

ROLE DU SILICIUM DANS LA CULTURE DU BLE EN FRANCE : BIODISPONIBILITE, BIOACCUMULATION ET EFFET SUR LES RENDEMENTS

Jean Dominique Meunier¹, Nicolas Saby²

et

A. Ackerman³, B. Angeletti¹, I. Basile-Doelsch¹, D. Borschneck¹, M. Caubet², P. Chaurand¹, S. Cornu¹, C. Delvigne¹, O. Grauby⁴, A. Guérin⁵, C. Keller¹, D. Barboni¹, A. Landré², C. Levard¹, Lucas⁶, P. Merdy⁶, C. Neytard⁶, P. Oliva³, F. Ouedraogo¹, O. Pokrovsky³, N. Proix⁵, C. Ratié², Vidal V

¹Aix-Marseille Univ, CNRS, IRD, Coll de France, INRA, CEREGE, Aix-en-Provence

²INRA, Infosol, US 1106, Orléans

³GET, Observatoire Midi Pyrénées, Toulouse

⁴Aix-Marseille Univ, CINAM, Marseille

⁵INRA, LAS, Arras

⁶Université Toulon IM2NP, Toulon

1-Introduction

Bien que n'étant pas généralement considéré comme un élément essentiel pour les plantes, le silicium est utilisé comme fertilisant dans quelques pays comme le Japon, la Chine, les Etats Unis (Floride) et en Amérique du Sud. La littérature sur le silicium en agriculture s'est considérablement enrichie ces dernières années en particulier depuis les travaux de Ma et ses collaborateurs qui ont montré que l'absorption du Si pouvait être contrôlée par des gènes (Ma et al 2006). De nombreux travaux ont montré que Si peut être bénéfique aux cultures (Liang et al., 2015 ; Rodrigues et Datnoff, 2015). La culture de plantes accumulatrices de Si comme le riz ou la canne à sucre sur des sols lessivés, acides, appauvris en bases et désilicifiés, fréquents dans la zone intertropicale, justifie donc l'apport de fertilisants à base de Si. Cependant qu'en est-il en France ou en Europe où la culture d'une autre plante accumulatrice de Si, le blé, est importante, mais sous des climats et des sols différents de ceux de la zone intertropicale ? Ce sujet n'ayant été que très peu abordé dans la recherche française, le Projet BIOSiSOL (ANR-14-CE01-0002, 2014-2018) a été entrepris afin de fournir des connaissances axées sur la caractérisation et la compréhension du rôle de Si chez le blé, sur la définition de la biodisponibilité de Si dans les sols mais également des résultats pouvant être utilisés directement en agriculture. Après un rappel sur les mécanismes de bioaccumulation de Si dans le blé, quelques résultats majeurs de BIOSiSOL sont présentés.

2-Bioaccumulation de Si chez le Blé : un rapide état de l'art

La présence de Si dans les plantes est connue au moins depuis le début du 19^e siècle (De Saussure, 1804). La concentration en Si dans les plantes varie selon les espèces, allant de 0,1 à 10% en poids sec (DW) (Epstein, 1999). Les espèces les plus riches en Si sont les monocotylédones, notamment les graminées parmi lesquelles figurent les plantes les plus cultivées au monde (riz, blé, canne à sucre par exemple). Le prélèvement de Si par les plantes se fait par les racines. Dans les solutions de sol et les eaux naturelles, le pH est généralement inférieur à 9,5 et Si est principalement présent en tant qu'acide orthosilicique monomère non chargé, H₄SiO₄ (Casey et al., 2004), avec des concentrations comprises généralement entre 0,1 et 0,6 mM (Epstein, 1994). Par ailleurs, Côté-Beaulieu et al. (2009) ont fourni au blé des composés organiques (sous forme de méthylsilanols) qui se sont révélés toxiques. Par conséquent, il semble que l'acide orthosilicique reste la principale forme de Si absorbée par les racines. Dans la sève de blé, Casey et al. (2004) ont observé que les seules formes de Si présentes étaient des acides mono- et di-siliciques, avec un rapport de 7:1. Mais cette partie de Si soluble est minimale comparée à la forme solide. Sangster et al. (2001) ont étudié la distribution de Si dans un plant de blé au cours de sa croissance. Après seulement huit à dix jours, Si est observé presque exclusivement sous forme solide dans les parties aériennes. En effet, Si précipite rapidement sous forme de particule de silice amorphe que l'on nomme communément phytolithes. Les phytolithes peuvent être assemblées sans aucune énergie par polymérisation de l'acide silicique

lorsque sa concentration dépasse 2 mM (Ma et Yamaji, 2006). Les proportions et les emplacements des phytolithes varient selon les espèces, mais aussi avec l'âge de la plante. Les phytolithes ne sont pas présents uniformément dans la plante mais dans l'épiderme de la feuille, dans l'endoderme des racines et dans les membranes cellulaires du faisceau vasculaire (en relation avec le sclérenchyme) et aux sites de transpiration.

