

Faculté des bioingénieurs

Le silicium phytolithique en collection de bananiers *in vivo*

Auteur : Alexandre Cailleau

Promoteur(s) : Pr. Bruno Delvaux, Ir. Charles Vander Linden

Lecteur(s) : Pr. Xavier Draye, Dr. Kodjo Tomekpe

Année académique 2018-2019

Bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement

Remerciements

Merci à mes promoteurs, Charles Vander Linden et Bruno Delvaux, pour m'avoir encadré pour ce mémoire et pour leur bienveillance, conseils, multiples discussions et bien plus encore tout au long de cette année.

Je remercie également Anne Iserentant pour ces mille et un conseils en laboratoire et pour sa sympathie durant mes manipulations.

Mes remerciements vont aussi aux membres du CIRAD qui m'ont accueillis lors de mon déplacement en Guadeloupe. Un merci tout particulier à Kodjo Tomekpe pour ses multiples renseignements tant sur place que par après par mail.

Enfin, un tout grand merci aux différents professeurs et assistants avec qui j'aurais eu des discussions, plus ou moins longues, en vue de rédiger ce mémoire.

Table des matières

Liste des figures.....	7
Liste des tableaux.....	9
Partie 1 : Mise en contexte	11
1 Introduction.....	11
2 État de l’art.....	13
2.1 Le silicium dans le sol.....	13
2.1.1 Les pools de silicium dans le sol.....	13
2.1.2 Phase liquide – Si dissout	13
2.1.3 Phase solide.....	14
2.2 Le cycle sol-plante du silicium.....	14
2.3 Le silicium dans les plantes.....	16
2.3.1 Plantes accumulatrices de silicium	16
2.3.2 Prélèvement.....	17
2.3.3 Transport et dépôt	18
2.3.4 Effets bénéfiques – hypothèse de l’obstruction apoplastique	19
2.3.4.1 Effets au niveau racinaire (Figure 6a)	19
2.3.4.2 Effets face au stress abiotique au niveau aérien (Figure 6b)	19
2.3.4.3 Effets face aux stress biotiques : pathogènes (Figure 6c).....	19
2.3.4.4 Effets face aux stress biotiques : herbivores (Figure 6d).....	20
2.4 Le bananier.....	22
2.4.1 Génomique.....	22
2.4.2 Robustesse.....	22
2.4.3 Morphologie.....	23
2.4.3.1 Partie souterraine	24
2.4.3.2 Partie aérienne	24
2.4.4 Exigences environnementales	24

2.4.4.1	Climat	24
2.4.4.2	Sol.....	24
2.4.4.3	Eau et nutriments	25
2.4.5	Le bananier et le silicium.....	25
3	Objectifs du mémoire	27
4	Sites d'études	29
4.1	Collections.....	29
4.2	Station de Neufchâteau.....	31
4.3	Station de Njombé.....	31
4.4	Comparaison des 2 sites	33
Partie 2 - Quantification des pools de phytolithes de sols micro-agrégés et riches en minéraux amorphes		35
1	Matériels et méthodes	35
1.1	Matériels – échantillons de sol	35
1.2	Méthodes – quantification des phytolithes.....	36
1.2.1	Comparaison des méthodes.....	37
1.2.2	Manipulations préliminaires	38
1.2.3	H ₂ O ₂	38
1.2.4	DCB	38
1.2.5	Oxalate à l'obscurité	39
1.2.6	Na ₂ CO ₃	39
1.2.6.1	Méthodes d'extraction au Na ₂ CO ₃	39
1.2.6.2	Estimation du pool de Si amorphe : courbes temps-extraction	39
1.2.6.3	Estimation du pool de phytolithes : méthode de Clymans	40
1.2.7	Méthode statistique	41
2	Résultats.....	42
2.1	Teneurs en Fe, Al et Si extraits au DCB	42

2.2	Teneurs en Fe, Al et Si extraits à l'oxalate à l'obscurité.....	43
2.3	Teneurs en Si obtenues par l'extraction alcaline (Na ₂ CO ₃) : quantification des pools de ASi.....	46
3	Discussion.....	47
3.1	Considérations méthodologiques quant à la quantification des phytolithes	47
3.1.1	Impact des prétraitements	47
3.1.1.1	Impact du pH sur la stabilité des phytolithes versus la libération des phytolithes piégés dans les agrégats	48
3.1.1.2	Rôle clé du prétraitement à l'oxalate à l'obscurité sur les Andosols.....	48
3.1.2	Méthodes de quantification.....	49
3.2	Quantification des phytolithes.....	50
3.2.1	Quantification du pool de PhSi à Njombé	50
3.2.2	Quantification du pool de PhSi à Neufchâteau	51
3.2.3	Quantification du pool de PhSi des Ferralsols.....	51
3.2.4	Comparaison des deux stations hébergeant les collections <i>in vivo</i>	51
Partie 3 - Comparaison du contenu foliaire en Si de collections <i>in vivo</i> de bananier sur des Andosols aux degrés d'altération contrastés		53
1	Matériels et méthodes.....	53
1.1	Matériels.....	53
1.1.1	Descriptions des échantillons <i>in vivo</i>	53
1.1.1.1	Collection de Neufchâteau.....	53
1.1.1.2	Collection de Njombé.....	54
1.2	Méthode.....	57
1.2.1	Echantillonnage et analyse des échantillons foliaires.....	57
1.2.1.1	Echantillonnage	57
1.2.1.2	Analyse totale	58
2	Résultats.....	59
2.1	Teneurs en Si dans le limbe externe.....	59

2.1.1	Quantification du Si contenu dans le limbe externe –Si _{LE} – (station de Neufchâteau).....	62
2.1.2	Comparaison Si _{LE} entre les stations de Njombé et Neufchâteau	62
2.1.2.1	Comparaison de cultivars identiques	62
2.1.2.2	Comparaison génotypique des différents cultivars.....	63
3	Discussion.....	67
3.1	Le bananier en tant qu'espèce accumulatrice de Si.....	67
3.1.1	Teneur en Si foliaire et résistance/tolérance aux stress abiotiques	67
3.1.2	Si _{LE} et génotype.....	67
3.1.3	Variabilité entre les cultivars	68
3.1.4	Considérations méthodologiques	69
3.2	Comparaison du Si _{LE} à Neufchâteau et Njombé en fonction des variables pédologiques et climatiques	69
	Partie 4 : Conclusion.....	71
	Bibliographie	73

Liste des figures

Figure 1 : Classification des composés contenant du Si dans le sol (adapté de Sauer & al., 2006)	13
Figure 2: Schéma conceptuel des pools et des flux de silicium dans le système sol-plante (Cornelis & Delvaux, 2016)	14
Figure 3 : Evolution schématique des sources de silicium capté par la plante en fonction de l'état d'altération du sol (adapté de Cornelis & Delvaux 2016)	15
Figure 4 : Modèle de l'absorption de Si de la rhizosphère vers le xylème dans le riz (Deshmukh & Bélanger, 2016)	17
Figure 5 : Le contenu foliaire en Si (% MS) est fonction du génotype du système racinaire. (a) Représentation graphique de la méthode de bouturage. (b) Effets du génotype du système racinaire sur le contenu foliaire de quatre cultivars de soja greffés (adapté de Bélanger et al., 2016)	18
Figure 6 : Hypothèse de l'obstruction apoplastique (Coskun et al., 2019)	21
Figure 7 : Vue schématique du bananier (Champion, 1963)	23
Figure 8 : Localisation de nos deux stations d'étude à l'échelle terrestre et régionale ("GADM")	30
Figure 9 : Schéma de la composition fictive du sol préalable à l'extraction au Na_2CO_3 . (Vander Linden, 2019)	37
Figure 10 : Détermination du pool de ASi basée sur la méthode DeMaster (1981)	40
Figure 11 : Concentrations en Al et Fe extraits au DCB en mg par kg de sol	42
Figure 12 : Concentrations en Si extrait au DCB pour les différents échantillons	42
Figure 13 : Représentation graphique de l'extraction de l'Al par l'oxalate (méthode 1 et 2)	44
Figure 14 : Représentation graphique de l'extraction du Fe par l'oxalate (méthode 1 et 2)	44
Figure 15 : Représentation graphique de l'extraction du Si par l'oxalate (méthode 1 et 2)	45
Figure 16 : Numérotation des feuilles de bananier (<i>Musa</i> spp.) en état de floraison sélectionné pour l'échantillonnage foliaire d'après les standards internationaux (Martin-Prével, 1980)	57
Figure 17 : Standards internationaux pour l'échantillonnage foliaire de bananier (<i>musa</i> spp.) (adapté de Martin-Prével, 1980)	58
Figure 18 : Comparaison des contenus en Si_{LE} entre cultivars identiques à Njombé (Cameroun) et Neufchâteau (Guadeloupe)	64

Figure 19 : Comparaison des contenus en Si _{LE} entre cultivars de sous-groupes identiques à Njombé (Cameroun) et Neufchâteau(Guadeloupe).	65
Figure 20 : Comparaison des contenus en Si dans le limbe externe en fonction de la contribution génétique et de ploïdie	66

Liste des tableaux

Tableau 1 : Comparaison des deux sites hébergeant les collections in vivo de bananiers sur base d'éléments géographiques, hydrographiques et pédologiques.....	33
Tableau 2 : Référencement des échantillons de sols sur base géographique et pédologique. .	35
Tableau 3 : Moyenne des concentrations extraites à l'oxalate pour les Andosols et Ferralsols..	45
Tableau 4 : Pools de Si amorphes (ASi) estimés via la méthode DeMaster (1981).	46
Tableau 5 : Classification du Si extrait des phases amorphes, cristallines, adsorbées, dissoutes, faiblement cristallines et piégées (Cornelis et al., 2011; Vander Linden, 2019).	47
Tableau 6 : Pool de Si amorphe (ASi) estimés par la méthode de DeMaster (1981).	48
Tableau 7 : Comparaison des pools de PhSi estimés pour les sols AG et AC.....	51
Tableau 8 : Cultivars échantillonnés en Guadeloupe présentés sur base de leur taxonomie et des éléments de l'indicateur score total (ST).....	55
Tableau 9 : Contenu en Si foliaire des cultivars situés à Njombé	59
Tableau 10 : Contenu en Si foliaire des cultivars situés à Neufchâteau	61
Tableau 11 : Comparaison entre les moyennes (Si _{LE}) des différents cultivars de Neufchâteau et l'indicateur score total attribué à chacun des cultivars.	67
Tableau 12 : variables environnementales et pédologiques des deux stations d'échantillonnages.	70

Partie 1 : Mise en contexte

1 Introduction

Le Silicium (Si), avec 28.8% en masse, est le deuxième élément le plus abondant de la croûte terrestre (Wedepohl, 1995). Il joue un rôle crucial dans différents processus biogéochimiques tels que la protection de la flore marine et terrestre (Ma & Takahashi, 2002), la régulation de la pression partielle de dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique (Kump et al., 2000) et la nutrition des diatomées (Dugdale et al., 1995; Smetacek, 1999).

La concentration en Si varie considérablement au sein du règne végétal allant de 0.1% à 10% en poids sec (Epstein, 1994; Hodson et al., 2005; Ma et Takahashi, 2002) en fonction des conditions environnementales et de l'espèce. Différentes définitions sont proposées pour classer les plantes en non-accumulatrices, accumulatrices intermédiaires ou accumulatrices hautes en Si sur base du % de matière sèche (MS) en Si (Jones and Handreck, 1967), des moyens de transport du Si au sein de la plante (Takahashi et al., 1990) ou de caractéristiques moléculaires (Coskun et al., 2019). C'est sur base de la teneur en Si dans la matière sèche (MS) que le bananier est considéré comme un accumulateur de Si (Henriet, 2008).

Le Si est considéré comme un élément bénéfique pour la plante, de par la résistance et/ou la tolérance qu'il induit face aux stress biotiques et abiotiques (voir Coskun et al. (2019) pour une revue de la littérature). Henriet (2008) a déterminé la teneur en Si parmi un large éventail de cultivars de bananiers provenant d'une collection *in vivo* située au Cameroun en vue de caractériser d'éventuelles différences en termes d'accumulation en Si au sein de l'espèce *Musa spp.*. Nous réaliserons dans ce travail une comparaison entre l'accumulation en Si de la collection camerounaise et l'accumulation en Si d'une collection guadeloupéenne. Cette comparaison visera à mettre en évidence l'impact climatologique et pédologique sur l'accumulation en Si par un large éventail de cultivars de bananier. En effet, la collection camerounaise est installée sur des Andosols jeunes, riches en minéraux altérables, alors que la collection guadeloupéenne est établie sur des Andosols désilicifiés, riches en gibbsite.

Au-delà de la comparaison de l'accumulation en Si de différents cultivars, nous comparerons les contenus en phytolithes des sols des sites camerounais et guadeloupéen. Le pool de phytolithes du sol est un élément clé de l'approvisionnement du pool de Si dissout (Cornelis et

Delvaux, 2016), source d'approvisionnement en Si pour la plante (Ma et al., 2006, 2007 ; Ma et Yamaji, 2015 pour revue de la littérature).

Enfin, nous réaliserons une approche méthodologique visant à quantifier les phytolithes dans des sols riches en matériaux amorphes et des sols micro-agrégés. Cette approche visera à évaluer l'impact de différents prétraitements et de la constitution du sol sur la quantification en phytolithes.

2 État de l'art

2.1 Le silicium dans le sol

Le Si est le second élément le plus abondant dans la croûte terrestre (Wedepohl, 1995) ; il est par conséquent présent partout dans la nature et est prélevé par les racines des plantes. Le Si est présent dans la lithosphère, la pédosphère, la biosphère et l'hydrosphère. Nous nous focaliserons sur le cycle sol-plante du Si dans ce travail. Il comprend principalement les pools et flux de Si de la pédosphère et la biosphère que nous décrivons ci-dessous.

2.1.1 Les pools de silicium dans le sol

Le Si dans le sol peut être (1) dissout, (2) adsorbé sur la surface des oxy/hydroxydes de Fe/Al ou (3) dans les phases solides (Sauer et al., 2006), comme représenté sur la Figure 1.

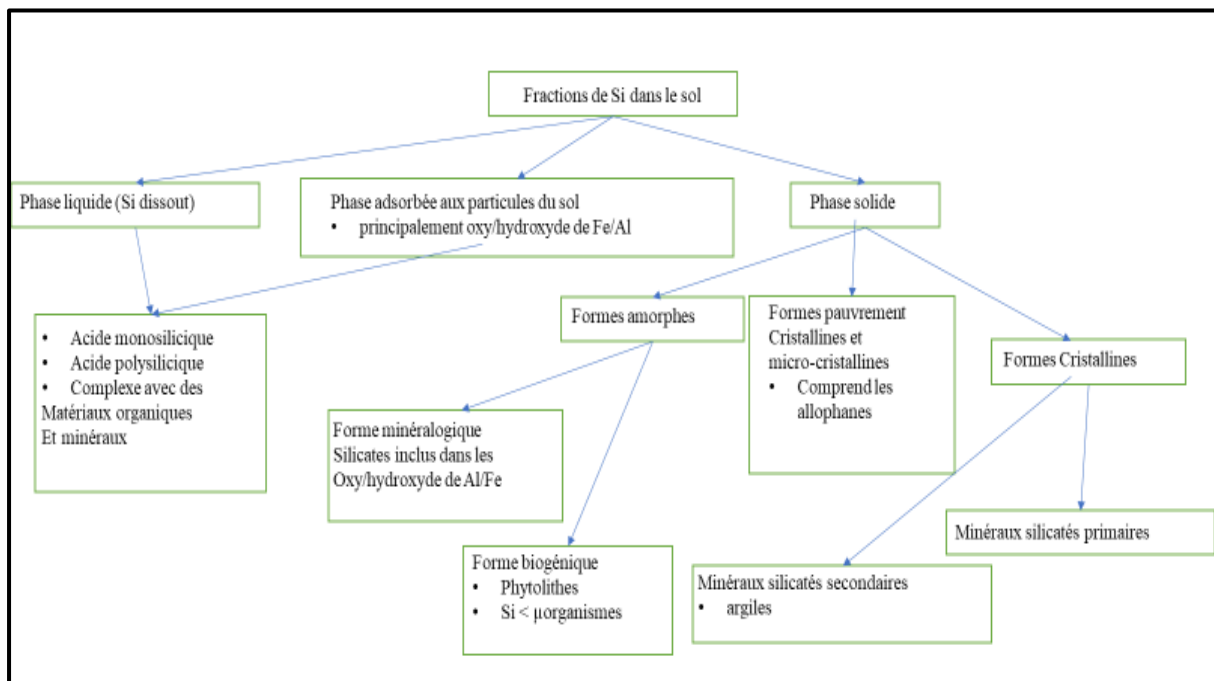


Figure 1 : Classification des composés contenant du Si dans le sol (adapté de Sauer & al., 2006)

2.1.2 Phase liquide – Si dissout

Le Si est présent dans la phase liquide du sol sous la forme d'acide orthosilicique monomérique (acide monosilicique), de formule $H_4SiO_4^0$ (DSi). Dans la solution du sol, les concentrations varient généralement entre 100 et 600 μM (Epstein, 1994 ; Raven, 1983), mais la gamme de valeurs peut s'étendre entre 10 et 1990 μM (Dixon et al., 2002).

2.1.3 Phase solide

Le pool solide de Si dans le sol est composé du pool de Si minéral ou inorganique (ISi) et du pool de Si biogénique (BSi).

Le pool de ISi comprend les minéraux silicatés primaires et secondaires.

- Les minéraux primaires ou lithogéniques (LSi) dérivent du matériau parental.
- Les minéraux secondaires pédogéniques (PSi), principalement des phyllosilicates (Dixon et al., 2002), sont présents dans la fraction argileuse et se sont développés durant les processus de néoformation.

Le pool de BSi est composé du Si zoogénique (ZSi) et du Si phytogénique (PhSi).

- Le ZSi est composé des pools microbiens et protozoïques, c'est le Si contenu dans les microorganismes du sol (Sommer et al., 2006).
- Le PhSi est une forme de Si qui provient de la précipitation du Si sous la forme de silice amorphe (Opal A ; $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) dans les plantes.

2.2 Le cycle sol-plante du silicium

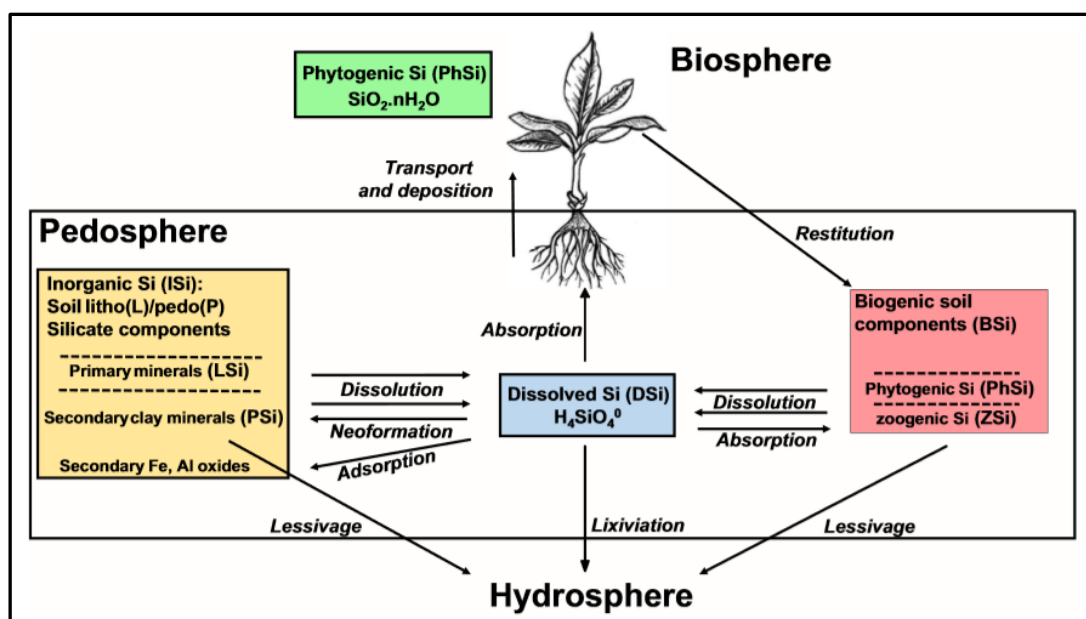


Figure 2: Schéma conceptuel des pools et des flux de silicium dans le système sol-plante (Cornelis & Delvaux, 2016).

Le sol est la source principale de Si pour la plante. La source originelle de DSi est la dissolution du pool de LSi (Figure 2). La dissolution irréversible du LSi libère du DSi et des solutés dans la solution du sol. La co-précipitation du DSi avec, principalement Al mais aussi d'autres solutés, induit la néoformation de minéraux argileux (PSi). Lorsque le pool de LSi est épuisé,

et en absence de cycle biologique, la dissolution et la néoformation du PSi gouvernent la concentration en DSi.

Les plantes jouent à la fois le rôle de puits, de transformateur et de source de Si. Les plantes affectent le cycle du Si par les processus d'absorption racinaire, de formation de PhSi, et la restitution des phytolithes au sol qui subiront elles-mêmes une dissolution (Figure 2). Ces processus constituent le cycle biologique du Si (Bartoli, 1983). Les principales sorties de Si du système sol-plante sont le lessivage, la lixiviation et l'appropriation humaine (Carey et Fulweiler, 2016).

