date d'observation

Deux semaines après l'inoculation, on observe de grandes disparités de poids de racines saines entre les traitements (figure 24). A la fois pour les bananiers Si+ et Si- il y a une diminution du poids de racines saines avec l'augmentation de la dose d'inoculum. L'effet dose est très hautement significatif (tableau 12). Cet effet dose n'est cependant présent que pour les bananiers Si-, où les poids de racines saines des bananiers inoculés sont significativement plus faibles que ceux des bananiers non inoculés, tandis que chez les bananiers Si+ on ne peut pas considérer les différences de poids de racines saines entre les doses comme significatives (tableau 13).

A part pour les bananiers non inoculés, où les valeurs de poids secs racinaires des bananiers Si+ et Si- sont presque identiques, on observe un poids de racines saines systématiquement plus faible chez les bananiers Si-. Le traitement en silicium a un effet significatif sur le poids de racines saines, et ce pour les bananiers inoculés avec une dose d0,5 et d2 (tableaux 12 et 14).

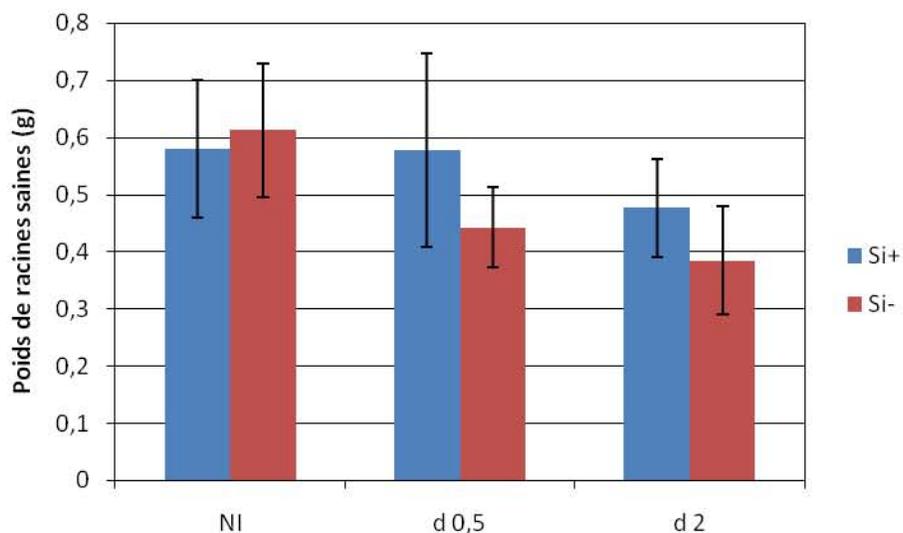


Figure 24- Poids de racines saines moyen par traitement, deux semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Tableau 12- Analyse de l'effet de la dose d'inoculum et du traitement en silicium sur les valeurs de poids de racines saines, date 2

Variable explicative	P valeur	
Dose d'inoculum	0,0001	***
Traitement en silicium	0,0319	*
Interaction	0,0614	

Tableau 13- Effet de la dose d'inoculum sur le poids de racines saines, date 2 (Student, $\alpha = 0,05$)

Effet dose		
	Si+	Si-
Dose 2	A	B
Dose 0,5	A	B
Dose NI	A	A
P valeur	0,1484	< 0,0001 ***

Tableau 14- Effet du traitement en silicium sur le poids de racines saines, date 2 (Student, $\alpha = 0,05$)

Effet silicium			
	Dose 2	Dose 0,5	Dose NI
Si +	A	A	A
Si -	B	B	A
P valeur	0,0336 *	0,0318 *	0,5403

3.3 Troisième date d'observation

A la troisième date d'observation (figure 25), on observe une plus grande homogénéité entre les traitements qu'à la date 2 (figure 24). Le poids de racines saines est légèrement plus faible chez les bananiers inoculés que chez les non inoculés. L'ANOVA 2 révèle un effet significatif de la dose d'inoculum sur le poids de racines saines (tableau 15).

Pour chaque dose d'inoculum, le poids de racines saines est plus faible pour les bananiers Si- que pour les bananiers Si+ (figure 25). Cependant, l'ANOVA 2 indique que l'effet du traitement en silicium sur les poids secs racinaires n'est pas significatif (tableau 15).

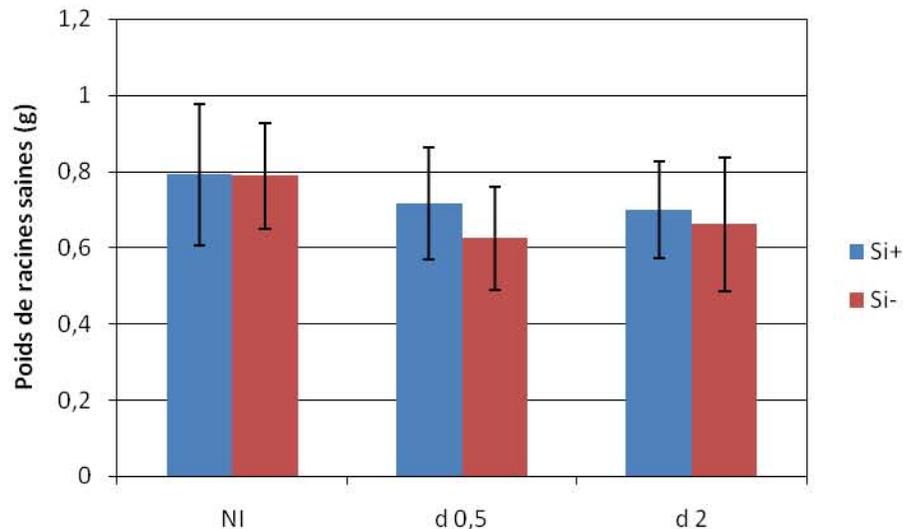


Figure 25- Poids de racines saines moyen par traitement, date 3 (10 bananiers par traitement)

Tableau 15- Analyse de l'effet du traitement en silicium et de la dose d'inoculum sur le poids de racines saines des bananiers, date 3

Variables de classification	P valeur
Dose d'inoculum	0,0291 *
Traitement en silicium	0,2631
Interaction	0,6670

3.4 Evolution dans le temps du poids de racines saines

Le graphique de la figure 26 illustre l'évolution dans le temps du poids de racines saines pour les six traitements.

Une semaine après l'inoculation, on n'observe pas une grande différence de poids de racines saines entre les traitements. Les valeurs moyennes observées deux semaines après inoculation sont par contre fort différentes entre elles. Il y a ensuite une atténuation des différences à la troisième semaine d'observation.

Si l'on ne prend pas en compte la première date, où l'on peut considérer qu'il n'y a pas de différences entre les traitements (tableau 11), les poids moyens de racines saines les plus faibles sont mesurés pour les traitement Si- d2 et Si- d0,5. Les poids les plus importants sont ceux des bananiers non inoculés, pour lesquels il n'y a pas de grande différence entre les Si+ et les Si-. Les bananiers Si+ d0,5 et Si+ d2 ont des valeurs intermédiaires.

L'augmentation de poids est presque linéaire pour les bananiers non inoculés, et également pour les bananiers Si+ inoculés. Par contre, pour les bananiers Si- d2 et Si- d0,5, il n'y a presque pas d'augmentation du poids de racines saines entre la date 1 et la date 2, puis une reprise de croissance entre la date 2 et la date 3.

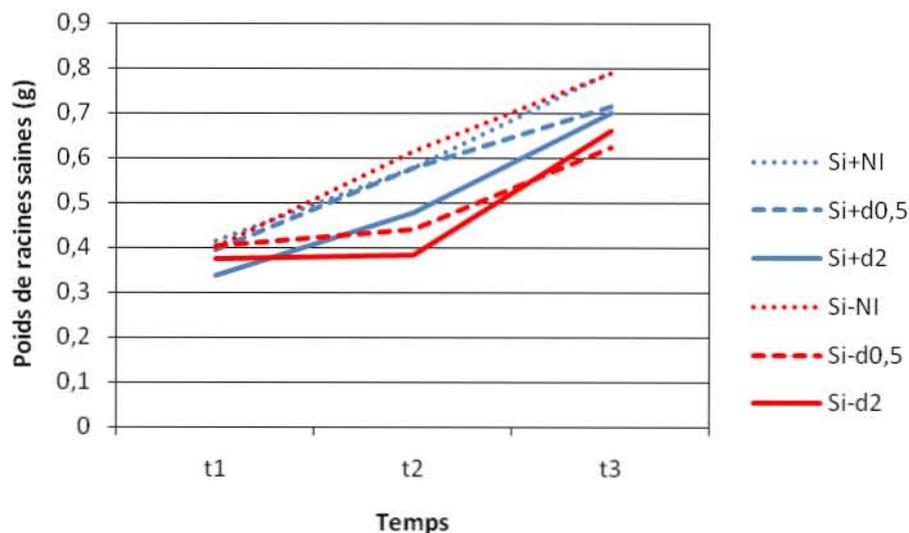


Figure 26- Evolution du poids de racines saines en fonction du temps pour les deux traitements en silicium et les trois doses d'inoculum, soit six traitements

4. Les Indicateurs de biomasse

4.1 Surface foliaire

L'évolution de la surface foliaire moyenne par traitement à partir de l'inoculation est reprise à la figure 27. Les surfaces foliaires des bananiers des différents traitements augmentent de manière très similaire et il n'y a pas de grandes différences observées entre les courbes.

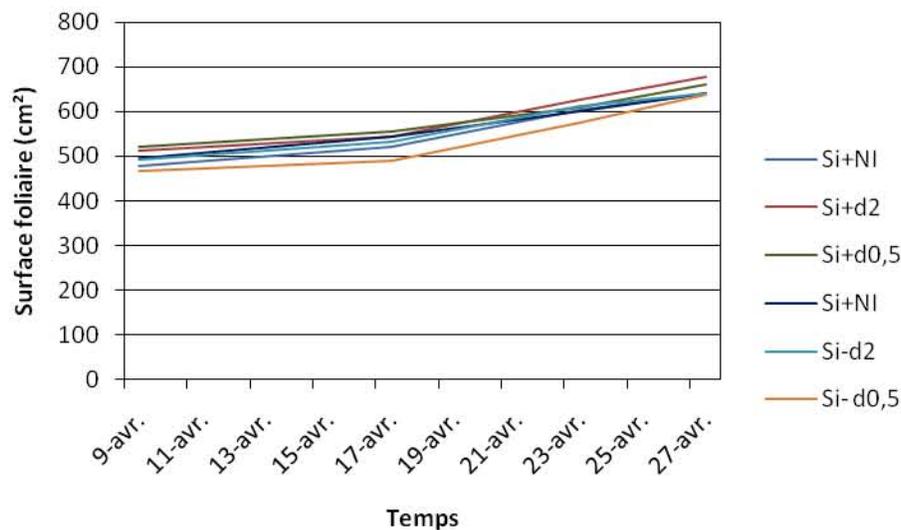


Figure 27- Evolution de la surface foliaire moyenne par traitement après inoculation (14 bananiers par traitement)

La surface foliaire totale moyenne en fin d'expérience (figure 28) est similaire pour les six traitements. Elle est même presque identique pour les doses d0,5 et NI, aux environs de 635 cm². Pour la dose d'inoculum la plus forte (d2) les bananiers n'ayant pas reçu de silicium ont une surface foliaire plus faible que ceux ayant été alimentés en silicium, mais cette différence n'est pas significative comme le montre l'analyse de la variance à deux critères (ANOVA 2) (tableau 16). Il n'y a pas d'effet significatif ni de la dose ni du traitement en silicium sur les valeurs de surface foliaire.

