

Université de Montréal

Impacts trophiques d'un paillis de seigle sur la laitue (*Lactuca sativa*), le puceron de la laitue (*Nasonovia ribisnigri*) et ses ennemis naturels en sol organique

Par
Jules Dumotier

Institut de recherche en biologie végétale
Département de sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)
en sciences biologiques

Novembre, 2022

©Jules Dumotier, 2022

Université de Montréal

Institut de recherche en biologie végétale : Département de sciences biologiques, Faculté des arts
et des sciences

Ce mémoire intitulé

Impacts trophiques d'un paillis de seigle sur la laitue (*Lactuca sativa*), le puceron
de la laitue (*Nasonovia ribisnigri*) et ses ennemis naturels en sol organique

Présenté par

Jules Dumotier

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Colin Favret
Président-rapporteur

Jacques Brodeur
Directeur de recherche

Annie-Ève Gagnon
Codirectrice

Maxime Lefebvre
Membre du jury

Résumé

Les terres noires (Histosol) du Sud du Québec représentent une ressource agricole non-renouvelable où l'on produit la majorité des laitues (*Lactuca sativa* L.) au Canada. Les paillis de seigle font partie des pratiques culturales durables proposées pour les protéger. Les impacts de ces paillis sur l'agroécosystème demeurent méconnus. Cette étude visait à mesurer les impacts des paillis de seigle sur la chaîne trophique associée au puceron de la laitue, *Nasonovia ribisnigri* (Mosley, 1841), un ravageur important. Au cours d'une saison de croissance et avec deux transplants, les impacts des paillis de seigle ont été examinés *in situ*. Dépistages visuels et pièges-bols jaunes ont mesuré la colonisation des plants par *N. ribisnigri*, ses ennemis naturels et leurs proies alternatives. En cages d'exclusion, la valeur adaptative et la croissance des populations de pucerons ont été mesurées. *Ex situ*, les effets résiduels des paillis dans le sol sur le fitness et la croissance des populations de *N. ribisnigri* ont été mesurés. *In situ*, les paillis de seigle ont limité la colonisation des laitues par *N. ribisnigri* et ont recruté d'avantage d'ennemis naturels et de proies alternative sur un des transplants. Le paillis a réduit le fitness des pucerons ainsi que la concentration en acides aminés foliaires et le poids des laitues en début de saison. *Ex situ*, des effets résiduels du paillis de seigle furent détectés sur la composition du microbiote du sol mais pas sur le fitness des pucerons. Ces résultats démontrent le potentiel des paillis de seigle comme pratique culturale contre *N. ribisnigri* mais n'éclaircissent pas les mécanismes à l'œuvre et soulignent un risque quant au rendement de la laitue.

Mots-clés : *Nasonovia ribisnigri*, *Lactuca sativa*, *Secale cereale*, interactions trophiques

Abstract

Southern Quebec cultivated peatland (Histosols) are a non-renewable resource producing most Canadian lettuce (*Lactuca sativa* L.). Rye mulches are one of the conservation practices proposed to reach sustainable production, but their impacts on the agroecosystem are still poorly studied. We aimed to assess impacts of rye mulches on the trophic chain around the lettuce aphid *Nasonovia ribisnigri* (Mosley 1841), an economically significant pest. Through one growing season and two successive transplants, we monitored impacts of rye mulches *in situ*. Visual scouting and yellow pan traps assessed plant colonization by *N. ribisnigri*, its natural enemies and alternative preys. Exclusion cage experiments measured aphid fitness and population growth. *Ex situ*, we attempted to detect if lingering effects of the rye mulch within the soil affected lettuce plants, *N. ribisnigri* and soil microbiota. *In situ* experiments showed that rye mulch had the potential to inhibit *N. ribisnigri* field colonization and recruited natural enemies and alternative preys in one transplant. Mulch reduced aphid fitness as well as lettuce foliar amino acids concentration and weight at the beginning of the season. *Ex situ* experiments detected lasting effect of rye mulch on microbiota composition but not on aphid nor lettuce fitness after mulch removal. This study highlights the potential of rye mulches as a cultural practice against *N. ribisnigri* but does not reveal mechanisms at play while underlining agronomic challenges concerning lettuce yields.

Keywords : *Nasonovia ribisnigri*, *Lactuca sativa*, *Secale cereale*, cultural control, trophic interactions

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Table des matières	v
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	xi
Liste des abréviations	xi
Remerciements	xii
Avant-propos	1
Chapitre 1. Revue de littérature	2
Les terres noires	2
La laitue: <i>Lactuca sativa</i> L.	2
Herbivores: les pucerons	4
Alliés, les ennemis naturels des pucerons	6
Le seigle comme paillis	8
Refuges pour ennemis naturels	9
Réflectance du paillis	10
Interactions seigle-laitue-puceron	11
Objectifs et hypothèses.....	15
Références	16
Chapitre 2. Trophic impacts of a rye mulch on the lettuce aphid (<i>Nasonovia ribisnigri</i>) and associated insect fauna in organic soil	26
Abstract	26
Introduction	26
Material and Methods.....	28
Lettuce aphid rearing.....	28
Field experiment.....	29
Plant colonization by aphids and their natural enemies	29
Aphid population growth in the field	31
Greenhouse experiment.....	31
Aphid population growth in greenhouse	32
Tibial length measurements	33
Nutritional indices of lettuce	33
Statistical analyses.....	34
Results	37

Plant colonization by aphids and their natural enemies	37
Plot colonization.....	38
Aphid population growth	42
Greenhouse experiment - aphid population growth	43
Lettuce quality	45
Discussion	48
Impacts on aphid plot colonization	48
Impacts on plant-aphid interactions	50
Greenhouse experiment.....	52
Conclusion.....	52
Supplementary material.....	53
References	58
Chapitre 3. Conclusion générale	65
Références	68
Annexe 1 : Seigle et collemboles (Classe : Collembola)	71
Mise en contexte.....	71
Introduction	71
Matériel et méthode.....	72
Résultats et discussion.....	73
Références	75
Annexe 2 Seigle et microbiome du sol.....	76
Mise en contexte.....	76
Introduction	76
Matériel et méthode.....	77
Résultats	80
Conclusion.....	85
Références	86

Liste des figures

- Figure 2.1** Proportion of lettuce plants per plot ($X \pm$ standard error) colonized by *Nasonovia ribisnigri* (A-B) and aphid natural enemies (C-D) on Estival (A-C) and Sunbelt (B-D) lettuce plants growing in control (red) and rye mulch plots (blue) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = $P < 0.05$ (*), ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).37
- Figure 2.2** Mean number of aphid natural enemies ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Estival lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).....38
- Figure 2.3** Mean number of aphid natural enemies ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Sunbelt lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021.....39
- Figure 2.4** Mean number of alternative prey ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Estival lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B). The asterisks indicate significant differences between treatments: ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).40
- Figure 2.5** Mean number of alternative prey ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Sunbelt lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).....41

Figure 2.6 Number of *Nasonovia ribisnigri* per plant (A-B), proportion of adult alates per plant (C-D) and tibial length of apterous adults (E-F) observed 11 days after aphid inoculation on Estival (A-C) and Sunbelt (B-D) lettuce plants covered with exclusion cages in control (red) and rye mulch (blue) plots in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = P < 0.05, ** = P < 0.01, *** = P < 0.001.....42

Figure 2.7 Number of *Nasonovia ribisnigri* per plant (A), proportion of adult alates per plant (B) and tibial length of apterous adults (C) measured 7 days after aphid inoculation on greenhouse lettuce plants growing in control soil (red), pasteurized control soil (green) and rye mulch soil (blue).43

Figure 2.8 Number of days from birth to first offspring production of *Nasonovia ribisnigri* in clip-cages on greenhouse lettuce plants growing in control (red), pasteurized control (black) and rye mulch soil (blue).44

Figure 2.9 Non-metric dimensional scaling (NMDS) plots of amino acid profiles based on amino acid concentrations of lettuce leaves from Estival (A) and Sunbelt (B) cultivars growing in control (red) and rye mulch plots (blue).....45

Figure 2.10 Fold decrease of free amino acid concentrations from leaves of Estival lettuce growing in rye mulch plots compared to Estival lettuce plants from control plots.....46

Figure 2.11 Non-metric dimensional scaling (NMDS) plot of amino acid profiles based on leaf amino acid concentration of greenhouse grown lettuce plants in control soil (red), pasteurized control soil (green) and rye mulch soil (blue) 7 days after aphid inoculation.....47

Supplemental Figure 2.12 Experimental plots layout with control (red) and rye mulch (blue) plots.53

Supplemental Figure 2.13 Visual comparison of the early living (top) and the late terminated (bottom) rye mulches.53

Supplemental Figure 2.14 Exclusion cage design in a plot used to evaluate aphid population growth.....54

Supplemental Figure 2.15 Ambient (red) and exclusion cage (blue) temperatures with upper (dashed line), lower (dashed line) and optimal (full line) development temperature as described in Diaz et al. (2007) throughout population growth experiments on Estival (A) and Sunbelt (B) cultivars.54

Supplemental Figure 2.16 Mean abundance per lettuce of *Nasonovia ribisnigri* (A-B) and aphid natural enemies (C-D) on Estival (A-C) and Sunbelt (B-D) lettuce plants growing in control (red) and rye mulch plots (blue) in 2021.....55

Supplemental Figure 2.17 Greenhouse cages design used to evaluate aphid population growth under controlled conditions.55

Supplemental Figure 2.18 Surface (A-C) and 15cm deep (B-D) mean ($X \pm$ erreur standard) temperature (A-B) and humidity in rye mulch (blue) and control (red) during the first cultivar (cv. Estival)56

Supplemental Figure 2.19 Surface (A-C) and 15cm deep (B-D) mean ($X \pm$ erreur standard) temperature (A-B) and humidity in rye mulch (blue) and control (red) during the second cultivar (cv. Sunbelt)56

Figure 4.1 Nombre de collemboles capturés les 14 juin, 20 juillet et 14 septembre dans les pièges-fosses des parcelles de paillis de seigle (bleu) et témoin (rouge). Les astérisques indiquent des différences significatives entre les traitements pour une même période d'échantillonnage : * = $P < 0.05$, *** = $P < 0.001$ (ANOVA).....73

Figure 5.1 Indices de diversité α de Shannon (A) et de Simpson (B) des ASV de bactéries provenant des sols témoins (rouge), témoins pasteurisés (vert) et avec paillis de seigle (bleu). Les lettres représentent les groupes significativement différents selon le test post-hoc de Tukey.....81

Figure 5.2 PCoA (A) et NMDS (B) des ASV de bactéries provenant des sols témoins (rouge), témoins pasteurisés (vert) et avec paillis de seigle (bleu).81

Figure 5.3 PCoA des ASV de nématodes provenant des sols témoins (rouge), témoins pasteurisés (vert) et avec paillis de seigle (bleu).82

Figure 5.4 Indices de diversité α de Shannon (A) et de Simpson (B) des ASV de mycètes provenant des sols témoins (rouge), témoins pasteurisés (vert) et avec paillis de seigle (bleu). Les lettres représentent les groupes significativement différents selon le test post-hoc de Tukey.....83

Figure 5.5 PCoA (A) et NMDS (B) des ASV de mycètes provenant des sols témoins (rouge) et avec paillis de seigle (bleu).84

Liste des tableaux

Tableau 1.1 Liste des insectes nuisibles et maladies de la laitue rencontrés au Québec.....	3
Tableau 2.1 List of observed taxons and their respective roles	30
Tableau 5.1 Liste des amorces utilisées pour les trois séquences étudiées	77

Liste des abréviations

Ala	Alanine / Alanine
Arg	Arginine / Arginine
Asn	Asparagine / Asparagine
Asp	Aspartate / Aspartate
Cys	Cystéine / Cysteine
Gln	Glutamine / Glutamine
Glu	Glutamate / Glutamate
Gly	Glycine / Glycine
His	Histidine / Histidine
Ile	Isoleucine / Isoleucine
Leu	Leucine / Leucine
Lys	Lysine / Lysine
Met	Méthionine / Methionine
Phe	Phénylalanine / Phenylalanine
Pro	Proline / Proline
Ser	Sérine / Serine
Thr	Thréonine / Threonine
Trp	Tryptophane / Tryptophan
Tyr	Tyrosine / Tyrosine
Val	Valine / Valine
DIBOA	2,4-dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-one
DIMBOA	2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazolin-3-one
MBOA	6-methoxybenzoxazolin-2-one
EDTA	Acide éthylènediaminetétraacétique / Ethylenediaminetetraacetic acid
ANOVA	Test paramétrique d'analyse de variance / variance analysis parametric test
PCoA	Analyse par coordonnées principales / Principal coordinate analysis
NMDS	Positionnement multidimensionnel non métrique / Non-metric multidimensional scaling
p	Probabilité / probability (p-value)
SE	Erreur standard / standard error
%	Pourcentage / percentage
°C	Degrés Celsius / degree Celsius

Remerciements

C'est sous l'ombre menaçante de la pandémie qu'Annie-Ève Gagnon et Jacques Brodeur me prirent sous leur aile. Malgré les nombreux défis logistiques que cette dernière souleva, je ne me suis jamais senti seul. Merci, Annie-Ève, pour ton humanité, pour avoir toujours été disponible, pour ton sens de l'organisation phénoménal et les réunions hebdomadaires systématiques que tu as mis en place. Ce projet n'aurait tout simplement pas été possible sans ton appui. Merci Jacques, pour ta bonne humeur, tes conseils et ton aide financière à ma mobilité. Merci à vous deux, pour votre écoute et votre soutien à la fois professionnel et émotionnel.

Merci également à tous les membres des équipes de recherche qui m'ont guidé et assisté au travers de toutes mes expériences. Merci à Carolane Audette d'avoir toujours été disponible lorsque j'avais besoin d'aide. Merci à Danielle Thibodeau pour ses connaissances et sa maîtrise incontestée de l'entomologie de terrain. Merci à Julie Frenette pour ses mains adroites et son expertise en dissection. Merci à Josée Doyon pour son temps et ses précieux conseils. Un grand merci à Noémie Perrier-Malette pour avoir bien voulu, dans le cadre d'un stage, participer aux diverses expériences et nous faire ainsi profiter de sa joie de vivre ainsi que de son dévouement. Merci à l'équipe de nématologie de Benjamin Mimee, composée de Nathalie Dauphinais, Dave T. Ste-Croix et Pierre-Yves Véronneau, sans l'aide de qui je n'aurais pu avoir un coup d'œil sur le monde fascinant du microbiote. Un merci spécial à Pauline T. Fortin qui mis à profit ses talents de couturière pour fabriquer chez elle les cages d'exclusion.