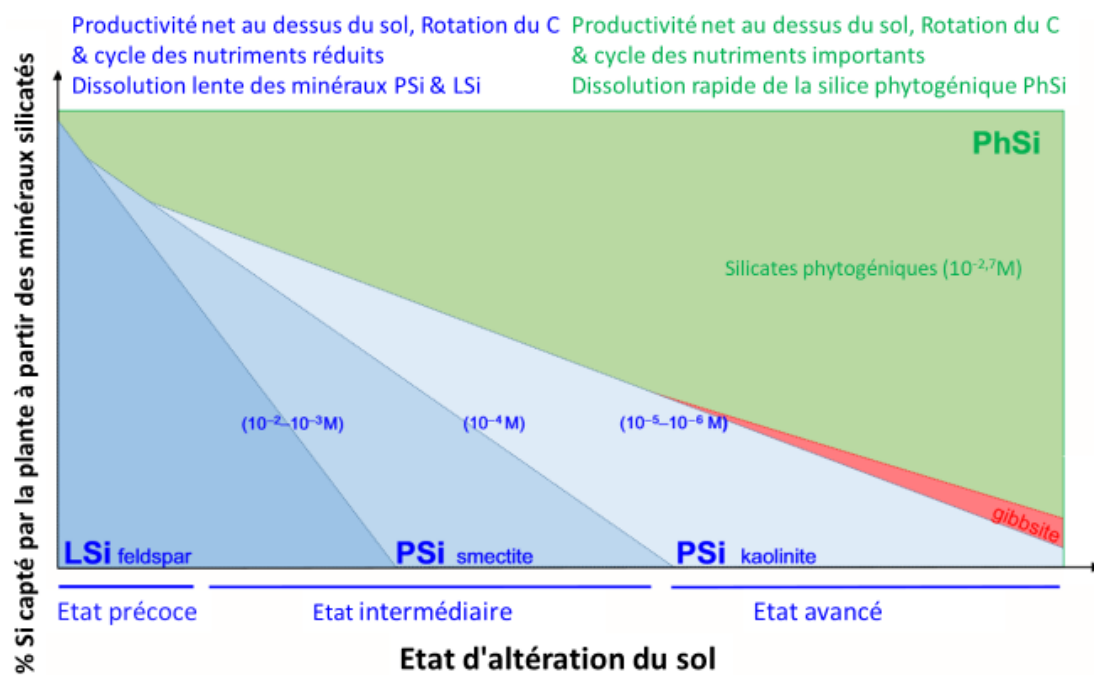


Figure 3 : Evolution schématique des sources de silicium capté par la plante en fonction de l'état d'altération du sol (entre crochets, nous retrouvons l'activité en H_4SiO_4 contrôlée par les pools de LSi, PSi et PhSi) (adapté de Cornelis & Delvaux 2016).

La Figure 3 présente l'évolution schématique des sources du Si capté par les plantes en fonction de l'état d'altération du sol en milieu naturel et en conditions progressivement désilicifiantes (Cornelis & Delvaux, 2016). On peut remarquer qu'au stade précoce de l'altération, la source principale de Si est le LSi. À un stade intermédiaire d'altération, le pool altérable de LSi est épuisé et ce dernier ne contribue plus au Si absorbé par les plantes. Au contraire, les contributions relatives des pools de PSi et PhSi augmentent. Au stade avancé d'altération, le pool de PSi altérable est également épuisé et la dissolution du pool de PhSi contrôle la quasi-totalité du Si absorbé par les plantes. La boucle biogénique du Si prend donc progressivement le pas sur le contrôle de l'activité en DSi au cours de l'altération du sol en milieu naturel

(Cornelis & Delvaux, 2016). Cette conclusion semble valable pour les écosystèmes naturels (Cornelis & Delvaux, 2016). *A contrario*, Vander Linden & Delvaux (2019) montrent une diminution de la contribution du cycle biologique avec l'augmentation de l'altération du sol en milieu cultivé et sous un climat tropical humide. En effet, l'agriculture impacte le cycle du Si de différentes manières : récoltes des plantes contenant du Si, impact sur le pH du sol, impact sur l'érosion, utilisation d'amendement silicatés, impact du labour sur les agrégats du sol.

2.3 Le silicium dans les plantes

2.3.1 Plantes accumulatrices de silicium

Le Si n'est pas considéré comme un élément essentiel pour les plantes bien que ses effets soient bénéfiques, particulièrement en condition de stress (Coskun et al., 2019 ; Epstein, 1994 ; Ma et al., 2001).

En 2015, suite à l'intérêt croissant pour le Si résultant de la découverte des multiples effets bénéfiques du Si pour les plantes (800 articles scientifiques parus après 1994 contre 200 avant cette date), *l'International Plant Nutrition Institute* a qualifié le Si de « substance bénéfique » (Coskun et al., 2019).

La concentration en Si varie considérablement au sein du règne végétal allant de 0.1% à 10% en poids sec (Epstein, 1994; Hodson et al., 2005; Ma & Takahashi, 2002).

Jones & Handreck (1967) ont proposé une classification des espèces de plante sur base de leur contenu en Si. Ils ont identifié trois groupes : les accumulateurs faibles, intermédiaires et hauts. Takahashi et al. (1990) ont revu le système de classification en catégorisant les espèces de plantes sur base de la compréhension basique qu'ils avaient des mécanismes de prélèvement de Si à ce moment. Ils ont décrit trois mécanismes : actif, passif et de rejet associés respectivement aux accumulateurs hauts, intermédiaires et faibles décrits par Jones & Handreck (1967).

Les accumulateurs actifs ont un contenu en Si compris entre 1,5% et 10% et incluent les monocotylées. Les accumulateurs passifs ont un contenu en Si compris entre 0,5% et 1,5%. Les plantes ayant des mécanismes de rejet ont un contenu en Si inférieur à 0,2% et étaient à cette époque associées à la plupart des dicotylées. Ma et al. (2001) et Bélanger et al. (2016) ont pu montrer que la transpiration des plantes ne pouvait pas expliquer à elle seule la large variation du contenu en Si observée au sein des plantes. Ceci a mis en évidence qu'un transport au sein des racines a bien lieu. Pour la première fois, Ma et al. (2006, 2007) ont mis en évidence

la présence de transporteurs de Si dans des racines de riz, ce qui mena aux fondements de la compréhension que nous avons aujourd'hui de l'accumulation de Si dans les plantes.

2.3.2 Prélèvement

Les plantes absorbent le Si par leur racine depuis la solution du sol sous la forme de DSi (H_4SiO_4^0) à travers des canaux d'influx (nommés Lsi1). Ensuite, des transporteurs (nommés Lsi2) régulent le chargement du Si dans le xylème (Ma et al., 2007, 2006; Ma and Yamaji, 2015)

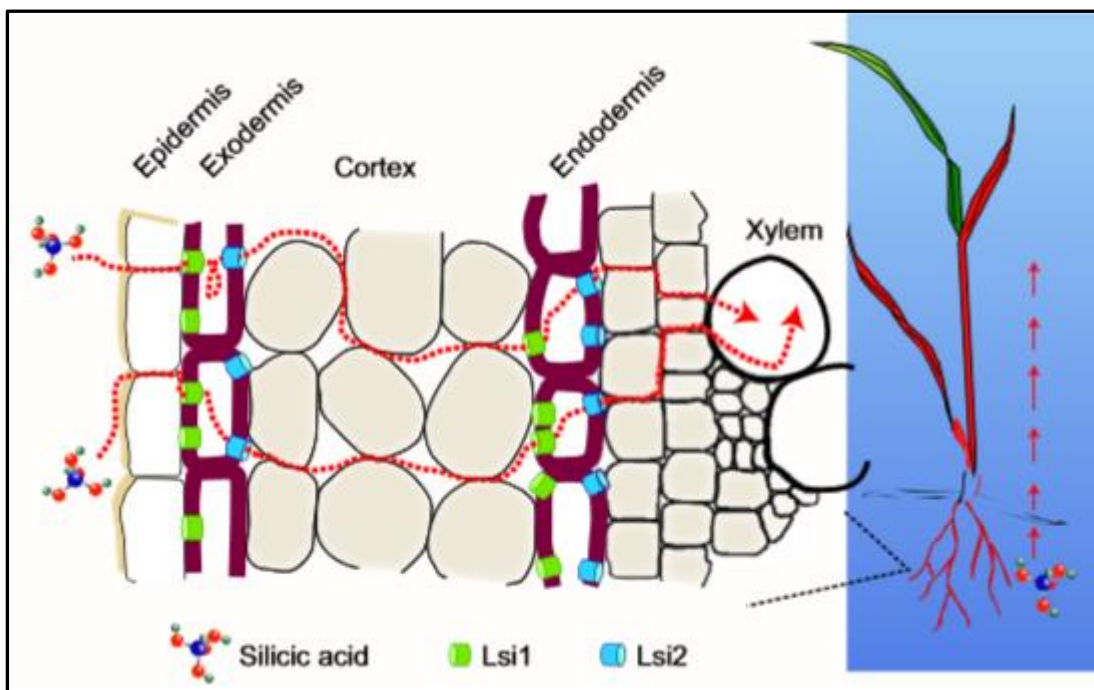


Figure 4 : Modèle de l'absorption de Si de la rhizosphère vers le xylème dans le riz (Deshmukh & Bélanger, 2016).

Lsi1 appartient à la superfamille des protéines de types aquaporines (aussi connue sous le nom de *major intrinsic proteins* (MIPs) (Ma et al., 2006). Les aquaporines facilitent le transport de l'eau et de solutés non chargés et de petite taille à travers les membranes cellulaires et se présentent sous la forme d'un sablier, composé de six domaines transmembranaires (TMs) et de deux domaines semi-TMs disposés en hélices (Murata et al., 2000). Les deux demi-hélices TM forment une constriction hébergeant deux domaines NPA¹. Les plantes accumulatrices possèdent cent neuf acides aminés (AAs) entre les domaines NPA contrairement aux plantes non accumulatrices qui en possèdent un de moins (cent huit) (Coskun et al., 2019; Deshmukh et al., 2015). Coskun et al. (2019) suggèrent, au vu des liens existants entre capacité à

¹ Un domaine NPA correspond à une suite d'acides aminés « asparagine-proline-alanine ».

accumuler le Si et composition de Lsi1, de classer les accumulateurs selon leur composition moléculaire.

Le mécanisme associé à Lsi2 reste encore incompris mais certains éléments ont été mis en exergue. Il est admis que Lsi2 appartient à une catégorie de transporteurs d'anions fonctionnant comme un antiport $H_4SiO_4^0/H^+$ (Ma et al., 2007).

Le modèle de transport passif/actif associé au riz est visualisable sur la figure 4. Lsi1 représente la protéine canal et Lsi2 représente le transporteur actif décrit ci-dessus. Une fois le chargement du xylème réalisé, l'acide silicique suit le flux transpiratoire le long du xylème. Bélanger et al. (2016) ont démontré que la quantité de Si foliaire était directement reliée à la capacité d'absorption racinaire en réalisant des greffes de parties aériennes sur des systèmes racinaires de différents cultivars de soja (expérience représentée en figure 5).

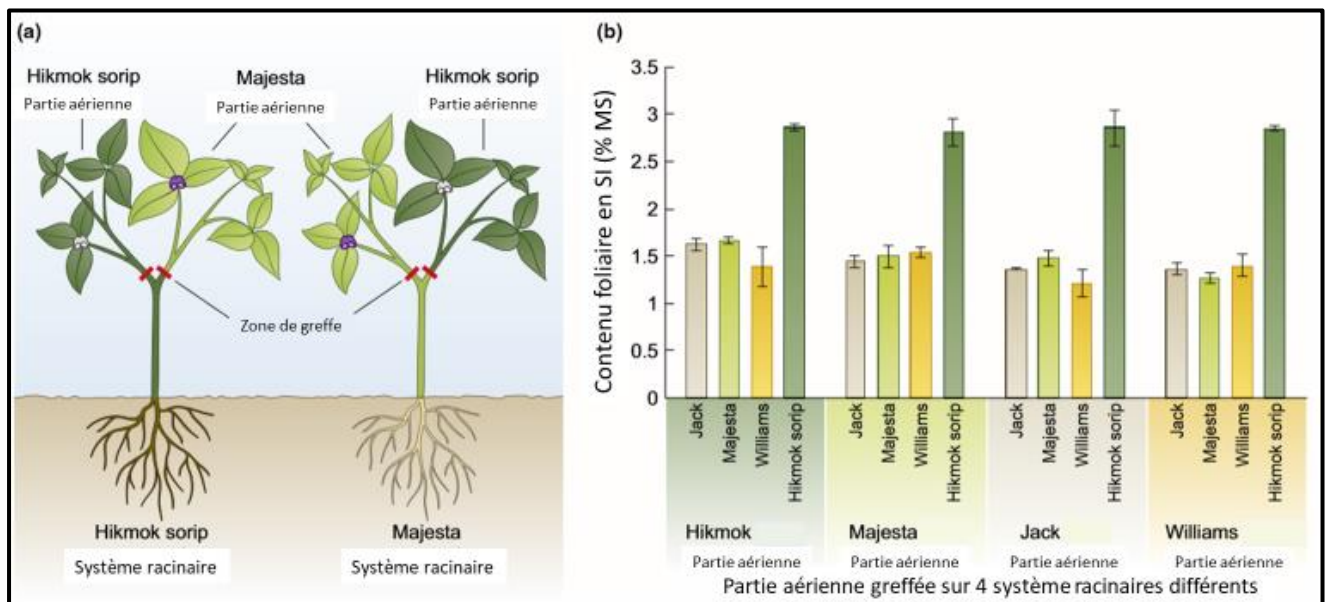


Figure 5 : Le contenu foliaire en Si (% MS) (MS : masse sèche) est fonction du génotype du système racinaire. (a) Représentation graphique de la méthode de bouturage. (b) Effets du génotype du système racinaire sur le contenu foliaire de quatre cultivars de soja greffés (adapté de Bélanger et al., 2016).

2.3.3 Transport et dépôt

Une fois arrivé dans le xylème, le Si est transporté le long du flux respiratoire des parties souterraines vers les parties aériennes de la plante. Pour ce faire, et afin d'éviter la polymérisation au vu des quantités importantes d'acide silicique, il y a complexation des molécules d'acide silicique avec des composés organiques (Mitani et al., 2005).

Aux terminaisons respiratoires, l'évaporation de l'eau provoque la saturation de la solution en H_4SiO_4^0 , menant à une précipitation sous forme de particules de silice amorphe (Raven, 2001), appelées les phytolithes (Smithson, 1956). La quantité de phytolithes retrouvée dans chaque organe est proportionnelle à l'âge de l'organe et à la quantité d'eau transpirée par ce dernier (Motomura et al., 2002).

2.3.4 Effets bénéfiques – hypothèse de l'obstruction apoplastique

L'ensemble des mécanismes de défense associés à l'accumulation de Si peut être expliqué par l'hypothèse de l'obstruction apoplastique proposée par Coskun et al. (2019) (Figure 6).

2.3.4.1 Effets au niveau racinaire (Figure 6a)

Dans les racines, les substances toxiques peuvent suivre les voies apoplastique et symplastique. L'accès au xylème est bloqué au niveau du cadre de Caspary pour ce qui est de la voie apoplastique, bien que des passages *bypass* peuvent y exister (Figure 6a scénario -Si). Les plantes riches en Si (scénario +Si) présentent un développement plus important du cadre de Caspary (Fleck et al., 2011) ainsi qu'un dépôt plus important de Si (sous forme de silice amorphe) au niveau de l'apoplasme (Gong et al., 2006) bloquant les *bypass* et diminuant la translocation des substances toxiques des parties souterraines aux parties aériennes.

2.3.4.2 Effets face au stress abiotique au niveau aérien (Figure 6b)

Le mécanisme décrit en 1.3.4.1 met en exergue une réduction de la quantité de substances toxiques arrivant des parties souterraines aux parties aériennes chez les plantes riches en Si (scénario + Si) par rapport aux plantes pauvres en Si (scénario -Si). Cette réduction entraîne une diminution de la production de dérivés réactifs d'oxygène et par conséquent une meilleure résistance aux effets néfastes liés aux stress oxydatifs tels que la diminution de la stabilité membranaire, la diminution de l'activité enzymatique, les mutations génétiques, la réduction de la croissance et de l'activité photosynthétique. Le dépôt de SiO_2 aérien confère également une résistance aux stress abiotiques tels que les dommages liés aux radiations et les pertes en eau.

2.3.4.3 Effets face aux stress biotiques : pathogènes (Figure 6c)

Coskun et al. (2019) (et références incluses) suggèrent que les dépôts de silice amorphes apoplastiques interfèrent avec (1) la libération et le transfert jusqu'au cytoplasme des effecteurs relatifs à leurs différents agresseurs, (2) et/ou avec la reconnaissance de l'hôte et les interactions effecteur-récepteur (e.g. RK sur le schéma Figure 6c). Rasoolizadeh et al. (2018) ont testé cette hypothèse en observant l'expression des effecteurs de l'hémibiotrophe *Phytophthora sojae* au

sein du soja. Leurs résultats montrent une diminution de l'expression des effecteurs dans les plantes approvisionnées en Si, combinée à une diminution du nombre de récepteurs, ce qui supporte l'hypothèse précitée.

2.3.4.4 Effets face aux stress biotiques : herbivores (Figure 6d)

La présence de silice amorphe au sein des tissus périphériques de la plante et l'application de Si directement sur les parties aériennes offrent également une résistance physique aux herbivores vertébrés (Massey & Hartley, 2006) et invertébrés (Reynolds et al., 2009). Coskun et al. (2019) suggèrent un mécanisme semblable au mécanisme présenté en 1.3.4.3 face aux invertébrés.

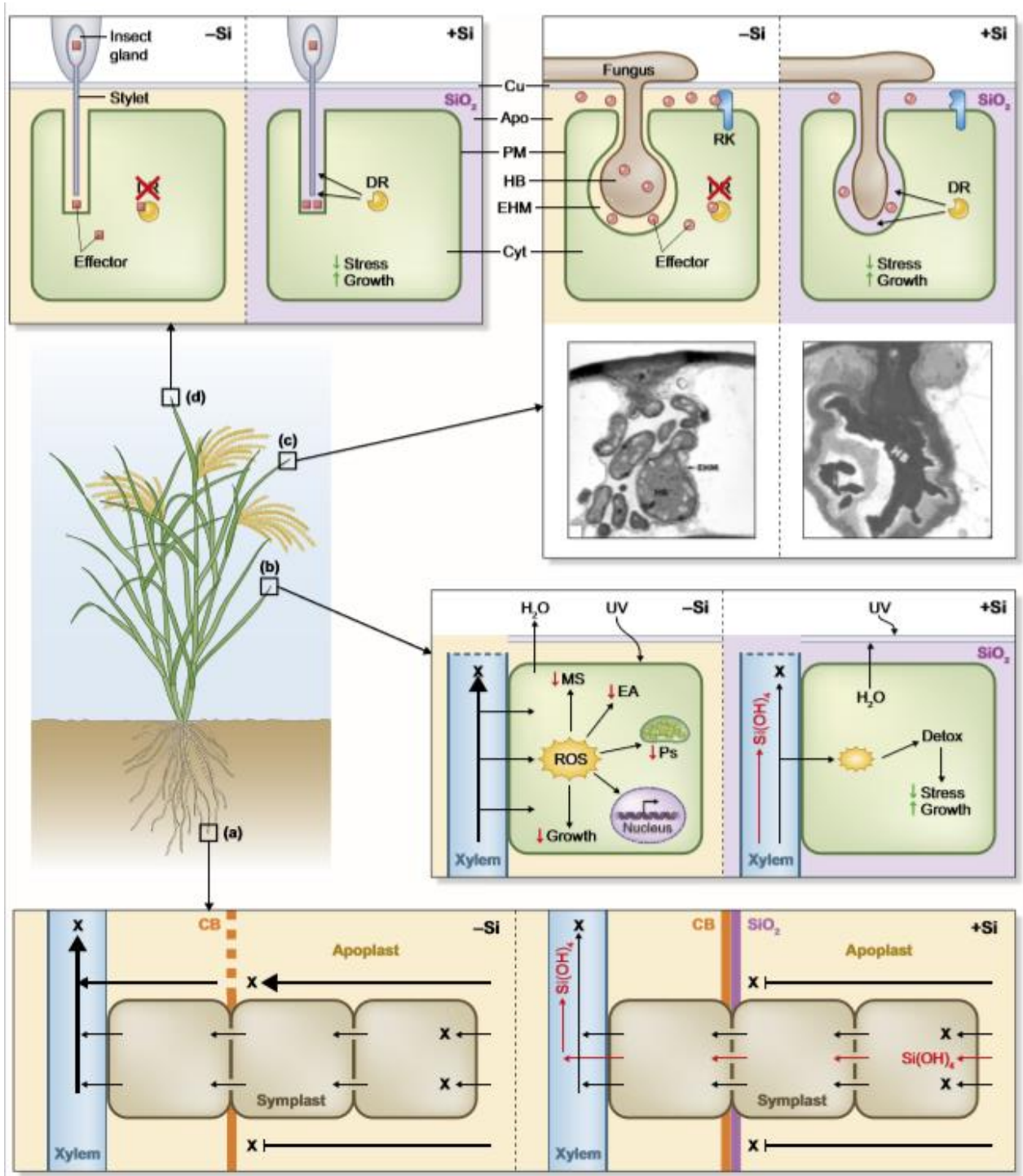


Figure 6 : Hypothèse de l'obstruction apoplastique (Coskun et al., 2019) (a) X : substance toxique ; CB : cadre de Caspary (b) EA : activité enzymatique ; UV : ultraviolet ; MS : stabilité membranaire ; Ps : Photosynthèse ; ROS : dérivés réactifs d'oxygène ; Growth : croissance ; X : substance toxique (c) eff : effecteur ; cyt : cytoplasme ; RK : récepteur de type kinase ; DR : réponse défensive ; PM : plasmalemme ; apo : apoplasme ; HB : structure haustariale ; EHM : structure extra-haustariale.