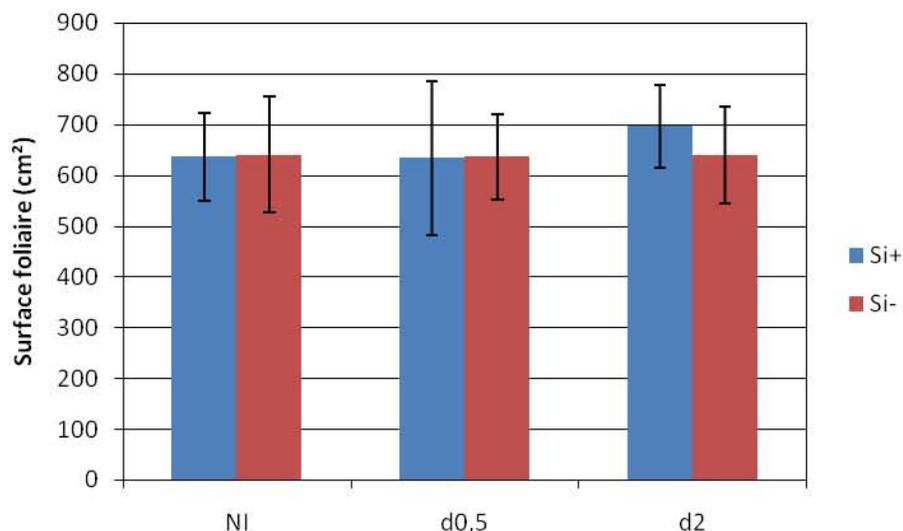


Figure 28- Surface foliaire totale moyenne à la fin de l'expérience (3 semaines après l'inoculation) selon la dose d'inoculum et les traitements en silicium (14 bananiers par traitement)

Tableau 16- Analyse de l'effet de la dose d'inoculum et du traitement en silicium sur la surface foliaire totale (ANOVA 2)

Variables de classification	P valeur
Dose d'inoculum	0,4389
Traitement en silicium	0,4941
Interaction	0,4682

4.2 Poids sec racinaire

Le poids sec moyen des systèmes racinaires à la fin du sevrage pour les deux traitements en silicium est identique, comme on peut le voir dans le tableau 17.

Tableau 17- Poids sec racinaire moyen à la fin du sevrage pour les deux traitements en silicium (10 bananiers par traitement)

	Moyenne	Ecart type	Minimum	Maximum
Si +	0,61	0,14	0,44	0,85
Si -	0,61	0,13	0,41	0,84

Les valeurs moyennes de poids sec des systèmes racinaires, calculées après l'inoculation pour chaque traitement et pour les trois dates d'observation, sont reprises à la figure 29.

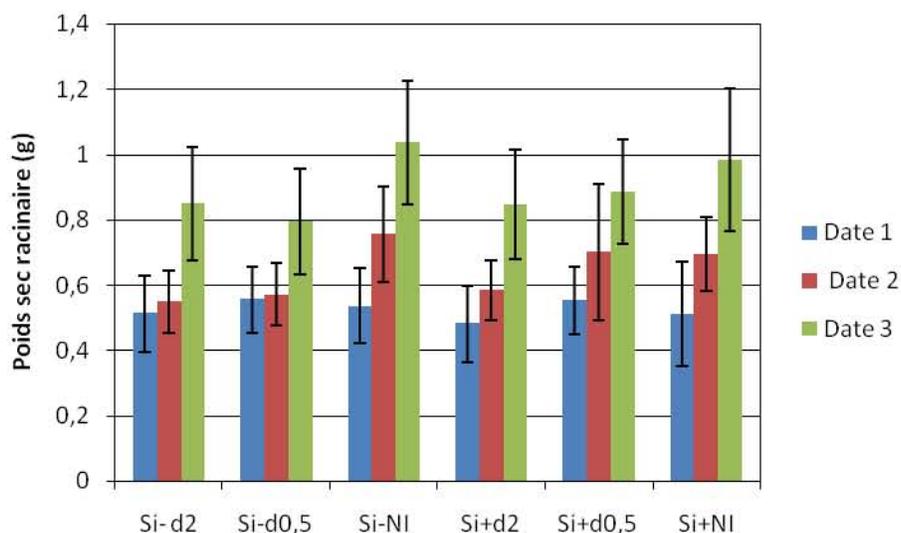


Figure 29- Poids sec racinaire moyen par traitement 1 semaine, 2 semaines et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Au vu de la figure 29, on peut observer qu'il n'y a pas de différences de poids sec racinaire entre les traitements pour la date 1, c'est-à-dire une semaine après l'inoculation, ce qui est confirmé par l'ANOVA 2 qui montre qu'il n'y a pas d'effets significatifs de la dose d'inoculum et du traitement en silicium sur les valeurs de poids sec racinaire à la date 1 (tableau 18). Les valeurs de poids sec sont d'environ 0,5 g.

A la deuxième date d'observation, on observe un effet dose pour les bananiers Si- (tableaux 18 et 19). Le poids sec des bananiers Si- non inoculés est significativement plus élevé que celui des bananiers Si- inoculés, comme on peut le voir dans le tableau 19. Pour les bananiers Si+, aucune différence significative n'est observée entre les doses d'inoculum (tableau 19). Le poids sec racinaire est plus grand chez les bananiers Si+ inoculés que chez les bananiers Si- inoculés, mais cette différence n'est pas significative.

Trois semaines après l'inoculation, on peut observer un poids sec plus élevé pour les bananiers non inoculés des deux traitements en silicium. Il est de 1 g alors que les bananiers inoculés ont un poids sec d'environ 0,8 g, mais cette différence n'est pas significative (tableau 18).

Tableau 18- Analyse de l'effet de la dose d'inoculum et du traitement en silicium sur le poids sec racinaire (ANOVA 2).

Variables de classification	P valeur	
Date 1		
Dose d'inoculum	0,3401	
Traitement en silicium	0,5233	
Interaction	0,9333	
Date 2		
Dose d'inoculum	0,0016	**
Traitement en silicium	0,3113	
Interaction	0,0841	
Date 3		
Dose d'inoculum	0,0960	
Traitement en silicium	0,9473	
Interaction	0,7547	

Tableau 19- Analyse de l'effet de la dose d'inoculum sur le poids sec racinaire : comparaison de moyennes (Student, $\alpha=0,05$, 10 bananiers par traitement)

Date 2 : Effet dose		
	Si+	Si-
Dose 2	A	B
Dose 0,5	A	B
Dose NI	A	A
P valeur	0,1569	0,0006 ***

L'évolution du poids sec dans le temps montre une augmentation uniforme du poids sec racinaire pour les bananiers non inoculés des deux traitements en silicium. Les poids secs sont significativement différents aux trois dates d'observation (p valeur < 0,0001). Pour les bananiers inoculés des deux traitements en silicium, la moyenne au temps 3 est significativement supérieure à celles calculées aux temps 1 et 2, qui ne sont pas significativement différentes entre elles (P valeur <0,0001). Cependant, l'effet de stagnation du poids sec entre le temps un et deux pour les bananiers inoculés est très visible pour les Si- mais il est beaucoup moins marqué pour les Si+.

On observe un poids racinaire plus faible après inoculation qu'à la fin du sevrage. Les poids secs racinaires moyens sont tous inférieurs à 0,61 g une semaine après l'inoculation. C'est également le cas deux semaines après l'inoculation, sauf pour les bananiers NI et Si+ d0,5. Cela peut être dû à l'attaque par le champignon et aux pertes de racines lors des différentes manipulations.

4.3 Poids sec des parties aériennes

Le poids sec moyen des parties aériennes à la fin du sevrage (tableau 20) est fort proche pour les deux traitements en silicium. Un test de Student, $\alpha = 0,05$, montre qu'il n'y a pas de différence significative (P valeur = 0,3508) entre les deux traitements.

Tableau 20- Poids sec moyen des parties aériennes à la fin du sevrage pour les deux traitements en silicium (10 bananiers par traitement).

	Moyenne	Ecart type	Minimum	Maximum
Si +	2,44	0,30	2,06	2,95
Si -	2,29	0,37	1,67	2,77

L'évolution du poids sec des parties aériennes au cours du temps après l'inoculation pour chaque traitement est présentée à la figure 30.

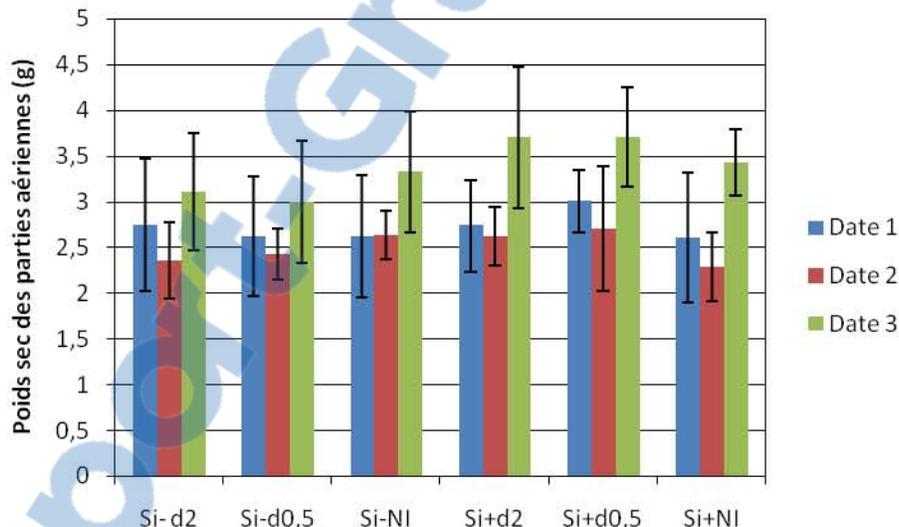


Figure 30- Poids sec moyen des parties aériennes par traitement 1 semaine, 2 semaines et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

La tendance observée pour tous les traitements (à l'exception des Si- NI) est une légère diminution du poids sec des parties aériennes entre la date 1 et la date 2, puis une augmentation entre la date 2 et la date 3 (Figure 30).

Les valeurs des poids secs des parties aériennes des six traitements sont très proches, aux environs de 2,5 g, à la date 1 et la date 2, ce qui est confirmé par l'ANOVA 2

qui ne montre pas d'effet de la dose ni du traitement en silicium à ces deux dates (tableau 21).

Une plus grande dispersion des valeurs se manifeste trois semaines après l'inoculation. Les poids secs des bananiers non inoculés sont fort semblables pour les deux traitements en silicium. Cependant, pour les bananiers inoculés, les poids secs des parties aériennes des bananiers Si+ sont systématiquement plus grands que ceux des bananiers Si-. Cette différence est confirmée par l'ANOVA 2 qui montre un effet significatif du traitement en silicium à la date 3 (tableau 21). Une comparaison de moyennes montre que l'effet silicium provient d'une différence significative entre les bananiers Si+ et Si- inoculés avec la dose d0,5 (tableau 22).