3- Rôle de Si chez le blé

Sur le site expérimental de l'INRA DIASCOPE à Mauguio, nous montrons que, pour l'ensemble des résultats (blés conduits en culture biologique ou conventionnelle), il existe une corrélation positive significative entre les concentrations en Si biodisponible dans le sol et les concentrations en Si mesurées dans les pailles de blé d'une part et les concentrations dans les pailles et les rendements en grain d'autre part.

Une expérience en hydroponie montre que le silicium permet d'atténuer les effets de la sécheresse en favorisant la rétention en eau. Si s'accumule préférentiellement au-dessus des nervures ce qui renforce la structure de la feuille. La présence de poils silicifiés n'est pas un indice d'adaptation à la sécheresse mais constitue vraisemblablement un lieu de stockage pour Si en excès (Figure 1, Meunier et al., 2017). Les résultats de cette expérience sont en bon accord avec d'autres études qui conduisent à la conclusion que Si aurait un effet bénéfique pour les plantes lorsque celle-ci

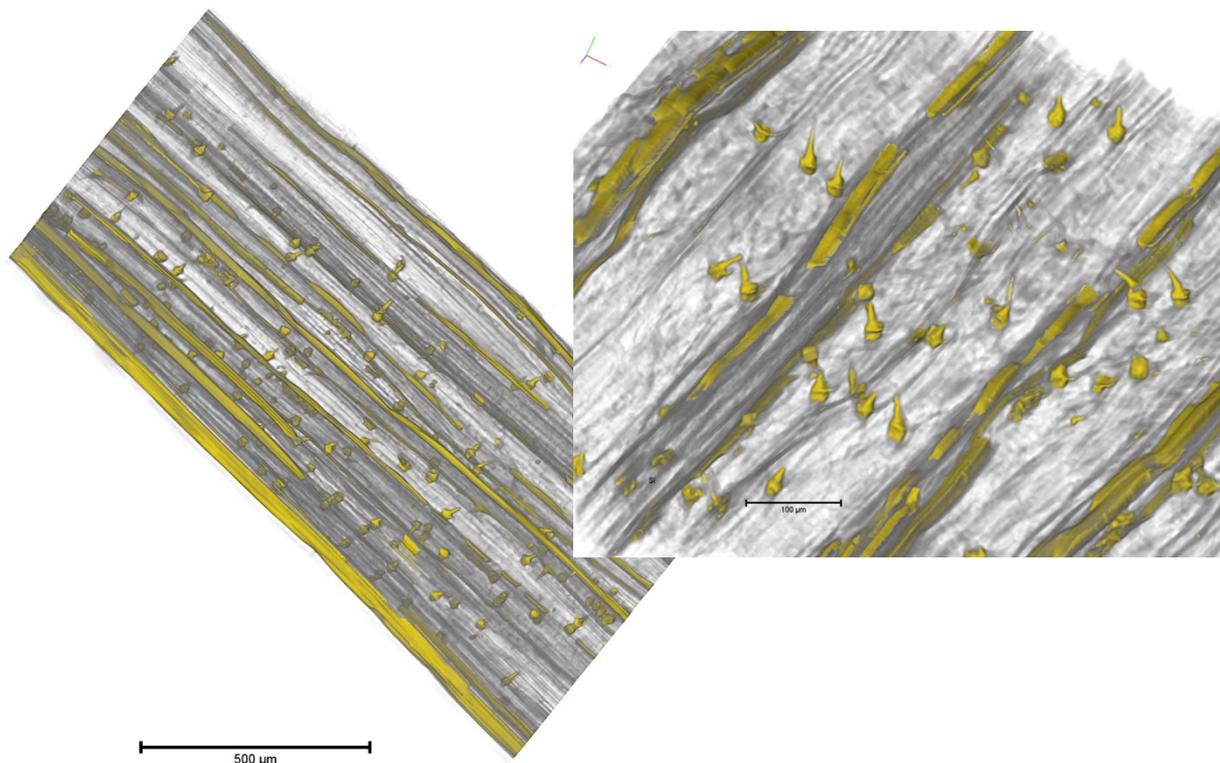


Figure 1 : Volume reconstruit d'une feuille de blé issue d'une culture en hydroponie (Si = 1,5 mM), obtenu par micro-tomographie RX (1 vx=1,77 µm): les zones absorbant le plus les RX et enrichies en Si ont été isolées et coloriées en jaune : les formes allongées sont pour l'essentiel des phytolithes situés au-dessus des nervures ; les formes arrondies sont des trichomes.