2.4 Le bananier

2.4.1 Génomique

Les bananiers sont des monocotylédones du genre *Musa*, appartenant lui-même à la famille des *Musaceae*. Le genre *Musa* est divisé en quatre sections, en fonction du nombre de chromosomes et de la morphologie ([“https://www.bioversityinternational.org/banana-genebank/”](https://www.bioversityinternational.org/banana-genebank/) consulté le 24.01.19), dont les *Eumusa*. Les *Eumusa* possèdent onze chromosomes différents. La section *Eumusa* comprend dix à douze espèces différentes et regroupe la grande majorité des espèces cultivées. Le genre *Musa* peut être divisé en deux types d’un point de vue botanique : les espèces sauvages, non comestibles et possédant des graines, et les espèces cultivées, sans graine et comestibles. Les espèces sauvages sont diploïdes, de types AA ou BB. Ces variétés sexuées présentent un intérêt à la vue de leur résistance à différents stress biotiques et abiotiques ainsi qu’à la vue de la diversité génétique qu’elles ont permise. Les espèces sont classées en groupe selon leur ressemblance génétique et en sous-groupes qui rassemblent les différents cultivars issus d’un ancêtre commun. Les espèces cultivées sont généralement triploïdes (AAA, AAB et ABB) et issues de deux espèces sauvages principales : *Musa acuminata* et *Musa balbisiana*, dont les contributions sont indiquées respectivement par A et B (Lassois et al., 2009). Enfin, des espèces de *musaceae* appartiennent au sous-groupe *textilis*. Ces espèces présentent un intérêt agronomique de par leurs propriétés textiles. La contribution de ce groupe est indiqué par T (<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/textiles/16-autres.html#abaca>, consulté le 27.05.19).

2.4.2 Robustesse

D’une part, il est reconnu que les variétés constituées du génome A produisent des fruits de qualité et ce, à un haut rendement, ce qui corrèle avec les études génomiques qui montrent que ces espèces arborent plus de gènes participant à la qualité et à la production (Miao et al., 2017; Santos et al., 2018). D’autre part, les cultivars constitués du génome B supportent mieux les stress environnementaux tels que les variations de température et les pénuries d’eau (Davey et al., 2009).

Santos et al. (2018) ont voulu démontrer que la production de banane est limitée par des stress environnementaux causés par le changement climatique. Il en ressort que la tolérance aux stress biotiques et abiotiques est génotype-dépendante. Les variétés possédant le génome B présentent une expression plus importante des gènes liés:

- à la défense de la plante ;

- au contenu relatif en eau ;
- au taux de survie ;
- à la réalisation de la photosynthèse ;
- à la longueur des racines primaires.

2.4.3 Morphologie

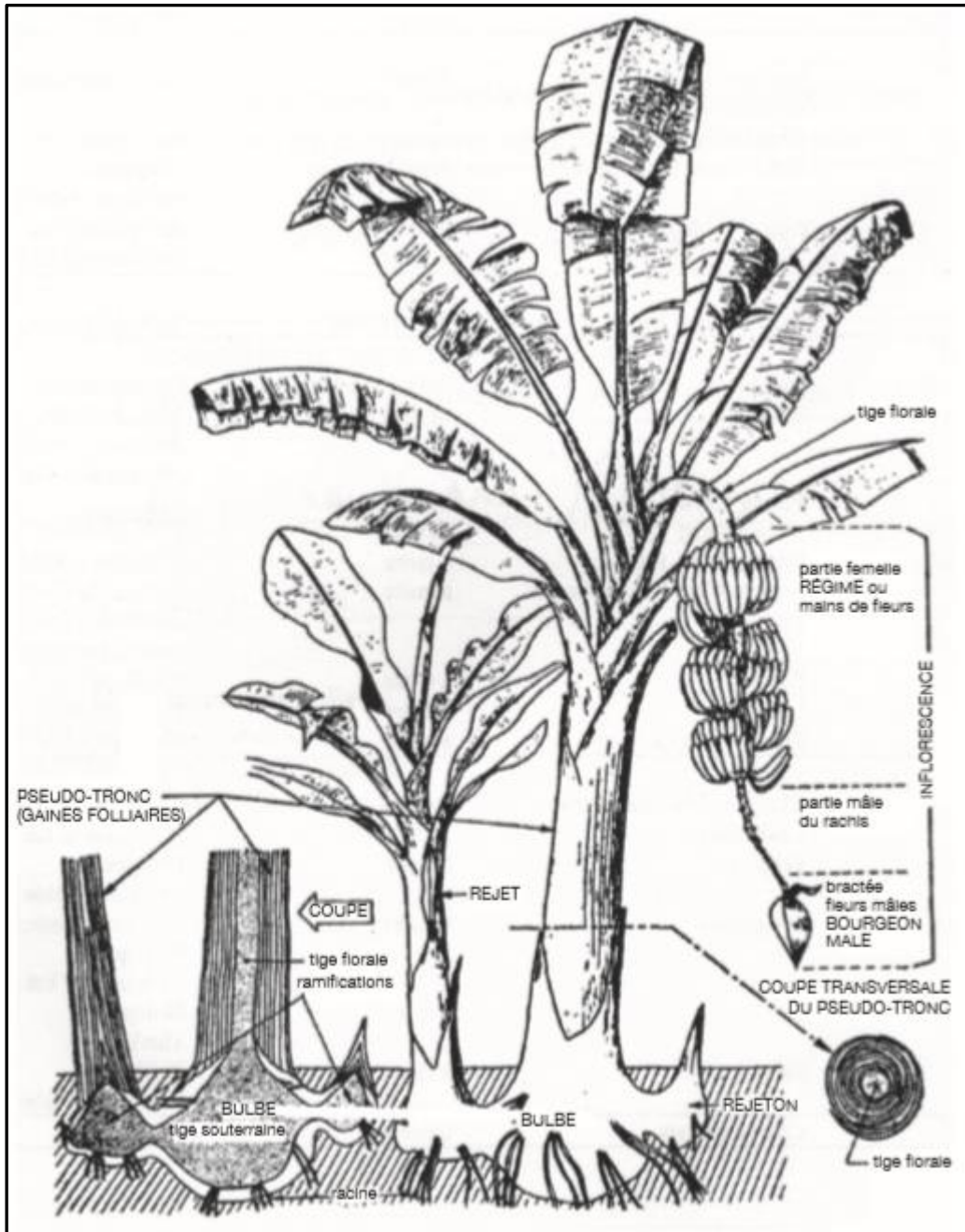


Figure 7 : Vue schématique du bananier (Champion, 1963).

2.4.3.1 *Partie souterraine*

La tige vraie, souterraine, appelée bulbe, constitue le lieu de formation des différents organes (feuilles, racines et inflorescences) (Price, 1995 ; Lassoudière, 2007). Le diamètre du bulbe d'un bananier du sous-groupe Cavendish varie entre 20 et 25 cm. Ce diamètre oscille entre 15 et 18 cm pour les espèces de plantains (AAB) (Price, 1995). Le système racinaire est large, peu profond et abondamment ramifié, comme dans le cas de nombreuses monocotylédones. Les racines possèdent également un faible pouvoir pénétrant et le volume de sol utilisable est donc fonction des propriétés physiques du sol (Champion, 1963).

2.4.3.2 *Partie aérienne*

Le bananier est une herbe géante de 1.5 m à 8 m de hauteur. Le pseudo-tronc est composé par l'emboîtement des gaines foliaires. Les feuilles les plus jeunes sont au centre et les plus âgées en périphérie. Les feuilles sont numérotées par convention, de la plus jeune à la plus âgée (Karamura & Karamura, 1995).

L'inflorescence est composée de la partie femelle, qui donnera le régime de bananes, et de la partie mâle, stérile et composée du rachis et des bractées (Champion, 1963).

2.4.4 Exigences environnementales

2.4.4.1 *Climat*

La croissance des bananiers, évaluée sur base de la fréquence d'apparition des feuilles et de la croissance des fruits, est optimale sous des températures allant de 25°C à 30°C (Ganry, 1973.). Les hautes températures n'impactent pas négativement sa croissance en absence de contrainte hydrique.

Au contraire, les températures basses peuvent mener à des baisses de rendement ou à la mort de la plante, en fonction de l'intensité et de la durée d'exposition au froid (Turner, 1995). L'émission des feuilles cessent en dessous d'une température de 11°C (Green & Kuhne, 1970).

Turner (1995) met également en évidence que le vent augmente l'évaporation et donc l'utilisation de la réserve en eau du sol par la plante et que la réduction de 50 % de l'incidence lumineuse ne réduit pas le rendement au niveau des tropiques.

2.4.4.2 *Sol*

Les bananiers sont cultivés sur une variété importante de types de sol, notamment des Andosols, Ferralsols, Vertisols ou Histosols. Les propriétés physiques du sol influençant la croissance racinaire sont la porosité, la portance (ces deux paramètres sont fonction de la

densité apparente), le drainage, la disponibilité en eau et la température du sol. Ainsi, selon les propriétés physiques du sol, les racines pourront atteindre une profondeur de cent cinquante cm ou au contraire, rester contraintes aux vingt premiers cm d'un sol (Delvaux, 1995). D'après Champion (1963), la profondeur généralement atteinte varie entre soixante et quatre-vingt cm de profondeur. Le sol joue également un rôle clé en ce qui concerne les besoins en minéraux des bananiers et plantains qui mobilisent des quantités importantes de minéraux. En effet, des pertes importantes peuvent avoir lieu au niveau des pools de minéraux disponibles pour la plante suite au drainage et au ruissellement. Les pertes sont les plus importantes durant les mois les plus humides (Delvaux, 1995). Godefroy (1975) estime que soixante à quatre-vingt-cinq % des fertilisants peuvent être perdus via les eaux de drainage et de ruissellement. Une méthode efficace pour éviter ce problème est le fractionnement des approvisionnements en fertilisants sur toute l'année pour le bananier (Godefroy & Dormoy, 1984).

2.4.4.3 Eau et nutriments

Les besoins en eau des bananiers varient de cinquante à cinq cent cinquante mm par mois en fonction du sol et des conditions climatiques (Simmonds, 1982). La résistance du bananier à la sécheresse est faible. Ses racines ont un faible pouvoir de succion et les stomates se ferment quand le limbe arrive dans une situation de déficit hydrique (Champion, 1963).

Le bananier requière des quantités importantes de minéraux fournis par le sol, les fertilisants ou les dépôts organiques. Cette culture mobilise des quantités de minéraux qui sont parmi les plus importantes et ses besoins en éléments minéraux majeurs sont généralement les suivants : potassium (K) > azote (N) > calcium (Ca) > magnésium (Mg) > phosphore (P) > soufre (S) (Martin Prével, 1984).

Les concentrations de ces éléments varient selon le type de cultivars, l'environnement (sol, eau, climat), les saisons, les organes et le stade dans le cycle de vie du bananier. Les minéraux peuvent être redistribués ou non au sein de la plante (par exemple : des vieilles feuilles aux jeunes feuilles) (Lahav, 1995).

2.4.5 Le bananier et le silicium

Le bananier est une espèce accumulatrice de Si (Ma & Takahashi, 2002 ; Henriët et al. 2006). Le Si joue un rôle protecteur contre les pathogènes racinaires (Vermeire et al., 2011) et foliaire (Kablan et al., 2012) (Henriët et al., 2006) chez le bananier.

Henriët et al. (2006) ont mis en évidence que :

- **Le Si n'a pas d'effet sur la croissance du bananier.**
- **En condition contrôlée, la disponibilité en DSi gouverne la quantité de Si dans les tissus de jeunes plants de bananes.**
- Il existe une **distribution marquée du Si dans les différents organes** (vieille feuille > limbe d'une jeune feuille > pétiole et nervure centrale d'une jeune feuille > pseudotrunc > racine). Cette distribution montre le rôle clé de la transpiration dans le transport et l'accumulation de Si.
- En utilisant des conditions optimales (nutrition via des solutions hydroponiques), et à **haute concentration de Si** dans la solution, le transport était dicté par le flux d'eau (**transport passif**) mais qu'à plus **faible concentration**, le transport causait une diminution de la concentration en solution, ce qui suggère l'existence d'un **transport actif**.

Henriet et al. (2008b) ont fait ressortir que :

- **Le contenu en PhSi, dans le bananier (*Musa acuminata* cv Grande Naine) et dans le sol, est gouverné par la réserve en minéraux primaires altérables**, et donc, plus généralement, par le degré d'altération du sol :
 - les contenus les plus importants en PhSi dans le sol (50-58 g.kg⁻¹) et dans la plante (6.9-7 g.kg⁻¹) sont observés dans les sols les moins altérés (TRB² = 207 cmol_c.kg⁻¹) ;
 - les contenus les plus bas en PhSi dans le sol (8-31g.kg⁻¹) et dans la plante (2.8-4.3 g.kg⁻¹) sont mesurés dans les sols les plus altérés (TRB = 32-101 cmol_c.kg⁻¹)¹) argileux et riches en oxydes secondaires.

Henriet et al. (2008a) ont démontré que le contenu en PhSi dans la feuille est positivement corrélé avec le Si total, le Si extrait au CaCl₂ et la réserve totale en minéraux altérables et que, par conséquent, le contenu en PhSi foliaire révèle l'état d'altération du sol.

² Le TRB correspond à la somme de Ca, K, Mg et Na total. Nous l'utiliserons comme paramètre indicateur de l'altération du sol sur base de Herbillon (1986).

3 Objectifs du mémoire

Le bananier est une espèce accumulatrice de Si (Henriet, 2008). Pourtant, au sein même de l'espèce, la capacité des différents cultivars à capter le Si et à l'accumuler sous forme de phytolithes peut varier du simple au septuple dans le limbe foliaire externe (Henriet, 2008).

À notre connaissance, le seul recensement connu de l'accumulation de Si foliaire au sein des différents cultivars de bananier a été réalisé par Henriet (2008), qui a quantifié ce paramètre sur soixante et un cultivars différents cultivés sur un même sol et sous des conditions environnementales homogènes. Face à ce manque de connaissance, une comparaison rigoureuse de l'accumulation en Si de ces mêmes cultivars, ou de cultivars très proches, sur deux sols extrêmement contrastés en termes de degré d'altération pourrait constituer une voie créative de recherche, en ce qui concerne l'accumulation de Si chez le bananier.

Pour ce faire, 2 objectifs principaux ont été fixés.

Le premier objectif consistera à **caractériser le pool de phytolithes (PhSi) de sols micro-agrégés, ferrallitiques (Ferrasols) ou riches en matériaux amorphes et pauvrement cristallins (Andosols).**

Les deux Andosols sont très contrastés :

- Un jeune Andosol est peu altéré (situé à Njombé, Cameroun) ;
- Un Andosol est fortement altéré (situé à Neufchâteau, Guadeloupe).

Le pool de PhSi du sol est un fournisseur clé du pool de DSi dans le sol, source de Si pour le bananier.

Les collections *in vivo* que nous étudierons seront établies sur ces Andosols.

En considérant qu'à un stade avancé d'altération, la boucle biologique du Si est réduite en milieu cultivé sous climat tropical humide (Vander Linden & Delvaux, 2019), nous émettons l'hypothèse que le pool de PhSi des sols les plus altérés (Neufchâteau) sera moins élevé.

Parallèlement à la quantification des PhSi, une discussion quant à la méthodologie à appliquer pour quantifier les PhSi sera développée. Cette approche visera à évaluer l'impact de différents prétraitements et de la constitution du sol sur la quantification en phytolithes.

Les considérations méthodologiques et la caractérisation des pools de PhSi seront développées dans la Partie 1.

Le second objectif de ce mémoire consistera à **caractériser le contenu en Si de différents cultivars de bananiers croissants sur les deux Andosols très contrastés.**

Pour ce faire, la méthodologie consistera à quantifier le contenu en Si localisé dans le limbe externe de feuilles de différents cultivars issus de collections *in vivo* localisées à Neufchâteau, Guadeloupe (jeune Andosol peu altéré) et à Njombé, Cameroun (Andosol fortement altéré).

Nos hypothèses sont basées sur trois facteurs principaux :

- Le pool de Si disponible pour la plante (DSi) est ~4 fois plus important à Njombé qu'à Neufchâteau. En condition contrôlée, l'apport en DSi dans la solution gouverne la quantité de Si retrouvée dans les tissus végétaux de jeunes plants de bananiers (Henriet et al., 2006). Nous pouvons donc nous attendre à ce que le transfert de Si du sol vers la plante, pour un même cultivar, soit contrôlée par la quantité de DSi du sol et par la quantité d'eau transpirée par la plante.
- Les cultivars accumulant des quantités plus importantes de Si présentent des aptitudes supérieures en termes de transport actif.
- Les cultivars d'un même génotype possèdent un bagage génétique commun. Les cultivars d'un même sous-groupe possèdent des similitudes génétiques encore plus importantes.

Considérant ces trois facteurs, nos hypothèses sont les suivantes :

- Le **contenu foliaire en Si** pourrait être **plus important pour les bananiers du Cameroun**, là où la quantité de DSi est plus importante.
- **Pour les cultivars ayant une faible aptitude à prélever le Si, la différence de contenu foliaire en Si entre le site très altéré et le site peu altéré pourrait être plus marquée.** Cette hypothèse se base sur le fait que, pour ces cultivars, le transport actif est limité et ne peut donc pas compenser les faibles concentrations en Si dissout dans le site très altéré par un transport actif.
- Les **cultivars présentant une proximité génétique** importante pourraient présenter une aptitude proche à accumuler le Si, notamment en termes de transport actif, et donc présenter une **concentration en Si foliaire proche.**

Ces hypothèses seront discutées dans la Partie 2.

4 Sites d'études

4.1 Collections

Une collection regroupe une diversité d'espèces en vue de recenser et de maintenir une diversité génétique. La biodiversité peut être maintenue sous forme de collections de travail au champ (*in vivo*) et/ou en culture *in vitro* (CRB Plantes tropicales, consulté le 16.05.19). Le matériel végétal et pédologique utilisé provient de 2 collections *in vivo* situées à Njombé, Cameroun et à Neufchâteau, Guadeloupe.



Figure 8 : Localisation de nos deux stations d'étude à l'échelle terrestre et régionale ("GADM³").

³ Global ADMinistrative Area (base de données des contours vectoriels des frontières administratives développée par Robert Hijmans de l'université de Californie).

4.2 Station de Neufchâteau

Les variétés de la première collection proviennent de la collection *in vivo* du centre *CRB*⁴ *plantes tropicales des Antilles*. Cette collection est localisée dans les Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique), France. Le CRB regroupe cinq collections gérées par l'INRA⁵ et le CIRAD⁶, dont une collection regroupant quatre cent cinquante variétés de bananier (CRB Plantes tropicales, consulté le 16.05.19). Les échantillons proviennent de quatre parcelles situées au centre de recherche de Neufchâteau, Basse-Terre, Guadeloupe, France.

Le climat y est tropical humide (Chaperon et al., 1983). Les précipitations (P) annuelles à Neufchâteau sont de 3818 mm (période homogénéisée 1920-1978). Les précipitations sont les plus élevées durant les mois allant d'août à octobre. Les mois les plus secs sont ceux de février et mars.

Le sol de Neufchâteau s'est développé à partir de dépôts de cendres volcaniques du quaternaire (Colmet-Daage & Gautheyrou, 1974), provenant du volcan actif *La Soufrière* (1467 m d'altitude) (Colmet-Daage et al., 1965). Les dépôts sont de composition dacitique-andésitique avec le plagioclase, le pyroxène et des minéraux amorphes volcaniques ferromagnésiens pour minéraux altérables principaux (Ndayiragije, 1996 ; Dagain et al., 1981).

Cet Andosol a été formé en conditions d'excès d'eau (Précipitation >> évapotranspiration potentielle (ETP)). Ces conditions mènent à une désilicification et à la formation d'une phase pauvrement cristalline (principalement des allophanes⁷). **Le sol de Neufchâteau est fortement désilicifié. Il présente un contenu en gibbsite important, indicateur d'une désilicification avancée** (Ndayiragije, 1996). Les Andosols guadeloupéens ont été utilisés durant une longue période pour la culture bananière et ont donc été fertilisés avec des amendements riches en K, Ca et Mg (Dorel et al., 2000).

4.3 Station de Njombé

Les échantillons de la deuxième collection *in vivo* proviennent du CARBAP⁸, situé à Njombé, au Cameroun. Le climat y est tropical humide. Une longue saison des pluies s'étend sur neuf

⁴ Centre de ressources biologiques.

⁵ Institut national de recherche agronomique.

⁶ Organisme français de recherche agronomique et de coopération internationale pour le développement durable des régions tropicales et méditerranéennes.

⁷ L'allophane est une fraction minérale présentant un arrangement cristallin à courte distance. il est décrit comme faisant partie de la phase pauvrement cristalline du sol. La même remarque est d'application pour l'imogolite (Theng, 2012).

⁸ Centre Africain de Recherches sur Bananiers et Plantains.

mois, de mars à novembre, et alterne avec une courte saison sèche qui s'étend de décembre à février. Les précipitations annuelles varient entre 2500 et 2900 mm et les températures annuelles varient entre 24 et 27 °C (Henriet, 2008). La station se trouve dans la vallée du fleuve Mungo.

Le sol s'est développé sur des roches basaltiques-andésitiques du quaternaire récent (voire quasi contemporain). **Le sol est composé de jeunes cendres volcaniques** et est classé comme Andosol dystrique par le "World reference base for soil resources" (1998). La fraction minérale est composée en majorité de plagioclase calcique et de minéraux ferromagnésiens et consiste en un sol modérément altéré pour la région ($TRB^9 = 397 \text{ cmol}_c.\text{kg}^{-1}$) car la séquence d'altération dans la vallée du Mungo exhibe des TRB allant de $\sim 700 \text{ cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ pour les sols les moins altérés (Henriet, (2008) à $\sim 25 \text{ cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ pour les sols les plus altérés (Delvaux et al., 1989). La fraction argileuse comporte des matériaux amorphes, pauvrement cristallins (allophane, imogolite¹⁰), des complexes Al-humus ou encore de la ferrihydrite (Driessen, 2001).

⁹ Le TRB correspond à la somme de Ca, K, Mg et Na total. Nous l'utiliserons comme paramètre indicateur de l'altération du sol sur base de Herbillon (1986).

¹⁰ L'imogolite est une fraction minérale présentant un arrangement cristallin à courte distance. Il est décrit comme faisant partie de la phase pauvrement cristalline du sol. La même remarque est d'application pour l'allophane (Theng, 2012).