Tableau 21- Analyse de l'effet du traitement en silicium et de la dose d'inoculum sur le poids sec des parties aériennes (ANOVA 2)

Variables de classification	P valeur	
Date 1		
Dose d'inoculum	0,5769	
Traitement en silicium	0,4582	
Interaction	0,4973	
Date 2		
Dose d'inoculum	0,7106	
Traitement en silicium	0,5318	
Interaction	0,0615	
Date 3		
Dose d'inoculum	0,9594	
Traitement en silicium	0,0054	**
Interaction	0,2653	

Tableau 22- Analyse de l'effet du traitement en silicium sur le poids sec foliaire : comparaison de moyennes (Student, $\alpha=0,05$, 10 bananiers par traitement)

Date 3 : Effet silicium			
	Dose 2	Dose 0,5	Dose NI
Si +	A	A	A
Si -	A	B	A
P valeur	0,0796	0,0179 *	0,6872

5. Suivi de l'évapotranspiration des bananiers

Pendant le sevrage, l'évapotranspiration a été mesurée pour chacune des six plaques d'alvéoles contenant 42 bananiers (3 plaques contenant les bananiers Si+ et trois plaques contenant les bananiers Si-) en pesant la quantité d'eau perdue par la plaque entre les arrosages. L'évolution de l'évapotranspiration des plaques est reprise dans la figure 31.

La mesure de la perte en eau reprise dans ce graphique commence le premier jour de l'arrosage manuel et s'achève environ deux semaines avant l'inoculation. Ces deux semaines correspondent à la période entre le repiquage des bananiers dans des alvéoles plus grandes (toujours dans de la tourbe) et l'inoculation.

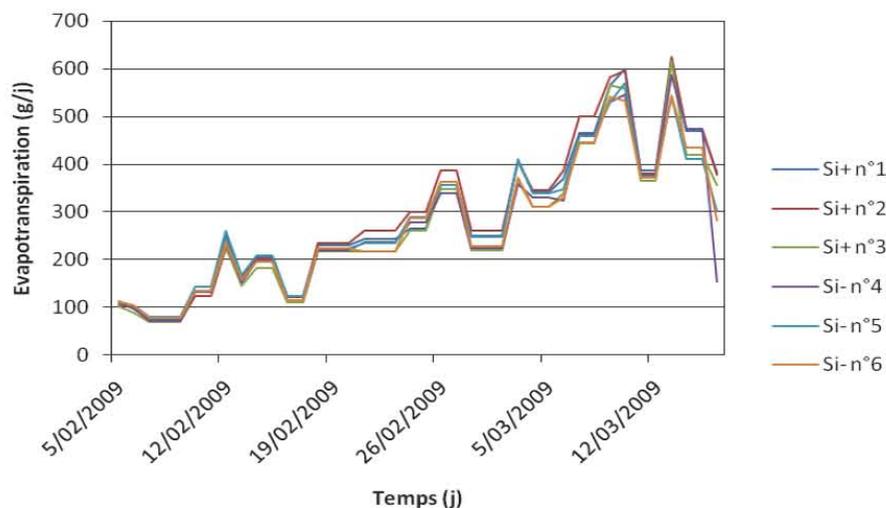


Figure 31- Evolution de l'évapotranspiration journalière des 6 plaques de 42 bananiers pendant le sevrage pour deux traitements en silicium (3 plaques par traitement)

On peut observer sur ce graphique une augmentation progressive de l'évapotranspiration, justifiée par la croissance des bananiers.

La quantité totale d'eau évapotranspirée par plaque durant le sevrage est reprise dans le tableau 23. L'évapotranspiration totale moyenne par bananier est obtenue en divisant l'évapotranspiration de la plaque par le nombre de bananiers qu'elle contient, c'est-à-dire 42.



Tableau 23- Evapotranspiration totale pendant le sevrage selon le traitement en silicium (par plaque de 42 bananiers et par bananier)

Traitement	Plaque	ET totale par plaque (g d'eau)	ET totale par bananier (g d'eau)
Si+	1	11460	272,86
	2	11698	278,52
	3	10656	253,71
Si-	4	10778	256,62
	5	11116	264,67
	6	10758	256,14

Au vu de la figure 31 et des données reprises dans le tableau 23, nous pouvons dire qu'il n'y a pas de différence d'évapotranspiration entre les plaques, et donc que le traitement en silicium n'a pas d'effet sur la transpiration des bananiers lors du sevrage.

La mesure de l'évapotranspiration a été reprise après l'inoculation et le repiquage dans le sol ferrallitique. L'évapotranspiration totale moyenne pour chacun des six traitements est reprise à la figure 32. Elle a été calculée sur base de l'évapotranspiration des 14 bananiers par traitement restés en terre jusqu'à la fin de l'expérience. On peut observer sur cette figure que l'évapotranspiration totale est presque identique pour les bananiers non inoculés, c'est-à-dire environ 650 g d'eau. Elle est par contre légèrement inférieure pour les bananiers inoculés n'ayant pas reçu de silicium. Ces différences ne sont cependant pas significatives.

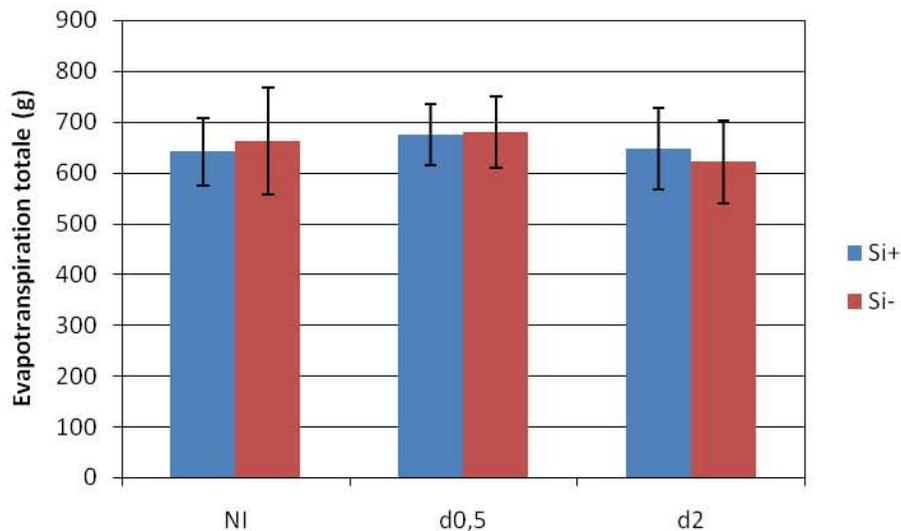


Figure 32- Evapotranspiration totale moyenne pendant la période de 3 semaines suivant l'inoculation pour chaque traitement en silicium et dose d'inoculum (14 bananiers/traitement)

6. Analyse de la teneur en éléments minéraux des bananiers

6.1 Teneur en silicium

La teneur en silicium des bananiers à la fin des 10 semaines de sevrage (dont 9 semaines d'apport en silicium) est présentée à la figure 33. On observe une très grande différence entre les bananiers Si+ et Si-. En effet, la teneur en silicium est 8 fois plus grande dans les bananiers ayant reçu du silicium (presque 17 g/Kg), que dans ceux alimentés uniquement avec de l'eau distillée (2 g/Kg).

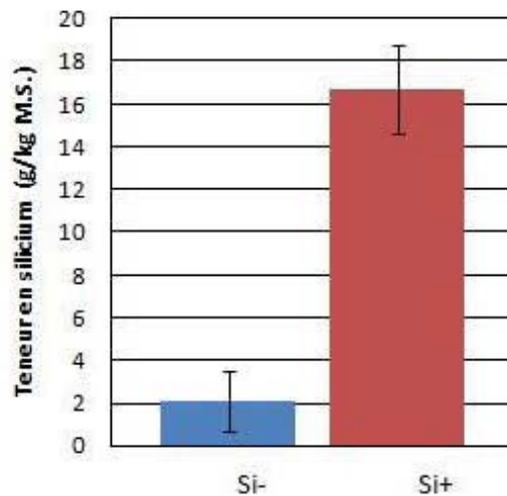


Figure 33- Teneur moyenne en silicium dans les feuilles à la fin du sevrage pour les deux traitements en silicium (10 bananiers par traitement)

Les teneurs en silicium observées 1, 2 et 3 semaines après l'inoculation et repiquage sont également beaucoup plus faibles pour les Si- que pour les Si+ (figure 34). Une ANOVA 2 montre que l'effet du traitement en silicium est très hautement significatif, mais que l'effet dose ne l'est pas. On observe que pour chaque date et traitement en silicium, les teneurs en silicium dans les feuilles sont fort proches. La teneur en silicium augmente de manière significative chez les bananiers Si-, mais augmente puis diminue chez les bananiers Si+ (teneur en silicium significativement plus grande à la date 2 qu'aux deux autres dates).

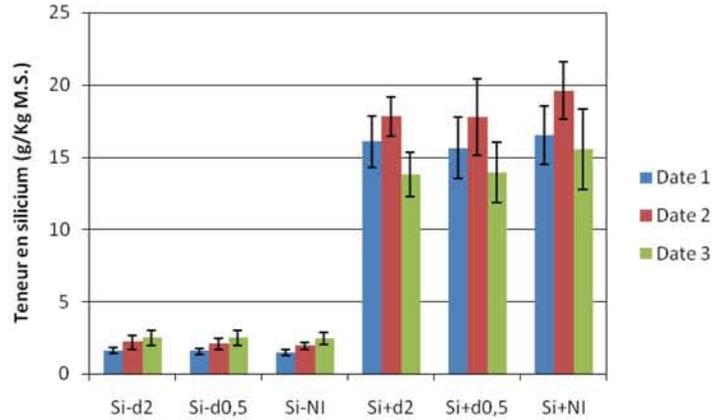


Figure 34- Teneur moyenne en silicium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

6.2 Teneur en autres éléments

Aucune différence significative n'a été observée entre les bananiers Si- et Si+ à la fin du sevrage pour les teneurs en Ca, K, P, Mg, Al, Fe, Mn, Na.

Les teneurs en Ca, K, P, Mg, Al, Fe, Mn, Na des feuilles des bananiers après l'inoculation sont reprises dans les figures 35 à 42. Une ANOVA 2, réalisée pour chacun des éléments mesurés (tableau 24), révèle que l'effet de la dose d'inoculum n'est jamais significatif, sauf pour le phosphore. L'effet du silicium est par contre significatif pour l'Al, le Ca, le Fe et le K. La variation de teneurs dans le temps est hautement significative pour tous les éléments, à l'exception du Na, pour lequel de grands écarts types sont observés.

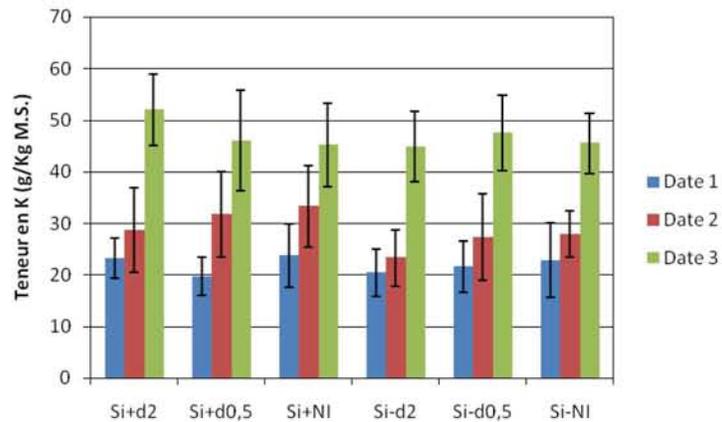


Figure 35- Teneur moyenne en potassium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

On observe une augmentation de la teneur en K des feuilles dans le temps pour tous les traitements. La teneur en K double entre la première et la troisième date d'observation : elle passe d'environ 20-23 g K/Kg de matière sèche (M.S.) à 45-50 g K/Kg de matière sèche (figure 35). On observe un effet significatif du traitement en silicium sur les teneurs en K à la deuxième date d'observation (P valeur = 0,0096). Les teneurs en K des bananiers Si+ sont plus élevées que celles des bananiers Si-.