seraient en état de stress biotiques et abiotiques (Liang et al., 2015 ; Rodrigues et Datnoff, 2015). Dans le cas de stress lié au manque d'eau, Chen et al. (2018) suggèrent plusieurs mécanismes possibles au niveau racinaire: Si pourrait bloquer les ROS (espèces réactives de l'oxygène) qui inhibent l'activité des aquaporines, protéines qui favorisent le passage des molécules d'eau ; Si pourrait améliorer l'accumulation de substances solubles (sucres et / ou acides aminés) dans la sève de xylème par osmorégulation; enfin Si pourrait ajuster la croissance des racines et augmenter le rapport racine / tige, ce qui, combiné aux effets ci-dessus, contribuerait à l'amélioration de la conductance hydraulique des racines.

4- Le statut de Si dans les sols et les effets sur le silicium biodisponible

A l'échelle du territoire

Notre but était de caractériser le statut de Si dans les sols du territoire national en mobilisant et en complétant les informations collectées sur les sites du Réseau de Mesures de la Qualité des Sols (RMQS) pour notamment hiérarchiser l'impact du type de sol, du climat et des cultures sur Si biodisponible. Deux formes du silicium ont été analysées : Si total (Si_{tot}) et Si biodisponible. Le silicium total ne constitue pas la réserve maximale de Si disponible pour les plantes car toute la quantité de Si des sols n'est pas nécessairement biodisponible, les minéraux contenant Si pouvant être résistants à la dissolution chimique. C'est le cas par exemple du quartz. A l'opposé, certains feldspaths, les phytolithes accumulés dans le sol, les argiles, dans certaines conditions, sont plus favorables à la dissolution et peuvent constituer des réserves de Si biodisponible. La fraction de Si biodisponible peut être estimée par différentes extractions dont celle au $CaCl_2$ (Haysom et Chapman, 1975) que nous avons choisie (Si_{CaCl_2}). Cette extraction consiste à ajouter 2 g de sol sec à 10 ml solution de 0,01M de $CaCl_2$, puis de laisser agiter 16h, filtrer et mesurer la concentration de Si dans la solution. Ce test permet de quantifier la fraction de Si facilement soluble, immédiatement disponible pour la plante. Il a été utilisé dans des rizières et des champs de canne à sucre pour estimer des valeurs seuil en deçà desquelles Si est considéré comme un facteur limitant pour l'obtention d'un rendement optimum.

Compte tenu du coût élevé des analyses, nous n'avons pas pu mesurer Si_{tot} sur l'ensemble des échantillons du réseau RMQS (2088 points) mais sur une partie seulement (673 points). Les concentrations en Si_{tot} pour les points manquants ont été estimées par des fonctions de pédotransfert (Landré et al., 2018). Si_{tot} est bien évidemment contrôlé par la géologie et la pédologie mais les analyses statistiques montrent de fortes variations en particulier dans les sols carbonatés qui peuvent être aussi riches en Si total que les sols développés sur roches granitiques ou métamorphiques. Sauf sur roches sédimentaires carbonatées, on montre que Si_{tot} est impacté par le climat car les concentrations en Si_{tot} décroissent avec la pluviométrie. Si_{CaCl_2} a été analysé sur 2004 points du réseau RMQS. Nous montrons que la concentration en Si_{CaCl_2} est corrélée négativement à celle en Si_{tot} mais corrélée positivement avec le pH et les argiles. Les valeurs de Si_{CaCl_2} couvrent une gamme étendue (Tableau 1) et sont comparables à celles obtenues ailleurs dans le monde. Comme les seuils critiques en Si biodisponible exprimé par Si_{CaCl_2} n'ont pas fait l'objet de calibrage avec le blé sur le territoire pour déterminer les seuils critiques, nous ne pouvons que nous baser sur les résultats obtenus sur d'autres cultures pour estimer si les sols français sont assez pourvus en Si biodisponible. Ainsi, environ la moitié des sols de surface sur le territoire ont des valeurs inférieures à 20 mg kg^{-1} , le seuil critique établi pour la canne à sucre (Haysom et Chapman, 1975). Dans l'hypothèse où ces valeurs seraient transposables au blé, alors la fertilisation par Si en France serait un élément à prendre en compte dans les pratiques agricoles. L'analyse statistique conduite au niveau national a produit des cartographies à haute résolution (90 m), assorties de leurs incertitudes de prédiction, des teneurs en Si_{tot} et en Si_{CaCl_2} pour l'horizon de surface (0-30 cm) des sols qui pourront être utiles en agriculture.