4.4 Comparaison des 2 sites

Tableau 1 : Comparaison des deux sites hébergeant les collections *in vivo* de bananiers sur base d'éléments géographiques, hydrographiques et pédologiques. CEC : capacité d'échange cationique. TRB : réserve totale en bases (les références sont incluses dans le tableau).

Paramètres	Guadeloupe	Cameroun	Références
Localité	Neufchâteau	Njombé	
Coordonnées GPS	16°04'49.7"N 61°36'06.8"W	4°33'17.0"N 9°37'41.8"E	
Type de sol	Andosol perhydraté	Andosol Dystrique	(Colmet-Daage and Lagache, 1969) "World reference base for soil resources," 1998
Altitude [m]	265-324	80	
Précipitation [mm]	3818	2500-2900	(Chaperon et al., 1983; Henriët, 2008)
Evapotranspiration [mm]	1100-1300	1800	(Chaperon et al., 1983; Mboula, 2014)
Minéraux argileux	Allophane, gibbsite, minéraux 2:1 (hydroxyde d'Al inter-feuillets)	Allophane, imogolite, ferrihydrite	(Colmet-Daage et al., 1965; Colmet-Daage & Gautheyrou, 1974; Delvaux et al., 1989; Henriët, 2008; Ndayiragije, 1996)
pH (H₂O) sol	5,8	6	(Henriët, 2008)
CEC [cmolc.kg⁻¹]	45	40,6	(Henriët, 2008)
TRB [cmolc.kg⁻¹]	86	397	(Henriët, 2008)
Si total sol [g.kg⁻¹]	158	184	(Henriët, 2008)
Si extractible au CaCl₂ du sol¹¹ [mg.kg⁻¹]	18,7	77	(Henriët, 2008)

Le Tableau 1 permet de mettre en exergue deux variables permettant de différencier les deux sites.

Au niveau de l'altération : le TRB est ~5 fois supérieur à Njombé qu'à Neufchâteau, démontrant un degré d'altération plus avancé du sol du site guadeloupéen.

Au niveau de la disponibilité en Si pour la plante : le CaCl₂ extrait ~4 fois plus de Si des sols de Njombé que de ceux de Neufchâteau. La quantité de Si disponible pour la plante est donc théoriquement ~4 fois plus importante au Cameroun. En Guadeloupe, la quantité de Si extraite au CaCl₂ de 18.7 mg.kg⁻¹ pourrait être limitante ou non pour le bananier dès lors qu'aucune valeur limite n'a été définie pour le bananier. Pour la canne à sucre (espèce accumulatrice de

¹¹ Le Si extrait au CaCl₂ est considéré comme le Si biodisponible dans le sol par Sauer et al. (2006).

Si), Haysom & Chapman (1975) ont identifié une valeur critique de Si extrait au CaCl_2 de 10 mg.kg^{-1} . La valeur critique pour le riz (espèce accumulatrice de Si) a été définie à 60 mg.kg^{-1} par Imaizumi & Yoshida (1958) et à 24 mg.kg^{-1} par Korndörfer et al. (2001).

Partie 2 - Quantification des pools de phytolithes de sols micro-agrégés et riches en minéraux amorphes

1 Matériels et méthodes

1.1 Matériels – échantillons de sol

Les échantillons de sol sont des échantillons de surface (profondeur d'échantillonnage dans Tableau 2) provenant de Guadeloupe, du Cameroun et du Congo. Ainsi, des sols provenant d'Andosols de Guadeloupe (AG), d'Andosols du Cameroun (AC), de Ferralsols du Cameroun (FC) et de Ferralsols du Congo (FCo) ont été prélevés (Tableau 2). Les Andosols de Guadeloupe (AG1, AG2, AG3) proviennent de bananeraies de Neufchâteau et sont des échantillons composites. AG1 et AG2 sont composés de dix échantillons pris au pied de dix cultivars *Musa acuminata* cv Grande Naine (group AAA, Cavendish, banane dessert) (au stade de floraison) sur les sites d'étude Bureau 3 et Esperance pomme. AG3 est un composite des dix sites d'études (bananeraies) situés à Neufchâteau.

Les sols AC1 (Cameroun Calcutta), AC2 (Cameroun grande naine) et AC3 (Cameroun textilis) proviennent de la collection in vivo de Njombé et sont des échantillons composites. Pour chaque composite, trois échantillons ont été prélevés à 50 cm du pied des bananiers échantillonnés.

Les sols FCo1 et FCo2 sont des sols ferralitiques respectivement jaune et rouge. Ils sont très sableux au touché-toucher.

Les sols FC1, FC2 et FC3 sont des sols ferralitiques micro-agrégés originaires du Cameroun. Ils exhibent une couleur rouge. Nous pouvons nous attendre à une grande quantité d'oxydes de fer en leur sein. Ces sols sont les seuls présentant une végétation naturelle et ne sont pas cultivés, contrairement aux huit autres sols.

Tableau 2 : Référencement des échantillons de sols sur base géographique et pédologique.

Identifiant labo	Pays	Localis.	Parcelle	Alt [m]	Prof [cm]	Type de sol
AG1	Guadeloupe	Neufchâteau	Bureau 3	265	0-20	Andosol, altération avancée
AG2	Guadeloupe	Neufchâteau	Mix	288	0-20	Andosol, altération avancée
AG3	Guadeloupe	Neufchâteau	Esperance Pomme	324	0-20	Andosol, altération avancée
AC1	Cameroun	Njombé	Calcutta	80	0-20	Andosol, faible altération
AC2	Cameroun	Njombé	Grande Naine	80	0-20	Andosol, faible altération
AC3	Cameroun	Njombé	Textilis	80	0-20	Andosol, faible altération
FC1	Cameroun	Montagne Bambouto	P2	1500	0-6	Sol ferrallitique rouge
FC2	Cameroun	Montagne Bambouto	P4	2000	0-25	Sol ferrallitique rouge
FC3	Cameroun	Montagne Bambouto	P11	1700	0-22	Sol ferrallitique rouge
FCo1	Congo	Buta	Longa pk12	420	0-15	sol ferrallitique jaune
FCo2	Congo	Buta	Campus Zabea	420	0-20	sol ferrallitique rouge

1.2 Méthodes – quantification des phytolithes

Les phytolithes sont dissous en conditions alcalines (Frayse et al., 2009, 2006). La quantification chimique des phytolithes est dès lors communément réalisée à l'aide d'un réactif alcalin (Sauer et al., 2006). Dans ce travail, l'extraction sera réalisée au Na_2CO_3 0.1 M. De façon à approcher le plus précisément possible le pool de phytolithes, nous avons réalisé l'extraction alcaline sur des échantillons ayant subi différents prétraitements :

- **Echantillons prétraités successivement à l' H_2O_2 , au dithionite-citrate-bicarbonate (DCB) et à l'oxalate à l'obscurité (Méthode 1);**
- **Echantillons prétraités à l'oxalate à l'obscurité (Méthode 2);**
- **Echantillons non-prétraités (Méthode 3).**

1.2.1 Comparaison des méthodes

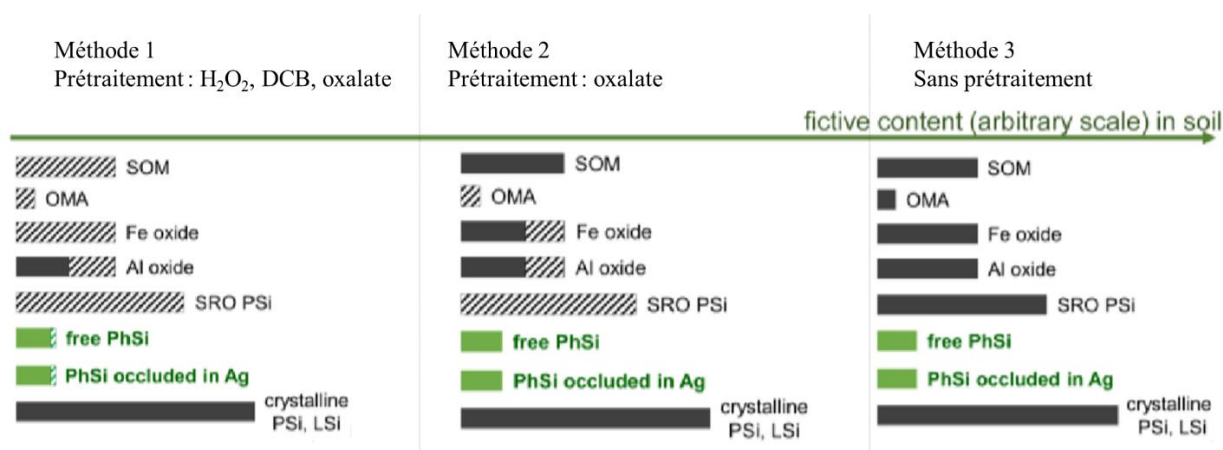


Figure 9 : Schéma de la composition fictive du sol préalable à l'extraction au Na_2CO_3 . Les parties hachurées représentent les composants dissous par les prétraitements. SOM : matière organique du sol ; OMA : complexes organo-minéraux ; SRO : minéraux à organisation cristalline à courte distance ; PSI : silicates pédogéniques ; LSi : Silicates lithogéniques (Vander Linden, 2019).

La Figure 9 montre l'impact des trois prétraitements sur les différents pools du sol. Vander Linden (2019) met en évidence que la méthode 1 pourrait diminuer la quantité de phytolithes mesurées par rapport à la méthode 2 suite à la méthode DCB. En effet, avec cette extraction, le pool de PhSi pourrait subir une dissolution liée à la température élevée (75°C) et à l'alcalinité de la solution (pH 9) qui favorise la dissolution des phytolithes (Frayse et al., 2009, 2006). Une partie des oxydes d'Al pourrait également être dissoute durant l'extraction DCB, vu le pH élevé de cet extractant. Les composés silicatés amorphes, qu'ils soient de nature pédogénique ou lithogénique, se dissolvent également en conditions alcalines. Par conséquent, dans les sols composés de ces minéraux, la méthode 3 ne permet pas d'estimer précisément le pool de phytolithes.

Les manipulations propres à chaque méthode seront développées aux points 1.2.3-6.

L'intérêt d'utiliser ces trois méthodes pour mesurer le pool de PhSi réside dans le fait que les Andosols étudiés dans cette étude présentent de nombreux composés qui se dissolvent à pH alcalin tels que les verres volcaniques, les allophanes, les complexes Al-humus, les oxydes d'Al pauvrement cristallins et la gibbsite (Vander Linden, 2019 et références incluses). Les prétraitements proposés dans les méthodes 1 et 2 permettent donc de s'affranchir d'une partie de ces composés avant de réaliser l'extraction alcaline, de façon à approcher le plus précisément possible le pool de PhSi. De plus, ces sols étant fortement micro-agrégés, il est probable qu'une part des PhSi du sol soit piégée dans ces agrégats et protégée de la dissolution

par la solution alcaline. Ces prétraitements ont dès lors aussi pour vocation de détruire les micro-agrégats du sol avant de réaliser l'extraction alcaline.

1.2.2 Manipulations préliminaires

Préliminairement aux manipulations, 3 g de chaque échantillon ont été broyés à l'aide d'un pilon et d'un creuset et séchés dans une étuve à 60°C pendant 48h.

1.2.3 H₂O₂

Le traitement à l'H₂O₂ vise à la **destruction de la matière organique du sol par une réaction d'oxydation**. Ce traitement vise à libérer un potentiel pool de phytolithes coincés dans des agrégats impliquant de la matière organique.

Pour chaque échantillon, 0.75 g de sol ont été mélangés avec environ 15 ml d'une solution H₂O₂ 6%, tout d'abord à température ambiante, pour éviter une réaction trop importante puis dans un bain-marie à 60°C. La solution H₂O₂ 6% a été renouvelée régulièrement jusqu'à ce que la réaction cesse. Les échantillons étaient ensuite séchés et pesés pour déterminer la perte en poids.

1.2.4 DCB

La méthode d'extraction au dithionite-citrate tamponné au bicarbonate de sodium (pH 9) **libère les formes libres de fer (Fe_d) (formes non liées au réseau de silicates primaires et secondaires, par exemple les complexes ferro-humiques et les oxydes de fer)**. Les conditions de pH (pH 9) et de température (75°C) de l'extraction au DCB sont favorables à la dissolution des phytolithes (Frayssé et al., 2006).

Cette méthode a été réalisée sur les échantillons prétraités au H₂O₂. Pour chaque échantillon, 0.75g de sol prétraités ont été mélangés avec 40 ml de citrate de Na 0.3 M tamponné par du bicarbonate de sodium et placés dans un bain marie à 75°C. Nous avons ensuite ajouté trois fois 0.75 g de dithionite de Na à chaque échantillon en mélangeant. La solution a été récupérée pour doser le Si, l'Al et le Fe à l'ICP-AES¹². Le sol restant a été récupéré, séché dans une étuve à 60°C pendant 48 h et broyé.

¹² Inductively Coupled Plasma-Atomic Emission Spectrometry.

1.2.5 Oxalate à l'obscurité

L'extraction à l'oxalate d'ammonium **dissout les phases pauvrement cristallines¹³ (allophane, imogolite), les complexes organo-minéraux et les oxydes de Fe amorphes (ferrihydrite).**

Pour les échantillons prétraités à l' H_2O_2 et au DCB (Méthode 1) et pour les échantillons non-prétraités (Méthode 2), 0.4 g de sol ont été mélangés avec 40 ml d'une solution d'oxalate d'ammonium tamponnée à pH 3. Ils ont ensuite été agités durant 4 heures à l'obscurité. Les phytolithes étant stables à pH 3 (Frayssé et al., 2006), le pool de phytolithes ne devrait pas être impacté par cette manipulation. Les échantillons ont ensuite été centrifugés ($t=10\text{min}$; $4000\text{ tr}\cdot\text{s}^{-1}$). La solution a été récupérée pour doser le Si, l'Al, le Fe, le Ca, le Mg et le Mn à l'ICP-AES. Le sol a été récupéré et séché dans une étuve à 60°C pendant 48 h.

1.2.6 Na_2CO_3

1.2.6.1 Méthodes d'extraction au Na_2CO_3

30 mg de chaque sol prétraité au H_2O_2 , DCB, oxalate (Méthode 1), prétraité à l'oxalate uniquement (Méthode 2) et non prétraité (Méthode 3), ont été mélangés à 40 ml de Na_2CO_3 0.1 M (pH 11.2) et placés dans un bain marie à 85°C . Un millilitre du surnageant a été prélevé après 15 min, 1h, 2h, 3h, 4h, 5h et 6h, dilué dix fois avec de l'eau milli-Q et acidifié avec 50 μl de HNO_3 15 M. Les éléments Si, Al et Fe ont ensuite été dosés par ICP-AES.

1.2.6.2 Estimation du pool de Si amorphe : courbes temps-extraction

DeMaster (1981) a développé une méthode permettant d'estimer le pool de Si amorphe (ASi) via la cinétique d'extraction au Na_2CO_3 . Cette extraction dissout les minéraux silicatés amorphes (incluant les phytolithes) et les minéraux faiblement cristallins rapidement. Au contraire, les minéraux silicatés cristallins (CSi) subissent une dissolution lente et linéaire durant toute l'extraction. De ce fait, une extrapolation sur l'axe des y ($t = 0$) de la régression linéaire des points ($\text{Si}_{\text{Na}_2\text{CO}_3}$; $t = 3, 4, 5$ et 6h) du graphe présenté en Figure 10 permet d'estimer le pool de Si provenant des minéraux amorphes, cette partie linéaire représentant la dissolution du pool de minéraux silicatés cristallins.

Cette méthode est basée sur 2 hypothèses : la fraction minérale est dissoute de manière linéaire durant toute la manipulation ; les fractions amorphes sont entièrement dissoutes durant les trois premières heures.

¹³ Présentant une organisation cristalline à courte distance.

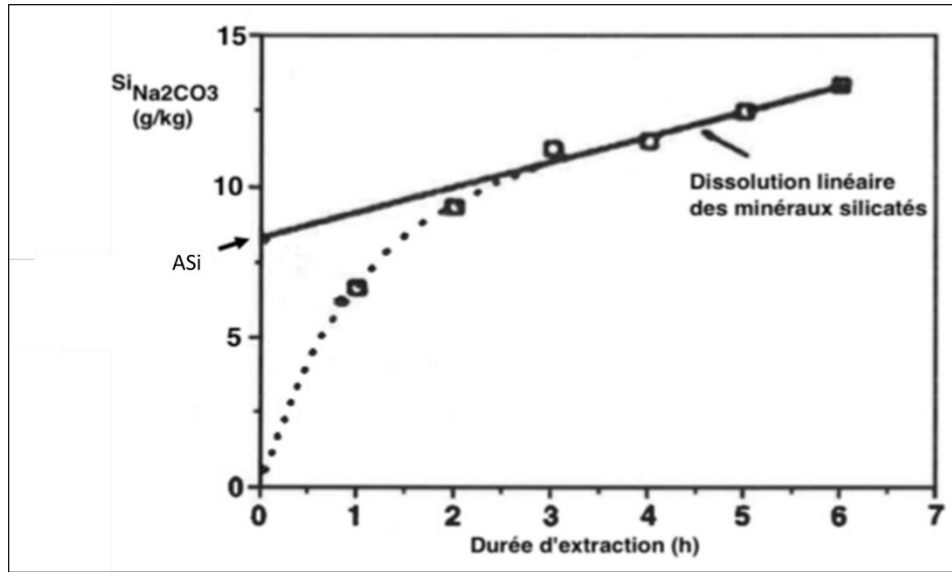


Figure 10 : Détermination du pool de ASi basée sur la méthode DeMaster (1981). ASi correspond au pool de matériaux amorphes extrait par le Na_2CO_3 .

1.2.6.3 Estimation du pool de phytolithes : méthode de Clymans

Clymans et al. (2015) ont développé une méthode permettant d'estimer le pool de phytolithes (PhSi) via l'extraction au Na_2CO_3 dans des sols riches en verres volcaniques. Cette méthode se base sur les hypothèses que (a) le rapport Si/Al des verres volcaniques ISi correspond au rapport Si/Al solide du sol (équation 1) et (b) aucun Al n'est extrait du pool de PhSi (équation 2 et 3), ce qui mène à une surestimation du pool de Al dans les verres, étant donné que de l'Al peut être présent dans le pool de PhSi (Kamenik et al., 2013 ; Van Cappellen et al., 2002).

La méthode de Clymans et al. (2015) est présentée ci-dessous en formalisme mathématique :

$$\left(\frac{\text{Si}}{\text{Al}}\right)_{\text{solide}} = \left(\frac{\text{Si}}{\text{Al}}\right)_{\text{ISi amorphe}} \quad (\text{hypothèse 1}) \quad (\text{Équation 1})$$

$$Al_{\text{Na}_2\text{CO}_3} = Al_{\text{solide}} + Al_{\text{BSi}} \text{ où } Al_{\text{BSi}} = 0 \quad (\text{hypothèse 2}) \quad (\text{Équation 2})$$

$$\text{Par conséquent : } Al_{\text{Na}_2\text{CO}_3} = Al_{\text{solide}} \quad (\text{Équation 3})$$

$$\text{On a donc : } Si_{\text{solide}} = \left(\frac{\text{Si}}{\text{Al}}\right)_{\text{solide}} \cdot Al_{\text{Na}_2\text{CO}_3} \quad (\text{Équation 4})$$

$$PhSi = Si_{Na_2CO_3} - Si_{solide} \text{ (Équation 5)}$$

1.2.7 Méthode statistique

Différentes analyses statistiques sont présentées dans la suite du rapport. Les indices suivant font référence à des méthodes de calcul statistique :

- L'indice ET désigne le calcul d'écart-type,
- L'indice MOY désigne les calculs de moyenne.
- L'indice T.TEST réfère à un test t de Student. Cette analyse statistique consistera en l'analyse de la p-valeur.
 - **Une p-valeur inférieure à 0.05 caractérise une différence significative entre deux moyennes.**
 - **Une p-valeur inférieure à 0.01 caractérise une différence hautement significative entre deux moyennes.**

Les indices suivants font référence aux différentes méthodes

- **M1 fait référence à la méthode 1 ;**
- **M2 fait référence à la méthode 2 ;**
- **M3 fait référence à la méthode 3.**

2 Résultats

2.1 Teneurs en Fe, Al et Si extraits au DCB

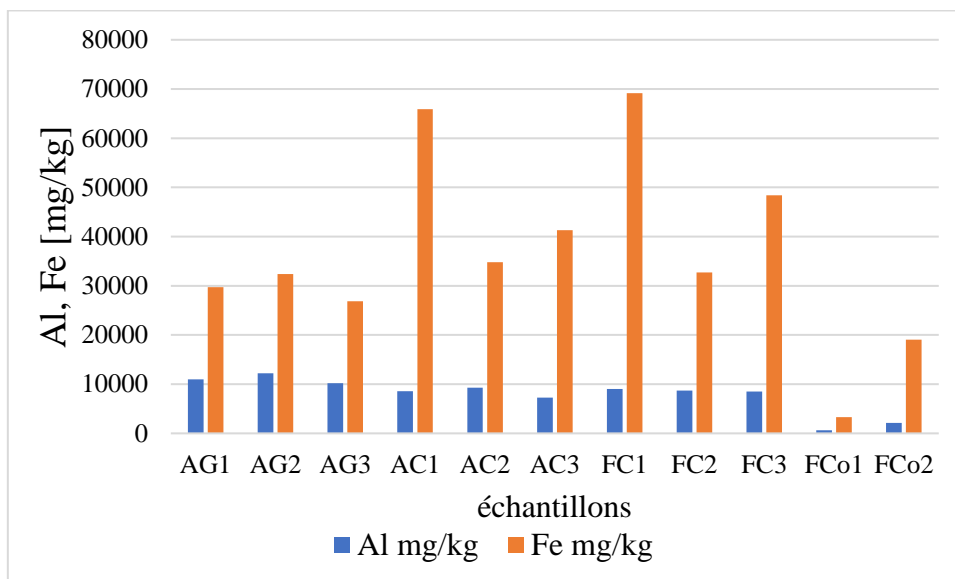


Figure 11 : Concentrations en Al et Fe extraits au DCB en mg par kg de sol

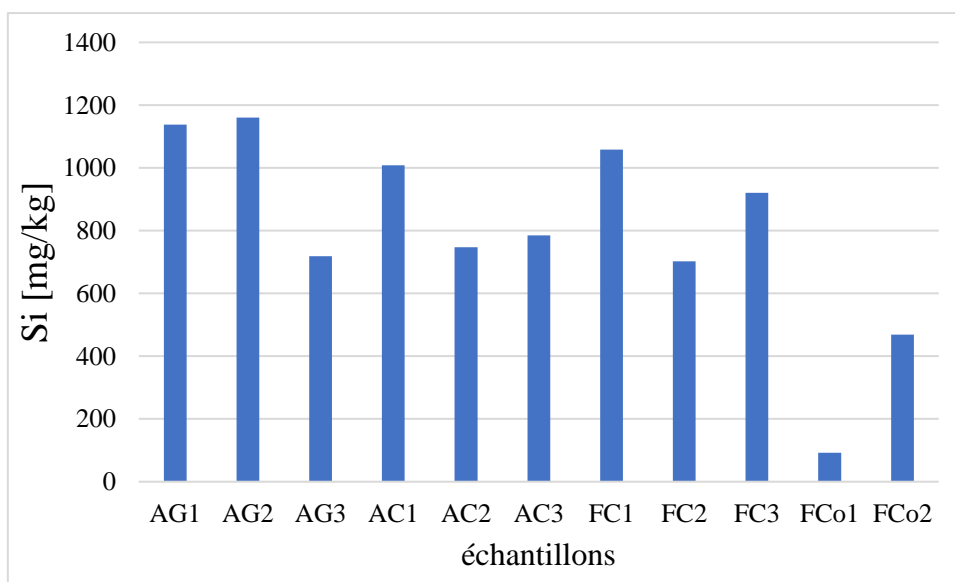


Figure 12 : Concentrations en Si extrait au DCB pour les différents échantillons.