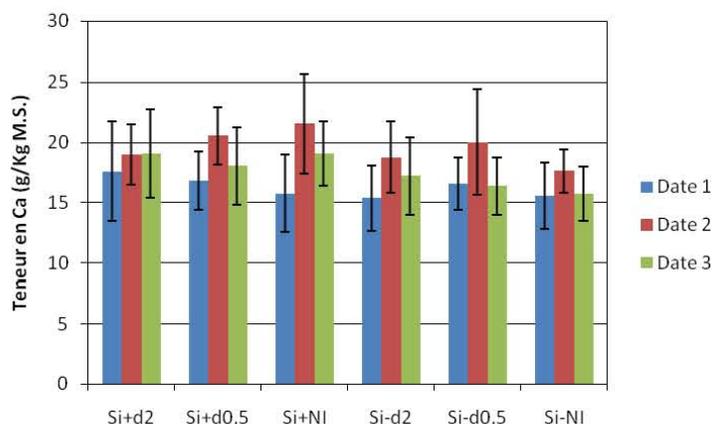


Figure 36- Teneur moyenne en calcium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Les teneurs en Ca des feuilles augmentent entre les dates 1 et 2 puis diminuent entre les dates 2 et 3, à l'exception des bananiers Si+d2 (tableau 36). Elles varient entre 15 et un peu plus de 20 g Ca/Kg de matière sèche. L'ANOVA 2 révèle qu'il y a un effet significatif du traitement en silicium sur les teneurs en Ca à la date 3 (P valeur = 0,0039). Les teneurs en Ca des bananiers Si+ sont plus importantes que celles des bananiers Si-.

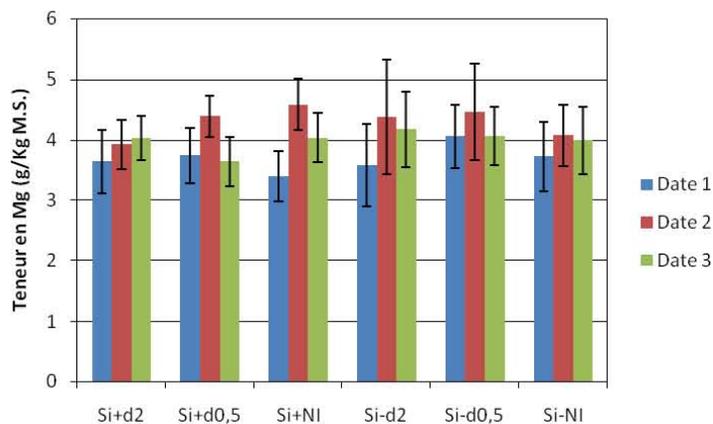


Figure 37- Teneur moyenne en magnésium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

De même que pour le Ca, la tendance observée dans le temps est une augmentation de la teneur en Mg des feuilles entre les dates 1 et 2, puis une diminution entre les dates 2 et 3, à l'exception du traitement Si+d2 (figure 37). Les teneurs varient entre 3,5 et 4,5 g Mg/Kg de matière sèche. Il n'y a pas d'effet significatif du traitement en silicium et de la dose d'inoculum sur les teneurs en Mg.

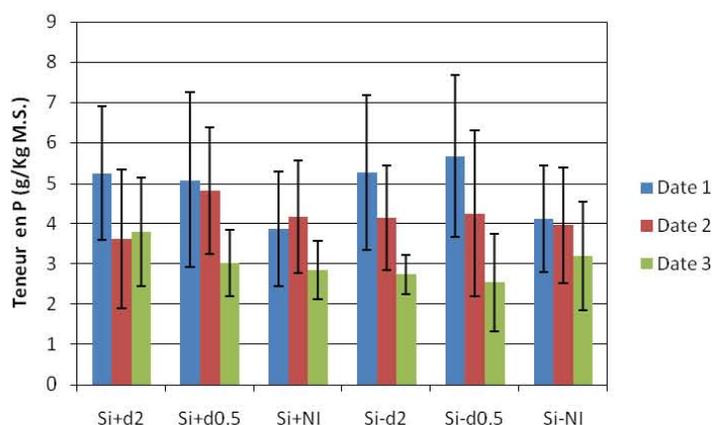


Figure 38- Teneur moyenne en phosphore dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

La tendance générale suivie par la teneur en P est une diminution dans le temps, de 4,0-5,5 à 2,5-3,5 g P/Kg de matière sèche, à l'exception des bananiers Si+d2 et Si+NI (figure 38). Il n'y a pas d'effet significatif du traitement en silicium, mais un effet significatif de la dose d'inoculum est observé à la date 1. En effet, les teneurs des bananiers non inoculés sont plus faibles que celles des bananiers inoculés.

Pour le K, le P, le Ca et le Mg, on observe donc une dynamique d'accumulation différente chez les bananiers Si+d2.

La teneur en Na des feuilles de bananier était très variable, d'où les écarts types importants observés (figure 39). Il semblerait que la teneur en Na soit plus faible chez les bananiers Si- que chez les bananiers Si+, cependant cette différence n'est pas significative en raison des écarts types importants.

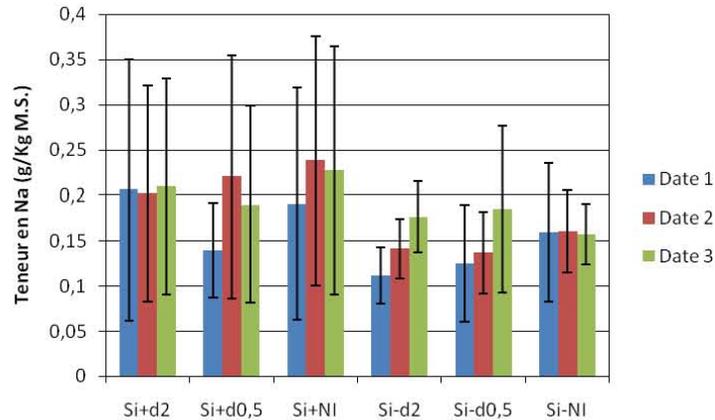


Figure 39- Teneur moyenne en sodium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

On observe une faible augmentation des teneurs en Mn entre les dates 1 et 2, puis une augmentation drastique entre les dates 2 et 3 (figure 40). Les teneurs passent donc de 0,4 à 2,5-3,0 g Mn/Kg de matière sèche. Il n'y a pas d'effet significatif de la dose d'inoculum et du traitement en silicium sur les teneurs en Mn des feuilles.

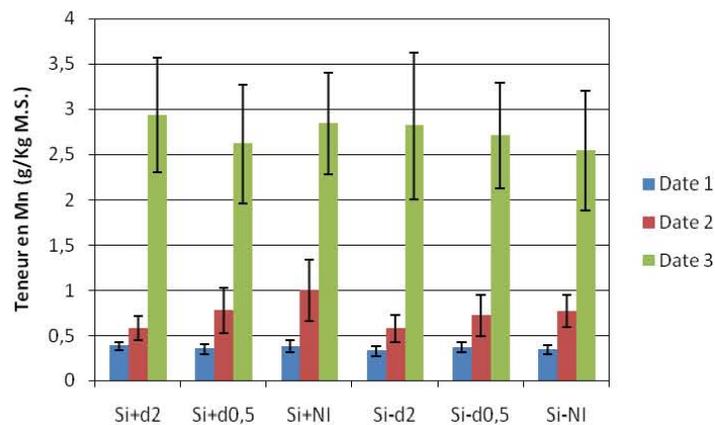


Figure 40- Teneur moyenne en manganèse dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Les teneurs en Fe dans les feuilles (figure 41) sont assez homogènes à la date 1. Il y a un effet significatif du silicium à cette date : les bananiers Si+ contiennent légèrement moins de fer que les Si- (P valeur = 0,0411). Par contre aux dates 2 et 3, les tendances sont très différentes entre les traitements. Les teneurs augmentent pour les bananiers Si+d2, Si+NI et Si-NI, elles stagnent pour les bananiers Si-d2 et Si-d0,5 et elles augmentent puis diminuent pour les bananiers Si+d0,5.

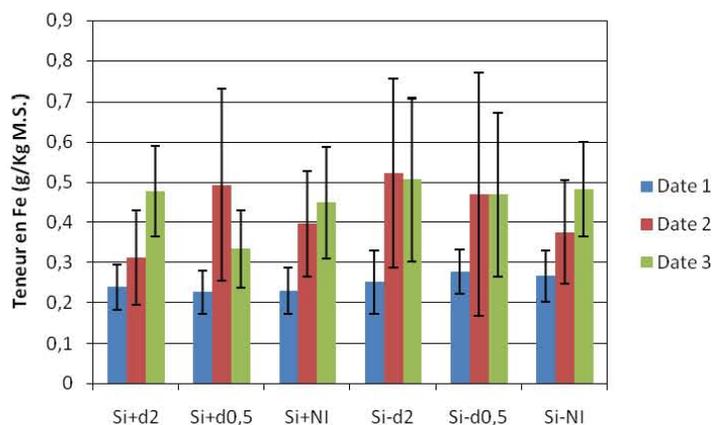


Figure 41- Teneur moyenne en fer dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

Les variations dans le temps des teneurs en Al des différents traitements (figure 42) sont semblables à celles observées pour les teneurs en Fe (figure 41). Cependant, les teneurs en Al augmentent légèrement pour les bananiers Si-d2 et Si-d0,5 entre les dates 2 et 3, alors qu'elles ne variaient pas pour le Fe.

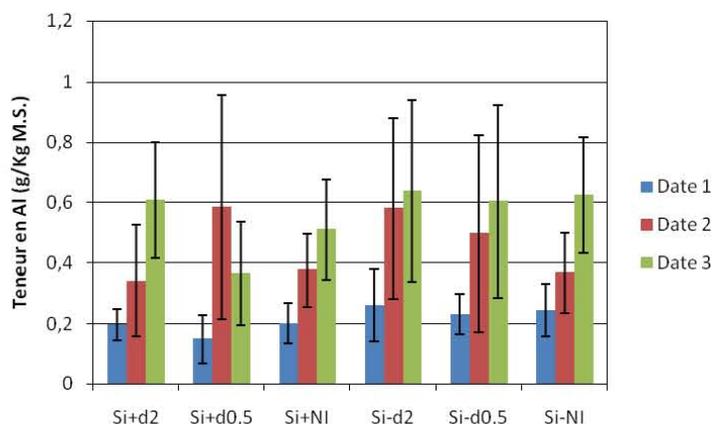


Figure 42- Teneur moyenne en aluminium dans les feuilles pour les six traitements 1, 2 et 3 semaines après inoculation (10 bananiers par traitement)

De même que pour les teneurs en Fe, un effet significatif du silicium sur les teneurs en Al est observé à la date 1 (P valeur = 0,0040), où les teneurs sont plus faibles chez les bananiers Si+ que chez les Si-. Il y a également un léger effet significatif du silicium à la date 3 (P valeur = 0,0364), où les teneurs sont également plus faibles pour les bananiers Si+, surtout pour les Si+d0,5.