Merci à tous les participants des réunions inter-laboratoires pour leurs précieux conseils lors des présentations diverses ainsi que pour m'avoir exposé à une pléthore de projets de recherche entomologiques tous plus fascinants les uns que les autres.

Merci à mes parents ainsi qu'à ma conjointe Charlotte de m'avoir supporté et soutenu tout du long. Je ne sais pas ce que je ferais sans vous.

Merci à tous, au fil de ces deux dernières années, j'ai beaucoup appris

Avant-propos

Ce mémoire s'inscrit au sein du projet « Biovigilance pour la durabilité des sols organiques » d'Agriculture et Agroalimentaire Canada. Ce projet s'intéresse aux impacts de la mise en place de paillis organiques dans le cadre de la culture de la laitue sur les sols organiques du sud du Québec. Visant à limiter l'érosion et compenser les pertes de matière organique ceux-ci peuvent également affecter la biodiversité fonctionnelle des organismes du sol et foliaires. Dans le cadre de ce projet un effort de recherche pluridisciplinaire a été mis en place pour décrire les impacts de l'application de paillis de seigle, miscanthus, saule, frêne, bouleau et mélèze sur un champ expérimental. Des relevés de l'entomofaune au sol, la caractérisation physico-chimique du sol, l'identification du microbiome du sol et de la rhizosphère, des relevés phytopathologiques et malherbologiques ainsi que des mesures de rendement en laitues ont notamment eu lieu. L'éventuelle mise en commun de tous ces résultats permettra donc de brosser un portrait très complet des impact de ces paillis sur l'ensemble de l'agroécosystème des laitues en Histosol.

Chapitre 1. Revue de littérature

Les terres noires

L'on trouvait jadis, dans le sud-ouest du Québec, de vastes milieux humides devant leur origine au retrait de la mer de Champlain (Parent et Occhietti, 1988). Les hautes nappes phréatiques de ces milieux ont créé des poches anoxiques freinant la décomposition des débris végétaux et donnant ainsi naissance au fil des siècles à une épaisse couche de tourbe (Clymo et Fogg, 1984; Pronger et al., 2014). Une fois les nappes drainées, une terre noire extrêmement fertile fut obtenue sur laquelle s'est développée une forte industrie maraîchère. Or, depuis qu'elles ont été asséchées, l'épaisseur des terres noires ne cesse de diminuer. Ce déclin s'explique par le passage d'un milieu anoxique à un milieu bien oxygéné, dû aux effets combinés du drainage et des activités agricoles. L'oxygénation permet l'activation des processus naturels de décomposition et d'oxydation, auxquels s'ajoutent l'érosion éolienne et l'affaissement des sols (Millette, 1982; Pronger et al., 2014; Rodriguez et al., 2020). Pour endiguer la perte de cette ressource non renouvelable, plusieurs pratiques agricoles ont été développées, dont la mise en place de paillis organiques permettant de limiter l'érosion tout en compensant les pertes de matière organique.

La laitue: *Lactuca sativa* L.

Le Québec représente un important producteur de laitue, fournissant 70% de la production annuelle de laitue canadienne (Gouvernement du Canada, 2018). En 2017, au Québec, 73 949 tonnes de laitues ont été produites sur une superficie de 3 416 hectares pour une valeur à la ferme de 63 870 000\$ (Gouvernement du Canada, 2018). Cette production se concentre dans les sols organiques de la Montérégie, plus particulièrement dans la région des Jardins de Napierville. Les deux principaux types de laitues de cette région sont les pommées (~50% de la production), dont les feuilles du cœur se replient sur elles-mêmes pour former une pomme ferme, et les romaines (~35% de la production) dont les feuilles intermédiaires se referment au-dessus du cœur (PRISME, 2020). Les agriculteurs produisent généralement deux récoltes de laitues par saison, une première s'échelonne sur environ 70 jours au printemps et une seconde sur environ 40-50 jours en été. Les graines sont semées en serre et y restent une douzaine de jours après quoi les plantules sont transplantées au champ. La transplantation s'effectue en général sur des buttes espacées de 30 cm

de façon à garantir une aération optimale du feuillage réduisant les risques de maladies (PRISME, 2020). La qualité visuelle des laitues, le critère le plus important pour la mise en marché, peut être sérieusement compromise par des maladies et des insectes nuisibles (Tableau 1.1), dont le puceron de la laitue auquel on s'intéresse ici.

Tableau 1.1 Liste des insectes nuisibles et maladies de la laitue rencontrés au Québec (PRISME, 2020)

	<i>Principaux</i>	<i>Secondaires</i>	<i>Occasionnels</i>
<i>Insectes</i>	Puceron de la laitue <i>Nasonovia ribisnigri</i> Puceron de la pomme de terre <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Puceron vert du pêcher <i>Myzus persicae</i> <i>Acyrtosiphon lactucae</i> Punaise terne <i>Lygus lineolaris</i>	Fausse-arpenteuse de la teigne <i>Trichoplusia ni</i> Vers gris	Puceron des racines <i>Pemphigus sp.</i> Cicadelles Nématodes Punaise brune <i>Euschistus servus</i>
<i>Maladies</i>	Mildiou	Moisissure grise Affaïssement sclérotique (<i>Botrytis</i>) Affaïssement sec (<i>Pythium</i>) Pourriture basale Tache bactérienne	Jaunisse de l'aster Pourriture bactérienne (<i>Erwinia</i>) Oïdium Anthracnose
<i>Maladies physiologiques</i>	Pourriture apicale	Nervation brune Montée à la graine	Assèchement marginal

Herbivores: les pucerons

Les pucerons (Hemiptera : Aphididae) constituent un groupe d'insectes ravageurs cosmopolites devant leur succès, entre autres, à leur rythme reproductif effréné et leur polymorphisme adaptatif. Les pucerons se reproduisent principalement par parthénogenèse et l'on observe un emboîtement générationnel. En effet, les embryons clonaux se développant au sein de leur mère contiennent eux aussi des embryons clonaux permettant un rythme reproductif vertigineux (van Emden et Harrington, 2007). Le cycle de vie de la majorité des espèces de pucerons se déroule sur une seule plante hôte. Cependant, une fraction, correspondant généralement aux espèces considérées comme nuisibles en agriculture, alterne entre deux hôtes, le plus souvent un hôte primaire ligneux et un hôte secondaire herbacé (Kundu et Dixon, 1995). C'est sur cet hôte ligneux, à l'automne, qu'a lieu une reproduction sexuée, à la suite de laquelle les femelles déposent leurs œufs à l'abri des éléments néfastes où ils survivent à l'hiver pour rétablir les populations au printemps suivant (Dixon, 1977; van Emden et Harrington, 2007). Outre l'existence de morphes sexués et asexués, le polymorphisme adaptatif des pucerons peut également prendre la forme de changements de coloration leur permettant de moduler leur température interne, leur degré d'exposition aux U.V. et leur visibilité pour leurs ennemis naturels, mais pouvant aussi modifier leur fécondité et comportement (Braendle et Weisser, 2001; Dixon, 1972; Tsuchida, 2016; Walters et al., 1994). Finalement, la dernière forme de polymorphisme adaptatif chez les pucerons est la coexistence de deux phénotypes répondant à certaines conditions écologiques, les aptères et les ailés. Chez les morphes asexués, les aptères représentent la forme majoritaire lorsque les conditions sont optimales, leur développement est accéléré et leurs capacités reproductives accrues (Diaz et Fereres, 2005; Dixon, 1977; Zhang et al., 2009). Lorsque les conditions se détériorent, la production d'individus ailés s'accroît. Bien que les ailés possèdent une croissance plus lente et une fertilité moindre, ces derniers peuvent quitter la colonie pour en établir de nouvelles et permettre la survie des populations. Parmi les facteurs conduisant à la production d'ailés, on trouve notamment la surpopulation (Wadley, 1923), une baisse de qualité de la plante hôte (Mittler et Sutherland, 1969; Müller et al., 2001), des fluctuations importantes de température ou de photopériode (Lees, 1963; Marcovitch, 1924) ainsi que l'augmentation des pressions liées aux ennemis naturels (Christiansen-Weniger et Hardie, 2000; Weisser et al., 1999). La production d'ailés migrants permet également les migrations printanières et automnales vers les hôtes secondaires et primaires (van Emden et Harrington, 2007; Kundu et Dixon, 1995).

Parmi les quelques 21 espèces de pucerons s'attaquant aux laitues, la plus importante d'un point de vue économique est le spécialiste *Nasonovia ribisnigri* (Mosley, 1841) (Diaz et al., 2007; Forbes et MacKenzie, 1982; Matthews, 2017; McCreight, 2008).



Figure 1.1 Le puceron de la laitue *Nasonovia ribisnigri* (Mosley, 1841)

Le cycle de vie de *N. ribisnigri* comporte deux hôtes primaires, une espèce du genre *Ribes* (souvent *Ribes nigrum* L.) et un hôte secondaire principal, la laitue *L. sativa*, ainsi que quelques autres espèces parmi les familles Asteraceae, Scrofulariaceae ou Solanaceae (Blackman et Eastop, 1984; Diaz et Fereres, 2005). Le temps de développement, le nombre de stades et la longévité de ce puceron varient significativement selon le poids à la naissance, le phénotype (ailé ou non), la qualité de la nourriture disponible et la température (Diaz et al., 2007; Diaz et Fereres, 2005). Aux températures optimales pour la croissance du puceron de la laitue (entre 20 et 26°C), un juvénile aptère complète quatre stades en environ 6,3 à 8,0 jours avant d'atteindre la maturité, alors qu'un juvénile ailé a besoin de 0,7 à 1,1 jour de plus, pour une espérance de vie totale de 15 à 20 jours (Diaz et Fereres, 2005; Dixon, 1987).

En colonisant préférentiellement les jeunes têtes de laitue (le coeur), les pucerons déforment et altèrent la couleur des feuilles, rendant ainsi la laitue invendable pouvant déclasser jusqu'à 70% de la récolte (McCreight, 2008; ten Broeke, 2013). Cette préférence pour le coeur rend

particulièrement difficile le contrôle du ravageur par pulvérisation d'insecticides foliaires comme ceux à base d'afidopyropène utilisés au Québec (Rufingier, 1999; CRAAQ, 2022.). La découverte, chez l'espèce sauvage *Lactuca virosa* L., du gène dominant Nr conférant une résistance complète contre *N. ribisnigri* a permis le développement de lignées de laitues résistantes (Eenink, 1982; Eenink et al., 1982). Cependant, l'utilisation massive de lignées dont la résistance dépend d'un gène unique a créé une large pression sélective et favorisé l'apparition d'un nouveau biotype résistant de puceron (Nr :1) rendant rapidement le gène Nr obsolète (Smilde et al., 2009). Le développement de nouveaux cultivars résistants est en cours au Québec, mais les producteurs doivent encore se rabattre sur les méthodes chimiques ou alternative. En vertu des pertes importantes qu'il peut causer ainsi que de la difficulté à contrôler ses populations, les seuils économiques de *N. ribisnigri* sont très bas et le Réseau d'avertissements sanitaires du Québec recommande un traitement insecticide dès la détection d'un puceron lors du dépistage de 12 plants/ha (Réseau d'avertissements phytosanitaires, 2006). Certaines alternatives aux pesticides synthétiques, comme les biopesticides ou l'augmentation des populations d'ennemis naturels par diversification de l'agroécosystème, peuvent permettre un contrôle efficace des populations de *N. ribisnigri* (Alomar et al., 2008; Fournier et Brodeur, 2000). Toutefois, ces pratiques demeurent peu utilisées en dehors des productions biologiques (Hopper et al., 2011; Shrestha et al., 2014; Shrestha et Enkegaard, 2013; Smith et Chaney, 2007).

Alliés, les ennemis naturels des pucerons

Le terme ennemis naturels regroupe des prédateurs se nourrissant directement de pucerons, des parasitoïdes utilisant le puceron comme hôte pour le développement de sa progéniture menant inexorablement à la mort du puceron ainsi que des entomopathogènes. Parmi les prédateurs pertinents en lutte biologique, on retrouve notamment les syrphes (Diptera : Syrphidae), chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae), hémérobés (Neuroptera : Hemerobiidae), cécidomyies (Diptera : Cecidomyiidae, genres *Aphidoletes* et *Monobremia*), coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) et anthocorides (Hemiptera : Anthocoridae, genres *Anthocoris* et *Orius*). Les parasitoïdes incluent des hyménoptères (Aphidiinae et Aphelinidae), mais aussi quelques diptères (Cecidomyiidae) (Boivin et al., 2012). Parmi ceux pertinents contre *N. ribisnigri* on trouve notamment *Aphidius ervi* Haliday, 1834 (Aphidiinae) et *Aphelinus abdominalis* (Dalman, 1820) (Aphelinidae) (Shrestha et al., 2014). Les organismes entomopathogènes ayant un potentiel dans la lutte contre les pucerons sont

principalement des entomophthoromycètes ainsi que quelques genres d'ascomycètes (van Emden et Harrington, 2007; Pell et al., 2001). Parmi ceux-ci, certains pathogènes généralistes cosmopolites, dont *Pandora neoaphiditis* (Remaud. et Hennebert) Humber (Entomophthoromycota) et *Lecanicillium lecani* (Zimm.) Zare et W.Gams (Ascomycota), peuvent causer des épizooties mortelles chez les pucerons (Milner, 1997; Pell et al., 2001; Shah et al., 2004).

La capacité d'un assemblage d'ennemis naturels à contrôler les populations de pucerons en champ peut être freinée par le manque ou la difficulté de trouver les pucerons et sources nutritives alternatives ainsi que la prédation intragilde (van Emden et Harrington, 2007). Puisque la distribution et l'abondance des pucerons sont souvent hétérogènes dans le temps et l'espace et que plusieurs pucerons se retrouvent sur des parties de la plante difficilement accessibles (comme *N. ribisnigri* qui préfère les coeurs de laitues), les ennemis naturels ont développé des capacités de détection spécialisées pour trouver leurs proies/hôtes. À longue distance, les prédateurs et parasitoïdes utilisent leurs facultés de détection olfactive du miellat, des sécrétions produites par les cornicules ou des composés sémio-chimiques émis par les plantes infestées de pucerons (Bahlai et al., 2008; Budenberg et Powell, 1992; Mackauer et al., 1996; van Emden et Hagen, 1976; Zhu et al., 2005). À plus courte distance, ils utilisent des indices visuels comme le contraste entre la couleur des plants et le sol ou la couleur des pucerons et des tissus végétaux (Bahlai et al., 2008; Mackauer et al., 1996). La majorité des prédateurs se prémunissent également contre le risque de ne pas trouver de pucerons en acceptant un large éventail de proies de tailles similaires à celles des pucerons. Ces proies alternatives incluent plusieurs autres ravageurs potentiels de la laitue dont les thrips (Thysanoptera), les psylles (Hemiptera : Psylloidea) (Lucas, 2005). Si les parasitoïdes des pucerons sont généralement trop spécialisés pour s'attaquer à d'autres taxons, plusieurs adoptent également une plasticité quant à l'espèce et le stade de développement des hôtes lorsque les conditions les y obligent (Henry et al., 2005; Langley et al., 2006; Lanteigne et al., 2015). Quant aux mycètes entomopathogènes, leur capacité de contrôle des populations dépend surtout de leur potentiel de déclencher une épizootie. Le déclenchement de celle-ci dépend de plusieurs facteurs biotiques dont la densité des populations de l'hôte et la mobilité des individus ainsi que de facteurs abiotiques principalement l'humidité et la température (Steinkraus, 2006). Pour demeurer au sein des colonies infestées, la plupart fixent les cadavres de leurs hôtes au substrat et certains modifient même le comportement des hôtes, inhibant la réponse de dispersion face aux phéromones d'alarmes et facilitant ainsi le développement d'épizooties (Roy et al., 2006).