L'extraction au DCB a été réalisée **après l'extraction à l'H₂O₂** pour la **M1**. Les **concentrations en Si, Al et Fe** extraient au DCB sont présentées sur les figures 11 et 12.

L'extraction DCB dissolvant majoritairement les oxydes de Fe, les concentrations sont les plus élevées pour le Fe, suivie par l'Al et le Si.

Nous pouvons remarquer que les concentrations en Fe, Al et Si sont les plus faibles pour les échantillons FCo (Ferralsols congolais).

2.2 Teneurs en Fe, Al et Si extraits à l'oxalate à l'obscurité

L'extraction à l'oxalate à l'obscurité est réalisée :

- **après les extractions à l'H₂O₂ et au DCB** dans le cas de la **M1** ;
- sur les **sols non prétraités** dans le cas de la **M2**.

Les concentrations (en mg/kg de sol) en Fe, Si et Al pour chacun des échantillons et pour chacune des méthodes sont présentées respectivement dans les figures 13, 14 et 15. Nous pouvons à nouveau remarquer que les concentrations pour FCo1 et FCo2 sont les plus faibles.

Extraction de l'Al

Les concentrations en Al -C(Al)- sont supérieures pour la M2 par rapport à la M1, à l'exception du sol AG2.

Pour les sols AC, la différence de C(Al) entre M1 et M2 est hautement significative (p-valeur < 0.01).

Extraction du Fe

Les concentrations en Fe -C(Fe)- des sols AG, AC et FCo sont supérieures pour la M2 par rapport à la M1. Ces différences de concentrations sont dues au prétraitement au DCB pour la M1, ayant éliminé le pool d'oxydes de Fe. Au contraire, deux échantillons des FC présentent une C(Fe) supérieures avec la M1.

- La différence de C(Fe) entre la M1 et la M2 pour les sols AC est hautement significative (p-valeur = 0.0013).
- Les C(Fe) extraites sont supérieures pour les sols AC par rapport aux sols AG tant pour la M1 que la M2. Cette différence est hautement significative pour la M2 (p-valeur < 0.01).

Extraction du Si

- Les concentrations en Si -C(Si)- extraites avec la M1 sont supérieures aux C(Si) extraites avec la M2 pour les sols AG.
- Pour les sols AC, au contraire, la C(Si) extraite est significativement supérieure pour la M2 (p-valeur < 0.05).

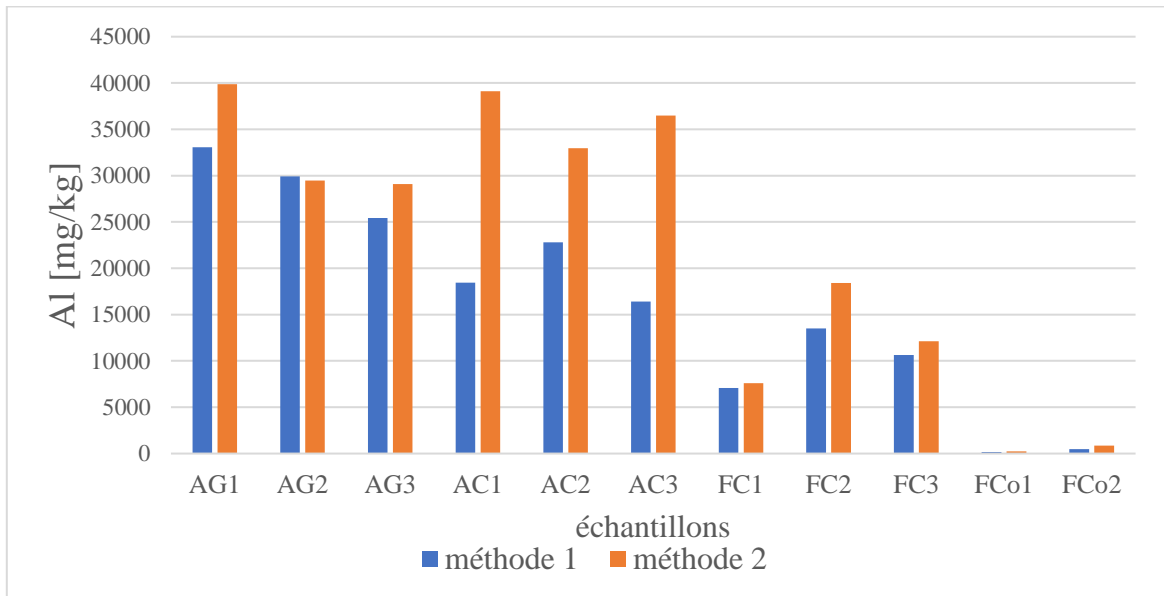


Figure 13 : Représentation graphique de l'extraction de l'Al par l'oxalate (méthode 1 et 2).

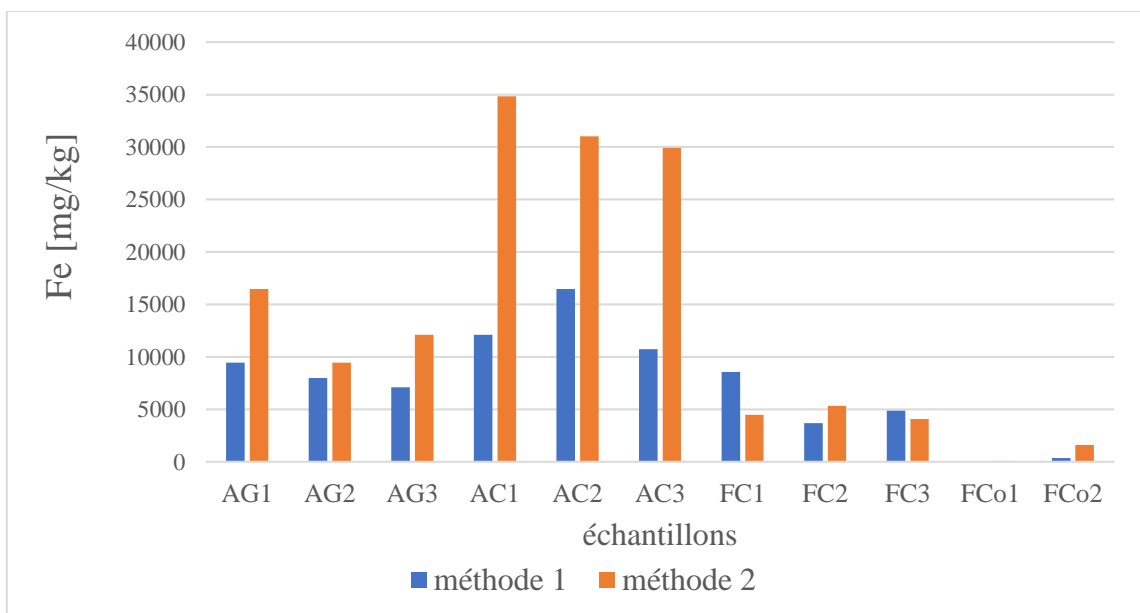


Figure 14 : Représentation graphique de l'extraction du Fe par l'oxalate (méthode 1 et 2).

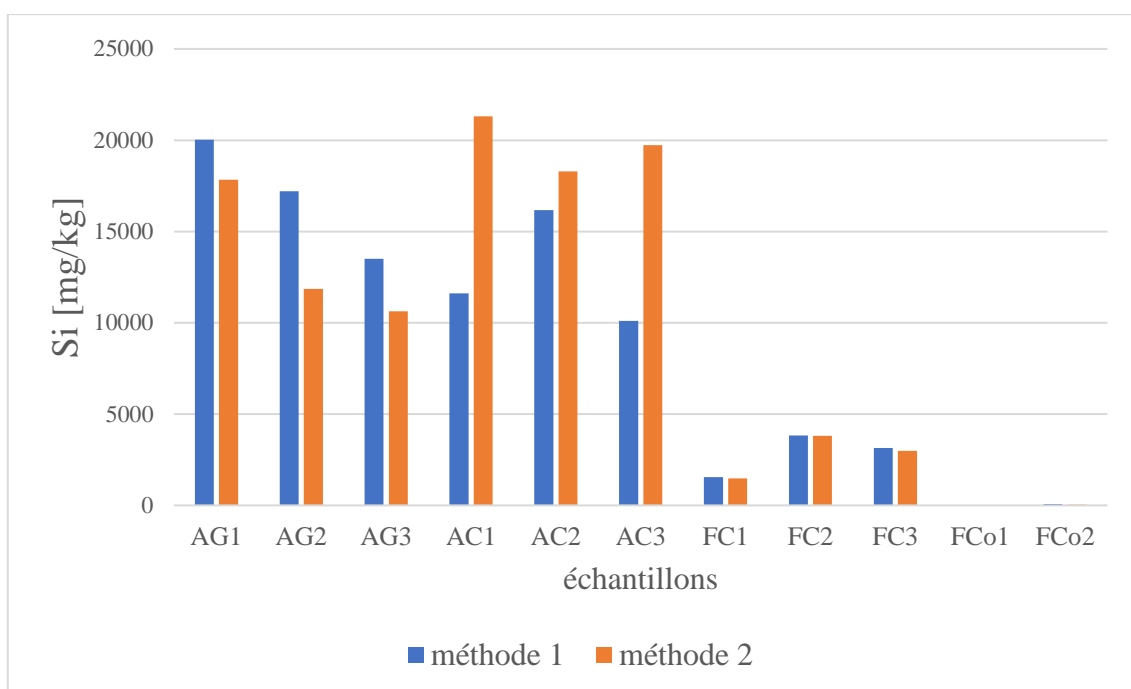


Figure 15 : Représentation graphique de l'extraction du Si par l'oxalate (méthode 1 et 2).

Indépendamment de la méthode, **les concentrations en Al, Fe et Si sont hautement significativement plus élevées dans les Andosols (AG et AC) que dans les Ferralsols (FC et FCo)** (p-valeur < 0.001). Cela démontre que le pool de Si amorphe est supérieur dans les Andosols que dans les Ferralsols.

Tableau 3 : Moyenne des concentrations extraites à l'oxalate pour les Andosols et Ferralsols. La méthode statistique utilisée est le test-t. Elle compare les moyennes des Andosols AG et AC à celles des Ferralsols FC et FCo. Les lettres minuscules montrent un écart significatif (p-valeur < 0.05) si elles sont différentes et non-significatif si elles sont les mêmes¹⁴.

Sols	Al (mg kg ⁻¹)	Fe (mg kg ⁻¹)	Si (mg kg ⁻¹)
Andosols	29426 aaa	16464 aaa	15689 aaa
Ferralsols	7109 bbb	3302 bbb	1691 bbb

¹⁴ Ici, trois lettres minuscules sont incluses dans le tableau pour les différences de concentration très hautement significatives (p-valeur < 0.001).

2.3 Teneurs en Si obtenues par l'extraction alcaline (Na_2CO_3): quantification des pools de ASi

Tableau 4 : Pools de Si amorphes (ASi) estimés via la méthode DeMaster (1981).

	ASi (M1) (mg kg^{-1})	ASi (M2) (mg kg^{-1})	ASi (M3) (mg kg^{-1})
AG1	2263	2307	3694
AG2	2560	3208	4064
AG3	1433	2323	5476
AC1	4302	7025	9360
AC2	5731	6640	7021
AC3	6144	6224	6474
FC1	3674	2614	4256
FC2	3242	4264	4354
FC3	4117	6708	6352
FCo1	1379	1381	682
FCo2	3390	3713	2100

Le tableau 4 présente les pools de ASi extrait au Na_2CO_3 calculés via la méthode de DeMaster (1981). Pour l'entièreté des échantillons, à l'exception de FC1 : **ASi(M1) < ASi(M2)**

Les pools extraits des sols AG et AC suivent systématiquement l'évolution suivante (les valeurs entre crochets représentent les minimums et maximums des valeurs calculées pour chaque méthode) :




$$\text{ASi(M1) [1433 ;6144]} < \text{ASi(M2) [2307 ;7025]} < \text{ASi(M3) [3694 ;9360]}$$













Lorsqu'on réalise une approche « méthode par méthode » pour les sols AG et AC, les pools estimés pour les sols AC sont systématiquement supérieurs aux pools estimés pour les sols AG (écart significatif pour les M1 (p-valeur = 0.0118) et M3 (p-valeur = 0.0470, écart hautement significatif pour la M2 (p-valeur = 0.0015)).


3 Discussion

3.1 Considérations méthodologiques quant à la quantification des phytolithes

3.1.1 Impact des prétraitements

Tableau 5 : Classification du Si extrait des phases amorphes, cristallines, adsorbées, dissoutes, faiblement cristallines et piégées (Cornelis et al., 2011; Vander Linden, 2019).  fait référence aux phases extraites par la méthode,  fait référence aux phases partiellement extraites par la méthode et  fait référence aux phases supposées extraites¹⁵. L'encadrement rouge correspond aux phases mesurées par la méthode de DeMaster (1981)

	CSi	CCD-Si	ASi		Si adsorbé	DSi	Si piégé	
	LSi/PSi	Imogolite Allophane	PhSi	ISi			<MO	<FeOx
H₂O₂ + DCB								
Oxalate								
Na₂CO₃								

 **ASi DeMaster**

Le tableau 5 met en évidence les phases dissoutes par les différents prétraitements. Il permet également de mettre en évidence que le pool d'ASi est composé des pools minéraux amorphes (PSi et LSi) ainsi que du pool de phytolithes (PhSi).

Le pool théorique estimé par la méthode de DeMaster (1981) est le pool de Si amorphe (ASi). Il est cependant judicieux de noter que dans un sol composé de pools multiples, le CCD-Si est inclus dans le calcul d'ASi, ainsi que le DSi et le Si adsorbé.

¹⁵CSi : Si présent dans la phase cristalline, ISi : Si inorganique, CCD-Si : Si présent dans la phase pauvrement cristalline (phase « cristalline à courte distance »), ASi : Si amorphe, PhSi : phytolithes, DSi : Si dissout, <MO : Si inclus dans les agrégats de matière organique, <FeOx : Si inclus dans les oxydes de Fe

Tableau 6¹⁶ : Pool de Si amorphe (ASi) estimés par la méthode de DeMaster (1981). Les valeurs présentées sont des moyennes par station. Pour un même échantillon, deux lettres minuscules différentes indiquent une différence significative entre les valeurs moyennes associées à chaque méthodes (calculé via un test t).

	ASi (M1) (mg kg ⁻¹)	ASi(M2) (mg kg ⁻¹)	ASi (M3) (mg kg ⁻¹)
AG	2085 a	2613 ab	4411 b
AC	5393 a	6630 a	7618 a
FC	3678 a	4529 a	4987 a
FCo	2385 a	2547 a	1391 a

3.1.1.1 Impact du pH sur la stabilité des phytolithes versus la libération des phytolithes piégés dans les agrégats

La différence entre les méthodes 1 et 2 permet d'identifier l'impact des prétraitements H₂O₂ et DCB (réalisés avec M1 mais pas avec M2). L'objectif visé par ces prétraitements est la destruction de la MO et des oxydes de fer, ce qui pourrait permettre une libération des phytolithes piégés dans les micro-agrégats créés par ces composés. Cette libération devrait permettre de ne pas sous-estimer le pool de phytolithes. Cependant, le pool d'ASi mesuré est systématiquement inférieur lorsque ces prétraitements sont réalisés. Cette différence pourrait être due à la dissolution d'une partie des phytolithes par le prétraitement DCB. En effet, l'extraction DCB se réalise à pH 9. Cependant les phytolithes (PhSi) présentent une stabilité maximale à pH 3, pH au-delà duquel la solubilité des phytolithes augmente linéairement avec le pH (Frayssé et al., 2006, 2009). À pH 9, les phytolithes sont donc instables et dissous partiellement. La quantité de phytolithes hypothétiquement libérée des agrégats est inférieure à la quantité dissoute. Nous pouvons donc conclure que le prétraitement au DCB implique une sous-estimation du pool de phytolithes.

Pour le sol FC1, la quantité mesurée d'ASi est supérieure pour la M1 que pour la M2. Cela pourrait s'expliquer par le fait qu'une quantité importante de phytolithes est piégée dans les agrégats de ce sol et a donc été libérée par les prétraitements au DCB et à l'H₂O₂.

3.1.1.2 Rôle clé du prétraitement à l'oxalate à l'obscurité sur les Andosols

Les méthodes 1 et 2 impliquent un prétraitement à l'oxalate contrairement à la M3. Ce prétraitement extrait le Si issu des matériaux cristallins à courte distance (CCD-Si) (allophane

¹⁶Les lettres en minuscule reflètent un écart significatif (p-valeur < 0.05) entre deux méthodes si elles sont différentes et non-significatif si elles sont les mêmes.

et imogolite) du sol (Sauer et al., 2006). Les andosols (AG et AC) sont riches en CCD-Si et en ASi. L'estimation du pool d'ASi via la méthode de DeMaster (1981) comptabilise le pool de CCD-Si (Tableau 5 ; « *ASi DeMaster* »). Le prétraitement à l'oxalate permet de dissocier les pools de ASi et CCD-Si. Les quantités d'ASi mesurées sur les andosols (AG et AC) sont supérieures lorsque le sol n'a pas été traité (M3) que lorsqu'il a été prétraité par l'oxalate (M1 et 2). Ceci met en évidence l'élimination préalable du CCD-Si et l'importance du prétraitement à l'oxalate en vue de mieux dissocier les différents pools de Si du sol.

3.1.2 Méthodes de quantification

En vue de quantifier les phytolithes des sols AG, AC, FC et FCo, nous émettons les hypothèses suivantes :

- Les méthodes M1 et M3 biaisent la quantification de PhSi (voir point 3.1.1 ci-dessus). En effet, la quantification par la M1 est biaisée car une partie des phytolithes est dissoute par le prétraitement DCB. La quantification par la M3 est biaisée car le pool de CCD-Si n'a pas été préalablement détruit et est dissout en conditions alcalines. Par conséquent, les quantifications des pools de PhSi sont mieux réalisées via la méthode 2.
- L'entièreté du pool de CCD-Si a été détruite lors de l'extraction à l'oxalate à l'obscurité.
- Le pool de Si amorphe est épuisé dans les Andosols désilicifiés (AG) et les Ferralsols (FC et FCo).
- Les prétraitements sont susceptibles de libérer des phytolithes piégées dans les micro-agrégats des sols micro-agrégés.

Sur base de ces hypothèses et de la méthode de DeMaster (1981), qui nous a permis de dissocier de l'extraction alcaline les matériaux cristallins et amorphes, nous établissons les équations suivantes (les ASi des équations 6 à 9 correspondent aux « *ASi DeMaster* » (Voir Tableau 5)) :

$$ASi(AG) = PhSi(AG) \quad (\text{Équation 6})$$

$$ASi(AC) = ISi_{\text{amorphe}}(AC) + PhSi(AC) \quad (\text{Équation 7})$$

$$ASi(FC) = PhSi(FC) \quad (\text{Équation 8})$$

$$ASi(FCo) = PhSi(FCo) \quad (\text{Équation 9})$$

Pour les sols AC, en vue de différencier pools de ISi amorphe et PhSi (équation 7), nous adaptons la méthode de Clymans et al. (2015).

La méthode de Clymans et al. (2015) permet d'adapter la méthode d'estimation du pool de PhSi de DeMaster (1981). La méthode de DeMaster (1981) se base en effet sur les deux hypothèses suivantes: la fraction minérale est dissoute de manière linéaire durant toute la manipulation et les fractions solubles sont entièrement dissoutes durant les trois premières heures. Cependant, Cornelis et al. (2011) ont revu et mis en évidence les différentes fractions pouvant correspondre à la partie non-linéaire de la relation. La méthode de Clymans (2015) permet de dissocier le pool de ISi dont la dissolution n'est pas linéaire (provenant des verres volcaniques) du pool de PhSi.

Une différence fondamentale existe entre la méthode de Clymans et al. (2015) *stricto sensu* et celle que nous développons. La méthode initiale consiste en la déduction du pool de PhSi à partir d'un sol riche en matériaux amorphes et faiblement cristallins non-prétraités. Au contraire, la méthode développée ici consiste en la déduction du pool de PhSi à partir d'un sol dont le pool de CCD-Si a préalablement été détruit (M2).