Tableau 24- Dates auxquelles les effets du traitement en silicium et de la dose d'inoculum sur les teneurs en élément des feuilles de bananier sont significatifs, et P valeurs associées (ANOVA 2)

	Facteur silicium	Facteur dose	Interaction
K	t2 : 0,0096 **	/	/
Ca	t3 : 0,0039 **	/	/
P	/	t1 : 0,0321 *	/
Mg	/	/	/
Mn	/	/	/
Na	/	/	/
Fe	t1 : 0,0411 *	/	/
Al	t1 : 0,0040 ** t3 : 0,0364 *	/	/

Quatrième partie

- Discussion -

1. Impact du silicium sur la croissance des bananiers durant le sevrage

Le silicium a bien été prélevé et accumulé par les bananiers pendant le sevrage. Nous avons obtenu des plants Si- et Si+ avec un contenu extrêmement contrasté en silicium à la fin du sevrage. Les teneurs en silicium observées chez les bananiers Si- étaient d'environ 2 g/Kg (soit 0,2 %), et 17 g/Kg pour les bananiers Si+ (soit 1,7 %). Le contenu en silicium des plantes varie donc drastiquement selon les conditions de culture. Selon Jauhari *et al.* (1974, cité par Henriët *et al.*, 2006), les concentrations en silicium dans les jeunes bananiers varient de 0,7 à 3,8%.

Les mesures de poids secs des systèmes racinaires et parties aériennes réalisées à la fin du sevrage ont montré qu'il n'y avait aucune différence de croissance entre les bananiers Si+ et Si-. Le contenu en éléments minéraux était également identique. Bien que des effets positifs du silicium sur la croissance et le rendement aient été observés chez certaines plantes comme le riz ou la canne à sucre (Epstein, 1994 et 1999 ; Ma and Takahashi, 2002), il n'en est pas de même, dans nos conditions expérimentales, pour le bananier. Dans une expérience en conditions optimales de culture, Henriët *et al.* (2006) ont montré qu'un traitement en silicium n'avait pas d'effet sur la croissance des bananiers, sur le prélèvement de l'eau et des nutriments et sur la concentration en nutriments.

2. Biodisponibilité en silicium dans le sol ferrallitique

Le choix du sol était adéquat, étant donné qu'il a permis de maintenir un écart important entre les concentrations en silicium des bananiers Si- et Si+ après le repiquage. Les concentrations en silicium observées dans les feuilles de bananiers 7, 14 et 21 jours après l'inoculation varient de 0,15 à 0,25 % pour les bananiers Si- et entre 1,4 et 2 % dans les bananiers Si+. Ces teneurs sont donc peu différentes de celles observées à la fin du sevrage. Les contenus en silicium observés sur les bananiers Si- correspondent aux quantités de silicium de 0,27 % observées par Henriët *et al.* (2008 b) dans des bananiers cultivés en champ sur la même parcelle de sol ferrallitique.

La désilicification étant une conséquence majeure de l'altération, il est intéressant d'analyser la réserve totale en base de ce sol (TRB, somme des cations échangeables et non

échangeables du sol) qui permet d'estimer le contenu en minéraux altérables du sol et est donc un indicateur de l'altération (Henriet *et al.*, 2008 b). La TRB est de 29,1 cmolc/Kg dans le sol ferrallitique que nous avons utilisé. Cette valeur est très faible et confirme que le sol est très altéré. Les valeurs de réserve totale en base mesurées par Henriet *et al.* (2008 a et b) sont proches de celles que nous avons obtenues ($26 \pm 1,2$ cmolc/Kg dans la première étude, et de 33 cmolc/Kg dans la seconde). La capacité d'échange cationique (CEC) mesurée par Henriet *et al.* (2008 b) sur ce sol ferrallitique est de $25 \pm 0,8$ cmolc/Kg, ce qui est très faible.

Le rapport atomique Si/Al proche de un montre que le sol est composé en grande partie de kaolinite (qui a un rapport de un), un minéral argileux peu altérable. Le rapport Si/(Al+Fe) est encore plus faible (0,69), ce qui indique que le sol est très désilicifié et riche en oxydes. Ndayiragije (1996) a montré que les sols ferrallitiques de Guadeloupe présentent une altération complète des minéraux primaires et une présence en grande quantité de kaolinite et d'oxyhydroxydes de fer, d'aluminium et de manganèse. Une analyse minéralogique réalisée par Henriet *et al.* (2008 a) a également mis en évidence le fait que le minéral dominant dans le sol ferrallitique utilisé est la kaolinite.

Les minéraux composant ce sol étant très peu altérables, le silicium qu'ils contiennent, bien qu'abondant, n'est pas disponible pour la plante car il ne peut être relâché dans la solution du sol. La quantité totale de silicium mesurée dans notre sol, 155,46 g/Kg, est similaire à celle déterminée par Henriet *et al.* (2008 a et b), qui est d'environ 180 g/Kg. Ces auteurs ont également montré que la quantité de silicium extractible, donc disponible pour la plante, était la plus faible sur les sols ferrallitiques et sur les Andosols de la côte est de la Basse-Terre.

3. Développement de la maladie

L'évolution observée de la maladie est une augmentation des nécroses dans un premier temps, suivie d'une diminution des effets de l'inoculation. En effet, il n'y a plus d'effet observé de la dose d'inoculum sur les pourcentages de nécroses trois semaines après l'inoculation pour chacun des traitements en silicium. De plus, les pourcentages de nécroses n'ont pas beaucoup augmenté entre la deuxième et la troisième semaine suivant l'inoculation, et sont même légèrement plus faibles à la troisième qu'à la deuxième semaine pour les bananiers inoculés. La raison de cette 'dilution' des effets de l'inoculation pourrait être liée à une reprise de croissance des bananiers entre les dates 2 et 3. L'évolution du poids de racines saines présente en effet un plateau (surtout chez les bananiers Si-) suivi d'une augmentation à partir de la deuxième semaine suivant l'inoculation. Cette reprise de croissance peut également être observée sur les poids secs des systèmes racinaires. Il y a une faible augmentation de poids sec entre les dates 1 et 2, puis une augmentation plus importante entre les dates 2 et 3. Cette évolution peut être

attribuée à la technique utilisée pour l'inoculation. Etant donné que cette dernière a été réalisée par trempage racinaire, il n'y a que les conidies entrées en contact avec les racines à ce moment là qui ont pu créer des nécroses qui se sont ensuite étendues. Très peu de nouvelles nécroses ont pu apparaître par la suite sur les racines néoformées. L'expansion des nécroses existantes n'était pas suffisante pour compenser l'apparition de nouvelles racines.

On peut comparer l'évolution de la maladie que nous avons observée avec les résultats de Risède et Simoneau (2004). Ces auteurs ont également inoculé leurs bananiers par trempage dans une suspension conidienne d'une concentration de 2.10^3 conidies/ml et ont observé une augmentation des dommages racinaires (représentés par un 'root necrotic potential', RNP) pendant les 12 jours de l'expérience post inoculation. Ils n'ont donc pas observé de stagnation dans l'évolution de la maladie. Cependant, cela peut être dû au fait que la durée de leur expérience était plus courte. La durée totale de leur expérience post inoculation (12 jours) correspond à notre deuxième date d'analyses (14 jours après l'inoculation), qui est également celle où nous avons observé le plus grand effet de l'inoculation.

L'observation d'une dilution des effets de l'inoculation après la deuxième semaine suivant l'inoculation nous questionne par rapport à l'adéquation de la méthode d'inoculation utilisée. Il se pourrait également que cette dilution soit due en partie au fait que le substrat utilisé n'est pas conducteur de la maladie. En effet, Schadeck *et al.* (1998) ont montré que la sévérité des nécroses racinaires causées par *Cylindrocladium* sp. était plus faible dans les sols au contenu élevé en argiles, en Fe et en Mn, comme les sols ferrallitiques.

4. Impact du silicium sur le développement de la maladie

Deux semaines après l'inoculation, on observe une diminution drastique du développement de la maladie en réponse au traitement en silicium. Le pourcentage de nécroses est presque identique pour les bananiers Si+ inoculés et non inoculés. En revanche, les bananiers non traités au silicium ont été plus fortement touchés par la maladie. On observe presque le double de nécroses pour la plus forte dose d'inoculum chez les bananiers Si- par rapport aux bananiers Si+. Il semble donc que le traitement en silicium a eu un effet très positif sur la tolérance de la plante à la maladie. Cette différence se marque également pour le poids de racines saines qui est significativement inférieur chez les bananiers Si- pour les deux doses d'inoculum. De plus, les observations visuelles au moment du dépotage nous ont permis de constater de nettes différences dans l'état sanitaire des systèmes racinaires entre les deux traitements en silicium.

Nos résultats vont donc dans le sens d'un grand nombre d'autres études ayant mis en évidence une réduction des maladies fongiques suite au traitement en silicium, notamment chez le riz (Datnoff *et al.*, 1991 et 1992 ; Seebold *et al.*, 2000 ; Rodrigues *et al.*, 2003 b), le concombre (Menziez *et al.*, 1991 et 1992 ; Samuels *et al.*, 1991 ; Chérif *et al.*, 1992a, b et 1994 ; Fawe *et al.*, 2001) et le blé (Bélanger *et al.*, 2003). Plusieurs études se sont intéressées à l'effet du silicium sur des maladies foliaires, mais certaines ont établi qu'un effet similaire pouvait être obtenu sur des pathogènes racinaires (Chérif and Bélanger, 1992 ; Chérif *et al.*, 1992a).

Le fait que les plants ayant été cultivés dans un sol ferrallitique sans apport de silicium soient plus touchés par la maladie causée par le champignon *C. spathiphylli* que ceux alimentés au silicium va donc dans le sens des observations réalisées sur le terrain en Guadeloupe, selon lesquelles les bananiers poussant sur les Andosols avec une concentration élevée en Si dans la solution du sol seraient moins touchés par les maladies racinaires que ceux poussant sur les sols très désilicifiés (Henriet *et al.*, 2006 ; Dorel, communication personnelle, 2009).

L'effet significatif du traitement en silicium sur les pourcentages de nécroses persiste trois semaines après l'inoculation. Bien qu'il n'y ait plus d'effet significatif de la dose d'inoculum sur les pourcentages de nécroses, ces derniers sont plus faibles chez les bananiers Si+ que chez les Si-, même pour les non inoculés. En raison de la reprise de croissance, les systèmes racinaires étaient plus développés à cette date. Nous avons vu qu'à la date 3, les systèmes racinaires étaient parfois fort abîmés, surtout les plus grands (ceux des bananiers NI). Ces nécroses peuvent être dues à des stress, par exemple causés par un manque de place dans le pot, ou par les frottements des racines contre la paroi des pots lors des manipulations. Il a déjà été prouvé que le silicium a des effets positifs sur différents types de stress (Ma *et al.*, 2001).

5. Impact du silicium sur la croissance des bananiers après inoculation

L'effet positif du traitement en silicium se marque sur le poids sec des parties aériennes des bananiers trois semaines après l'inoculation. Chez les bananiers inoculés, ce poids est significativement plus important pour les bananiers Si+ que pour les Si-. Concernant les poids secs des systèmes racinaires, on observe une réduction de croissance plus faible entre les dates 1 et 2 chez les bananiers traités au silicium. Ces observations vont donc dans le sens de la théorie selon laquelle les effets positifs du silicium sur la croissance se font par l'intermédiaire d'une action sur la tolérance à la maladie (Epstein, 1999). Il n'y a par contre pas d'effet du silicium sur la surface foliaire totale en fin d'expérience et sur l'évolution de cette dernière, ni sur l'évapotranspiration totale après inoculation. Il n'est pas étonnant que les effets du traitement en silicium sur les parties aériennes ne soient pas plus importants en raison de la courte durée de l'expérience et du

fait que les bananiers ont repris le dessus à partir de la deuxième semaine suivant l'inoculation. Guével *et al.* (2007) n'ont pas obtenu non plus de différences significatives de poids sec et de hauteurs de leurs plants de blé, malgré un effet positif du traitement en silicium sur la réduction de l'oïdium.