Le seigle comme paillis

Le seigle *Secale cereale* L. est une céréale résistante au froid avec une haute production de biomasse créant une litière récalcitrante, ce qui en fait une couverture de sol populaire en Amérique du Nord (Wilkins et Bellinder, 1996; Geiger et Miedaner, 2009). Il est généralement roulé avec une sertisseuse à rouleau ou coupé à l'aide d'une faucheuse à fléau. La faucheuse à fléau produit un paillis plutôt hétérogène constitué de petits débris se décomposant rapidement, alors que la sertisseuse à rouleau crée un paillis plus uniforme, limitant ainsi la repousse du seigle (Dabney, 2002). La survie du seigle demeure le risque principal de ces deux techniques, celle-ci menant souvent à des problèmes de compétition ou d'allélopathie entre le seigle et la culture. Les producteurs ont donc tendance à user de prudence en appliquant un herbicide (ex : glyphosate) ou en utilisant une terminaison mécanique pour assurer la mort complète du seigle (Wilkins et Bellinder, 1996; Dabney, 2002; Mirsky et al., 2009). La terminaison mécanique peut être suffisamment fiable pour éviter ou du moins réduire l'utilisation des herbicides, mais seulement si la phénologie du seigle est convenablement prise en compte (Dabney, 2002; Mirsky et al., 2009). Mirsky et al. (2009), s'intéressant à l'influence de la phénologie sur le contrôle par sertisseuse à rouleau du seigle, ont observé que la terminaison du seigle peut être fiable à partir de l'anthèse ou au stade 61-69 selon l'échelle de croissance de Zadoks (Zadoks et al., 1974; Government of Australia, 2018). La date d'atteinte de l'anthèse différant selon la date de semis et les cultivars, il est d'autant plus important de choisir des cultivars à croissance rapide, de semer le seigle tôt à l'automne ainsi que de se baser sur des modèles de croissance considérant les aléas climatiques pour prévoir la date du roulage (Wilkins et Bellinder, 1996; Dabney, 2002; Mirsky et al., 2009).

L'influence généralement bénéfique des cultures de couverture et paillis pour les productions agricoles n'est plus à prouver (Snapp et al., 2005). Cela dit, l'ampleur et, parfois, la nature des divers effets des paillis varient très significativement d'un sol à l'autre et d'un groupe végétal à l'autre (Martinez et al., 2020; Snapp et al., 2005; Vukicevich et al., 2016). Dans le contexte de la production maraîchère en Histosol, le paillis de seigle constitue avant tout une méthode pour contrer les pertes de sol en limitant l'érosion et en augmentant l'apport en matière organique (Ding et al., 2006; Moore et al., 2014). Les paillis de seigle améliorent également la santé physique et chimique des sols. Le réseau racinaire développé du seigle participe activement à la formation

d'agrégats, améliorant la porosité et la rétention d'eau du sol, alors que le paillis limite l'évapotranspiration et le lessivage des nutriments (Basche et al., 2014; Kladvko et al., 2014; Kuo et Jellum, 2000). Ces paillis peuvent également être de précieux alliés contre les mauvaises herbes dont ils inhibent physiquement et chimiquement (allélopathie) l'émergence (Barnes et Putnam, 1983; Jabran, 2017; Teasdale et al., 2012). La croissance et la mise au sol d'un paillis de seigle est une pratique modifiant la structure, le profil nutritif et le microclimat de surface du sol ayant le potentiel de créer une cascade trophique.

Refuges pour ennemis naturels

Les plantes poussant dans des environnements variés et complexes sont en général moins susceptibles aux insectes ravageurs spécialisés que celles en monoculture selon les hypothèses de la concentration des ressources et des ennemis naturels de Root (1973). La première propose que la haute concentration d'une ressource spécifique dans un habitat simple crée un milieu favorable aux espèces spécialistes, mais pas nécessairement aux généralistes ou celles nécessitant une variété de milieux/ressources durant leur cycle de vie. La seconde stipule que la création de nouveaux refuges couplée à la présence de proies alternatives permet l'établissement de populations stables d'ennemis naturels généralistes. En diversifiant l'agroécosystème, on peut donc recruter des populations d'ennemis naturels et limiter les pertes de rendement associées aux explosions ponctuelles des populations de ravageurs agricoles. Suivant ce principe, le recrutement de syrphes et d'anthocorides prédateurs du genre *Orius* via l'ajout de plantes annuelles à fleurs a été reporté comme exerçant un contrôle significatif des populations de *N. ribisnigri* (Alomar et al., 2008; Brennan, 2013). Dans ce système, l'alysson maritime permet de supporter les ennemis naturels dont le stade adulte s'alimente de nectar ou de pollen. Bien que dépourvus de fleurs et pollen, les paillis céréaliers offrent tout de même un environnement structurellement complexe ainsi qu'un microclimat frais et humide. Cet environnement crée des refuges pour les communautés d'arthropodes associées au contrôle biologique des populations de pucerons (Landis et al., 2000). Schmidt et al. (2004) ont observé que l'ajout d'un paillis d'orge commune *Hordeum vulgare* L. à un champ de blé diminuait de 25% les densités de plusieurs espèces de pucerons des céréales. Cette diminution des populations de ravageurs était corrélée avec une présence accrue d'ennemis naturels, dont la cécidomyie du puceron *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1848), les syrphes et les araignées. Kahl et al. (2019) ont décrit également un recrutement d'hémiptères prédateurs

(*Geocoris* spp. et *Orius* spp.) et de coccinelles dans un paillis de trèfle des prés *Trifolium pratense* L. associé à une réduction des densités du puceron du melon *Aphis gossypii* Glover, 1877 sur le concombre.

Réflectance du paillis

En couvrant le sol d'un paillis, le contraste visuel entre le sol et les plantes hôtes est réduit, rendant celles-ci moins repérables par les pucerons ailés et réduisant potentiellement leur colonisation (Siekmann et Hommes, 2007). Les photorécepteurs des pucerons, comme chez plusieurs autres insectes herbivores, détectent les UV, le bleu et le vert (320-330nm, 440-480nm et autour de 530nm chez *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Döring et Chittka, 2007; Kirchner et al., 2005). L'orientation des pucerons ailés vers les plantes hôtes repose en partie sur une phototaxie positive et plusieurs espèces démontrent une attraction pour la lumière vive dans le spectre du jaune (550-590nm) et des UV (Döring et Chittka, 2007). En plus de la lumière réfléchiée par la plante-hôte, les pucerons se servent du contraste entre celle-ci et le sol environnant (généralement plus sombre) pour s'orienter. Il est possible, en couvrant le sol par des matériaux ayant une forte réflectance dans le spectre du jaune, de diminuer ce contraste et freiner ainsi la colonisation des plants par les pucerons (Döring et al., 2004). Les paillis synthétiques, surtout à base d'aluminium, s'avèrent particulièrement efficaces (Greer et Dole, 2003), mais certaines alternatives végétales semblent également prometteuses (Siekmann et Hommes, 2007; Smith, 1976). Plusieurs études ont associé les paillis céréaliers à une réduction de la colonisation par les pucerons et de l'incidence des maladies dont ils sont les vecteurs dans les cultures de brocoli *Brassica oleracea* L., de pomme de terre *Solanum tuberosum* L., de fève *Vicia faba* L. et de colza *Brassica napus* L. (Costello, 1995; Heimbach et al., 2002; Saucke et Döring, 2004). Cette perte de contraste dépend de la réflectance des plants, du type de sol et de paillis et l'ampleur des effets varie d'un système à l'autre. Siekmann et Hommes (2007) ont, par exemple, observé que l'application d'un paillis de blé *Triticum aestivum* L. réduisait la colonisation du brocoli par le puceron *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus, 1758), mais non celle de la laitue par *N. ribisnigri*. Cette différence serait attribuée à un pic de réflectance à 550 nm (vert jaune) plus élevé dans le cultivar de laitue comparativement à celui du brocoli et du paillis de blé.

Interactions seigle-laitue-puceron

Les paillis de seigles sont une litière fraîche, humide et riche en carbone. Le ratio C/N élevé de cette litière entraîne les communautés de décomposeurs à puiser l'azote environnant pour rétablir leurs besoins stoechiométriques, immobilisant ainsi l'azote sous forme organique (Barrett et Burke, 2000; Rosecrance et al., 2000). Ce processus limite le lessivage et donc l'impact écologique des productions agricoles, mais aussi la disponibilité de l'azote pour les cultures pouvant ainsi conduire à des pertes substantielles de rendement (Wyland et al., 1995). Bien que cette considération puisse faire des paillis de seigle une arme à double tranchant, Dessureault-Rompré et al. (2020) supputent que dans le cas particulier de la laitue sur Histosol, la grande fertilité et la vitesse du cycle de l'azote de ces sols devraient permettre de combler les besoins nutritifs des laitues sous un régime de fertilisation normal. Les pucerons se nourrissent exclusivement du phloème de l'hôte, une ressource riche en sucres, mais pauvre en nutriments, dont l'azote sous forme d'acides aminés (van Emden et Harrington, 2007; Slansky, 1985). Cette déficience est comblée par un agencement de bactéries symbiotiques dominé par *Buchnera aphidicola* (Munson et al., 1991) capable de fournir les acides aminés essentiels manquants et d'ajuster son apport en fonction de l'âge et de la diète de son hôte (van Emden et Harrington, 2007; Thairu et Hansen, 2019). Dépourvus de ces symbiotes, les pucerons se développent lentement et ne peuvent plus maintenir l'apport nutritif associé au développement des embryons devenant ainsi fonctionnellement stériles (Koga et al., 2007; Wilkinson, 1998). Malgré le rôle de *B. aphidicola*, la valeur adaptative des pucerons peut tout de même être affecté par le profil nutritif du phloème de la plante hôte (Karley et al., 2002; Suzuki et al., 2009). Par exemple, Karley et al. (2002), comparant le fitness de *M. persicae* et *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878) sur des diètes artificielles imitant le phloème de *S. tuberosum* à plusieurs stades de développement, ont observé une baisse de survie et de fécondité ainsi qu'une augmentation du temps de développement chez les deux espèces sous la diète associée au stade de production de tubercule. Des variations des concentrations d'acides aminés ont aussi été corrélées au fitness des pucerons chez le pois (Auclair et al., 1957), le blé (Kazemi et van Emden, 1992) et l'orge (Weibull, 1987). Il est donc possible qu'en modifiant la disponibilité de l'azote dans le sol le paillis de seigle affecte le fitness de *N. ribisnigri*, mais également de ses ennemis naturels si la laitue a une carence en azote. Dans ce sens, Couture et al. (2010) ont observé qu'un milieu pauvre en azote diminuait la valeur nutritive et la croissance des populations du puceron *Aphis nerii* Kaltentbach, 1843 sur l'asclépiade *Asclepias curassavica* L. augmentant le nombre de pucerons

consommés par la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773). Similairement, Aqueel et al. (2014) ont corrélé positivement la taille, le poids et la qualité nutritive des pucerons *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758) et *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775) et le temps de développement, la fécondité et la longévité de la chrysope verte *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836) sur le blé en fonction des niveaux d'azote du sol.

Le paillis de seigle pourrait également affecter la laitue et ses interactions avec les pucerons par l'entremise d'un groupe de composés de défense secondaire communs à la majorité des céréales, les benzoxazinoïdes (Hu et al., 2018). Chez les céréales, certains de ces composés furent associés à des résistances contre les pucerons (van Emden et Harrington, 2007). Cambier et al. (2001) ont associé le DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazolin-3-one) à une réduction de la survie du puceron *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849) sur le maïs (*Zea mays* L.). De même, Hansen et al. (2006) ont démontré que le MBOA (6-methoxybenzoxazolin-2-one), un des produits de la décomposition du DIMBOA, réduisait le taux de croissance intrinsèque (r^m) de *S. avenae*. Hu et al. (2018), étudiant l'influence des benzoxazinoïdes relâchés par le maïs sur la génération de maïs lui succédant, ont démontré que ceux-ci affectaient l'ensemble de la chaîne trophique. Ils ont observé à la fois une modification du microbiote des racines et de la rhizosphère ainsi qu'une inhibition de la croissance des plantes couplée à une diminution de la croissance de la chenille de la noctuelle américaine du maïs *Spodoptera frugiperda* Smith, 1797. Au niveau de la plante, ils ont noté que l'exposition aux MBOA diminuait les concentrations en sucres, acides aminés hydrolysables et protéines solubles, mais augmentait celles des signaux de défenses véhiculés par les acides jasmoniques et salicyliques. Chez *S. frugiperda*, l'augmentation des composés de défenses de la plante a été associée à une diminution de la palatabilité des feuilles. En milieu contrôlé, ils sont parvenus à cibler le microbiote des racines comme acteur principal des changements observés en se servant d'un sol stérilisé comme comparaison. Les impacts mesurés par Hu et al. (2018) ont été observés à nouveau après un hiver en jachère, démontrant ainsi que les effets pouvaient perdurer dans le sol. Dans le cadre des paillis de seigle, les racines et tissus enfouis de seigle continuent également à relâcher des benzoxazinoïdes dans le sol dont le DIBOA (2,4-dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-one). Ils jouent alors le rôle de composés allélopathiques inhibant fortement l'émergence des mauvaises herbes, mais pouvant aussi nuire à la germination des laitues (Barnes et Putnam, 1983; Jabran, 2017; Teasdale et al., 2012). Les effets allélopathiques du seigle

ne sont cependant pas toujours suffisamment puissants ou de longue durée pour significativement affecter la croissance des plantes. La concentration en benzoxazinoïdes du seigle dépend du cultivar et du stade de croissance (diminuant généralement chez les stades plus avancés) (Reberg-Horton et al., 2005; Rice et al., 2005). De plus, la durée de vie effective des composés allélopathiques les plus phytotoxiques (DIBOA et DIMBOA) dans le sol est généralement courte, ne dépassant pas les deux semaines (Krogh et al., 2006; Rice et al., 2012; Teasdale et al., 2012). Toutefois, le rythme de leur dégradation dépend principalement de leurs interactions avec le microbiote et peut donc être affecté par l'ensemble des facteurs abiotiques, dont le type de sol (Macías et al., 2005). Certains de leurs dérivés comme le 2-aminophenoxazin-3-one (APO) ou le MBOA peuvent également subsister dans le sol pour de longues périodes (Macías et al., 2005; Hu et al. 2018). Bien que la dynamique des benzoxazinoïdes soit peu connue dans le contexte des terres noires, si comme chez le maïs (Hu et al. 2018), les formes plus récalcitrantes affectent les concentrations en acides aminés ou les voies de défense des laitues, il est probable qu'ils diminuent la qualité des laitues comme hôte pour les pucerons.