A l'échelle du profil de sol

Des études récentes suggèrent que le statut de Si est perturbé par les activités humaines et en particulier par l'agriculture. L'ampleur de ces perturbations est cependant encore peu documentée mais l'impact sur les réserves en Si biodisponible est identifié. Afin de déterminer les facteurs qui contrôlent Si biodisponible, les caractéristiques chimiques et physiques de paires de sols cultivés/forestiers ont été analysées. Le choix de ces paires a été fait pour s'affranchir au maximum des autres facteurs de variabilité des sols (géologie et climat) et de mieux contraindre l'historique des sols, souvent mal connu (date du changement d'occupation notamment). Nous avons ainsi sélectionné des paires de sols cultivés/forestiers dont les types d'occupation étaient identiques au 17^{ème} siècle en nous basant sur les cartes de Cassini. Nous montrons, d'une part, que les concentrations en Si_{CaCl_2} sont généralement plus élevées dans les sols cultivés que dans les sols forestiers. D'autre part, nous montrons que Si_{CaCl_2} est corrélé négativement avec Si_{tot} , en bon accord avec les résultats obtenus par la cartographie et corrélé positivement avec le pH et les argiles. Dans la plupart des paires, le cortège argileux diffère avec, par exemple, augmentation d'une fraction plus fine et smectitique dans les sols cultivés. Des expériences de cultures de blé successives en pot montrent cependant que l'on a une diminution progressive du pool de Si biodisponible. Il semble donc que si sur le court terme un certain appauvrissement en Si disponible soit observable, celui-ci est compensé sur le moyen et long terme via des modifications des fractions argileuses.

Les résultats des expériences en réacteurs à circulation (expériences de dissolution en laboratoire) montrent que les vitesses de libération de Si en solution sont très similaires entre les types des sols et varient entre 5×10^{-7} et 2×10^{-6} mol/g_{sol}/j à $5 < \text{pH} \leq 8$. Ces résultats suggèrent que la libération de Si dans les eaux ne peut pas être contrôlée par les phytolithes uniquement.

	Si CaCl ₂ en mg.kg ⁻¹	Localisation	Description des échantillons
Meunier et al., 2018	1,4 à 82,9 n = 200	Karnathaka, Inde	Sol cultivé, surfaces acide, neutre et alcalin.
Naryanaswamy et Prakash, 2009	22 à 55,9 n = 18	Karnathaka, Inde	Sol cultivé, surfaces acides.
Henriet et al., 2008	m = 31 n = 6	Cameroun	Sol volcanique, culture de bananes
Cornelis et al., 2014	m = 25 n = 3	Ethiopie	Vertisol, sol cultivé.
Cornelis et al., 2011	10 à 40 n = 6	France	Sol brun acide / cambisol (0 – 15cm), forêt.
Miles et al., 2014	5 à 123 n = 112	Australie	Champs de canne à sucre, 0 - 20cm, sols acides, pH de 3,9 à 6,5
Tavakoli et al., 2011	m = 5 n = 3	Australie	Sol rouge très altéré, pH = 5,5
Tavakoli et al., 2011	m = 34 n = 3	Australie	Vertisol gris, moins altéré, pH = 7,1
Berthelsen et al., 1999	m = 9,5 n = 59	Australie	Sols alluviaux, volcaniques, sédimentaires et métamorphiques
Phonde et al., 2014	13 à 134 n = 74	Maharashtra, Inde	Champs de canne à sucre, pH de 5,3 à environ 9,2.
Haysom et Chapman, 1975	5 à 33,3 n = 5	Australie	Podzols
Cette étude	2,34 à 133, 82 n = 1989	France	Réseau RMQS

Tableau 1. Valeurs de Si extrait au CaCl₂ (méthode Haysom et Chapman, 1975) obtenues dans cette étude et celles obtenues ailleurs dans le monde.