6. Impact du silicium sur le contenu en éléments minéraux des bananiers

On observe un effet significatif du traitement en silicium (mais pas de la dose d'inoculum) sur les teneurs en Al, Ca, Fe et K dans les feuilles.

Les teneurs en Al et en Fe sont significativement plus faibles une semaine après l'inoculation chez les bananiers Si⁺. Des effets positifs du silicium sur la diminution de la toxicité ferrique et aluminique ont été mis en évidence par de nombreuses études (Cocker *et al.*, 1998 ; Ma and Takajashi, 2002). L'action du silicium sur un excès d'aluminium et de fer peut s'exercer via la formation de complexes dans la solution du sol ou par des réactions internes à la plante (Exley and Birchall, 1995 ; Cocker *et al.*, 1998). Ndayiragije (1996) a montré que les sols ferrallitiques de Guadeloupe contiennent une grande quantité d'oxydes de Fe et d'Al. Une trop grande quantité de Fe peut être préjudiciable pour le bananier, mais il est par contre assez tolérant aux excès d'Al (Lahav, 1995). Cependant, aucun symptôme de toxicité aluminique ou ferrique n'a été observé sur nos bananiers

Les teneurs en Ca sont légèrement plus élevées chez les bananiers Si⁺ à la troisième semaine suivant l'inoculation. Comme nous l'avons vu précédemment, le Ca intervient dans la transmission des signaux au niveau cellulaire en réponse à une infection par un pathogène (Vidhyasekaran, 2008). Les teneurs plus élevées observées peuvent être le signe d'une action du silicium sur les mécanismes de défense.

Le bananier est très exigeant en K, qui est un élément clé dans sa nutrition. Il régule le transfert des nutriments dans le xylème et un apport trop faible affecte le transfert des autres éléments (Lahav, 1995). On observe chez les Si⁻ une limitation dans l'accumulation du K entre les dates 1 et 2, puis une augmentation des teneurs entre les dates 2 et 3. Ces teneurs sont significativement plus élevées chez les Si⁺ deux semaines après l'inoculation. Nous n'avons pas observé de symptômes de déficience en K sur les bananiers.

7. Réflexion sur l'amélioration du protocole expérimental

Une problématique importante rencontrée lors de cette expérience était l'impossibilité d'éliminer entièrement le substrat des racines, ainsi que la présence de nécroses dues à des facteurs autres que le *C. spathiphylli*, qui ont biaisé les analyses par le logiciel WinRHIZO. Il semble donc judicieux d'envisager de travailler en hydroponie dans les prochaines études sur pathogène racinaire si l'utilisation de ce logiciel est envisagée. En plus de supprimer le problème des résidus de substrat, l'hydroponie permet de diminuer les pertes de racines lors du dépotage et les nécroses dues aux frictions mécaniques et autres stress abiotiques.

L'efficacité de l'analyse d'images du logiciel WinRHIZO a été montrée entre autres par Bouma *et al.* (2000) et Sturite *et al.* (2005). Malgré le problème du biais, remarquons que l'utilisation du logiciel WinRHIZO était appropriée en raison de la grande quantité de racines à analyser chaque semaine. De plus, bien que ce logiciel se base uniquement sur la couleur et ne permet donc pas de différencier les nécroses comme le ferait un expérimentateur, il permet de réaliser une mesure standardisée exactement identique pour tous les systèmes racinaires. L'avantage de WinRHIZO est qu'il est adapté à la réalisation de mesures répétitives comme nous avons dû en faire et qu'il ne demande pas un haut niveau d'expertise et d'ajustements avant d'obtenir les données voulues.

La méthode d'inoculation n'était peut-être pas optimale, car elle ne nous a pas permis d'observer une augmentation continue dans le temps des nécroses. Il aurait peut-être été plus intéressant d'inoculer le substrat pour permettre l'apparition de nouvelles infections et de mieux reproduire les conditions naturelles, comme l'ont fait Castaign *et al.* (1996). Ces auteurs ont incorporé le mycélium du champignon au substrat et ont observé une augmentation des nécroses durant les six semaines de l'expérience. Une autre possibilité envisageable est de travailler en hydroponie, à condition que le pathogène puisse se développer dans ces conditions. Cette technique apporterait une solution en permettant un contrôle complet de la concentration en inoculum ainsi qu'un bon contact entre l'inoculum et la plante. D'autres avantages de l'hydroponie sont la facilité de stérilisation du matériel (la stérilisation du sol est plus difficile), et un apport en silicium et en autres éléments bien contrôlé (Henriet, 2008).

Les différents résultats obtenus nous ont permis de mettre en évidence un effet positif du silicium sur la tolérance du bananier à la maladie causée par *C. spathiphylli*. Etant donné qu'il s'agit d'un pathogène racinaire, il semble peu probable que cet effet puisse être attribué à une barrière mécanique. En effet, l'accumulation de silicium, proportionnelle à la transpiration cumulée de l'organe (Ma and Yamaji, 2006), est très faible dans les racines de bananier (Henriet *et al.*, 2006). Des études sur l'infection des racines de concombre par *P. ultimum* (Chérif *et al.*, 1992 a) ont également montré que la plante n'accumulait pas de silicium dans les racines en réponse à l'infection, même si la

réduction des nécroses était importante suite au traitement en silicium. Il semble donc plus probable que cet effet du silicium soit dû à une action indirecte sur les mécanismes de défense de la plante (Bélanger *et al.*, 1995 ; Fawe *et al.*, 2001 ; Fauteux *et al.*, 2005). Afin de prouver cette hypothèse, il serait intéressant d'étudier les réactions intracellulaires du bananier, par exemple une accumulation de phytoalexines. En effet, beaucoup d'études ont mis ce phénomène en évidence (Chérif *et al.*, 1992 b, 1994 ; Fawe *et al.*, 1998 ; Menzies *et al.*, 1991a ; Rodrigues *et al.*, 2003, 2004 ; Bélanger *et al.*, 2003 ; Ghanmi *et al.*, 2004).

De plus, étant donné que Samuels *et al.* (1991) ont montré que c'est principalement le silicium soluble dans la plante qui exerce une action sur les mécanismes de défense (activateur de la SAR), nous pouvons nous demander si la réalisation de 9 semaines de traitement en silicium durant le sevrage est réellement utile. Il serait intéressant d'étudier si quelques jours de traitement en silicium avant l'inoculation pourraient suffire à augmenter la tolérance du bananier aux maladies.

Conclusion

Un grand nombre d'études ont mis en évidence les effets positifs du silicium dans la lutte contre les maladies fongiques, et ce sur de nombreux couples hôtes-pathogènes. Dans de nombreux cas, l'application de silicium confère un niveau de contrôle de la maladie équivalent à celui obtenu par un traitement fongicide standard.

En Guadeloupe, on sait que les bananeraies situées sur le versant Est du volcan sont plus sensibles aux pathogènes, ce qui se manifeste par un taux de replantation élevé. En opposition, les bananeraies établies sur le versant Ouest sont moins touchées par les maladies et ont un taux de replantation beaucoup plus faible. Il a été prouvé que les sols du versant Est, soumis à des précipitations plus importantes car exposés aux vents provenant de l'Océan Atlantique, sont plus pauvres en silicium biodisponible que les sols du versant Ouest. Toutefois, le lien entre le contenu en silicium du sol et la sensibilité des bananiers n'a pas encore pu être clairement prouvé. Ces observations de terrain, associées aux connaissances actuelles sur les effets bénéfiques du silicium contre les stress biotiques, ont motivé le choix de l'objectif de cette étude, qui est de déterminer si le silicium permet d'augmenter la tolérance du bananier au champignon *Cylindrocladium spathiphylli*, un de ses principaux pathogènes racinaires.

Notre étude en conditions contrôlées en Guadeloupe a démontré pour la première fois qu'un traitement en silicium permettait de réduire l'impact des stress biotiques chez le bananier. En effet, nous avons observé une diminution de près de 50 % du pourcentage de nécroses et une atténuation de la réduction de croissance causée par l'inoculation, ce qui va dans le sens des recherches similaires réalisées sur d'autres pathosystèmes.

Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives de recherches. D'une part, dans le prolongement de la présente étude, une investigation au niveau cellulaire des mécanismes d'action *in planta* du silicium chez le bananier pourrait être réalisée. Les études récentes ont montré des changements métaboliques majeurs dans les cellules végétales suite à un traitement en silicium en réponse à une infection, suggérant que le silicium interviendrait de manière active sur les mécanismes de défense de la plante en agissant sur le signal entre l'hôte et le pathogène. Il serait intéressant de mettre en évidence des modifications similaires chez le bananier en réponse à un traitement en silicium, par exemple dans la production et l'accumulation de phytoalexines.

D'autre part, au vu de l'importance alimentaire et économique du bananier au niveau mondial, il serait très intéressant d'évaluer la possibilité d'une utilisation du silicium en champ en tant que moyen de lutte phytosanitaire non polluant dans les bananeraies. Le développement de la culture de banane de manière de plus en plus intensive, l'uniformisation des variétés utilisées et un usage intensif des pesticides a

engendré une augmentation des problèmes parasitaires et une grande pollution des sols et des eaux. Dans ce contexte, il est indispensable de mettre en œuvre d'autres stratégies de lutte. L'utilisation du silicium, combinée à d'autres techniques de lutte, pourrait être une alternative efficace et moins polluante. Une application de silicium à des fins agronomiques est d'ailleurs courante sur d'autres cultures alimentaires essentielles telles que le riz et la canne à sucre.

Références bibliographiques

Alexandre A., Meunier J.D., Colin F., Koud J.M., 1997. Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochim. et Cosmochim. Acta.* 61: 677-682.

Arnon D.I. and Stout P.R., 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14: 371-375.

Beckwith R.S. and Reeve R., 1962. Studies on soluble silica in soils. I. The sorption of silicic acid by soils and minerals. *Aust. J. Soil Res.* 1: 157-168.

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: 402-412.

Bélanger R.R., Bowen P.A., Ehret D.L., Menzies J.G., 1995. Soluble silicon, its role in crops and disease management of greenhouse crops. *Plant Disease.* 79: 329-336.

Bouma T.J., Nielsen K.L., Koutstaal B., 2000. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. *Plant and Soil.* 218: 185-196.

Bowen P.A., Menzies J.G., Ehret D.L., 1992. Soluble silicon sprays inhibit powdery mildew development on grapes leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 906-912.

Buck G.B., Korndörfer G.H., Nolla A., Coelho L., 2008. Potassium silicate as foliar spray and rice blast control. *Journal of Plant Nutrition.* 31: 231-237.

Cai K., Gao D., Shiming L., Resen Z., Yang J., Zhu X., 2008. Physiological and cytological mechanisms of silicon-induced resistance in rice against blast disease. *Physiologia Plantarum.* 134: 324-333.

Carlier J., De Waele D., Escalant J.V., 2003. Evaluation globale de la résistance des bananiers à la fusariose, aux maladies foliaires causées par les *Mycosphaerella* spp. et aux nématodes. Guides techniques INIBAP n°7, Eds Vézina A., Picq C., Réseau international pour l'amélioration de la banane et de la banane plantain, Montpellier, France. pp. 62.

Carlisle E.M., 1988. Silicon as a trace nutrient. *Sci. Total. Environ.* 73: 95-106.