Nous émettons l'hypothèse que le prétraitement à l'oxalate à l'obscurité apporte une plus-value à la méthode de Clymans (2015) pour des sols comportant un large éventail de pools de Si (comme les sols AC). En effet, la destruction préalable du pool de CCD-Si permet d'éliminer un pool dissout dans le Na₂CO₃ et rend ainsi l'interprétation du résultat plus aisée.

3.2 Quantification des phytolithes

3.2.1 Quantification du pool de PhSi à Njombé

D'après notre hypothèse, le pool de PhSi des sols AC correspond au pool calculé via la M2 par la méthode de Clymans et al. (2015). La quantification est donc basée sur deux hypothèses (Partie 2, Point 1.2.6.3).

$$\left(\frac{Si}{Al}\right)_{solide} = \left(\frac{Si}{Al}\right)_{ISi\ amorphe} \quad (hypothèse\ 1)\ (Équation\ 10)$$

l'estimation du ratio (Al/Si)_{solide} a été déduite de l'hypothèse 1 (équation 8) via des données issues de Delvaux et al. (1989) : les données correspondent au sol « MB2Bw », Andosol de la région du Mungo au Cameroun à TRB, proche de celui de la station de Njombé (TRB_{MB2Bw} = 365 cmol_c/kg).

$$Al_{Na_2CO_3} = Al_{solide} + Al_{BSi} \text{ où } Al_{BSi} = 0 \quad (hypothèse\ 2)\ (Équation\ 11)$$

Al_{Na₂CO₃} a été déduit de l'hypothèse 2 (équation 9) et a été calculé via la méthode de DeMaster (1981).

On déduit finalement le pool de PhSi via les équations suivantes :

$$Si_{solide} = \left(\frac{Si}{Al}\right)_{solide} \cdot Al_{Na_2CO_3} \quad (\text{Équation 12})$$

$$PhSi = Si_{Na_2CO_3} - Si_{solide} \quad (\text{Équation 13})$$

$$\mathbf{PhSi_{Njombé} = 4525.72 \pm 556.28 \text{ mg/kg}}$$

3.2.2 Quantification du pool de PhSi à Neufchâteau

D'après notre hypothèse, le pool de PhSi des sols AG correspond au pool calculé via la M2 par la méthode de DeMaster et vaut :

$$\mathbf{PhSi_{Neufchâteau} = 2612.67 \pm 515.95 \text{ mg/kg}}$$

3.2.3 Quantification du pool de PhSi des Ferralsols

D'après notre hypothèse, le pool de PhSi des Ferralsols correspond au pool calculé via la M2 par la méthode de DeMaster (1981) et vaut :

$$\mathbf{PhSi_{FC} = 4528.97 \pm 2059.83 \text{ mg/kg}}$$

$$\mathbf{PhSi_{FCo} = 2546.75 \pm 1649.04 \text{ mg/kg}}$$

3.2.4 Comparaison des deux stations hébergeant les collections *in vivo*

Tableau 7 : Comparaison des pools de PhSi estimés pour les sols AG et AC. La méthode statistique utilisée est le test-t. elle compare les moyennes des sols AG et AC. Les lettres « a » et « b » reflètent un écart significatif (p-valeur < 0.05) si elles sont différentes et non-significatif si elles sont les mêmes).

	PhSi [mg/kg]	TRB [cmolc.kg ⁻¹]
AG	2612.67 a	86
AC	4525.72 b	397

Le pool de PhSi est plus important à la station de Njombé comparativement à la station de Neufchâteau.

Vander Linden & Delvaux (2019) montrent que le degré d'altération du sol a un impact opposé sur les sols cultivés par rapport à des sols en milieu naturel sous les tropiques humides. En milieu naturel, une augmentation du degré d'altération du sol a tendance à amplifier le pool de PhSi, et *a contrario*, en milieu cultivé, une augmentation du degré d'altération du sol a tendance à diminuer le pool de PhSi. Les Andosols AG présentent un pool de PhSi et une réserve totale

en base (TRB) inférieurs aux Andosols AC, ce qui confirme l'influence de la fonction du sol sur le pool de PhSi.

Enfin, nous pouvons poser l'hypothèse que la production de biomasse est supérieure sur le sol le plus altéré. De ce fait, nous pouvons en déduire une production supérieure de Si foliaire. Ceci rejoint les observations d'Henriet et al. (2008a), qui démontrent que la concentration en Si foliaire en bananeraie est proportionnelle au degré d'altération du sol. En culture bananière, les parties non-consommées sont restituées aux sols après culture. Le pool de phytolithes du sol pourrait donc être potentiellement directement lié à la production de biomasse.

Partie 3 - Comparaison du contenu foliaire en

Si de collections *in vivo* de bananier sur des

Andosols aux degrés d'altération contrastés

1 Matériels et méthodes

1.1 Matériels

1.1.1 Descriptions des échantillons *in vivo*

Une collection regroupe une diversité d'espèces en vue de recenser et de maintenir une diversité génétique. La biodiversité peut être maintenue sous forme de collections de travail au champ (*in vivo*) et/ou en culture *in vitro* (dont la plus grande collection se trouve à la KUL, avec plus de 1500 cultivars différents) (CRB Plantes tropicales, consulté le 16.05.19). Les matériels végétaux et pédologiques utilisés proviennent de deux collections *in vivo* situées à Njombé, Cameroun et à Neufchâteau, Guadeloupe. Les échantillons prélevés correspondent à un large éventail de génotypes différents.

1.1.1.1 Collection de Neufchâteau

Nous avons échantillonné quarante-sept cultivars à Neufchâteau. Douze cultivars ont le génotype AA, dix le génotype AAA, neuf le génotype AAB, deux le génotype AB, neuf le génotype ABB, trois le génotype BB et deux le génotype TT.

L'indicateur « score total » (ST) permet de quantifier la résistance d'une plante de bananier au stress abiotique et biotique et est inspiré de Henriët (2008). Une valeur élevée de ST est interprétée comme une haute résistance de la plante au stress abiotique, une valeur faible comme une sensibilité élevée.

Trois paramètres d'observation au champ ont été utilisés afin de développer le ST d'une plante : l'érection foliaire (EF), la hauteur du pseudotrunc (HP) et la robustesse du pseudotrunc (R).

Un score est associé aux différents paramètres de la façon suivante :

- EF : Tombante = 1 ; intermédiaire (inter.) = 2 ; dressée = 3 ;
- HP : <2m = 1 ; 2-3 m = 2 ; >3m = 3 ;

- R : mince = 1 ; inter. = 2 ; robuste = 3.

L'indicateur ST se calcule ensuite de la façon suivante :

$$ST = EF + HP + R \text{ avec } ST \in [3; 9]$$

1.1.1.2 Collection de Njombé

Soixante et un cultivars ont été échantillonnés à Njombé. Neuf cultivars ont le génotype AA, quinze le génotype AAA, quinze le génotype AAB, quatre le génotype AB, dix le génotype ABB, quatre le génotype BB, un le génotype AS, un le génotype BT et deux le génotype TT.

Tableau 8 : Cultivars échantillonnés en Guadeloupe présentés sur base de leur taxonomie et des éléments de l'indicateur score total (ST). Gén : Génotype, S : score, EF : érection foliaire, HP : hauteur du pseudotrunc, R : robustesse, inter. : intermédiaire.

	Sous-groupe	Variétés	descripteur1		descripteur2		descripteur3		ST
			EF	S	HP	S	R	S	
AA	musa basjoo	musa basjoo	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AA	Banksii	Banksii	dressée	3	<u>h>3</u>	3	mince	1	7
AA	Pisang Mas	Pisang Mas	dressée	3	2-3 m	2	mince	1	6
AA	Pisang jary buaya	Saing todloh	dressée	3	<u>h>3</u>	3	mince	1	7
AA	Pisang jary buaya	Pisang gigi buaya	dressée	3	<u>h>3</u>	3	mince	1	7
AA	Burmannicoides	calcutta 4	dressée	3	2-3 m	2	mince	1	6
AA	musa basjoo	musa basjoo	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AA	malaccensis	Pahang	dressée	3	<u>h>3</u>	3	mince	1	7
AA	malaccensis	Pisang lilin	dressée	3	2-3 m	2	mince	1	6
AA	zebrina	Zebrina	dressée	3	2-3 m	2	mince	1	6
AA	indéterminé	Galéo	dressée	3	2-3 m	2	mince	1	6
AA	indéterminé	paka	inter.	2	2-3 m	2	mince	1	5
AA	indéterminé	mjenga	dressée	3	<u>h>3</u>	3	mince	1	7
AAA	Cavendish	Serdeou	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAA	Cavendish	Poyo	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAA	Cavendish	Williams	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AAA	Ibota	Khai Thong Ruang	dressée	3	<u>h>3</u>	3	inter.	2	8
AAA	Ibota	Yangambi km5	dressée	3	<u>h>3</u>	3	inter.	2	8
AAA	Ibota	Khom Bao	dressée	3	<u>h>3</u>	3	inter.	2	8
AAA	Lujugira/Mutika	Bolo bigouyo	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAA	Figue rose	Figue rose	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Plantain-French	Kelong Mekintu	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AAB	Plantain-French	Nselouka	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AAB	Plantain-French	French clair	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Laknao	Laknao	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Laknao	adimoo	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Figue pomme	Figue Pomme 41	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Figue pomme	Kingala n°1	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Pisang Kelat	Pisang Kelat	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
AAB	Maia Maoli	Maia Maoli	inter.	2	2-3 m	2	inter.	2	6
AB	Ney poovan	Kunnan	inter.	2	2-3 m	2	mince	1	5
AB	Ney poovan	Ney Poovan	inter.	2	2-3 m	2	mince	1	5
ABB	Bluggoe	Poteau nain	inter.	2	1-2 m	1	robuste	3	6
ABB	Bluggoe	Poteau géant	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7

ABB	Bluggoe	cachaco	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
ABB	Bluggoe	Champa madras	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
ABB	Pisang Awak	Namwa Khom	tombante	1	2-3 m	2	robuste	3	6
ABB	Pisang awak	Brazza IV	inter.	2	<u>h>3</u>	3	robuste	3	8
ABB	saba	saba	inter.	2	<u>h>3</u>	3	robuste	3	8
ABB	saba	benedetta	inter.	2	<u>h>3</u>	3	inter.	2	7
ABB	pelipita	pelipita	inter.	2	<u>h>3</u>	3	robuste	3	8
BB	balbi	balbisiana	dressée	3	<u>h>3</u>	3	inter.	2	8
BB	Tani	Pi. klutuk Wulung	dressée	3	<u>h>3</u>	3	robuste	3	9
TT	Textilis	asupina - fe'i	dressée	3	<u>h>3</u>	3	inter.	2	8
TT	Textilis	Textilis	dressée	3	2-3 m	2	inter.	2	7

1.2 Méthode

1.2.1 Echantillonnage et analyse des échantillons foliaires

1.2.1.1 Echantillonnage

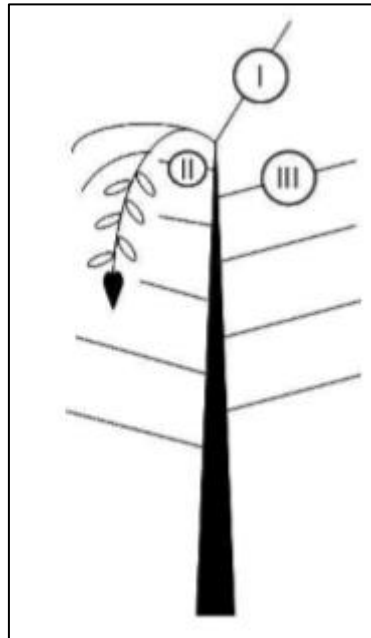


Figure 16 : Numérotation des feuilles de bananier (*Musa spp.*) en état de floraison sélectionné pour l'échantillonnage foliaire d'après les standards internationaux (Martin-Prével, 1980).

Nous avons prélevé des feuilles de différents cultivars de bananier sur les deux sites décrits ci-dessus. Les échantillons originaires de Njombé ont été collectés en janvier 2004 (Henriet, 2008). Les échantillons originaires de Neufchâteau ont été collectés en janvier 2019. L'échantillonnage s'est fait selon la méthode standard international pour l'échantillonnage de feuilles de bananiers (Figure 16 et 17) (Martin-Prével, 1980). Nous avons sélectionné l'antépénultième feuilles (Feuille III) sur les bananiers en floraison, sur laquelle nous avons échantillonné le limbe externe au centre de la feuille sur une longueur de 10 cm (Figure 17). Nous avons ensuite broyé chaque échantillon séparément.

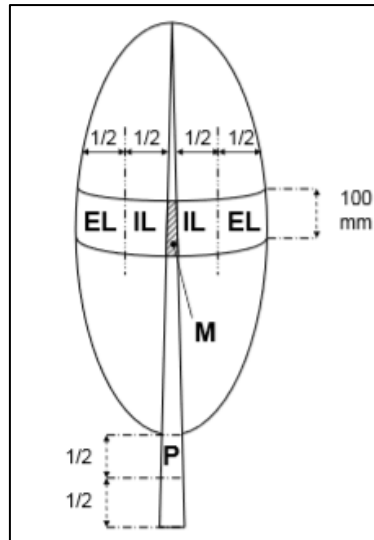


Figure 17 : Standards internationaux pour l'échantillonnage foliaire de bananier (*Musa spp.*). EL : limbe externe ; IL : limbe interne ; P : pétiole ; M : nervure centrale (adapté de Martin-Prével, 1980).

1.2.1.2 Analyse totale

L'analyse totale a été réalisée sur les échantillons broyés. Pour ce faire, nous avons pesé 0.6 g de chaque échantillon. Après calcination à 450°C des échantillons dans des creusets en céramique, les cendres ont été mélangées avec 1,6 g de métaborate de lithium et 0,4 g de tétraborate de lithium dans des creusets en graphite. Une fusion à 1000°C a ensuite été réalisée. La perle récupérée après fusion a ensuite été dissoute dans une solution d'acide nitrique 2 M. La solution a ensuite été récupérée pour analyse totale par ICP-AES.¹⁷ (Méthode issue de Chao & Sanzalone (1992)). Les éléments Al, Ca, Fe, K, Mg, Mn, Na, P, S et Si ont été dosés.

¹⁷ Inductively Coupled Plasma-Atomic Emission Spectrometry.

2 Résultats

2.1 Teneurs en Si dans le limbe externe

Les données de contenu en Si dans le limbe externe (Si_{LE}) des feuilles des différents cultivars de bananiers échantillonnés à Njombé proviennent de la littérature (Henriet, 2008). Ces données sont présentées dans le tableau 9.

Tableau 9 : Contenu en Si foliaire des cultivars situés à Njombé (Henriet, 2008)

Genome	sous-groupe	variété	Si_{LE} [g/kg]
AA	Papua New Guinea	Kekiau	8,9
AA	Papua New Guinea	Mapua	15,7
AA	Papua New Guinea	Sepi	13,2
AA	Papua New Guinea	Tomolo	6,7
AA	Banksii	Madang	11,6
AA	Banksii	Paliama	8,6
AA	Pisang jary buaya	Pisang jary buaya	15,9
AA	Pisang jary buaya	Pisang sipulu	11,2
AA	Burmannicoides	Calcutta 4	12,9
AAA	Cavendish	Grande Naine	19,5
AAA	Cavendish	Poyo	12,6
AAA	Cavendish	Williams	13,4
AAA	Gros Michel	Cocos	16,9
AAA	Gros Michel	High Gate	9,9
AAA	Ibota	Khai thong ruang	29,1
AAA	Ibota	Khom	16,8
AAA	Ibota	Khom bao	13,6
AAA	Ibota	Lagun vunalir	12,1
AAA	Ibota	Yangambi km5	11,4
AAA	Ljugira/Mutika	Banane cochon	9,3
AAA	Ljugira/Mutika	Igitsiri	8,9
AAA	Ljugira/Mutika	Inyamunyo mujuba	8,4
AAA	Ljugira/Mutika	Mbawzirume	14,1
AAA	Ljugira/Mutika	Mujuba	12,2
AAB	Plantain-French	French clair	8,6
AAB	Plantain-French	French sombre	15,1
AAB	Plantain-French	Haa haa	13,2
AAB	Plantain-French	Mbeta 1	11,4
AAB	Plantain-Vrai Corne	2 Hand planty	8
AAB	Plantain-Vrai Corne	Biya 2	8,6
AAB	Plantain-Vrai Corne	Daluyao	18,3

AAB	Plantain-Faux Corne	3/4 nain	12,8
AAB	Plantain-Faux Corne	Big ebonga	12,3
AAB	Plantain-Faux Corne	Corne rouge 18	8,1
AAB	Plantain-Faux Corne	Mbirinyong	9,5
AAB	Laknao	Laknao	14,8
AAB	Figue pomme	Figue pomme 41	18,1
AAB	Figue pomme	Kingala n°1	9,1
AAB	Figue pomme	Supari	17,5
AB	Ney poovan	Figue pomme ekona	18,4
AB	Ney poovan	Lal kelat	14,2
AB	Ney poovan	Ney poovan	11
AB	Ney poovan	Safet velchi	10,3
ABB	Bluggoe	Bluggoe n°1	11,7
ABB	Bluggoe	Poteau geant	9,9
ABB	Bluggoe	Poteau nain	18,5
ABB	Pisang awak	Fougamou	14,9
ABB	Pisang awak	Foulah IV	32,5
ABB	Pisang awak	Namwa khom	19
ABB	Pisang awak	Pisang kepok bung	17,5
ABB	Saba	Benedetta	9,7
ABB	Saba	Saba	9,6
ABB	Pelipita	Pelipita	34,2
BB	Balbi	Balbi Cameroun	13,8
BB	Balbi	Balbi Honduras	15,1
BB	Tani	Pisang klutuk	10,4
BB	Tani	Tani	12
AS	AS	ATO 820	5
BT	BT	Textilis balbisiana	16
TT	Textilis	Bungalanon	10,7
TT	Textilis	Textilis	13

La même méthodologie d'échantillonnage et d'analyse en laboratoire a été réalisée pour les échantillons provenant de Neufchâteau. Les données de cette seconde station sont présentées dans le tableau 10.

Tableau 10 : Contenu en Si foliaire des cultivars situés à Neufchâteau

Genome	sous-groupe	variété	Si _{LE} [g/kg]
AA	Banksii	Banksii	5,5
AA	Pisang mas	Pisang mas	15,5
AA	Pisang jary buaya	Pisang gigi buaya	58
AA	Pisang jary buaya	Saing todloh	49,2
AA	Burmannicoides	calcutta 4	15,3
AA	Musa basjoo	Musa basjoo	20,1
AA	Malaccensis	Pahang	14,9
AA	Malaccensis	Pahang	14,8
AA	Malaccensis	Pisang lilin	32,7
AA	Zebrina	Zebrina	10,3
AA	indeterminé	Galéo	20,2
AA	indeterminé	Mjenga	9,8
AA	indéterminé	paka	21
AAA	Cavendish	Poyo	6,1
AAA	Cavendish	Serdeou	15,4
AAA	Cavendish	Williams	9,2
AAA	Ibota	Khai thong ruang	28,5
AAA	Ibota	Yangambi km5	7,5
AAA	Ibota	Khom bao	17,1
AAA	Lujugira/Mutika	Bolo bigouyo	7,1
AAA	Figue rose	Figue rose	6,4
AAB	Plantain-French	Nselouka	8,4
AAB	Plantain-French	Kelong mekintu	8,3
AAB	Plantain-French	French clair	7
AAB	Laknao	Adimoo	14,3
AAB	Laknao	Laknao	8,1
AAB	Figue pomme	Figue pomme 41	16,9
AAB	Figue pomme	Kingala n°1	12,4
AAB	Pisang kelat	Pisang kelat	9,8
AAB	Maia maoli	Maia maoli	3,1
AB	Ney poovan	Kunnan	15
AB	Ney poovan	Ney poovan	29,1
ABB	Bluggoe	Champa madras	8,1
ABB	Bluggoe	cachaco	10,3
ABB	Bluggoe	Poteau géant	6,2
ABB	Bluggoe	Poteau nain	13,1
ABB	Pisang awak	Brazza IV	15,3
ABB	Pisang awak	Namwa khom	11,3
ABB	Saba	Benedetta	3
ABB	Saba	Saba	3,3

ABB	Pelipita	Pelipita	3,8
BB	Balbi	Balbisiana	21,5
BB	Balbi	Balbi Honduras	26,4
BB	Tani	P. klutuk Wulung	9,2
TT	Textilis	Textilis	13,2
TT	Textilis	Asupina - fe'i	10,6
AABB	Ney poovan	Kunnan	15,6

2.1.1 Quantification du Si contenu dans le limbe externe –Si_{LE}– (station de Neufchâteau)

Le valeurs de Si_{LE} est présenté dans le tableau 10 pour les cultivars de la station de Neufchâteau. Les variables *supérieures/inférieures* au 3^{ème}/1^{er} quartile +/- trois fois l'écart interquartile sont considérées comme aberrantes et donc exclues du jeu de données. Les cultivars « pisang gigi buaya » et « Saing todloh » ne sont par conséquent pas pris en compte dans l'analyse et la discussion des résultats¹⁸.

2.1.2 Comparaison Si_{LE} entre les stations de Njombé et Neufchâteau

Les valeurs de Si_{LE} des cultivars des stations de Njombé et Neufchâteau sont comparées sur différentes bases :

- une première comparaison traite les cultivars identiques ;
- une seconde comparaison traite les cultivars sur base génomique : les cultivars sont comparés en fonction de leur génome (diploïdes, triploïdes et contribution des gènes A, B et T) et en fonction de leur sous-groupe.

2.1.2.1 Comparaison de cultivars identiques

La figure 19 représente les valeurs de Si_{LE} pour chacun des cultivars comparés.