5. CONCLUSIONS

Le rôle du silicium en agriculture est encore un sujet mal connu mais les résultats des recherches récentes sont prometteurs. Ce projet a permis d'apporter des éléments significatifs de compréhension sur la question du rôle de Si chez le blé et le statut du silicium et de sa disponibilité dans les sols. Le silicium est présent sous forme de phytolithes dans les parties aériennes, préférentiellement au niveau des nervures des feuilles. On montre que Si permet au blé de mieux combattre le stress hydrique. Grâce à l'appui du réseau RMQS, des cartes à haute résolution de Si total et de Si biodisponible au CaCl₂ à haute résolution ont été réalisées. Ces deux formes de Si sont corrélées négativement montrant ainsi le rôle essentiel des minéraux du sol qui, par leurs propriétés de solubilisation différentes, contrôlent Si dissout dans les solutions du sol, fraction directement assimilable par les plantes. Les données pédologiques sur des paires de sols cultivés/forestiers montrent l'importance du pH et des argiles sur le pool de Si biodisponible. Nos données ne nous permettent pas encore de déterminer si Si est un facteur limitant pour la culture du blé en France, mais des estimations basées

sur les besoins pour la canne à sucre montreraient qu'environ la moitié des sols seraient déficitaires. Dans un contexte où les sécheresses sont amenées à devenir fréquentes, la prise en compte de Si dans la culture du blé en France et en Europe est donc recommandée, mais les recherches doivent se poursuivre notamment pour mieux comprendre les mécanismes mis en jeu et estimer les besoins en Si du blé.

References Bibliographiques

- Berthelsen S et al.(1999) An assessment of soil and plant silicon levels in North Queensland. Proc. Aust. Soc. Sugar Cane Technol. 21, 92-100.
- Casey WH et al. (2004) Aqueous silicate complexes in wheat, *Triticum aestivum* L. Plant Cell and Environment 27, 51-54.
- Cornelis JT et al. (2011) Identification and distribution of the readily soluble silicon pool in a temperate forest soil below three distinct tree species. Plant Soil 342, 369-378.
- Cornelis JT et al. 2014 The effect of pedological conditions on the sources and sinks of silicon in the vertic planosols in south-western Ethiopia. Catena 112, 131-138.
- Côté-Beaulieu C., et al. (2009) Absorption of aqueous inorganic and organic silicon compounds by wheat and their effect on growth and powdery mildew control. Env and Exp Bot 65, 155-161.
- De Saussure T(1804) Recherches chimiques sur la végétation. Chez la veuve Nyon, Paris.
- Epstein E. (1994) The anomaly of silicon in plant biology. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 91, 11-17.
- Haysom MBC, Chapman LS (1975) Some aspects of the calcium silicate trials at Mackay. Proc. Qld. Soc. Sugar Cane Technol. 42, 117-122.
- Henriet C et al; (2008) Leaf silicon content in banana (*Musa* spp.) reveals the weathering stage of volcanic ash soils in Guadeloupe. Plant and Soil 313, 71-82.
- Landré A et al. (2018) Prediction of total silicon concentrations in French soils using pedotransfer functions from mid-infrared spectrum and pedological attributes. Geoderma 331, 70-80.
- Liang Y, et al.2015. Silicon in agriculture. From theory to practice. Springer.
- Ma JF, Yamaji N (2006) Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends in Plant Science, 11, 8. Doi : 10.1016/j.tplants.2006.06.007
- Ma JF et al. (2006) A silicon transporter in rice. Nature 440, 688-691.
- Meunier et al. (2017) Effect of phytoliths for mitigating water stress in durum wheat. New Phytologist. Doi : 10.1111/nph.14554
- Miles N et al. (2014) Extractable silicon in soils of the South African industry and relationships with crop uptake. Comm. Soil Sc. Pl. Anal. 45, 2949-2958.
- Narayanawamy C, Prakash NB (2009) Calibration and Categorization of Plant Available Silicon in rice Soils of South India. J. of Pl. Nutrition 32:8,1237-1254.
- Phonde DB, et al. (2014) Plant available silicon in sugarcane soils and its relationship with soil properties, leaf silicon and cane yield. An Asian Journal of Soil Sci. DOI : 10.15740/HAS/AJSS/9.2/176-180
- Sangster A.G., et al. (2001) Silicon deposition in higher plants, in: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndorfer, GH (Eds.), Silicon in agriculture. Studies in Plant Science 8. Elsevier, pp. 85-113.
- Tavakoli E, et al. (2011) Silicon nutrition of rice is affected by soil pH, weathering and silicon fertilization. J. Plant Nutr. Soil Sci. 174, 437-446.