Les composés allélopathiques ne sont pas les seuls tributaires du passage du temps. L'inexorable décomposition d'un paillis de seigle modifie ses différents impacts à l'échelle d'une saison de croissance. Wagner-Riddle et al. (1996), décrivant la dynamique de paillis de seigle tué au glyphosate au fil de deux étés sur un loam limoneux ontarien et un loam sablonneux à Delhi ont, entre autres, observé que la décomposition des paillis s'accompagnait d'une réduction significative de leur épaisseur après 125 jours, une réduction de leur réflectance après 35 jours ainsi qu'une diminution de l'écart thermique entre le paillis et le sol nu. Findeling et al. (2007) cherchant à modéliser les dynamiques de l'eau, du carbone et de l'azote dans le contexte de paillis de colza et de seigle sur un loam limoneux ont également observé une réduction de la capacité de rétention d'eau chez les paillis en décomposition. La décomposition d'un paillis affecte donc son épaisseur, la disponibilité des refuges, sa réflectance ainsi que son microclimat pouvant ainsi avoir une incidence sur l'ensemble de la chaîne trophique.

Bien que des effets d'un paillis de seigle sur chacune des composantes d'une chaîne trophique aient été observés, ils ont rarement été analysés dans leur ensemble. Bottenberg et al. (1997b) étudiant le haricot commun *Phaseolus vulgaris* L. avec paillis de seigle ont noté une réduction des

populations de cicadelles de la pomme de terre *Empoasca fabae* (Harris, 1841) et de thrips ainsi que de l'incidence de la pourriture blanche *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary (1884). Ils ont aussi cependant observé une réduction de croissance et de rendement et s'expliquant par l'immobilisation de l'azote comme cause probable, mais leur design expérimental ne comportait pas de mesure directe ou indirecte de sa disponibilité. Hartwig et Ammon (2002) étudiant les impacts de paillis sur l'agroécosystème du maïs ont intégré microbiote du sol, arthropodes du sol, pestes agricoles et ennemis naturels dans leur étude. Au sol ils ont observé l'augmentation de la biomasse microbienne ainsi que, dans le cas des paillis vivants, des populations de collemboles. Ils ont également noté une réduction des densités du puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scopoli, 1763 qu'ils ont associée au recrutement des prédateurs malgré ne l'avoir observé que chez les Carabidae et Aranea. Dans le cadre de ce projet, on tente de détecter les impacts d'un paillis sur la chaîne trophique autour de *N. ribisnigri* en incluant les éléments soulevés dans la littérature du microbiote aux laitues en passant par l'azote et ce jusqu'aux ennemis naturels.

Objectifs et hypothèses

Chapitre 2 – Objectif principal :

Mesurer les impacts d'un paillis de seigle sur la colonisation des champs de laitue par *N. ribisnigri* et ces ennemis naturels ainsi que la croissance des populations de *N. ribisnigri* et des laitues.

Système biologique étudié :

Culture commerciale : laitue (*Lactuca sativa*) variétés Estival et Sunbelt

Culture de couverture : seigle (*Secale cereale*) variété Gauthier

Herbivore : puceron de la laitue (*Nasonovia ribisnigri*)

Ennemis naturels : prédateurs et de parasitoïdes naturellement présents

Type de sol : Organique (>70%)

Hypothèse 1 : Par l'entremise de composés allélopathiques ou de l'immobilisation de l'azote le paillis de seigle réduit la qualité de la laitue comme hôte pour les pucerons, le paillis de seigle entraîne une diminution du fitness et de la croissance des populations de pucerons.

Hypothèse 2 : Diminuant le contraste entre le sol et les plantes, le paillis de seigle diminue la colonisation du champ par les pucerons.

Hypothèse 3 : Créant de nouveaux refuges, le paillis de seigle augmente les populations d'ennemis naturels et de proies alternatives réduisant ainsi la colonisation par les pucerons.

Annexe 1 – Objectif secondaire 1 :

Mesurer l'impact de l'ajout d'un paillis de seigle sur l'abondance des collemboles en sols organiques.

Hypothèse : La diversification des refuges et niches écologiques en plus du microclimat frais et humide du paillis entraîne une augmentation de l'abondance des collemboles.

Annexe 2 – Objectif secondaire 2 :

Détecter l'impact d'un paillis de seigle sur la diversité et la composition du microbiote du sol.

Hypothèse : Les changements de microclimat et de profil nutritif du sol causés par le paillis de seigle modifient la composition du microbiote du sol.

Références

- Agriculture et Agroalimentaire Canada (2018). Aperçu statistique de l'industrie des légumes du Canada - 2017 [fiche de renseignements]. <https://www.agr.gc.ca/fra/horticulture/rapports-sur-l-industrie-horticole/aperçu-statistique-de-l-industrie-des-legumes-du-canada-2017/?id=1541522324172#a1.3>
- Alomar, O., Arnó, J. et Gabarra, R. (2008). Insectary plants to enhance the biological control of *Nasonovia ribisnigri* and *Frankliniella occidentalis* in lettuce. *IOBC/WPRS Bull.*, 34, 9-12.
- Aqueel, M. A., Collins, C. M., Raza, A. M., Ahmad, S., Tariq, M. et Leather, S. R. (2014). Effect of plant nutrition on aphid size, prey consumption, and life history characteristics of green lacewing. *Insect Science*, 21(1), 74-82. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12019>
- Auclair, J. L., Maltais, J. B. et Cartier, J. J. (1957). Factors in resistance of peas to the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). II. Amino Acids¹. *The Canadian Entomologist*, 89(10), 457-464. <https://doi.org/10.4039/Ent89457-10>
- Bahlai, C. A., Welsman, J. A., Macleod, E. C., Schaafsma, A. W., Hallett, R. H. et Sears, M. K. (2008). Role of visual and olfactory cues from agricultural hedgerows in the orientation behavior of multicolored asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 37(4), 973-979. <https://doi.org/10.1093/ee/37.4.973>
- Barnes, J. P. et Putnam, A. R. (1983). Rye residues contribute weed suppression in no-tillage cropping systems. *Journal of Chemical Ecology*, 9(8), 1045-1057. <https://doi.org/10.1007/BF00982210>
- Barrett, J. E. et Burke, I. C. (2000). Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(11), 1707-1716. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00089-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00089-4)
- Basche, A. D., Miguez, F. E., Kaspar, T. C. et Castellano, M. J. (2014). Do cover crops increase or decrease nitrous oxide emissions? A meta-analysis. *Journal of Soil and Water Conservation*, 69(6), 471-482. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.6.471>
- Boivin, G., Hance, T. et Brodeur, J. (2012). Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science*, 92(1), 1-12. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-045>
- Bottenberg, H., Masiunas, J., Eastman, C. et Eastburn, D. M. (1997). The impact of rye cover crops on weeds, insects, and diseases in snap bean cropping systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 9(2-3), 131-155. https://doi.org/10.1300/J064v09n02_09
- Braendle, C. et Weisser, W. W. (2001). Variation in escape behavior of red and green clones of the pea aphid. *Journal of Insect Behavior*, 13. <https://doi.org/10.1023/A:1011124122873>

- Brennan, E. B. (2013). Agronomic aspects of strip intercropping lettuce with alyssum for biological control of aphids. *Biological Control*, 65(3), 302-311. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.03.017>
- Budenberg, W. J. et Powell, W. (1992). The role of honeydew as an ovipositional stimulant for two species of syrphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64(1), 57-61. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01594.x>
- Cambier, V., Hance, T. et De Hoffmann, E. (2001). Effects of 1,4-benzoxazin-3-one derivatives from maize on survival and fecundity of *Metopolophium dirhodum* (Walker) on artificial diet. *Journal of Chemical Ecology*, 27(2), 359-370. <https://doi.org/10.1023/A:1005636607138>
- Christiansen-Weniger, P. et Hardie, J. (2000). The influence of parasitism on wing development in male and female pea aphids. *Journal of Insect Physiology*, 46(6), 861-867. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00192-4](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00192-4)
- Clymo, R. S. et Fogg, G. E. (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 303(1117), 605-654. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0002>
- Costello, M. J. (1995). Spectral reflectance from a broccoli crop with vegetation or soil as background: influence on immigration by *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75(2), 109-118. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01916.x>
- Couture, J. J., Servi, J. S. et Lindroth, R. L. (2010). Increased nitrogen availability influences predator-prey interactions by altering host-plant quality. *Chemoecology*, 20(4), 277-284. <https://doi.org/10.1007/s00049-010-0058-y>
- Dabney, S. M. (2002). Killing cover crops mechanically: Review of recent literature and assessment of new research results. *Soil Use and Management*, 17(1), 32-40. <https://doi.org/10.1079/AJAA200204>
- Dessureault-Rompré, J., Gloutney, A. et Caron, J. (2020). Nutrient availability under lettuce grown in rye mulch in Histosols. *Nitrogen*, 1(2), 137-150. <https://doi.org/10.3390/nitrogen1020012>
- Diaz, B. M. et Fereres, A. (2005). Life table and population parameters of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology*, 34(3), 527-534. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.3.527>
- Diaz, B. M., Muñiz, M., Barrios, L. et Fereres, A. (2007). Temperature thresholds and thermal requirements for development of *Nasonovia ribisnigri* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 36(4), 681-688. <https://doi.org/10.1093/ee/36.4.681>

- Ding, G., Liu, X., Herbert, S., Novak, J., Amarasiriwardena, D. et Xing, B. (2006). Effect of cover crop management on soil organic matter. *Geoderma*, 130(3), 229-239. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.01.019>
- Dixon, A. F. G. (1972). Control and significance of the seasonal development of colour forms in the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Schr.). *Journal of Animal Ecology*, 41(3), 689-697. <https://doi.org/10.2307/3203>
- Dixon, A. F. G. (1977). Aphid ecology: life cycles, polymorphism, and population regulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 329-353. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001553>
- Dixon, A. F. G. (1987). Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. *Aphids : Their Biology, Natural Enemies, and Control / Edited by A.K. Minks and P. Harrewijn*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302065415>
- Döring, T. F. et Chittka, L. (2007). Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 3-16. <https://doi.org/10.1007/s11829-006-9000-1>
- Döring, T. f., Kirchner, S. m., Kühne, S. et Saucke, H. (2004). Response of alate aphids to green targets on coloured backgrounds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(1), 53-61. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00208.x>
- Eenink, A. H. (1982). Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri*. 1. Transfer of resistance from *L. virosa* to *L. sativa* by interspecific crosses and selection of resistant breeding lines. *Euphytica*, 31(2), 291-299. <https://doi.org/10.1007/BF00021643>
- Eenink, A. H., Dieleman, F. L. et Groenwold, R. (1982). Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri*. 2. Inheritance of the resistance. *Euphytica*, 31(2), 301-304. <https://doi.org/10.1007/BF00021644>
- van Emden, H. F. V. et Harrington, R. (2007). *Aphids as Crop Pests*. CABI.
- Findeling, A., Garnier, P., Coppens, F., Lafolie, F. et Recous, S. (2007). Modelling water, carbon and nitrogen dynamics in soil covered with decomposing mulch. *European Journal of Soil Science*, 58(1), 196-206. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00826.x>
- Forbes, A. et MacKenzie, J. (1982). The lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera:Aphididae) damaging lettuce crops in British Columbia. *Journal - Entomological Society of British Columbia*, 79, 28-31.
- Fournier, V. et Brodeur, J. (2000). Dose-response susceptibility of pest aphids (Homoptera: Aphididae) and their control on hydroponically grown lettuce with the entomopathogenic fungus *Verticillium lecanii*, azadirachtin, and insecticidal soap. *Environmental Entomology*, 29(3), 568-578. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.3.568>

- Gagliardo, R. W. et Chilton, W. S. (1992). Soil transformation of 2(3H)-benzoxazolone of rye into phytotoxic 2-amino-3H-phenoxazin-3-one. *Journal of Chemical Ecology*, 18(10), 1683-1691. <https://doi.org/10.1007/BF02751095>
- Geiger, H. H., et Miedaner, T. (2009). Rye breeding. *Cereals*, 3, 157-181.
- Gouvernement du Canada, S. C. (2018, 30 mai). *Superficie, production et valeur à la ferme des légumes commercialisés*. <https://www150.statcan.gc.ca/t1/tbl1/fr/tv.action?pid=3210036501>
- Government of Australia Department of Primary Industries and Regional Development (2018). *Zadoks growth scale*. <https://www.agric.wa.gov.au/grains/zadoks-growth-scale?page=0%2C1>
- Greer, L. et Dole, J. M. (2003). Aluminum foil, aluminium-painted, plastic, and degradable mulches increase yields and decrease insectvectored viral diseases of vegetables. *HortTechnology*, 13(2), 276-284. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.13.2.0276>
- Hansen, L. M. (2006). Effect of 6-Methoxybenzoxazolin-2-one (MBOA) on the reproduction rate of the grain aphid (*Sitobion avenae* F.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(4), 1031-1035. <https://doi.org/10.1021/jf0509005>
- Hartwig, N. L. et Ammon, H. U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science*, 50(6), 688-699. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0688:AIACCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0688:AIACCA]2.0.CO;2)
- Heimbach, U., Eggers, C. et Thieme, T. (2002). Weniger blattläuse durch mulchen? *Gesunde Pflanzen*, 54(3-4), 119-125. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0345.2002.02021.x>
- Henry, L. M., Gillespie, D. R. et Roitberg, B. D. (2005). Does mother really know best? Oviposition preference reduces reproductive performance in the generalist parasitoid *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 116(3), 167-174. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00318.x>
- Hopper, J. V., Nelson, E. H., Daane, K. M. et Mills, N. J. (2011). Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California. *Biological Control*, 58(3), 271-276. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.017>
- Hu, L., Robert, C. A. M., Cadot, S., Zhang, X., Ye, M., Li, B., Manzo, D., Chervet, N., Steinger, T., van der Heijden, M. G. A., Schlaeppli, K. et Erb, M. (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 9(1), 2738. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>
- Jabran, K. (2017). *Manipulation of Allelopathic Crops for Weed Control*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-53186-1>