- La valeur médiane est supérieure au Cameroun. Il en est de même pour la moyenne ((Moy(Si_{LE} (Cameroun)) = 14.02 g/kg > Moy(Si_{LE}(Guadeloupe)) = 12.98 g/kg). La différence entre les moyennes n'est pas significative ;
- La dispersion des valeurs autour de la moyenne est supérieure en Guadeloupe. (((ET(Si_{LE} (Guadeloupe)) = 8.08 g/kg > ET(Si_{LE}(Cameroun)) = 4.98 g/kg) ;
- Si_{LE} à Njombé est supérieur pour treize des dix-huit cultivars communs.

¹⁸ Le même critère d'exclusion est appliqué aux cultivars de Njombé. Le cultivar « pelipita » est par conséquent exclu du jeux de données.

2.1.2.2 Comparaison génotypique des différents cultivars

La comparaison génotypique a été réalisée à trois niveaux : au niveau des sous-groupes (figure 19) et au niveau des génomes (contribution et degrés de ploïdie) (figure 20).

Les résultats présentés ci-dessous sont des valeurs moyennes. Ces moyennes correspondent au nombre total d'échantillons de chaque classe génotypique retrouvé sur chaque station.

Au niveau des sous-groupes, dix des quinze sous-groupes ont un Si_{LE} plus élevé à Njombé qu'à Neufchâteau.

Au niveau génotypique, les cultivars présentant les génotypes AA, AB, BB et TT ont un contenu plus élevé en Si foliaire à Neufchâteau. *A contrario*, les cultivars AAA, AAB et ABB présentent un contenu plus élevé à Njombé. Les cultivars diploïdes ont un contenu en Si_{LE} plus élevé à Neufchâteau, les cultivars triploïdes ont un contenu plus élevé en Si_{LE} à Njombé.

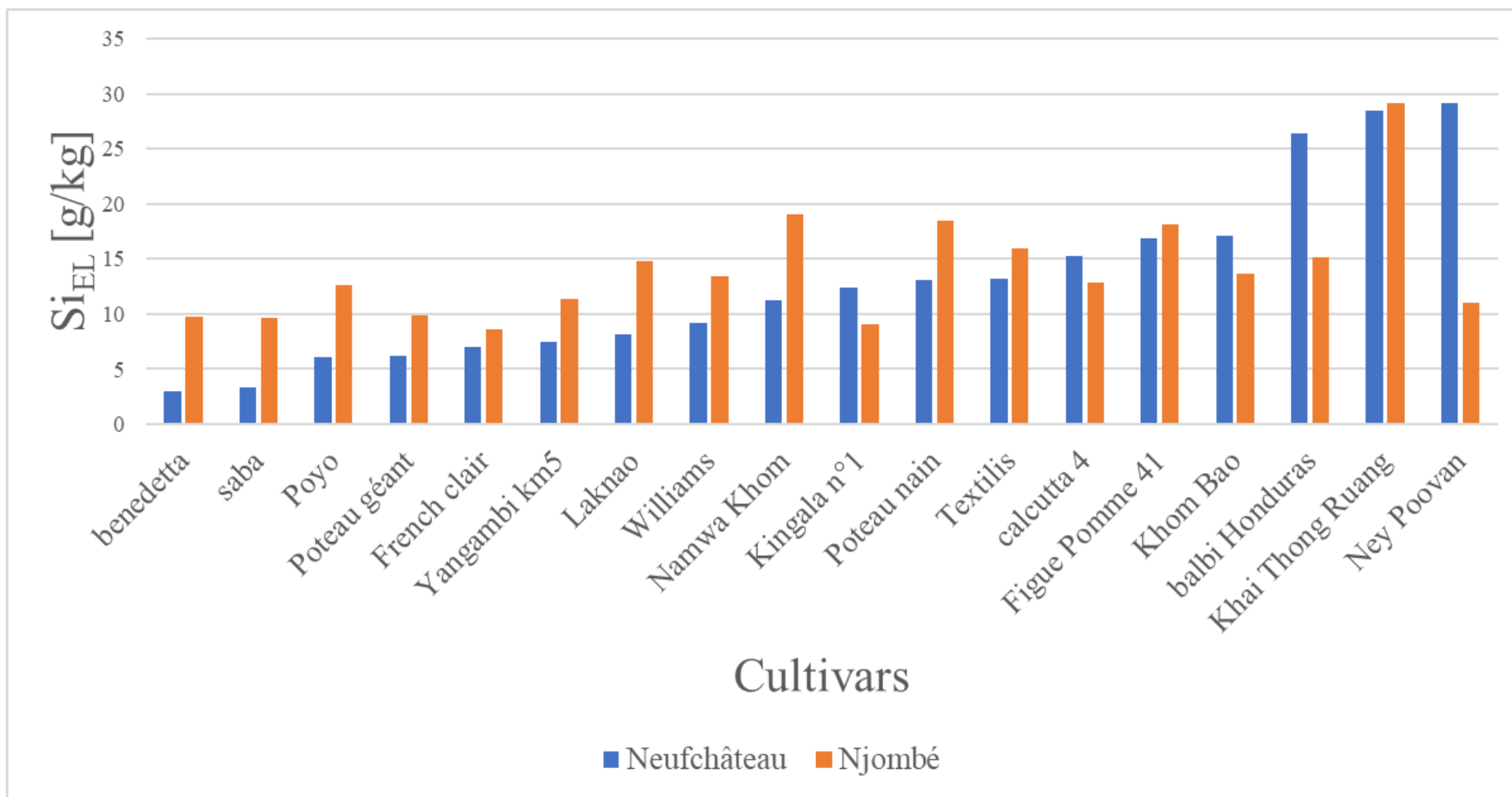


Figure 18 : Comparaison des contenus en Si_{EL} entre cultivars identiques à Njombé (Cameroun) et Neufchâteau (Guadeloupe).

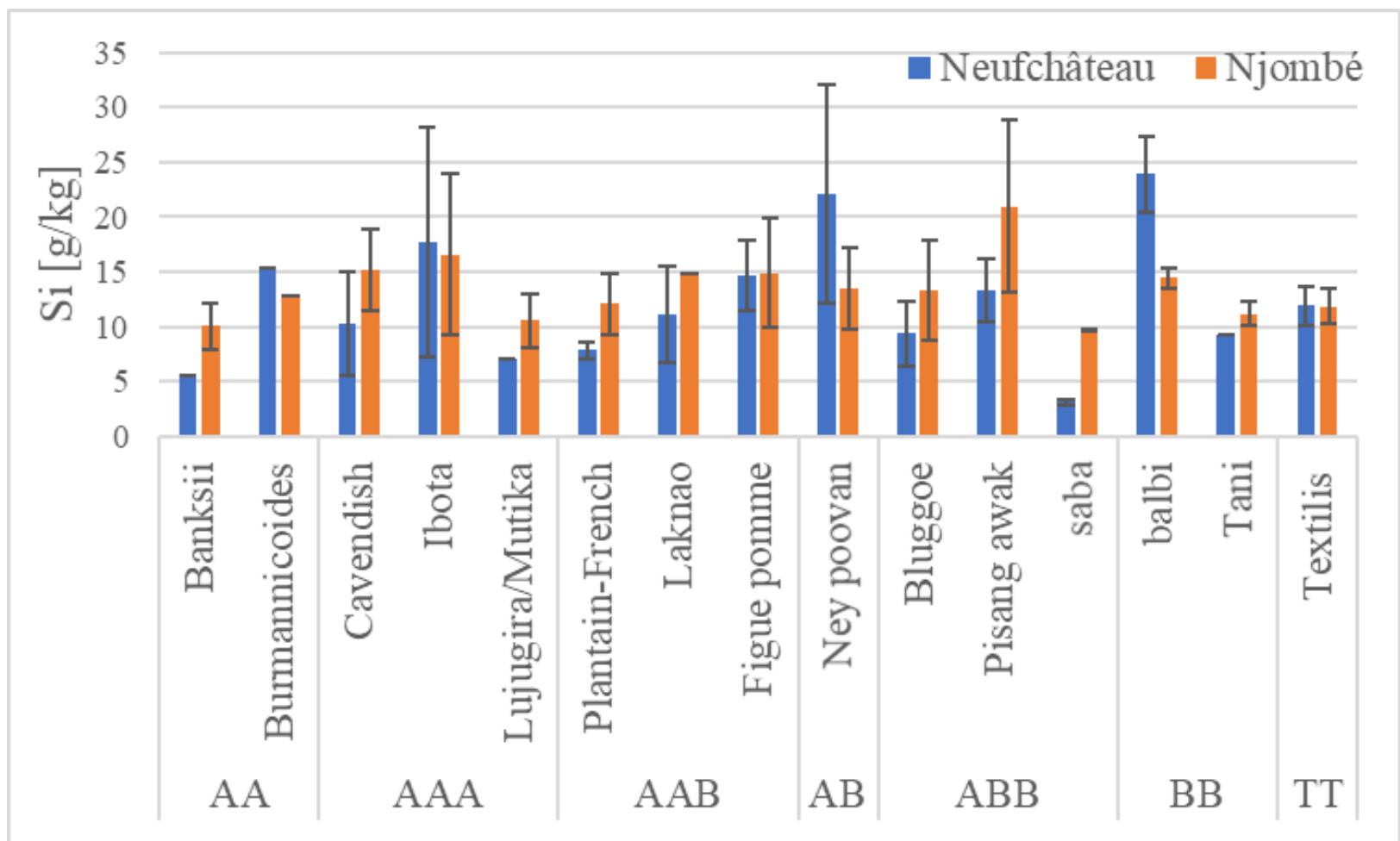


Figure 19 : Comparaison des contenus en Si_{LE} entre cultivars de sous-groupes identiques à Njombé (Cameroun) et Neufchâteau (Guadeloupe). Les barres d'erreurs représentent les écart-types.

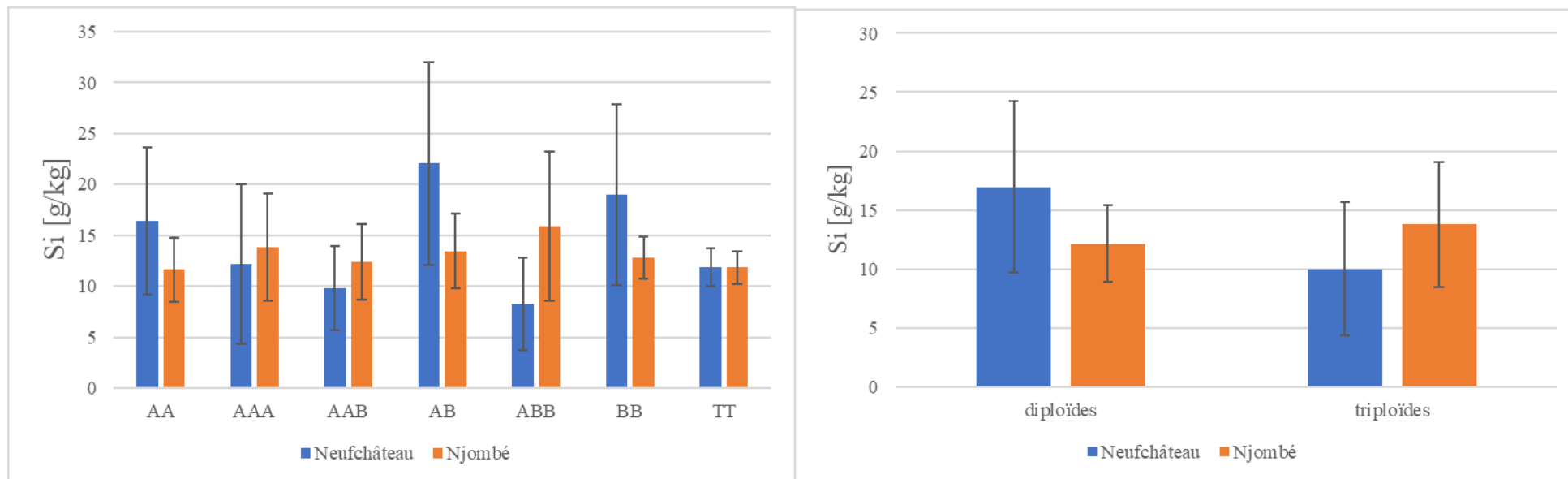


Figure 20¹⁹ : Comparaison des contenus en Si dans le limbe externe en fonction de la contribution génétique et de ploïdie. Les barres d'erreurs représentent les écart-types.

¹⁹ Les moyennes en Si_{LE} sont basées, respectivement pour les sols de Neufchâteau et Njombé, sur 11 et 9 échantillons pour les cultivars AA, 8 et 15 pour les AAA, 9 et 15 pour les AAB, 2 et 4 pour les AB, 9 et 9 pour les ABB, 3 et 4 pour les BB, 2 et 2 pour les TT

3 Discussion

3.1 Le bananier en tant qu'espèce accumulatrice de Si

3.1.1 Teneur en Si foliaire et résistance/tolérance aux stress abiotiques

Tableau 11 : Comparaison entre les moyennes (Si_{LE}) des différents cultivars de Neufchâteau et l'indicateur score total attribué à chacun des cultivars. nb. cult. : nombre de cultivars. ST : score total.

nb. cult.	Si_{LE} [mg/kg]	ST
4	20,2	5
12	14,0	6
19	10,0	7
9	14,9	8
1	9,2	9

Le tableau 11 compare l'indicateur score total (ST) attribué à chacun des cultivars et le contenu en Si_{LE} moyen de ces cultivars. Nous pouvons observer un Si_{LE} minimum pour les plantes présentant un ST maximum (égale à 9) et un Si_{LE} maximum pour les plantes présentant un ST minimum (égal à 5). Le coefficient de corrélation de Pearson des deux variables (Si_{LE} et ST) est égal à -0.17 (p-valeur = 0.29). On en déduit une faible corrélation négative entre les deux variables.

L'indicateur score total rationalise la résistance aux stress abiotiques. De ce fait, à la vue des propriétés de résistance conférées aux plantes par le Si (Coskun et al., 2019), nous pourrions intuitivement postuler pour une corrélation positive entre le contenu en Si et l'indicateur ST. Cependant, nos résultats montrent le contraire.

3.1.2 Si_{LE} et génotype

Les regroupements des cultivars selon leur proximité génétique permettent de mettre plusieurs éléments en évidence.

Tout d'abord, il montre une diversité importante de contenu en Si entre cultivars très proches génétiquement (même degré de ploïdie, même génome et même sous-groupe) ou identiques mais situés sur une station différente.

Henriet (2008), qui a recensé pour la première fois l'accumulation en Si au sein d'un large éventail de différents cultivars de bananiers, ne met en évidence aucune tendance entre génotype et capacité à accumuler le Si. *A contrario*, nos résultats mettent en évidence un lien entre le degré de ploïdie et l'accumulation en Si au sein de différents cultivars de bananiers sur deux stations différentes. L'accumulation en Si est en effet supérieure à Neufchâteau pour les espèces diploïdes et supérieure à Njombé pour ce qui est des espèces triploïdes. Cependant, ce résultat est à interpréter avec prudence. En effet, les calculs de valeurs moyennes pour chacun des génotypes sur chacune des stations sont basés sur un nombre d'échantillons variables (de 2 à 15). De plus, ces échantillons représentent divers sous-groupes et à la vue de la variabilité en termes d'accumulation en Si entre les sous-groupes de même génotype, le surnombre de cultivars d'un sous-groupe sur les autres pour un même génotype influencera fortement la moyenne. Enfin, la variabilité en termes d'accumulation en Si des cultivars d'un même sous-groupe nous incite également à la prudence.

3.1.3 Variabilité entre les cultivars

Le bananier est catégorisé comme une espèce accumulatrice de Si par Henriet (2008) et Ma et Takahashi (2002). Cependant à la vue des nombreuses définitions proposées pour caractériser les accumulateurs de Si (partie 1, point 1.3.1) et à la lumière de nos résultats et des résultats issus de Henriet (2008), il est important de nuancer ces propos.

Nous émettons ici l'hypothèse qu'en fonction du cultivar, le bananier peut être considéré comme une espèce accumulatrice intermédiaire et par conséquent peut présenter des mécanismes de prélèvement passif ou au contraire, peut être considéré comme une espèce accumulatrice haute et présenter des mécanismes de prélèvement passif et actif sur base des classifications de Jones et Handreck (1967) et Takahashi et al. (1990).

L'application de la classification de Jones & Handreck (1967), classification basée sur le pourcentage massique, aux dix-huit échantillons identiques permet de mettre en évidence que, sur base du Si_{LE} :

- deux cultivars de Neufchâteau sont considérés comme accumulateurs faibles. Ces cultivars sont considérés comme accumulateurs intermédiaires à la station de Njombé ;

- dix cultivars de Neufchâteau sont considérés comme accumulateurs intermédiaires ; sept de ces cultivars sont considérés comme accumulateurs intermédiaires et trois comme accumulateurs hauts à Njombé ;
- six cultivars de Neufchâteau sont considérés comme accumulateurs hauts ; trois de ces cultivars sont considérés comme accumulateurs intermédiaires et trois comme accumulateurs hauts à Njombé.

Nous pouvons remarquer une différence de classification en fonction du site pour huit échantillons sur dix-huit identiques. De ce fait, en vue de déterminer si l'hypothèse présentée ci-dessus est correcte, une voie de recherche pourrait être la réalisation d'une analyse moléculaire basée sur les considérations de Coskun et al. (2019) (Partie 1, point 2.3.2). Celles-ci proposent de classer les espèces accumulatrices en comparant une série d'acides aminés au niveau des aquaporines, permettant ainsi l'entrée de Si dans la plante.

3.1.4 Considérations méthodologiques

La méthodologie standard d'échantillonnage foliaire de bananier (partie 3, point 1.2.1.1) consiste à échantillonner la feuille III du bananier. L'accumulation de Si est proportionnelle à l'âge et à la quantité d'eau transpirée par la feuille (Henriet et al., 2006, 2008a.). De ce fait, nous conseillons un échantillonnage de feuilles plus âgées lorsqu'il s'agit d'estimer le Si foliaire des bananiers car cela offrirait des résultats plus contrastés.

3.2 Comparaison du Si_{LE} à Neufchâteau et Njombé en fonction des variables pédologiques et climatiques

Différentes variables sont utilisées en vue de comparer le contenu foliaire en Si à Neufchâteau et Njombé (tableau 12) : des variables climatiques (l'ETP) et pédologique (la TRB et différents pools de Si calculés et issus de la littérature).

Henriet et al. (2006) montrent que l'accumulation en Si du bananier est proportionnelle au taux de transpiration. L'ETP est ~1.5 fois plus élevée à Njombé. La transpiration pourrait donc expliquer en partie la quantité supérieure de Si_{LE} retrouvée au Cameroun. De plus, le pool de DSi est supérieur à Njombé ; or, Henriet (2008) met en évidence que la quantité de DSi gouverne la quantité de Si_{LE} en condition contrôlée.

Nous émettons l'hypothèse que l'ETP et le DSi sont les variables environnementales expliquant la différence de Si_{LE} entre les stations de Njombé et de Neufchâteau.

Les valeurs de Si foliaire sont supérieures à Njombé. Henriet et al. (2008a) démontrent que la quantité de Si foliaire est proportionnelle à la valeur de la réserve totale en base (TRB), et donc au degré d'altération du sol, ce que nos résultats confirment (tableau 12).

Ceci est corrélé avec l'hypothèse selon laquelle la quantité de biomasse produite est supérieure sur des sols moins altérés en bananeraie et donc, que la restitution en phytolithes au sol est supérieure sur sol peu altéré. En effet, les parties non-consommées retournent au sol en culture bananière. De plus, les parties non-consommées sont les plus riches en Si, étant donné que la quantité de Si est proportionnelle à la quantité d'eau transpirée par les différents organes (Henriet, 2008).

Tableau 12 : variables environnementales et pédologiques des deux stations d'échantillonnages. Les valeurs d'ETP proviennent de Mboula (2014) et Chaperon (1983). Les valeurs de TRB et Si dissout proviennent d'Henriet (2008). Les valeurs de Si foliaire et de PhSi du sol proviennent d'Henriet(2008) et des points 3.2.2 (partie 2)et 2.1.2 (Partie 3).

	ETP	TRB	Si dissout	Si foliaire	Phytolithes (sol)
	[mm]	[cmol/kg]	[mg/kg]	[g/kg]	[g/kg]
Njombé	1800	397	77	14.02	4.5
Neufchâteau	1100-1300	86	19	12.98	2.6

Partie 4 : Conclusion

À travers ce mémoire, nous avons tenté de répondre à deux questions de recherche.

La première question a consisté à caractériser le pool de phytolithes (PhSi) de sols micro-agrégés, ferrallitiques (Ferrasols) ou riches en matériaux amorphes et pauvrement cristallins (Andosols).

La caractérisation des pools de PhSi s'est accompagnée d'une discussion quant à la méthodologie à adopter pour obtenir la quantification la plus précise. Ainsi, l'usage d'une palette diverse de prétraitements a été discuté.

Les caractéristiques de ces sols ont fait de la quantification du pool de PhSi un challenge. D'une part, nous avons dû prendre en compte le fait qu'une partie des phytolithes pouvait être piégée dans des agrégats ; d'autre part, la dissolution des pools de matériaux amorphes (ASi) et pauvrement cristallins (CCD-Si) par le réactif alcalin (carbonate de sodium) permettant de quantifier les phytolithes a pu rendre l'interprétation du résultat complexe.

Le problème de l'agrégation n'a pas été résolu. En effet, deux prétraitements (peroxyde d'hydrogène et DCB) ont été réalisés en vue de libérer les phytolithes des agrégats. Cependant, l'alcalinité du traitement au DCB (pH 9) a dissout en partie les phytolithes. Une piste pour partiellement régler le problème de l'agrégation dans de futures recherches pourrait être de prétraiter les sols uniquement à l'aide de peroxyde d'hydrogène, qui ne dissout, a priori, pas les phytolithes et pourrait tout de même libérer une partie des phytolithes piégés.

La problématique de la dissolution des pools d'ASi et CCD-Si par le réactif alcalin a été traitée via deux méthodes. Tout d'abord, via un prétraitement à l'oxalate, qui a permis de dissoudre le pool de CCD-Si. Ensuite, via la méthode de Clymans (2015), qui a permis de dissocier les pools d'ISi et de PhSi.