Carver T.L.W., Robbins M.P., Thomas B.J., Troth K., Raistrick N., Zeyen R.J., 1998. Silicon deprivation enhances localized autofluorescent responses and phenylalanine ammonia-lyase activity in oat attacked by *Blumeria graminis*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 52: 245-257.

Castaign V., Beveraggi A., Fouré E., Fogain R., 1996. Mise en évidence du *Cylindrocladium* sp. au Cameroun. Activité pathogène et interaction avec *Radopholus similis*. *Infomusa.* 5: 4-7.

Chadwick O.A., Gavenda R.T., Kelly E.F., Ziegler K., Olson C.G., Elliott W.C. et al., 2003. The impact of climate on the biogeochemical functioning of volcanic soils. *Chem. Geol.* 202: 195-223.

Champion J., 1963. Le bananier. G.-P. Maisonneuve & Larose, Paris.

Chandler S., 1995. The nutritional value of bananas. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 468-480.

Chaperon P., L'Hote Y., Vuillaume G., 1983. Les ressources en eau de surface de la Guadeloupe. Cahiers ORSTOM, Série Hydrologie, vol. XX, n°3 et 4.

Chérif M., and Bélanger R.R., 1992. Use of potassium silicate amendments in recirculating nutrient solutions to suppress *Pythium ultimum* on long English cucumber. *Plant Disease.* 76: 1008-1011.

Chérif M., Menzies J.G., Benhamou N., Bélanger R.R., 1992 a. Studies of silicon distribution in wounded and *Pythium ultimum* infected cucumber plants. *Physiol. and Mol. Plant Pathol.* 41: 371-385.

Chérif M., Benhamou N., Menzies J.G., Bélanger R.R., 1992 b. Silicon-induced resistance in cucumber plants against *Pythium ultimum*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 41: 411-425.

Chérif M., Asselin A., Bélanger R.R., 1994. Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. *Phytopathology.* 84: 236-242.

Cocker K.M., Evans D.E., Hodson M.J., 1998. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: Solution chemistry or in planta mechanism? *Physiologia Plantarum.* 104: 608-614.

Conley D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochem. Cycles.* 16(4), 1121, doi:10.1029/2002GB001894.

Côté-Beaulieu C., Chain F., Menzies J.G., Kinrade S.D., Bélanger R.R., 2009. Absorption of aqueous inorganic and organic silicon compounds by wheat and their effect on growth and powdery mildew control. *Envi. and Exp. Botany*. 65: 155-161.

Crous P.W., and Wingfield M.J., 1994. A monograph of *Cylindrocladium* including anamorph of *Calonectria*. *Mycotaxon*. 51: 341-435.

Crous P.W., 2002. Taxonomy and pathology of *Cylindrocladium* (*Calonectria*) and allied genera. St Paul Minnesota, APS Press. p. 6-41.

Crous P.W., and Peeraly A., 1996. *Gliocladiopsis irregularis* sp. nov. and notes on *Cylindrocladium spathiphylli*. *Mycotaxon*. Vol VIII: 119-128.

Datnoff L.E., Raid R.N., Snyder G.H., Jones D.B., 1991. Effect of calcium silicate on blast and brown spot intensities and yields of rice. *Plant Disease*. 75: 729-732.

Datnoff L.E., Snyder G.H., Deren C.W., 1992. Influence of silicon fertilizer grades on blast and brown spot development and on rice yields. *Plant Disease*. 76: 1011-1013.

Datnoff L.E., Rodrigues F.A., Seebolt K.W., 2007. Silicon and Plant Disease. In : Datnoff L.E., Elmer W.H., Huber D.M., eds., Mineral Nutrition and Plant disease, St Paul, MN: APS Press. p. 233-246.

Declerck S., Risède J.M., Rufiyikiri G., Delvaux B., 2002. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on severity of root rot of bananas caused by *Cylindrocladium spathiphylli*. *Plant Pathology*. 51: 109-115.

Delvaux B., and Duffey J., 1999. Sciences du sol. Syllabus, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, U.C.L., Belgique.

Delvaux B., 1995. Soils. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 230-257.

Durrant W., and Dong X., 2004. Systemic acquired Resistance. *Ann. Rev. Phytopathol.* 42: 185-209.

El Hiweris S.O., 1987. Nature of resistance to *Striga helmonthica* (Del.) Benth. Parasitism in some *Sorghum vulgare* (Pers.) cultivars. *Weed Research*. 27: 305-311.

Epstein E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 91: 11-17.

Epstein E., 1999. Silicon. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 641-644.

Epstein E., 2001. Silicon in plants: Facts vs. concepts. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds., *Silicon in agriculture*, Elsevier, Amsterdam. p. 1-15.

Exley C., 1998. Silicon in life: a bioinorganic solution to bioorganic essentiality. *Journal of Inorganic Biochemistry.* 69: 139-144.

Exley C., and Birchall J.D., 1995. Comment on “An assessment of complex formation between aluminium and silicic acid in acidic solutions” by V.C. Farmer and D.G. Lumsdon. *Geochim. et Cosmochim. Acta.* 59: 1017.

Farmer V.C., Delbos E., Miller J.D., 2005. The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams. *Geoderma.* 127: 71-79.

Fauteux F., Rémus-Borel W., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiology letters.* 249: 1-6.

Fauteux F., Chain F., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2006. The protective role of silicon in the Arabidopsis-powdery mildew pathosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 103: 17554-17559.

Fawe A., Abou-Zaid M., Menzies J.G., Bélanger R.R., 1998. Silicon-mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in cucumber. *Phytopathology.* 88: 396-401.

Fawe A., Menzies J.G., Chérif M., Bélanger R.R., 2001. Silicon and disease resistance in dicotyledons. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds., *Silicon in agriculture*, Elsevier, Amsterdam. p. 159-169.

Ferreira R.B., Monteiro S., Freitas R., Santos C.N., Chen Z., Batista L.M., Duarte J., Borges A., Teixeira A.R., 2007. The role of plant defense proteins in fungal pathogenesis. *Molecular Plant Pathology.* 8: 677-700.

Gali-Muthasib H.U., and Smith C., 1992. The effect of silica in grasses on the feeding behavior of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Ecology.* 73: 1724-1792.

Ganry J., 2004. Diversité spécifique des peuplements végétaux à l'échelle du bassin versant et contrôle des parasites des cultures : l'exemple de la culture bananière aux Antilles Françaises. *C. R. Biologies.* 327: 621-627.

Ghanmi D., McNalli D.J., Benhamou N., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2004. Powdery mildew of *Arabidopsis thaliana* : A pathosystem for exploring the role of silicon in plant-microbe interaction. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 64: 189-199.

Gowen S.R., 1995. Pests. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 382-402.

Guével M.H., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2007. Effect of root and foliar application of soluble silicon on powdery mildew control and growth of wheat plants. *Eur. J. Plant Pathol.* 119: 429-436.

Hallam D., 1995. The world banana economy. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 509-533.

Hammerschmidt R., 2005 a. Phenols and plant-pathogen interactions: the saga continues. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66: 77-78.

Hammerschmidt R., 2005 b. Silicon and plant defense: the evidence continues to mount. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66: 117-118.

Henriet C., Draye X., Oppitz I., Swennen R., Delvaux B., 2006. Effects, distribution and uptake of silicon in banana (*Musa* spp.) under controlled conditions. *Plant and Soil.* 287: 359-374.

Henriet C., 2008. Silicon in banana (*Musa* spp.): a soil-plant system approach. Thèse de doctorat. Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale. Unité de sciences du sol. U.C.L.

Henriet C., De Jaeger N., Dorel M., Opfergelt S., Delvaux B., 2008 a. The reserve of weatherable primary silicates impacts the accumulation of biogenic silicon in volcanic ash soils. *Biogeochemistry.* 90: 209-223.

Henriet C., Bodarwé L., Dorel M., Draye X., Delvaux B., 2008 b. Leaf silicon content in banana (*Musa* spp.) reveals the weathering stage of volcanic ash soils in Guadeloupe. *Plant and Soil.* 313: 71-82.

Hinsinger P., Barros O.N.F., Benedetti M.F., Noack Y., Callot G., 2001. Plant-induced weathering of a basaltic rock: experimental evidences. *Geochim. et cosmochim. Acta* 65: 137-152.

Hinsinger P., Bolland M.D.A., Gilkes R.J., 1996. Silicate rock powder: effect on selected chemical properties of a range of soils from Western Australia and on plant growth as assessed in a glasshouse experiment. *Fertil. Res.* 45: 69-79.

Ito S., and Sakamoto M., 1939. Studies on rice blast. *Res. Hokkaido Univ. Bot. Lab. Fac. Agric. Rep.*, p. 1939-1943.

Jauhari O.S., Mishra R.A., Tewari C.B., 1974. Nutrient uptake of banana (*Musa paradisiaca*) var. Basrai Dwarf. *Indian J. Agric. Chem.* 7: 73-79.

Jeger M.J., Eden-Green S., Thresh J.M., Johanson A., Waller J.M., Brown A.E., 1995. Banana diseases. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 317-381.

Jeng R.S., Dumas M., Liu F.H., Wang C.L., Hubbes M., 1997. DNA analysis of *Cylindrocladium floridanum* isolates from selected forest nurseries. *Mycol. Res.* 101: 285-291.

Jones D.R., 1999. Diseases of banana. Abaca and Enset, CAB International, Wallingford, Oxon, UK.

Jones L.H.P., and Handreck K.A., 1967. Silica in soils, plants and animals. *Adv. Agron.* 19: 107-149.

Kang J.C., Crous P.W., Schoch C.L., 2001. Species concepts in the *Cylindrocladium floridanum* and *Cy. Spathiphylli* complexes based on multi-allelic sequence data, sexual compatibility and morphology. *System. Appl. Microbiol.* 24: 206-217.

Kawamura E., and Ono K., 1948. Study of the relation between the pre-infection behavior of rice blast fungus, *Piricularia oryzae*, and water droplets on rice plant leaves. *J., Natl. Agric. Exp. Stn.* 4: 1-12.

Keeping M.G., and Kvedaras O.L., 2008. Silicon as a plant defense against insect herbivory: response to Massey, Ennos and Hartley. *Journal of Animal Ecology.* 77: 631-633.

Keeping M.G., Kvedaras O.L., Bruton A.G., 2009. Epidermal silicon in sugarcane : cultivar differences and role in resistance to sugarcane borer *Eldana saccharina*. *Environmental and Experimental Botany*. 66: 54-60.

Korndörfer G.K., Datnoff L.E., Correra G.F., 1999. Influence of silicon on grain discoloration and upland rice grown on four savanna soils in Brazil. *Journal of Plant Nutrition*. 22: 93-102.

Lahav E., 1995. Banana nutrition. In: S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 258-316.

Lassoudière A., 2007. Le bananier et sa culture. Edition Quae, Collection Savoir Faire.

Liang Y.C., Sun W.C., Si J., Römheld V., 2005. Effects of foliar and root-applied silicon on the enhancement of induced resistance to powdery mildew. *Plant Pathology*. 54: 678-685.

Loridat P., 1989. Etude de la microflore fongique et des nématodes associés aux nécroses de l'appareil souterrain du bananier en Martinique. Mise en évidence du pouvoir pathogène du genre *Cylindrocladium spathihylli*. *Fruits*. 44: 587-598.

Ma J.F., Miyake Y., Takahashi E., 2001. Silicon as a beneficial element for crop plants. In: Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds., Silicon in agriculture, Elsevier, Amsterdam. p. 17-39.