- Kahl, H. M., Leslie, A. W. et Hooks, C. R. R. (2019). Effects of red clover living mulch on arthropod herbivores and natural enemies, and cucumber yield. *Annals of the Entomological Society of America*, 112(4), 356-364. <https://doi.org/10.1093/aesa/say036>
- Karley, A. J., Douglas, A. E. et Parker, W. E. (2002). Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *Journal of Experimental Biology*, 205(19), 3009-3018. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.19.3009>
- Kazemi, M. H. et van Emden, H. F. (1992). Partial antibiosis to *Rhopalosiphum padi* in wheat and some phytochemical correlations. *Annals of Applied Biology*, 121(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1992.tb03981.x>
- Kirchner, S. M., Döring, T. F. et Saucke, H. (2005). Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11), 1255-1260. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.07.002>
- Kladivko, E., Kaspar, T., Jaynes, D. B., Malone, R. W., Singer, J., Morin, X. et Searchinger, T. (2014). Cover crops in the upper midwestern United States: Potential adoption and reduction of nitrate leaching in the Mississippi River Basin. *Journal of Soil and Water Conservation*, 69, 279-291. <https://doi.org/10.2489/jswc.69.4.279>
- Koga, R., Tsuchida, T., Sakurai, M. et Fukatsu, T. (2007). Selective elimination of aphid endosymbionts: effects of antibiotic dose and host genotype, and fitness consequences. *FEMS Microbiology Ecology*, 60(2), 229-239. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00284.x>
- Krogh, S. S., Mensz, S. J. M., Nielsen, S. T., Mortensen, A. G., Christophersen, C. et Fomsgaard, I. S. (2006). Fate of benzoxazinone allelochemicals in soil after incorporation of wheat and rye sprouts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(4), 1064-1074. <https://doi.org/10.1021/jf051147i>
- Kundu, R. et Dixon, A. F. G. (1995). Evolution of Complex Life Cycles in Aphids. *Journal of Animal Ecology*, 64(2), 245-255. <https://doi.org/10.2307/5759>
- Kuo, S. et Jellum, E. J. (2000). Long-term winter cover cropping effects on corn (*Zea mays* L.) production and soil nitrogen availability. *Biology and Fertility of Soils*, 31(6), 470-477. <https://doi.org/10.1007/s003740000193>
- Landis, D. A., Wratten, S. D. et Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1), 175-201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Langley, S. A., Tilmon, K. J., Cardinale, B. J. et Ives, A. R. (2006). Learning by the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae), alters individual fixed preferences for pea aphid color morphs. *Oecologia*, 150(1), 172-179. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0486-0>

- Lanteigne, M.-E., Brodeur, J., Jenni, S. et Boivin, G. (2015). Patch experience changes host acceptance of the aphid parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Insect Behavior*, 28(4), 436-446. <https://doi.org/10.1007/s10905-015-9515-3>
- Lees, A. D. (1963). The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton—III. Further properties of the maternal switching mechanism in apterous aphids. *Journal of Insect Physiology*, 9(2), 153-164. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(63\)90067-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(63)90067-2)
- Lucas, É. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102(3), 351-364. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.052>
- Macías, F. A., Oliveros-Bastidas, A., Marín, D., Castellano, D., Simonet, A. M. et Molinillo, J. M. G. (2005). Degradation studies on benzoxazinoids. soil degradation dynamics of (2*r*)-2-*o*- β -*d*-glucopyranosyl-4-hydroxy-(2*h*)-1,4-benzoxazin-3(4*h*)-one (diboa-glc) and its degradation products, phytotoxic allelochemicals from gramineae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(3), 554-561. <https://doi.org/10.1021/jf0487021>
- Mackauer, M., Michaud, J. P. et Völkl, W. (1996). Invitation paper: C.P. Alexander fund: Host choice by aphidiid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): host recognition, host quality, and host value. *The Canadian Entomologist*, 128(6), 959-980. <https://doi.org/10.4039/Ent128959-6>
- Marcovitch, S. (1924). The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. *Journal of Agricultural Research*, 27(5), 13-522.
- Martinez, L., Soti, P., Kaur, J., Racelis, A. et Kariyat, R. R. (2020). Impact of cover crops on insect community dynamics in organic farming. *Agriculture*, 10(6), 209. <https://doi.org/10.3390/agriculture10060209>
- Matthews, G. (2017). Aphids as Crop Pests. Edited by Helmut F. van Emden and Richard Harrington. *Outlooks on Pest Management*, 28, 235-235. https://doi.org/10.1564/v28_oct_09
- McCreight, J. D. (2008). Potential sources of genetic resistance in *Lactuca spp.* to the lettuce aphid, *Nasanovia ribisnigri* (Mosely) (Homoptera: Aphididae). *HortScience*, 43(5), 1355-1358. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.5.1355>
- Millette, J. A. (1976). Subsidence of an organic soil in southwestern Quebec. *Canadian Journal of Soil Science*, 56(4), 499-500. <https://doi.org/10.4141/cjss76-058>
- Millette, J. A. Vigier, B. et Broughton, R. S. (1982). An evaluation of the drainage and subsidence of some organic soils in quebec. *Canadian Agricultural Engineering*, 24(1):5-10.
- Milner, R. J. (1997). Prospects for biopesticides for aphid control. *Entomophaga*, 42(1-2), 227-239. <https://doi.org/10.1007/BF02769900>

- Mirsky, S. B., Curran, W. S., Mortensen, D. A., Ryan, M. R. et Shumway, D. L. (2009). Control of cereal rye with a roller/crimper as influenced by cover crop phenology. *Agronomy Journal*, 101(6), 1589-1596. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0130>
- Mittler, T. E. et Sutherland, O. R. W. (1969). Dietary influences on aphid polymorphism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 12(5), 703-713. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1969.tb02563.x>
- Moore, E., Wiedenhoef, M., Kaspar, T. et Cambardella, C. A. (2014). Rye cover crop effects on soil quality in no-till corn silage–soybean cropping systems. *Soil Science Society of America Journal*, 78, 968. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.09.0401>
- Müller, C. B., Williams, I. S. et Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3), 330-340. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00321.x>
- Parent, M. et Occhietti, S. (1988). Late wisconsinan deglaciation and champlain sea invasion in the St. Lawrence valley, Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 42(3), 215-246. <https://doi.org/10.7202/032734ar>
- Pell, J. K., Eilenberg, J., Hajek, A. E. et Steinkraus, D. C. (2001). Biology, ecology and pest management potential of entomophthorales. Dans T. M. Butt, C. Jackson et N. Magan (dir.), *Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential* (p. 71-153). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851993560.0071>
- PRISME (2020) *Documentation technique et Petit guide laitue*. <https://prisme.ca/documentation/laitue/>
- Pronger, J., Schipper, L. A., Hill, R. B., Campbell, D. I. et McLeod, M. (2014). Subsidence rates of drained agricultural peatlands in New Zealand and the relationship with time since drainage. *Journal of Environmental Quality*, 43(4), 1442-1449. <https://doi.org/10.2134/jeq2013.12.0505>
- Reberg-Horton, S. C., Burton, J. D., Daneshmand, D. A., Ma, G., Monks, D. W., Murphy, J. P., Ranells, N. N., Williamson, J. D. et Creamer, N. G. (2005). Changes over time in the allelochemical content of ten cultivars of rye (*Secale cereale* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 31(1), 179-193. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0983-3>
- Rice, C. P., Park, Y. B., Adam, F., Abdul-Baki, A. A. et Teasdale, J. R. (2005). Hydroxamic acid content and toxicity of rye at selected growth stages. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8), 1887-1905. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-5933-6>
- Rice, C. P., Cai, G. et Teasdale, J. R. (2012). Concentrations and allelopathic effects of benzoxazinoid compounds in soil treated with rye (*Secale cereale*) cover crop. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60(18), 4471-4479. <https://doi.org/10.1021/jf300431r>

- Rodriguez, A. F., Gerber, S. et Daroub, S. H. (2020). Modeling soil subsidence in a subtropical drained peatland. The case of the everglades agricultural Area. *Ecological Modelling*, 415, 108859. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108859>
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201303238797>
- Rosecrance, R. C., McCarty, G. W., Shelton, D. R. et Teasdale, J. R. (2000). Denitrification and N mineralization from hairy vetch (*Vicia villosa* Roth) and rye (*Secale cereale* L.) cover crop monocultures and bicultures. *Plant and Soil*, 227(1), 283-290. <https://doi.org/10.1023/A:1026582012290>
- Roy, H. E., Steinkraus, D. C., Eilenberg, J., Hajek, A. E. et Pell, J. K. (2006). Bizarre interactions and endgames: Entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 331-357. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.150941>
- Rufingier, C. (1999). Mechanisms of insecticide resistance in the aphid *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) (Homoptera: Aphididae) from France. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29(4), 385-391. [https://doi.org/10.1016/S0965-1748\(99\)00014-4](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(99)00014-4)
- CRAAQ (2022). Sage pesticides - Traitements phytosanitaires et risques associés. Consulté le 13 octobre 2022 au : <https://www.sagepesticides.qc.ca/Recherche/Resultats?clang=fr&cu=Laitue+%28pomm%C3%A9e%29&cid=992&elang=fr&tt=4&el=1815%3F1&ta=1&pc=6&p=1>
- Saucke, H. et Döring, T. F. (2004). Potato virus Y reduction by straw mulch in organic potatoes. *Annals of Applied Biology*, 144(3), 347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00350.x>
- Schmidt, M. H., Thewes, U., Thies, C. et Tschardtke, T. (2004). Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(2), 87-93. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00205.x>
- Shah, P. A., Clark, S. J. et Pell, J. K. (2004). Assessment of aphid host range and isolate variability in *Pandora neoaphidis* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Biological Control*, 29(1), 90-99. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00130-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00130-0)
- Shrestha, G., Skovgård, H. et Enkegaard, A. (2014). Parasitization of commercially available parasitoid species against the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 43(6), 1535-1541. <https://doi.org/10.1603/EN14068>
- Shrestha, Govinda et Enkegaard, A. (2013). The green lacewing, *Chrysoperla carnea*: Preference between lettuce aphids, *Nasonovia ribisnigri*, and western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Insect Science*, 13(1), 94. <https://doi.org/10.1673/031.013.9401>
- Siekmann, G. et Hommes, M. (2007). The use of straw mulch against aphids in field vegetables. *IOBC/wprs Bulletin*, 30(8), 123-129.

- Slansky, F. (1985). Food utilization by insects: Interpretation of observed differences between dry weight and energy efficiencies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39(1), 47-60. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1985.tb03542.x>
- Smilde, W. D., Ludlage, R., Deinum, D. et Van Houwelingen, M. (2009). First report of a resistance breaking biotype of the lettuce leaf aphid *Nasonovia ribisnigri* (unpublished). *The Netherlands: Naktuinbouw*.
- Smith, H. A. et Chaney, W. E. (2007). A survey of syrphid predators of *Nasonovia ribisnigri* in organic lettuce on the central coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 39-48. <https://doi.org/10.1093/jee/100.1.39>
- Smith, J. G. (1976). Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on brussels sprouts. *Annals of Applied Biology*, 83(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb01689.x>
- Snapp, S. S., Swinton, S. M., Labarta, R., Mutch, D., Black, J. R., Leep, R., Nyiraneza, J. et O'Neil, K. (2005). Evaluating cover crops for benefits, costs and performance within cropping system niches. *Agronomy Journal*, 97(1), 322-332. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0322a>
- Steinkraus, D. C. (2006). Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids. *Journal of Invertebrate Pathology*, 92(3), 125-131. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.03.009>
- Suzuki, D. K., Fukushi, Y. et Akimoto, S. (2009). Do aphid galls provide good nutrients for the aphids?: Comparisons of amino acid concentrations in galls among *Tetraneura* species (Aphididae: Eriosomatinae). *Arthropod-Plant Interactions*, 3(4), 241-247. <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9064-9>
- Teasdale, J. R., Rice, C. P., Cai, G. et Mangum, R. W. (2012). Expression of allelopathy in the soil environment: soil concentration and activity of benzoxazinoid compounds released by rye cover crop residue. *Plant Ecology*, 213(12), 1893-1905. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0057-x>
- ten Broeke, C. J. M. (2013). *Unravelling the Resistance Mechanism of Lettuce Against Nasonovia Ribisnigri* [ph.d.]. Wageningen University. Wageningen. Netherlands <https://www.proquest.com/docview/2564455289/abstract/CEC8E0F1A1494542PQ/1>
- Thairu, M. W. et Hansen, A. K. (2019). Changes in aphid host plant diet influence the small-RNA expression profiles of its obligate nutritional symbiont, *Buchnera*. *MBio*, 10(6). <https://doi.org/10.1128/mBio.01733-19>
- Tsuchida, T. (2016). Molecular basis and ecological relevance of aphid body colors. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 74-80. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.005>
- van Emden, H. F. et Hagen, K. S. (1976). Olfactory reactions of the green lacewing, *Chrysopa carnea*, to tryptophan and certain breakdown products 1. *Environmental Entomology*, 5(3), 469-473. <https://doi.org/10.1093/ee/5.3.469>

- Vukicevich, E., Lowery, T., Bowen, P., Úrbez-Torres, J. R. et Hart, M. (2016). Cover crops to increase soil microbial diversity and mitigate decline in perennial agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(3), 48. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0385-7>
- Wadley, F. M. (1923). Factors affecting the proportion of alate and apterous forms of aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 16(4), 279-303. <https://doi.org/10.1093/aesa/16.4.279>
- Wagner-Riddle, C., Gillespie, T. J. et Swanton, C. J. (1996). Rye mulch characterization for the purpose of microclimatic modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 78(1), 67-81. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(95\)02242-2](https://doi.org/10.1016/0168-1923(95)02242-2)
- Walters, F. S., Mullin, C. A. et Gildow, F. E. (1994). Biosynthesis of sorbic acid in aphids: An investigation into symbiont involvement and potential relationship with aphid pigments. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 26(1), 49-67. <https://doi.org/10.1002/arch.940260105>
- Weibull, J. (1987). Seasonal changes in the free amino acids of oat and barley phloem sap in relation to plant growth stage and growth of *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, 111(3), 729-737. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1987.tb02031.x>
- Weisser, W. W., Braendle, C. et Minoretti, N. (1999). Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1424), 1175. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0760>
- Wilkins, E.D., et R.R. Bellinder. (1996). Mow-kill regulation of winter cereals for spring no-till crop production. *Weed Technology* 10:247–252.
- Wilkinson, T. L. (1998). The elimination of intracellular microorganisms from insects: an analysis of antibiotic-treatment in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 119(4), 871-881. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)00013-0)
- Wyland, L. J., Jackson, L. E. et Schulbach, K. F. (1995). Soil-plant nitrogen dynamics following incorporation of a mature rye cover crop in a lettuce production system. *The Journal of Agricultural Science*, 124(1), 17-25. <https://doi.org/10.1017/S0021859600071203>
- Zadoks, J. C., Chang, T. T. et Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415-421.
- Zhang, Y., Wu, K., Wyckhuys, K. A. G. et Heimpel, G. E. (2009). Trade-offs between flight and fecundity in the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 102(1), 133-138. <https://doi.org/10.1603/029.102.0119>
- Zhu, J., Obrycki, J. J., Ochieng, S. A., Baker, T. C., Pickett, J. A. et Smiley, D. (2005). Attraction of two lacewing species to volatiles produced by host plants and aphid prey. *Naturwissenschaften*, 92(6), 277-281. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0624-2>