La quantification des pools de PhSi des deux Andosols cultivés, met en évidence un contenu en PhSi plus élevé dans le sol le moins altéré (Njombé). Cela rejoint les observations de Vander Linden & Delvaux (2019) qui montrent qu'en milieu naturel, une augmentation du degré d'altération du sol a tendance à amplifier le pool de PhSi, mais qu'*a contrario*, en milieu cultivé, une augmentation du degré d'altération du sol a tendance à diminuer le pool de PhSi.

Les Andosols dont nous avons quantifié les pools ont ensuite constitué un élément clé de notre seconde question de recherche. En effet, c'est sur ces Andosols, situés à Neufchâteau

(Guadeloupe) et Njombé (Cameroun), que sont localisés deux collections *in vivo* de cultivars de bananiers.

La seconde question de recherche a consisté à caractériser le contenu en Si foliaire d'un large éventail de cultivars de bananiers sur deux Andosols très contrastés : un Andosol à degré modéré d'altération (Njombé) et un Andosol à stade avancé d'altération (Neufchâteau). La comparaison a été réalisée sur base de cultivars identiques ou présentant un bagage génétique commun (sous-groupes, génome et degrés de ploïdie).

La comparaison entre cultivars identiques a permis de mettre en évidence des concentrations en Si foliaire plus élevées sur les sols qui possèdent le contenu en Si dissout le plus élevé. Deux éléments mis en évidence par Henriët (2008) permettent d'expliquer cette observation. Premièrement, la quantité de Si au sein du bananier est proportionnelle à la quantité de Si dissous en solution en environnement contrôlé. Deuxièmement, l'évapotranspiration (ETP) est proportionnelle au flux de Si du sol vers la plante ; or, l'ETP est plus élevée à la station où se situe l'Andosol le moins altéré (Njombé).

En ce qui concerne la proximité génétique entre cultivars, La comparaison des cultivars par sous-groupes et contribution génomique (A, B et T) a permis de mettre en évidence une variabilité importante en terme d'accumulation en Si entre cultivars présentant une proximité génétique importante. La comparaison du degré de ploïdie permet de mettre en évidence que les cultivars triploïdes accumulent plus de Si sur les sols les moins altérés contrairement aux cultivars diploïdes.

Enfin, Une perspective de recherche pourrait, par exemple, consister en la quantification du pool de PhSi d'Andosols via la méthode de DeMaster (1981) après prétraitement à l' H_2O_2 et l'oxalate, sans passer par un prétraitement au DCB. Une autre perspective pourrait consister à réaliser la comparaison des contenus en Si des différents cultivars de bananiers sur des feuilles plus âgées en vue d'obtenir des résultats plus contrastés.

Bibliographie

- Bartoli, F., 1983. The biogeochemical cycle of silicon in 2 temperate forest ecosystems. *Environmental biogeochemistry. Proc. 5th international symposium, Stockholm, 1981* 35, 469–476.
- Bélangier, R., Deshmukh, R., Belzile, F., Labbé, C., Perumal, A., Edwards, S.M., 2016. Plant with Increased Silicon Uptake. WO/2016/183684.
- Carey, J.C., Fulweiler, R.W., 2016. Human appropriation of biogenic silicon - the increasing role of agriculture. *Funct Ecol* 30, 1331–1339. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12544>
- Champion, J., 1963. Le bananier.
- Chao, T.T., Sanzolone, R.F., 1992. Decomposition techniques. *Journal of Geochemical Exploration - J GEOCHEM EXPLOR* 44, 65–106. [https://doi.org/10.1016/0375-6742\(92\)90048-D](https://doi.org/10.1016/0375-6742(92)90048-D)
- Chaperon, P., L'Hôte, Y., Vuillaume, G., 1983. Les ressources en eau de surface de la Guadeloupe. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.* XX, 30.
- Clymans, W., Barao, L., Van der Putten, N., Wastergard, S., Bjorck, S., Moine, B., Struyf, E., Conley, D.J., 2015. The contribution of tephra constituents during biogenic silica determination: Implications for soil and palaeoecological studies. *Biogeosciences* 12, 3789–3804. <https://doi.org/doi:10.5194/bg-12-3789-2015>
- Colmet-Daage, F., Gautheyrou, J., 1974. Soil association on volcanic material in tropical America with special reference to Martinique and Guadeloupe. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 51, 121–128.
- Colmet-Daage, F., Lagache, F., 1969. Carte des sols des Antilles (Guadeloupe- Martinique). ORSTOM Antill.
- Colmet-Daage, F., Lagache, P., Crécy, J. de, Gautheyrou, J., Gautheyrou, M., Lannoy, M. de, 1965. Caractéristiques de quelques groupes de sols dérivés de roches volcaniques aux Antilles françaises. *Cahiers ORSTOM.Série Pédologie* 3, 91–121.
- Cornelis, J.-T., Delvaux, B., 2016. Soil processes drive the biological silicon feedback loop. *Funct Ecol* 30, 1298–1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12704>
- Cornelis, J.-T., Delvaux, B., Georg, R.B., Lucas, Y., Ranger, J., Opfergelt, S., 2011. Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences* 8, 89–112. <https://doi.org/10.5194/bg-8-89-2011>
- Cornelis, Jean-Thomas, Titeux, H., Ranger, J., Delvaux, B., 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. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0702-x>
- Coskun, D., Deshmukh, R., Sonah, H., Menzies, J.G., Reynolds, O., Ma, J.F., Kronzucker, H.J., Bélangier, R.R., 2019. The controversies of silicon's role in plant biology. *New Phytol* 221, 67–85. <https://doi.org/10.1111/nph.15343>
- CRB Plantes tropicales / Centres de ressources biologiques - Direction régionale du Cirad - Antilles-Guyane [WWW Document], n.d. URL <https://antilles-guyane.cirad.fr/recherche-en-partenariat/ressources-et-infrastructures/centres-de-ressources-biologiques/crb-plantes-tropicales> (accessed 5.16.19).
- Dagain, J., Paterne, M., Westercamp, D., 1981. La mise en place du massif volcanique Madeleine-Soufriere, Basse-Terre de Guadeloupe, Antilles. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris* 292, 921–926.
- Davey, M.W., Graham, N.S., Vanholme, B., Swennen, R., May, S.T., Keulemans, J., 2009. Heterologous oligonucleotide microarrays for transcriptomics in a non-model species;

- a proof-of-concept study of drought stress in Musa. *BMC Genomics* 10, 436. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-436>
- Delvaux, B., 1995. Soils, in: Gowen, S. (Ed.), *Bananas and Plantains*, World Crop Series. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 230–257. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0737-2_10
- Delvaux, B., Herbillon, A.J., Vielvoye, L., 1989. Characterization of a weathering sequence of soils derived from volcanic ash in Cameroon. Taxonomic, mineralogical and agronomic implications. *Geoderma* 45, 375–388. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(89\)90017-7](https://doi.org/10.1016/0016-7061(89)90017-7)
- DeMaster, D.J., 1981. The supply and accumulation of silica in the marine environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45, 1715–1732. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(81\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90006-5)
- Deshmukh, R.K., Vivancos, J., Ramakrishnan, G., Guérin, V., Carpentier, G., Sonah, H., Labbé, C., Isenring, P., Belzile, F.J., Bélanger, R.R., 2015. A precise spacing between the NPA domains of aquaporins is essential for silicon permeability in plants. *Plant J.* 83, 489–500. <https://doi.org/10.1111/tpj.12904>
- Dixon, J.B., Schulze, D.G., Asis, A.D.K., 2002. Mineral Equilibria in Environmental Soil Systems, in: *SSSA Book Series*. Soil Science Society of America. <https://doi.org/10.2136/sssabookser7.c4>
- Dorel, M., Roger-Estrade, J., Manichon, H., Delvaux, B., 2000. Porosity and soil water properties of Caribbean volcanic ash soils. *Soil Use and Management* 16, 133–140. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2000.tb00188.x>
- Driessen, P.M. (Ed.), 2001. Lecture notes on the major soils of the world, World soil resources reports. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Dugdale, R.C., Wilkerson, F.P., Minas, H.J., 1995. The role of a silicate pump in driving new production. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42, 697–719. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00015-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00015-X)
- Epstein, E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, 11–17. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.1.11>
- Fleck, A.T., Nye, T., Repenning, C., Stahl, F., Zahn, M., Schenk, M.K., 2011. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *J Exp Bot* 62, 2001–2011. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq392>
- Fraysse, F., Cantais, F., Pokrovsky, O.S., Schott, J., Meunier, J.D., 2006. Aqueous reactivity of phytoliths and plant litter: Physico-chemical constraints on terrestrial biogeochemical cycle of silicon. *Journal of Geochemical Exploration* 88, 202–205. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2005.08.039>
- Fraysse, F., Pokrovsky, O.S., Schott, J., Meunier, J.-D., 2009. Surface chemistry and reactivity of plant phytoliths in aqueous solutions. *Chemical Geology* 258, 197–206. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2008.10.003>
- GADM [WWW Document], n.d. URL https://gadm.org/download_country_v3.html (accessed 5.22.19).
- Ganry, J., n.d. Étude du développement du système foliaire du bananier en fonction de la température. vol. 18.
- Godefroy, J., 1975. Estimation des pertes par les eaux de ruissellement et de drainage des éléments fertilisants dans un sol de bananeraie du sud de la Côte d'Ivoire. *Fruits* 30 (4), 12.
- Godefroy, J., Dormoy, M., 1984. Un exemple d'utilisation du diagnostic sol à la programmation de la fertilisation en bananeraie. *Fruits*.
- Gong, H.J., Randall, D.P., Flowers, T.J., 2006. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow. *Plant Cell Environ.* 29, 1970–1979. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01572.x>

- Green, G.C., Kuhne, F.A., 1970. The response of banana foliar growth to widely fluctuating air temperatures. *Agroplantae*, 2, 105-107. *Agroplantae* 2, 105–107.
- Haysom, M.B.C., Chapman, L.S., 1975. Some aspects of the calcium silicate trials at Mackay. *Proceedings*.
- Henriet, C., 2008. Silicon in banana (*Musa* spp.): a soil-plant system approach. Thèse. Université Catholique de Louvain, Belgique.
- Henriet, C., Bodarwé, L., Dorel, M., Draye, X., Delvaux, B., 2008a. Leaf silicon content in banana (*Musa* spp.) reveals the weathering stage of volcanic ash soils in Guadeloupe. *Plant Soil* 313, 71–82. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9680-7>
- Henriet, C., De Jaeger, N., Dorel, M., Opfergelt, S., Delvaux, B., 2008b. The reserve of weatherable primary silicates impacts the accumulation of biogenic silicon in volcanic ash soils. *Biogeochemistry* 90, 209–223. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9245-0>
- Henriet, C., Draye, X., Oppitz, I., Swennen, R., Delvaux, B., 2006. Effects, distribution and uptake of silicon in banana (*Musa* spp.) under controlled conditions. *Plant Soil* 287, 359–374. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9085-4>
- Herbillon, A.J., 1986. Chemical estimation of weatherable minerals present in the diagnostic horizon of low activity clay soils. In: Beinroth, M.N., Camargo, M.N. and Eswaran, H., (Eds.) *Proceedings of the 8th international classification workshop: classification, characterization, and utilization of Ultisols. Part I*, pp. 39-48. Rio de Janeiro: EMBRAPA.
- Hodson, M.J., White, P.J., Mead, A., Broadley, M.R., 2005. Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants. *Annals of Botany* 96, 1027–1046. <https://doi.org/10.1093/aob/mci255>
- Imaizumi, K., Yoshida, S., 1958. Edaphological studies on silicon supplying power of paddy fields [WWW Document]. *Bull Natl Inst Agric Sci [japan] Ser B Soils*. URL <https://eurekamag.com/research/024/526/024526823.php> (accessed 5.17.19).
- International Musa Germplasm Transit Centre [WWW Document], n.d. URL <https://www.biodiversityinternational.org/banana-genebank/?L=0> (accessed 5.9.19).
- Inter-TROP Le portail français des ressources génétiques végétales tropicales: Crb-ptda [WWW Document], n.d. URL <http://intertrop.antilles.inra.fr/Portail/pages/crb-ptda> (accessed 5.16.19).
- Jones, L.H.P., Handreck, K.A., 1967. Silica In Soils, Plants, and Animals, in: Norman, A.G. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 107–149. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60734-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60734-8)
- Kablan, L., Lagauche, A., Delvaux, B., Legrève, A., n.d. Silicon Reduces Black Sigatoka Development in Banana 7.
- Kamenik, J., Mizera, J., Randa, Z., 2013. Chemical composition of plant silica phytoliths. *Chem. Lett.* 11, 189–195. <https://doi.org/10.1007/s10311-012-0396-9>
- Karamura, E.B., Karamura, D.A., 1995. Banana morphology — part II: the aerial shoot, in: Gowen, S. (Ed.), *Bananas and Plantains*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 190–205. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0737-2_8
- Korndörfer, G.H., Snyder, G.H., Ulloa, M., Powell, G., Datnoff, L.E., 2001. Calibration of Soil and Plant Silicon Analysis for Rice Production*. *Journal of Plant Nutrition* 24, 1071–1084. <https://doi.org/10.1081/PLN-100103804>
- Kump, L., Brantley, S., Arthur, M., 2000. Chemical Weathering, Atmospheric CO₂, and Climate. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci* 28, 611–67. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.28.1.611>
- Lahav, E., 1995. Banana nutrition, in: Gowen, S. (Ed.), *Bananas and Plantains*, World Crop Series. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 258–316. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0737-2_11

- Lassois, L., Busogoro, J.-P., Jijakli, H., 2009. La banane : de son origine à sa commercialisation. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 12.
- Lassoudière, A., 2007. Le bananier et sa culture [WWW Document]. Librairie Quae. URL <https://www.quae.com/produit/90/9782759209576/le-bananier-et-sa-culture> (accessed 5.9.19).
- Ma, J.F., Miyake, Y., Takahashi, E., 2001. Chapter 2 Silicon as a beneficial element for crop plants, in: *Studies in Plant Science*. Elsevier, pp. 17–39. [https://doi.org/10.1016/S0928-3420\(01\)80006-9](https://doi.org/10.1016/S0928-3420(01)80006-9)
- Ma, J.F., Takahashi, E., 2002. *Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan*, 1st ed. ed. Elsevier, Amsterdam ; Boston.
- Ma, J.F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., Ishiguro, M., Murata, Y., Yano, M., 2006. A silicon transporter in rice. *Nature* 440, 688–691. <https://doi.org/10.1038/nature04590>
- Ma, J.F., Yamaji, N., 2015. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.* 20, 435–442. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.007>
- Ma, J.F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Katsuhara, M., Yano, M., 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature* 448, 209–212. <https://doi.org/10.1038/nature05964>
- Martin Prével, P., 1984. *L'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales*. Lavoisier - Tec & doc, Paris.
- Martin-Prével, P., 1980. *La nutrition minérale du bananier dans le monde*. Première partie. Fruits.
- Massey Fergus P, Hartley Sue E, 2006. Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 2299–2304. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3586>
- Mboula, L.S., 2014. *ECOPHYSIOLOGY OF DWARF PLANTAIN HYBRIDS IN PERI-URBAN AREAS OF CAMEROON*. Thèse. Université Catholique de Louvain.
- Miao, H., Sun, P., Liu, Q., Liu, J., Xu, B., Jin, Z., 2017. The AGPase Family Proteins in Banana: Genome-Wide Identification, Phylogeny, and Expression Analyses Reveal Their Involvement in the Development, Ripening, and Abiotic/Biotic Stress Responses. *International Journal of Molecular Sciences* 18, 1581. <https://doi.org/10.3390/ijms18081581>
- Mitani, N., Ma, J.F., Iwashita, T., 2005. Identification of the Silicon Form in Xylem Sap of Rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physiology* 46, 279–283. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci018>
- Mosiniak, M., Prat, R., n.d. *Les textiles d'origines végétales* [WWW Document]. URL <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/textiles/16-autres.html#abaca> (accessed 5.27.19).
- Motomura, H., Mita, N., Suzuki, M., 2002. Silica Accumulation in Long-lived Leaves of *Sasa veitchii* (Carrière) Rehder (Poaceae–Bambusoideae). *Annals of Botany* 90, 149–152. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf148>
- Murata, K., Mitsuoka, K., Hirai, T., Walz, T., Agre, P., Heymann, J.B., Engel, A., Fujiyoshi, Y., 2000. Structural determinants of water permeation through aquaporin-1. *Nature* 407, 599–605. <https://doi.org/10.1038/35036519>
- Ndayiragije, S., 1996. *Caractérisation d'une séquence d'altération de sols dérivés de matériaux pyroclastiques sous climat tropical humide des Antilles (Guadeloupe)*. These. Université Catholique de Louvain.
- Price, N.S., 1995. Banana morphology — part I: roots and rhizomes, in: Gowen, S. (Ed.), *Bananas and Plantains*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 179–189. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0737-2_7

- Rasoolizadeh, A., Labbé, C., Sonah, H., Deshmukh, R.K., Belzile, F., Menzies, J.G., Bélanger, R.R., 2018. Silicon protects soybean plants against *Phytophthora sojae* by interfering with effector-receptor expression. *BMC Plant Biol.* 18, 97. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1312-7>
- Raven, J.A., 2001. Chapter 3 Silicon transport at the cell and tissue level, in: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. (Eds.), *Studies in Plant Science, Silicon in Agriculture*. Elsevier, pp. 41–55. [https://doi.org/10.1016/S0928-3420\(01\)80007-0](https://doi.org/10.1016/S0928-3420(01)80007-0)
- Raven, J.A., 1983. THE TRANSPORT AND FUNCTION OF SILICON IN PLANTS. *Biological Reviews* 58, 179–207. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1983.tb00385.x>
- Reynolds, O.L., Keeping, M.G., Meyer, J.H., 2009. Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. *Annals of Applied Biology* 155, 171–186. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00348.x>
- Santos, A.S., Amorim, E.P., Ferreira, C.F., Pirovani, C.P., 2018. Water stress in *Musa* spp.: A systematic review. *PLoS ONE* 13, e0208052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208052>
- Sauer, D., Saccone, L., Conley, D.J., Herrmann, L., Sommer, M., 2006. Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry* 80, 89–108. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-5879-3>
- Simmonds, N.W., 1982. *Bananas*, Tropical agriculture series. Longman, London ; New York.
- Smetacek, V., 1999. Diatoms and the Ocean Carbon Cycle. *Protist* 150, 25–32. [https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70006-4](https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70006-4)
- Smithson, F., 1956. Silica Particles in Some British Soils. *Journal of Soil Science* 7, 122–129. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1956.tb00868.x>
- 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. <https://doi.org/10.1002/jpln.200521981>
- Takahashi, E., Ma, J.F., Miyake, Y., 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *Comments on Agricultural and Food Chemistry* 2, 99–102.
- Theng, B.K.G., 2012. The Clay Minerals, in: *Developments in Clay Science*. Elsevier, pp. 3–45. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53354-8.00001-3>
- Turner, D.W., 1995. The response of the plant to the environment, in: Gowen, S. (Ed.), *Bananas and Plantains*, World Crop Series. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 206–229. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0737-2_9
- Van Cappellen, P., Dixit, S., Van Beusekom, J., 2002. Biogenic silica dissolution in the oceans: Reconciling experimental and field-based dissolution rates. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 1075.
- Vander Linden, C., 2019. Rainfall and land use control the mobility of Si in wet tropical Andosols. Thèse. Université Catholique de Louvain.
- Vander Linden, C., Delvaux, B., 2019. The weathering stage of tropical soils affects the soil-plant cycle of silicon, but depending on land use. *Geoderma* 351, 209–220. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.05.033>
- Vermeire, M.-L., Kablan, L., Dorel, M., Delvaux, B., Risède, J.-M., Legrève, A., 2011. Protective role of silicon in the banana-*Cylindrocladium spathiphylli* pathosystem. *Eur J Plant Pathol* 131, 621–630. <https://doi.org/10.1007/s10658-011-9835-x>
- Wedepohl, K.H., 1995. The composition of the continental crust 16.
- World reference base for soil resources [WWW Document], n.d. URL <http://www.fao.org/3/W8594E/w8594e00.htm> (accessed 5.17.19).

Le silicium phytolithique en collection de bananiers in vivo

Le Silicium (Si) dissout dans le sol est prélevé par les racines des plantes et suit le flux xylémique pour précipiter au niveau des terminaux transpiratoires sous forme de silice amorphe, les phytolithes (PhSi). Le Si est considéré comme un élément bénéfique pour les plantes accumulatrices car il accroît leur tolérance à différents stress biotiques et abiotiques.

Les bananiers (*Musa* spp.), au vu des quantités importantes de Si accumulées dans leurs tissus, sont considérés comme une espèce accumulatrice de Si. L'accumulation en Si au sein de l'espèce *Musa* spp. est proportionnelle à la quantité d'eau transpirée, à l'âge de l'organe et à la quantité de Si présent en solution dans l'environnement racinaire.

Deux objectifs sont visés dans ce mémoire : la quantification du contenu en PhSi de sols micro-agrégés de type Ferralsol ou Andosol et la comparaison du contenu en PhSi de différents cultivars de bananiers provenant de deux collections in vivo, situées à Neufchâteau, Guadeloupe et à Njombé, Cameroun.

La quantification du contenu en PhSi des sols micro-agrégés est accompagnée d'une discussion méthodologique. Cette quantification met en évidence l'impact du degré d'altération du sol sur le pool de PhSi du sol. La discussion méthodologique met en évidence les effets de différents prétraitements sur la quantification du silicium phytolithique dans le sol.

Enfin, la comparaison des contenus en Si phytolithique des différents cultivars de bananiers permet de mettre en évidence l'impact des conditions environnementales et pédologiques sur l'accumulation en Si au sein du bananier. De plus, les résultats confirment le large éventail de contenu en Si retrouvé au sein de l'espèce *Musa* spp.

Auteur : Alexandre Cailleau