Ma J.F., and Takahashi E., 2002. Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan, Elsevier, Amsterdam. pp 281.

Ma J.F., and Yamaji N., 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*. 11: 392-397.

Ma J.F., and Yamaji N., 2008. Functions and transport of silicon in plants. *Cell. Mol. Life Sci*. 65: 3049-3057.

Macheix J.J., Fleuriet A., Jay-Allemand C., 2005. Les Composés Phénoliques des Végétaux Un exemple de métabolites secondaires d'importance économique. *PPUR Presses Polytechniques*. pp. 192.

Maekawa K., Ogawa K., Watanabe K., Kanto T., Aino M., Iwamoto Y., 2002. Silicon-dependent promotion of superoxide generation following the inoculating of *Magnaporthe grisea* into rice leaves. *Jpn. Soil Sci. Plant Nutr.* 73: 509-514.

Martinati J.C., Harakava R., Guzzo S.D., Tsai S.M., 2008. The potential use of a silicon source as a component of an ecological management of coffee plants. *J. Phytopathology.* 156: 458-463.

Matichenkov V.V., and Bocharnikova E.A., 2001. The relationship between silicon and soil physical and chemical properties. In. Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds. Silicon in agriculture, Elsevier, Amsterdam. p. 209-219.

Mbida C.M., Van Neer W., Doutrelepont H., Vrydaghs L. 2000. Evidence for banana cultivation and animal husbandry during the first millenium Bc in the forest of Southern Cameroon. *Journal of Archaeological Science.* 27: 151-162.

McKeague J.A., and Cline M.G., 1963. Silica in soils. *Adv. Agron.* 15 : 339-396.

Menzies J., Bowen P., Ehret D., 1992. Foliar application of potassium silicate reduce severity of powdery mildew on cucumber, muskmelon and zucchini squash. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 902-905.

Menzies J.G., Ehret D.L., Glass A.D.M., Helmer T., Koch C., Seywerd F., 1991 b. Effects of soluble silicon on the parasitic fitness of *Sphaerotheca fuliginea* on *Cucumis sativus*. *Phytopathology.* 81: 84-88.

Menzies J.G., Ehret D.L., Glass A.D.M., Samuels A.L., 1991 a. The influence of silicon on cytological interactions between *Sphaerotheca fuliginea* on *Cucumis sativus*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 39: 403-414.

Meunier J.D., 2003. Le rôle des plantes dans le transfert du silicium à la surface des continents. *C. R. Geoscience.* 335 : 1199-1206.

Mindzie C.M., Doutrelepont H., Vrydaghs L., Swennen R.L., Swennen R.J., Beeckman H., De Langhe E., De Maret P., 2001. First archaeological evidence of banana cultivation in Central Africa during the third millenium before present. *Vegetation History and Archaeobotany.* 10: 1-6.

Mitani N., and Ma J.F., 2005. Uptake system of silicon in different plant species. *Journal of Experimental Botany*. 56: 1255-1261.

Nataka Y., Ueno M., Kihara J., Iclii M., Taketa S., Arase S., 2008. Rice blast disease and susceptibility to pest in a silicon uptake-deficient mutant *Isi1* of rice. *Crop protection*. 27: 865-868.

Ndayiragije S., 1996. Caractérisation d'une séquence d'altération de sols dérivés de matériaux pyroclastiques sous climat tropical humide des Antilles (Guadeloupe). Thèse de doctorat, Université Catholique de Louvain, Belgique.

Okuda A., and Takahashi E., 1961. Studies on the physiological role of silicon in crop plants. Part 4 Effect of silicon on the growth of barley, tomato, radish, green onion, Chinese cabbage and their nutrient uptake. *J. Sci. Soil and Manure, Jpn.* 32: 623-626.

Peerally A., 1991. The classification and phytopathology of *Cylindrocladium* species. *Mycotaxon*. Vol XL: 323-366.

Prell H.H., and Day P.R., 2000. Plant-Fungal Pathogen interaction, A Classical and Molecular View. Springer. p. 185-193.

Price N.S., 1995. The origin and development of banana and plantain cultivation. In. S. Gowen, eds., Bananas and Plantains, publ. Chapman and Hall, London. p. 1-13.

Raven J.A., 1983. The transport and function of silicon in plants. *Biol. Rev.* 58: 179-207.

Raven J.A., 2001. Silicon transport at the cell and tissue level. In. Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds., Silicon in agriculture, Elsevier, Amsterdam. p. 41-56.

Rémus-Borel W., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2005. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66: 108-115.

Rezende D.C., Rodrigues F.A., Carré-Missio V., Schurt D.A., Kawamura I.K., Korndörfer G.H., 2009. Effect of root and foliar applications of silicon on brown spot development on rice. *Australasian Plant Pathology*. 38: 67-73.

Rice R.W., 2007. The Physiological Role of Minerals in the Plant. In. Datnoff L.E., Elmer W.H., Huber D.M., eds., Mineral Nutrition and Plant disease, St Paul, MN: APS Press. p. 9-29.

Richmond K.E., and Sussman M., 2003. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current Opinion in Plant Biology*. 6: 268-272.

Risède J.M., 1994. Elements de caractérisation du *Cylindrocladium* sp. agent de nécroses racinaires du bananier en Martinique. *Fruits*. 49: 167-178.

Risède J.M., and Simoneau P., 2001. Typing *Cylindrocladium* species by analysis of ribosomal DNA spacers polymorphism: Application to fields isolates from the banana rhizosphere. *Mycologia* 93: 494-504.

Risède J.M., 2002. Analyse de la diversité des champignons du genre *Cylindrocladium* Morgan: Application à la caractérisation phénotypique, moléculaire et du pouvoir pathogène d'isolats de la rhizosphère du bananier. Thèse de doctorat, ENSAM, Montpellier, France.

Risède J.M., and Simoneau P., 2004. Pathogenic and genetic diversity of soilborne isolates of *Cylindrocladium* from banana cropping systems. *Eur. J. Plant Pathol.* 110: 139-154.

Risède J.M., 2008. Isolation of *Cylindrocladium* spp. in root and soils from banana cropping systems. *Fruits*. 63: 57-61.

Risède J.M., Rhino B., 2008. Long-term maintenance of *Cylindrocladium* strains and procedures for inoculums production. *Fruits*. 63: 193-197.

Rodrigues F.A., Benhamou N., Datnoff L.E., Jones J.B., Belanger R.R., 2003 a. Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance. *Phytopathology*. 93: 535-546.

Rodrigues F.A., Vale F.X.R., Korndöfer G.H., Prabhu A.S., Datnoff L.E., Oliveira A.M.A., Zambolim L., 2003 b. Influence of silicon on sheath blight of rice in Brazil. *Crop protection*. 22: 23-29.

Rodrigues F.A., McNally D.J., Datnoff L.E., Jones J.B., Labbé C., Benhamou N., Menzies J.G., Bélanger R.R., 2004. Silicon enhances the accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: a potential mechanism for blast resistance. *Phytopathology*. 94: 177-183.

Rodrigues F.A., and Dantoff L.E., 2005. Silicon and rice disease management. *Fitopatol. Bras.* 30: 457-469.

Rouxel T., 1989. Les phytoalexines et leur intervention dans la résistance hypersensible aux champignons phytopathogènes. *Agronomie*. 9 : 529-545.

Samuels A.L., Glass A.D.M., Ehret D.L., Menzies J.G., 1991. Mobility and deposition of silicon in cucumber plants. *Plant, Cell and Environment*. 14: 485-492.

Sangster A.G., Hodson M.J., Tubb H.J., 2001. Silicon deposition in higher plants. In. Datnoff L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H., eds., *Silicon in agriculture*, Elsevier, Amsterdam. p. 85-116.

Savant N.K., Snyder G.H., Datnoff L.E., 1997. Silicon management and sustainable rice production. *Adv. Agron.* 58: 151-199.

Schadeck S., Risède J.M., Delvaux B., 1998. Banana root rot disease caused by *Cylindrocladium* sp. as related to soil type. In. Congrès mondial des sciences du sol, CIRAD, Montpellier, France.

Schoulties C.L., El-Gholl N.E., Alfieri S.A., 1982. *Cylindrocladium spathiphylli* sp. Nov. *Mycotaxon*. vol. XVI: 265-272.

Schoulties C.L., Chase A.R., El-Gholl N.E., 1983. Root and petiole rot of *Spathiphyllum* caused by *Cylindrocladium spathiphylli*. *Plant Pathology Circular*. n°218.

Seebold K.W., Datnoff L.E., Correa-Victoria F.J., Kucharek T.A., Snyder G.H., 2000. Effect of silicon rate and host resistance on blast, scald and yield of upland rice. *Plant Disease*. 84: 871-876.

Sommer M., Kaczorek D., Kuzyakov Y., Breuer J., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes - a review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169: 310-329.

Sturite I., Henriksen T.M., Breland T.A., 2005. Distinguishing between metabolically active and inactive roots by combined staining with 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride and image colour analysis. *Plant and Soil*. 271: 75-82.

Sun X.H., Sun Y.J., Zhang C.S., Song Z.H., Chen J., Bai J.K., Cui Y.Y., Zhang C., 1994. The mechanism of corn stalk rot control by application of potassic and siliceous fertilizers. *Acta Phytopythologica Sin.* 21: 102-108.

Sutra L., Risède J.M., Gardan L., 2000. Isolation of fluorescent pseudomonads from the rhizosphere of banana plants antagonistic towards root necrosing fungi. *Letters in Applied Microbiology*. 31: 289-293.

Swain B.N., and Prasad J.S., 1988. Influence of silica content in the roots of rice varieties on the resistance to root rot nematode. *Indian Journal of Nematology*. 18: 360-361.

Swennen R., and Vuylsteke D., 2001. Bananier. In. Raekemaekers R.H., eds., *Agriculture en Afrique tropicale*, DGCI, Bruxelles, Belgique. p. 611- 637.

Tixier P., Risède J.M., Dorel M., Malézieux E., 2006. Modelling population dynamics of banana plant-parasitic nematodes: A contribution to the design of sustainable cropping systems. *Ecological Modelling*. 198: 321-331.

Tomlinson P.B., 1969. Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales. Clarendon Press, Oxford. p. 303-315.

Tréguer P., Nelson D.M., Van Bennekom A.J., DeMaster D.J., Leynaert A., Quéguiner B., 1995. The silica balance in the world ocean: a reestimate. *Science*. 268: 375-379.

Turner D.W., 1995. The response of the plant to the environment. In. S. Gowen, eds., *Bananas and Plantains*, publ. Chapman and Hall, London. p. 206-229.

Vidhyasekaran P., 2008. Fungal Pathogenesis in plant and crops, *Molecular Biology and Host Defense Mechanisms*. CRC Press, Taylor & Francis group.

Volk R.J., Kahn R.P., Weintraub R.L., 1958. Silicon content of the rice plants as a factor influencing its resistance to infection by the blast fungus, *Piricularia oryzae*. *Phytopathology*. 48: 121-178.

Wagner F., 1940. Die Bedeutung der Kieselsäure für das Wachstum einiger Kulturpflanze, ihren Nährstoffhaushalt und ihre Anfälligkeit gegen echte Mehltäupilze. *Phytopathology. Z.* 12: 427-479.

Annexes

Annexes

Contenu du CD

- Photos de l'expérience

- Données brutes :
 - Teneurs en éléments des feuilles
 - Résultats des analyses WinRHIZO
 - Poids secs des parties aériennes et des systèmes racinaires
 - Données de surfaces foliaires
 - Données de transpiration

- Tests statistiques