Chapitre 2. Trophic impacts of a rye mulch on the lettuce aphid (*Nasonovia ribisnigri*) and associated insect fauna in organic soil

Targeted publication: Entomologia Experimentalis et Applicata

Abstract

Southern Quebec (Canada) cultivated peatland (Histosols) are a rapidly declining non-renewable resource for the production of most Canadian lettuce *Lactuca sativa*. Rye *Secale cereale* mulches are one of the conservation practices proposed to reach a sustainable lettuce production, but the impacts of such practice on the agroecosystem is still poorly studied in Histosols. This study aimed to assess the impact of rye mulch on the trophic chain around the lettuce aphid *Nasonovia ribisnigri* (Mosley, 1841), an economically significant and difficult to control lettuce pest. During one growing season and through two consecutive lettuce cultivars, we monitored impacts of rye mulch *in situ*. We used visual scouting and yellow pan traps to assess plant colonization by *N. ribisnigri*, its natural enemies and alternative preys. Exclusion cage experiments were also conducted to measure aphid fitness and population growth. *Ex situ*, we attempted to detect if lingering effects of the rye mulch within the soil could affect lettuce plants and *N. ribisnigri* after mulch removal. *In situ* experiments showed rye mulch had the potential to inhibit *N. ribisnigri* field colonization and recruited natural enemies and alternative preys in the first lettuce crop. On this same lettuce crop, mulch reduced aphid fitness as well as lettuce foliar amino acid concentration and weight. *Ex situ* experiments detected effects of rye mulch on microbiota composition but not on aphid nor lettuce fitness two months after mulch removal. This study highlights the potential of rye mulches as a cultural practice against aphids but does not reveal mechanisms at play while underlining agronomic challenges regarding proper rye termination that must be addressed to maintain high performing lettuce yields.

Introduction

Southern Quebec (Canada) is home to cultivated peatland (Histosols) where 70% of Canadian lettuce *L. sativa* is produced (AAFC, 2018). These valuable Histosols are rapidly diminishing due to erosion and oxidation (Millette, 1982; Pronger et al., 2014; Rodriguez et al., 2020). To ensure

the future of this industry, protective measures limiting erosion and enhancing organic matter content had to be developed. One such measure is the production of lettuce on a rye mulch. Rye's winter hardiness coupled with its high production of recalcitrant biomass ignited interest for the practice in many North American crop systems such as corn and soy on mineral soil but it is still poorly studied in Histosols (Duiker et Curran, 2005; Geiger et Miedaner, 2009; Dessurealt-Rompré et al., 2020).

Aphids, through high parthenogenetic reproductive rate and adaptive polymorphism (dispersing winged and reproductive apterous individuals) represent threatening pests to many crops (van Emden et Harrington, 2007; Miura et al., 2003). Amongst the 21 aphid species known to feed on lettuce, the lettuce aphid *N. ribisnigri* is the most economically significant (Diaz et al., 2007; Forbes and MacKenzie, 1982; Matthews, 2017; McCreight, 2008). Infesting the young leaves and heads of lettuce plants, it causes cosmetic damages that can affect up to 70% of plants and foliar insecticides control often remain ineffective given the low penetration of the chemical into the heart of the lettuce (McCreight, 2008; ten Broeke et al., 2013). Biological control practices such as flower strips for natural enemy recruitment show promise against *N. ribisnigri* but are rarely employed outside of organic productions (Alomar et al., 2008; Fournier and Brodeur, 2000; Hopper et al., 2011; Shrestha et al., 2014; Smith and Chaney, 2007).

Beside rye mulch's potential as a soil protection measure, its impacts could ripple through the trophic chain involving crop pests such as aphids. As cereal mulches have been found to increase *Aphis glycines* Matsumura, 1917 and *M. persicae* (Sulzer, 1776) control on soybean *Glycine max* (L.) Merr. (Koch et al. 2012, 2015; Bottenberg et al. 1997), rye mulch could represent an interesting avenue for the biological control of the lettuce aphid *N. ribisnigri*. Surface structural changes caused by rye mulch might recruit aphid natural enemies (Schmidt et al., 2004) as new refuges created by the complex, cool and humid mulch attract diversified arthropod communities (Hartwig and Ammon, 2002; Landis et al., 2000). The disruption of clear visual crop-soil contrast created by the mulch could also impede aphid orientation, which could slow field colonization (Costello, 1995; Heimbach et al., 2002; Saucke and Döring, 2004). Plant soil interactions could also be affected as, alongside temperature and humidity, the high C:N ratio of rye litter can modify soil microbiota and lead to nitrogen immobilisation (Bryant et al., 2014; Kos et al., 2015). Rye mulches

are also known to reduce weed emergence and potentially crop yield through allelopathic interactions and physical obstruction (Barnes and Putnam, 1983; Jabran, 2017; Teasdale et al., 2012). Modified soil nitrogen availability and plant metabolism can in turn affect plant aphid interactions as minute dietary changes can affect aphid fitness (Douglas, 1993; Karley et al., 2002). Variations in amino acid concentrations have been associated with host plant aphid resistance in peas (Auclair et al., 1957), wheat (Kazemi and van Emden, 1992) and barley (Weibull, 1987). Changes brought on by the rye mulch might therefore reduce lettuce quality as an aphid host as Schmidt et al. (2007) suspected. Effects related to rye decomposition process, such as loss of biomass, reduction in cover thickness, and mulch tarnishing, as well as changes in microbial activity related to the presence of allelopathic compounds, will likely diminish over time by the end of the growing season. (Wagner-Riddle et al., 1996; Macías et al., 2005; Findeling et al., 2007; Rice et al., 2012; Teasdale et al., 2012).

In this study, we aimed to assess potential impacts of rye mulches on *N. ribisnigri* and its natural enemies and alternative prey in organic soil. *In situ*, we assessed the impact of rye mulch on field colonization and abundance of said groups via non-destructive scouting and yellow pan traps in both living and fully terminated rye mulches. Still *in situ*, we used exclusion cages to investigate potential effects of rye mulch on lettuce quality and its host, the lettuce aphid. *Ex situ*, we attempted to detect lingering effects of rye mulch within the soil itself by reproducing exclusion cage experiments in a controlled environment with lettuce growing on field soil sampled underneath the mulch.

Material and Methods

Lettuce aphid rearing

Lettuce aphids, *N. ribisnigri*, used in field (exclusion cages) and greenhouse experiments came from a rearing colony, established from individuals collected at the AAFC experimental farm in Ste-Clotilde-de-Châteauguay (45.17N, 73.68W) in 2020. *N. ribisnigri* were maintained on lettuce *L. sativa* (cv. Estival) under controlled conditions (17°C, 50 ± 10% RH, 16 : 8 h L : D).

Field experiment

Field work was conducted in summer 2021 at the AAFC experimental farm in Ste-Clotilde-de-Châteauguay (45.17N, 73.68W) on Histosol. Experiments were initially conducted on head lettuce (cv. Estival) transplanted on June 9th and harvested on July 23rd, and then repeated on romaine lettuce (cv. Sunbelt) transplanted on August 2nd and harvested on September 21st. Experimental design consisted of two treatments, a cover crop composed of rye mulch and a control (bare ground) replicated four times each for a total of eight lettuce plots (11m × 11m). Plots were subdivided in six beds, each containing four rows of lettuce spaced 30 cm apart. In the cover crop treatment, rye *S. cereale* (cv. Gauthier) was sowed on September 27th 2020 at a seeding rate of 230 kg/ha and roller-crimped twice at the soft dough or milky stage (stage 69-77 on the Zadocks growth scale) (Government of Western Australia, 2018) three and four days before the first lettuce transplant (June 8th). The control treatment was a conventional lettuce production tilled in bare soil. Irrigation and fertilization of all plots followed local lettuce production practices (CRAAQ, 2010). Roller crimping failed to completely terminate early season (cv. Estival) mulch which remained green and bushy for the first batch of experiments (Supplemental Fig. 2). Mulch complete termination was achieved using glyphosate-based herbicide Roundup® on July 27th. The thickness of the fully terminated late mulch had significantly decreased due to decomposition, but covered most of the ground until the end of the experiment, 27 days later (September 2, 2021). Fungicides were applied three times during the growing season to control mildew [mandipropamid (Revus®) on June 25th, fluopicolide (Presidio®) and fosety AL (Aliette®) on August 27th] to prevent lettuce losses. No insecticides were applied on lettuce plants during the growing season.

Plant colonization by aphids and their natural enemies

To accurately detect the presence of apterous and winged aphids and their natural enemies, non-destructive scouting via visual observation and yellow pan trapping were used concomitantly. Twice a week, from June 16th to July 13th (cv. Estival, 9 scouting dates) and August 10th to September 2nd (cv. Sunbelt, 7 scouting dates), 30 randomly selected lettuce plants were observed (30 lettuce plants × 4 plots × 2 treatments × 2 cultivars). Scouting was conducted until one of these two conditions were met: 2/3 of the lettuce plants observed were infested by lettuce aphids or when heads of lettuce were completely formed (BBCH= 45, (Jenni and Bourgeois, 2008). To increase the density of lettuce aphids in the surrounding environment, *N. ribisnigri* winged aphids from the

rearing colony were released (total 700 aphids) at 20 introduction points each 20 m apart around the periphery of the experimental field on June 22nd (cv. Estival) and August 16th (cv. Sunbelt).

Yellow pan traps filled with soapy water (1:100) were deployed in the center of each plot at ground level, every week for 24h. All insects captured in the traps were sorted and preserved in ethanol (95%) for further identification. Identification of lettuce aphids, their natural enemies and alternative prey (other aphid species, thrips and psyllids) was done to the species level when possible, otherwise family or order levels were used.

Aphids associated to lettuce were identified using morphological criteria for species described in AAC (2000), and any aphid species were labelled as “other aphids”. Coccinellids were identified from elytra pattern and body shape (Gordon, 1985). Hymenopteran families were identified using Goulet et al. (1993) and dipteran adult and larval families were identified based on McAlpine (1981). Genus *Orius* was identified based on size and wing venation as specified in Kelton (1978). Chrysopidae was identified based on wing venation as specified in Froeschner (1947). Thrips were identified based on general body shape and size. Psyllids were identified based general body shape and size as well as posterior coxa enlargement.

Tableau 2.1 List of observed taxa and their respective roles relative to aphids

<i>Taxon</i>	<i>Role</i>	<i>Justification</i>
Coccinellidae	Natural enemies	Predators
<i>Orius</i> sp.	Natural enemies	Predators
Chrysopidae	Natural enemies	Predators
Syrphidae	Natural enemies	Predators (larvae)
Aphelinidae	Natural enemies	Parasitoids
Aphidiinae	Natural enemies	Parasitoids
Thrips (Thysanoptera)	Alternative prey	Similar niche and size
Psyllidae	Alternative prey	Similar niche and size

Aphid population growth in the field

To measure the impact of rye cover crop on population growth of lettuce aphids, lettuce plants were inoculated with aphids and protected under exclusion cages. Approximately one week after transplanting the lettuce, on June 17th (cv. Estival) and August 13th (cv. Sunbelt), 80 lettuce plants at the 6-9 leaf stage were randomly selected for each repetition (10 replicates × 4 plots × 2 treatments × 2 cultivars). Each lettuce was swept with a fine brush to remove any arthropods prior inoculations. Five *N. ribisnigri* (instar III-IV) were inoculated in the center of each lettuce and then covered with an exclusion cage to prevent the entry of predators or parasitoids. Exclusion cages consisted of a small tent (15cm × 15 cm × 30 cm) made of muslin fabric (mesh size 0.2 × 0.2 mm) supported by two U-shaped metal rods firmly anchored into the soil. A small trench was dug around each lettuce allowing the fabric to reach beneath the soil surface after which the displaced soil was placed back in the trench covering the muslin which was additionally secured with four clothespins (Supplemental Figure 1). Temperatures within the cages were recorded throughout the experiment (every 15 minutes) using two ONSET HOBO[®] UA-002-64 temp/light loggers hanged from the top of one exclusion cage per treatment. Soil temperature and humidity were also recorded at surface level and 15 cm below ground using EM50 data loggers with 5TM, 5TE and GS3 probes at the center of each plot.

After 11 days, a period allowing the inoculated aphids to produce a mature offspring (Diaz and Fereres, 2005), exclusion cages were removed and each lettuce was carefully collected in plastic bags and brought back to the laboratory. To determine the number of aphids per plant, each leaf was detached and examined for the presence of *N. ribisnigri*. All aphids were counted and classified according to their developmental stage (juvenile/adult) or their morph (winged/apterous). All apterous adults collected were preserved in ethanol (95%) in order to measure tibial lengths as a fitness proxy (Campbell, 1983; Lanteigne et al., 2014).

Greenhouse experiment

Greenhouse experiments took place throughout the fall 2020 and aimed to detect any potential effects of the rye mulch on soil microbiome, which could affect lettuce quality and aphid fitness (Kabouw et al., 2011; Kim et al., 2020). To this end, on September 7th 2020, we collected 60 L of the first 20 cm of soil from rye (cv. Gauthier) mulch plots (without the mulch) and 120 L of soil

from the control plots (bare ground) from the AAFC experimental farm in Ste-Clotilde-de-Châteauguay (45.17N, 73.68W). The rye from these plots had been sowed during the fall 2019 and roller-crimped in spring 2020 (similar to the field experiment described in 2020-2021). Soil samples were sieved (1×1 cm mesh size) to remove debris and macro-arthropods. Samples were then mixed (1:1) with general purpose PRO-MIX BX (Premier Tech Horticulture) without mycorrhizae to minimize nutrient heterogeneity (Kos et al., 2015). To assess more precisely the magnitude of an eventual effect of the rye mulch on soil microbiome and its repercussion on lettuce plants and aphids, a third soil treatment was created by pasteurizing 60 L of the control soil mix for 20 minutes at 70°C to create a control without the original soil microbiota the day before the experiment. After a delay of one month imposed by the COVID-19 pandemic, the three soil treatments (rye mulch, control and pasteurized control) were then separated in 135 1.5 L pots (45 replicates × 3 soil treatments) where lettuce plants at the 2-4 leaf stage were transplanted. Lettuce plants were kept at 17-19 : 16°C on a 16h : 8h day : night cycle under a weekly fertilization program: 115 mg of 6-11-31 (N-P-K) fertilizer, 26 mg magnesium sulfate at 9.8%, 85 mg calcium nitrate and 40 mg nitrogen (total 100 ml/week) until the end of experiments.

Aphid population growth in greenhouse

Seven days after lettuce transplanting, five *N. ribisnigri* (instar III-IV) were inoculated on 15 lettuce plants per treatment (15 replicates × 3 treatments). Since aphid feeding is known to alter the quality of host plants (Babikova et al., 2014; Sandström et al., 2000), aphid presence/absence was added as a factor to the experiment. Thus, 45 lettuce plants divided among the three soil treatments were transplanted and left aphid-free as a control for lettuce quality assessments. A cage made of a plastic jar with large ventilation holes covered with muslin (mesh size 0.2 × 0.2 mm) was then placed on each lettuce to prevent aphid movement between lettuce plants (Supplemental Figure 2A). Lettuce plants without aphids were also covered with a cage in order to obtain similar growth conditions between the two treatments. Following identical greenhouse conditions as previously described, aphids were left for seven days. The cages were then removed and the number of aphids (juvenile/adult) and their morph (winged/apterous) were recorded.

To assess the impact of soil treatments (rye mulch, control and pasteurized control) on the rate development of *N. ribisnigri*, we measured the inter-generational time (number of days from birth to offspring production) in a second experiment. To this end, 45 mature apterous aphids were

collected on lettuce grown on each soil treatment (total 135 aphids) and reintroduced on new lettuce plants (grown in parallel to the infested lettuces) on their respective treatment. Each individual aphid was placed in a ventilated clip-cage sealed with petroleum jelly (Vaseline) (3 clip-cages/plant \times 15 lettuce plants \times 3 soil treatments) (Supplemental Figure 2B). Inoculated aphids were left 72h in the clip-cages to ensure production of offspring. Following adult removal, juvenile aphid population within each cage was recorded (number of aphid and developmental stage) twice a day (8:00 am and 3:00 pm) until the recording of the first new generation of juveniles (= inter-generational time). At the end of experiment, all apterous adults were preserved in ethanol (95%) for tibial length measurements.

Tibial length measurements

Beside developmental time and population dynamics, aphid tibial length can be used as a fitness and size proxy (Lanteigne et al., 2014). In both field and greenhouse population growth experiments, the two hind legs of adult apterous aphids were severed at the base of the femora and then mounted on a slide. Measurements were taken on a Keyence VHX-S660E free-angle observation system at 100 \times magnification from the top of the femora-tibia articulation to the insertion point of the first tarsomere. Tibial length of both hind legs were then averaged per individual.

Nutritional indices of lettuce

To assess nutritional indices of lettuce for aphids, leaf amino acid profiles and dry biomass were measured following both population growth experiments. Concentrations (M) of amino acids pertinent to insect nutrition (arginine, cysteine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, methionine, phenylalanine, threonine, tryptophane, tyrosine and valine) and other non-essential amino acids (glutamine, glutamic acid, serine, proline, alanine and aspartic acid) were used as a proxy bridging plant nitrogen content and nutritional quality (Sandström et al., 2000). Leaf metabolomes were extracted from two leaf disks (8 mm diameter) punctured out of the third youngest leaf immediately after aphid population count and then preserved at -80°C. In field experiments, four randomly selected lettuce plants per plot were sampled (2 disks \times 4 lettuce plants \times 4 plots \times 2 treatments \times 2 cultivars). While, in greenhouse experiments, eight randomly selected lettuce plants per treatment were used (2 disks \times 8 lettuce plants \times 3 soil treatments). Metabolome extraction was done by

crushing leaf material with a bead beater and separating water soluble metabolite from debris by centrifugation (Supplementary material – Extraction protocol). The LC-MS/MS step and further analysis necessary to obtain amino acid concentrations were done by the McGill Goodman Cancer Research Center. Following leaf disk extractions, lettuce plants were dried in a forced air oven for 96 h at 60°C, and then the dry weight of the aerial part of the lettuce (leaves and heart) was measured using an analytical balance.

Statistical analyses

We performed all statistical analyses in R version 4.0.4 (R Core Team, 2021). Since the two lettuce cultivars were grown on different dates, the cultivars were analyzed separately.

After visually inspecting data repartition, a modeling family was chosen. When Gaussian family was selected, assumptions of homoscedasticity was verified via inspection of residual vs. fixed plot along with Levene's and Bartlett's homogeneity of variance tests (`leveneTest` and `bartlett.test` in `car` and `stats` package) while normality of residuals was assessed visually and with Shapiro-Wilk's normality test (function `shapiro.test`, `stats` package).

Plant colonization by aphids and their natural enemies

Plant colonization data were expressed in terms of number of plants with or without *N. ribisnigri* or aphid natural enemies at the scale of the experimental plot. We specified generalized linear models following Poisson distribution with this structure: Number of colonized lettuce plants ~ Treatment*Date. Overdispersion and zero-inflation were visually assessed and tested using the DHARMA package (functions `testDispersion` and `testZeroInflation`) on calculated scaled residuals (function `SimulateResiduals`) (Hartig, 2022). For the number of lettuce plants colonized by aphid natural enemies in Estival, Quasi-Poisson distribution was used instead to correct for overdispersion.

For yellow pan traps, total number of insects per trap per date were calculated for three groups: 1) *N. ribisnigri* aphids; 2) aphid natural enemies; 3) alternative prey. In order to evaluate the impact of rye cover crop on each group, we specified generalized linear models following a similar structure as those employed for plant colonisation. Number of *N. ribisnigri* trapped were too small

(less than 3 aphid/trap) to allow for statistical analysis in both cultivars. Numbers of natural enemies and alternative prey per trap were modeled with a zero-inflated generalized linear model following a negative binomial distribution in Estival (package glmmTMB) and a Poisson distribution in Sunbelt.

Fixed effects significance was assessed by analysis of deviance table (type II test with function Anova from car package). When a significant interaction between treatment and date was observed, treatment effect was tested again separately for each date with the same model.

Aphid population growth

Following *N. ribisnigri* exclusion cage population growth in the field experiment, in Estival, total number of aphids per treatment were modelled using a negative binomial generalized linear model (Total aphids~Treatment) while log transformed Sunbelt populations met necessary assumptions to be compared with an ANOVA. Lettuce plants harboring population of fewer than five aphids (7 in Estival and 22 in Sunbelt) or where non target aphid species were observed (0 in Estival and 22 in Sunbelt) were excluded from the analysis.

The impact of rye cover crop on winged adult proportions was evaluated with a non-parametric Kruskal-Wallis test in both Estival and Sunbelt. Following observations by Lanteigne et al. (2014), a variation over 200 μm in *N. ribisnigri* tibial lengths was deemed aberrant and tibial measurements under 1400 μm or above 1900 μm were excluded (19 in Estival and 8 in Sunbelt). Tibial length did not need to be transformed to be compared with a type II ANOVA in Estival (145 pairs of tibiae in control and 40 in rye mulch) while, in Sunbelt (47 pairs of tibiae in control and 20 in rye mulch), a non-parametric Kruskal-Wallis test was used.

In greenhouse population growth experiment, lettuce position within the greenhouse was noted as closer to one end or the other (two possible values) and used as position based random effect in linear mixed models specified as such: Number of aphids per plant ~ Treatment + (1|Position).

Following the same logic as in field population tibial measurements, 9 mean tibial lengths were excluded from greenhouse populations leaving 18 measurements in control, 21 in pasteurized control and 31 in the rye treatment. Mean metatibial lengths were pooled per treatment thus no

random effects were added and treatment effect assessed using a linear model with cube transformed lengths.

In the inter-generational time experiment, since fewer lettuce plants were used, no relevant random effects needed to be added. However, multiple measures per lettuce allowed comparisons between treatments to be done using two-way ANOVAs formulated as such: Number of days before offspring production \sim Treatment + Lettuce. Development times shorter than 8 days were deemed aberrant and removed from the analysis. To allow the inclusion of the lettuce as an independent variable, 4 additional clip-cages from lettuce plants which, at this point, had only one remaining had to be excluded leaving 29 clip-cages in control, 35 in pasteurized control and 30 in the rye treatment. Number of juvenile aphids in the clip-cages at the start of the experiment and proportion of these aphids still alive as offspring production was detected were similarly tested.

Lettuce quality

Amino acids molarity (M) obtained from both field and greenhouse lettuce leaf disks were visually compared using nonmetric dimensional scaling (NMDS) with the metaMDS function from the vegan package. Treatment effects on amino acid concentrations based on Bray-Curtis dissimilarity matrix were then compared using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, function `adonis`, vegan package). Assumption of within group homogeneity of dispersion was verified using analysis of variance (function `anova`, stats package) on multivariate homogeneity of groups dispersions (function `betadisper`, vegan package). Two aberrantly different amino acid profiles were removed in Estival.

Following significant PERMANOVA p-value in Estival, each amino acid concentration was tested separately with a type II ANOVA (function `Anova`). All amino acid concentrations were log transformed except Thr, Val, Asn and Ala which did not require any transformation, Arg which was square root transformed and Lys which was compared with a non-parametric Kruskal-Wallis test. In greenhouse experiment, since aphid inoculation effect was not significant, type I ANOVAs on log transformed concentrations were used instead followed by post-hoc pairwise comparisons using Tukey Honest Significance Differences method (function `TukeyHSD`, stats package).

Lettuce dry weights between treatments were compared using Kruskal-Wallis tests in field experiment and a type II Wald Chi-square test in greenhouse experiment.

Results

Plant colonization by aphids and their natural enemies

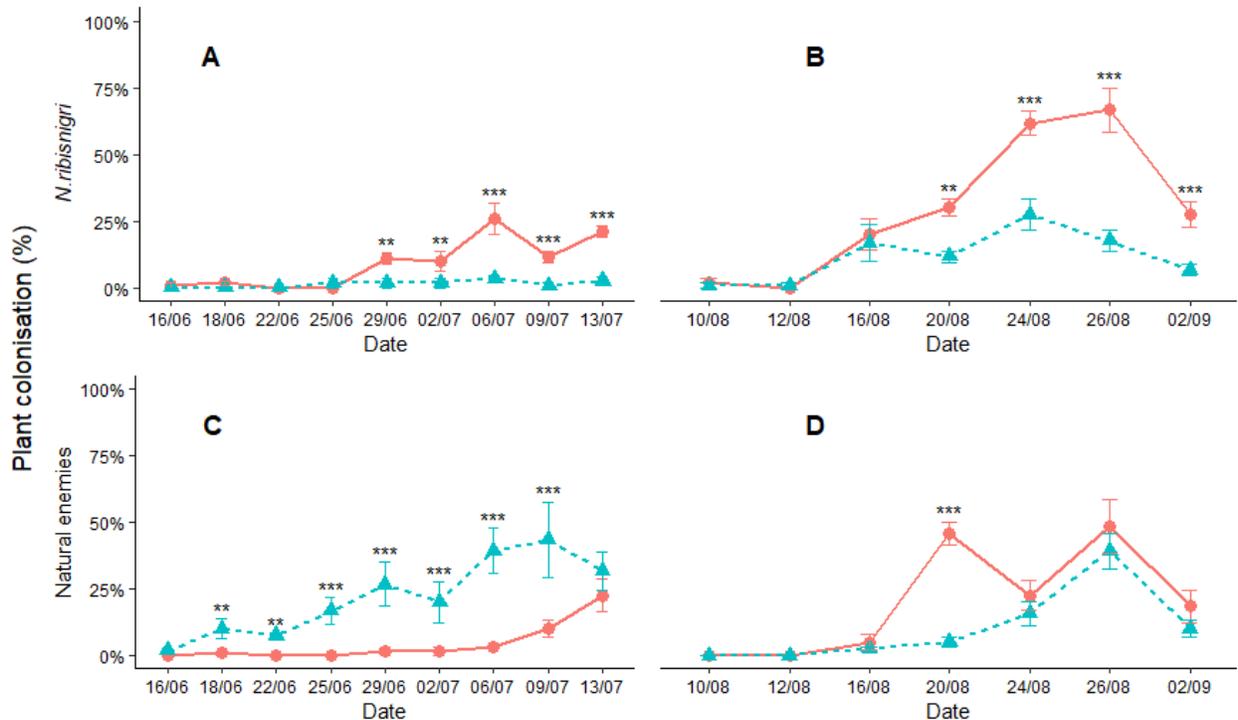


Figure 2.1 Proportion of lettuce plants per plot ($X \pm$ standard error) colonized by *Nasonovia ribisnigri* (A-B) and aphid natural enemies (C-D) on Estival (A-C) and Sunbelt (B-D) lettuce plants growing in control (red) and rye mulch plots (blue) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = $P < 0.05$ (*), ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).

In both cultivars, *N. ribisnigri* colonization was influenced by treatment (Estival: $\text{Chisq} = 70.868$, $p < 0.0001$; Sunbelt: $\text{Chisq} = 67.958$, $p < 0.0001$) and scouting date (Estival: $\text{Chisq} = 112.634$; $\text{Df} = 8$, $p < 0.0001$; Sunbelt: $\text{Chisq} = 258.586$; $\text{Df} = 6$, $p < 0.0001$). For both cultivars, colonization by lettuce aphids was lower in the rye mulch treatment than in the control. In Estival, very few lettuce plants in the rye mulch plots were infested by *N. ribisnigri* throughout the experiment (Fig. 2.1A). In contrast, in control plots, up to 25.8% (July 6th) of lettuce plants were infested by *N. ribisnigri*; significant differences between treatment being observed from June 29th onward. In Sunbelt, aphid colonization remained lower in the rye mulch treatment than in the control from August 20th onward and difference between treatments peaked on August 26th with 66.7% and 17.5% infested lettuce in control and rye mulch treatment, respectively (Fig. 2.1B). Throughout the season, *N. ribisnigri* was the most common aphid species observed in both cultivars (Estival 83.9%; Sunbelt

93.4%), followed by *M. persicae* (7.4%), *M. euphorbiae* (6.1%) and *Acyrtosiphon lactucae* (Passerini, 1860) (2.6%) in Estival and *A. lactucae* (3.6%) and *M. euphorbiae* (2.9%) in Sunbelt.

In both cultivars, there was a significant interaction between treatment and scouting dates on natural enemy colonization (Estival: $\text{Chisq} = 27.612$, $\text{Df} = 8$, $p = 0.0006$; Sunbelt: $\text{Chisq} = 25.722$, $\text{Df} = 6$, $p = 0.0003$). In Estival, natural enemy occurrence increased in the rye mulch treatment compared to the control from June 18th to July 9th (Fig. 2.1C). However, in Sunbelt, there was no difference in natural enemy colonization between treatments, except on August 20th when aphid natural enemies had colonized almost ten times fewer lettuce plants growing in rye mulch than in control ($\text{Chisq} = 45.345$, $p < 0.0001$; Fig. 2.1D). In Estival, the most common aphid predators were coccinelids (97.2%) and minute pirate bugs (*Orius* sp. 1.4%). In Sunbelt, coccinellids (52.9%), minute pirate bugs (*Orius* sp. 39.4%), syrphid larvae (4.0%) and parasitoids (2.1%) were the most frequent aphid natural enemies.

Plot colonization

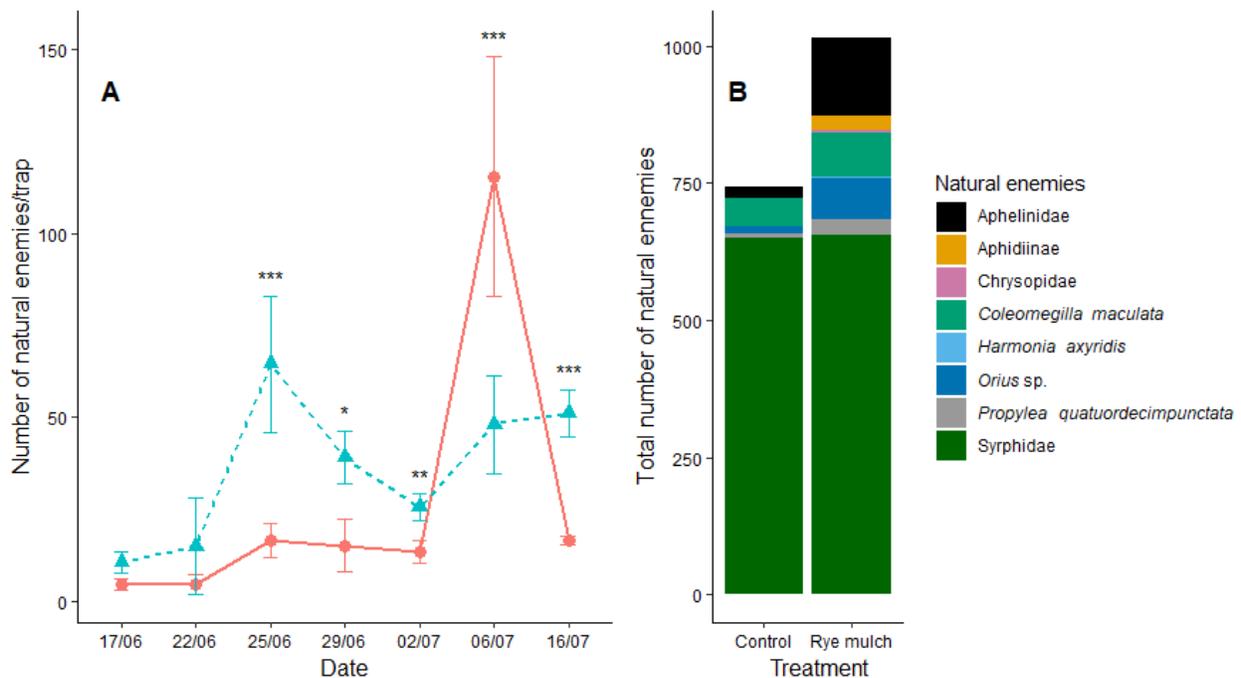


Figure 2.2 Mean number of aphid natural enemies ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Estival lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).

In Estival, there was a significant interaction between treatment and sampling date on the abundance of aphid natural enemies (interaction; $\text{Chisq} = 29.998$, $\text{Df} = 6$, $p < 0.0001$). On most dates, more natural enemies were captured in rye mulch plots than in control (Fig. 2.2A). On July 6th, we observed an unusually high number of syrphids in control plots (109.5 ± 30.1), accounting for 67.3% of all syrphids captured in this treatment over the experiment. Overall, traps in the rye mulch plots collected more parasitoids and minute pirate bugs *Orius* sp. than traps in control plots (Fig. 2.2B), with almost eight times more parasitoids (Aphelinidae and Aphidiinae, 167 vs. 22 individuals) and six times more anthocorids (75 vs. 12 *Orius* sp.).

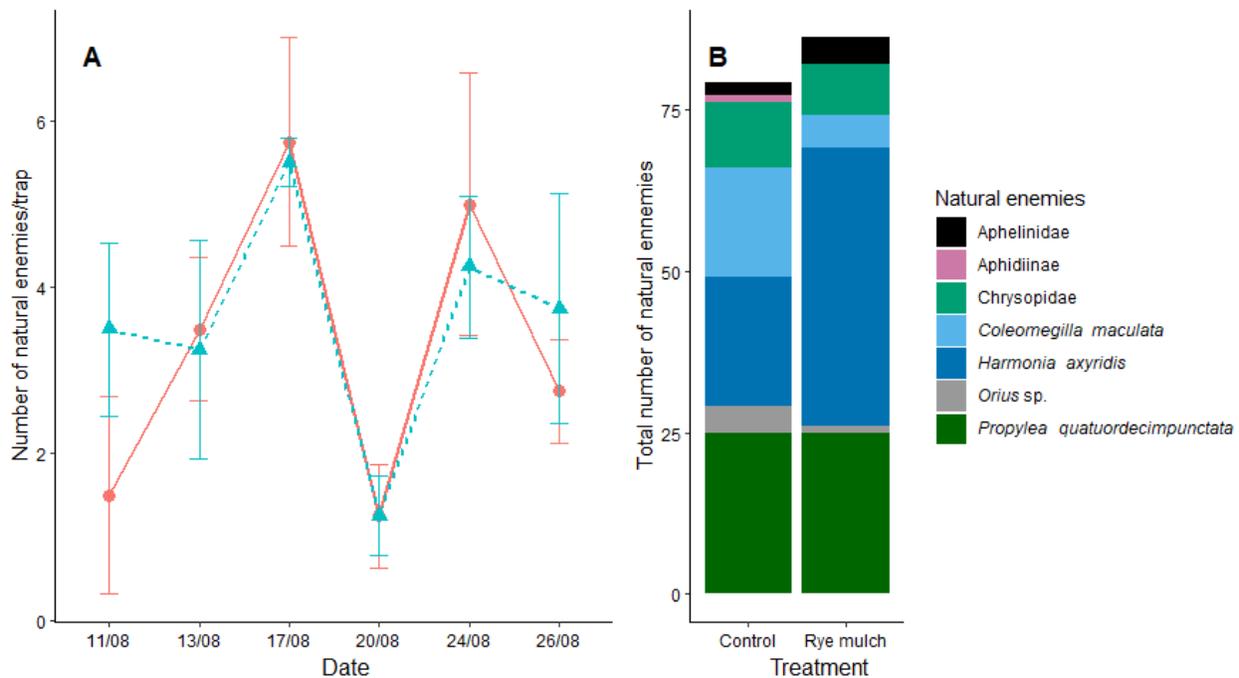


Figure 2.3 Mean number of aphid natural enemies ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Sunbelt lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021.

In Sunbelt, similar numbers of aphid natural enemies were captured in rye mulch and control plots ($\text{Chisq} = 0.2971$, $\text{Df} = 1$, $p = 0.5857$; Fig. 2.3A). Over the course of the experiment, traps in rye mulch plots captured more minute pirate bugs (43 vs. 20 *Orius* sp.) but less Asian ladybeetles (5 vs. 17 *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) than traps in control plots (Fig. 2.3B).

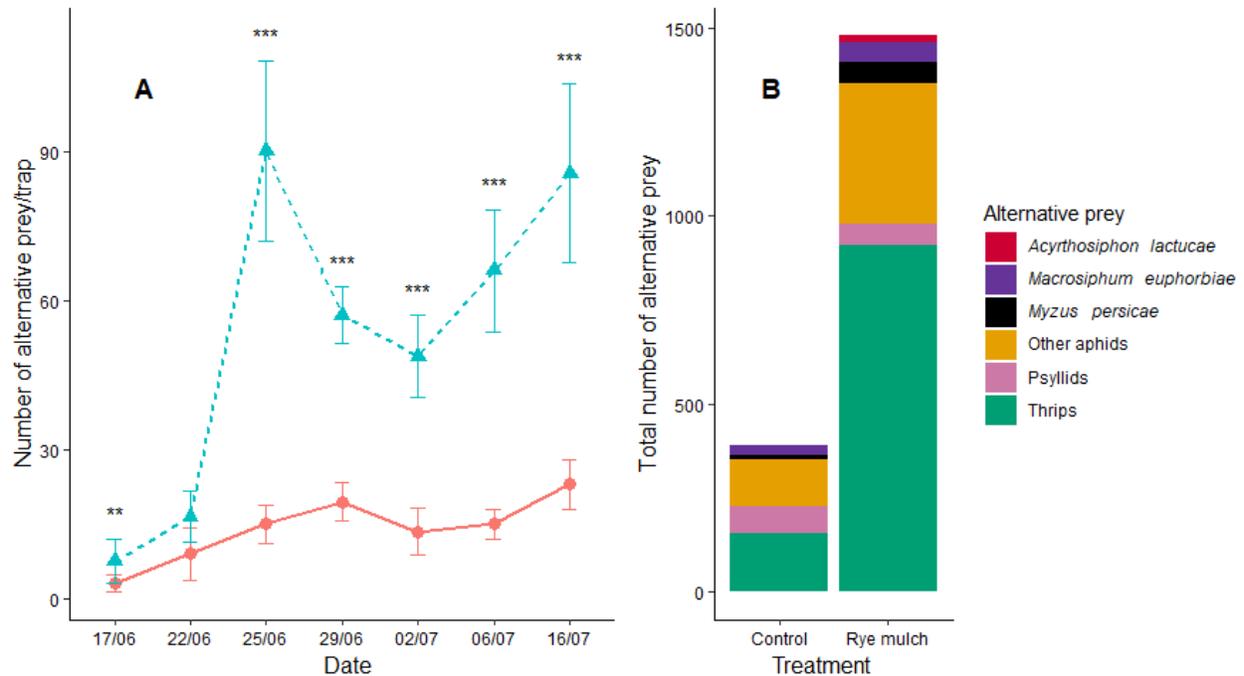


Figure 2.4 Mean number of alternative prey ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Estival lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B). The asterisks indicate significant differences between treatments: ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).

In Estival, the abundance of alternative prey was influenced by treatment and sampling date interaction (interaction; $\text{Chisq} = 12.983$, $\text{Df} = 6$, $p = 0.0433$). More alternative prey were captured in rye mulch plots than in control plots, except on June 22nd (Fig. 2.4A). Numbers of thrips and aphids not typically associated with lettuce plants (“Other aphids”) greatly increased over time in the rye mulch treatment (Fig. 2.4A), with almost four times more thrips (1485 vs. 392 thrips) and three times more “other aphids” (377 vs. 123 aphids) (Fig. 2.4B).

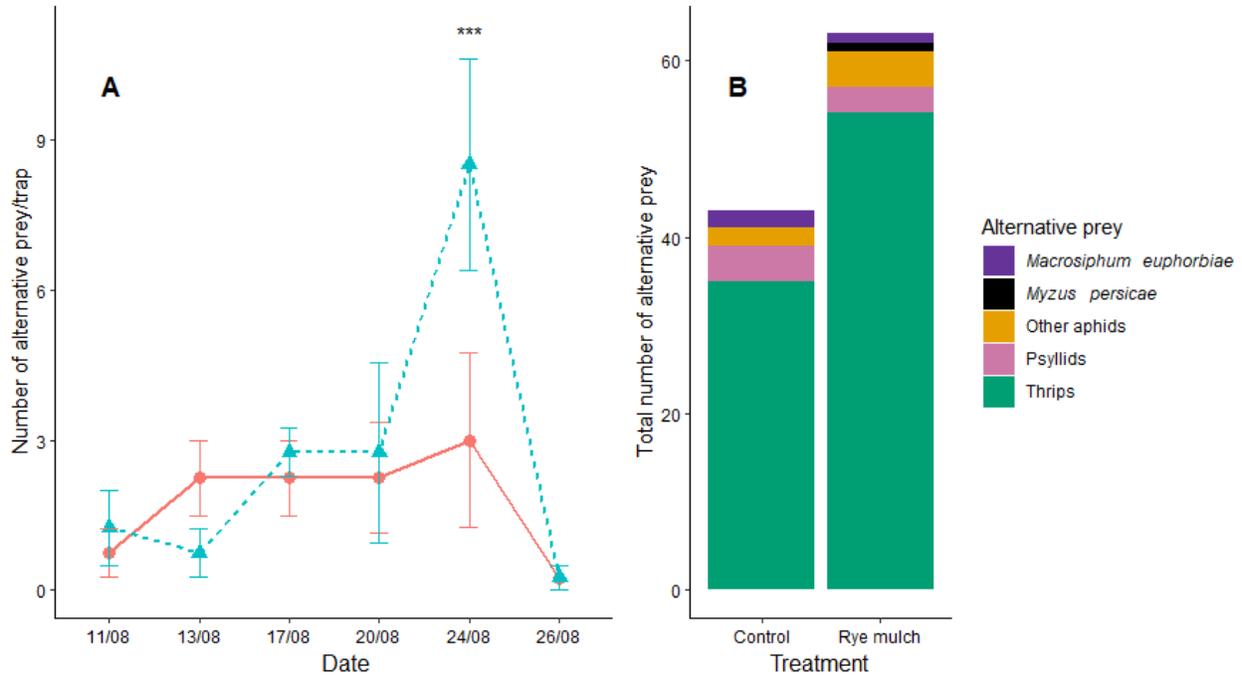


Figure 2.5 Mean number of alternative prey ($X \pm$ standard error) per yellow pan trap throughout the season in control (red) and rye mulch (blue) plots for Sunbelt lettuce cultivar (A) and total abundance per taxa (B) in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: *** = $P < 0.001$ (Wald Chi-square test).

In Sunbelt, numbers of alternative prey differed by treatments (Chisq = 4.513, Df = 1, $p = 0.03364$; Fig. 2.5A) and date (Chisq = 63.255, Df = 5, $p < 0.0001$; Fig. 2.5A) however this was only observed on August 24th (Chisq = 10.965, $p = 0.00092$; Fig. 2.5A). The difference in total thrips abundance between treatments (Fig. 2.5B, 54 vs. 35 thrips) resulted from the sudden peak in thrips abundance (34 thrips) in rye mulch plot traps on August 24th.

Aphid population growth

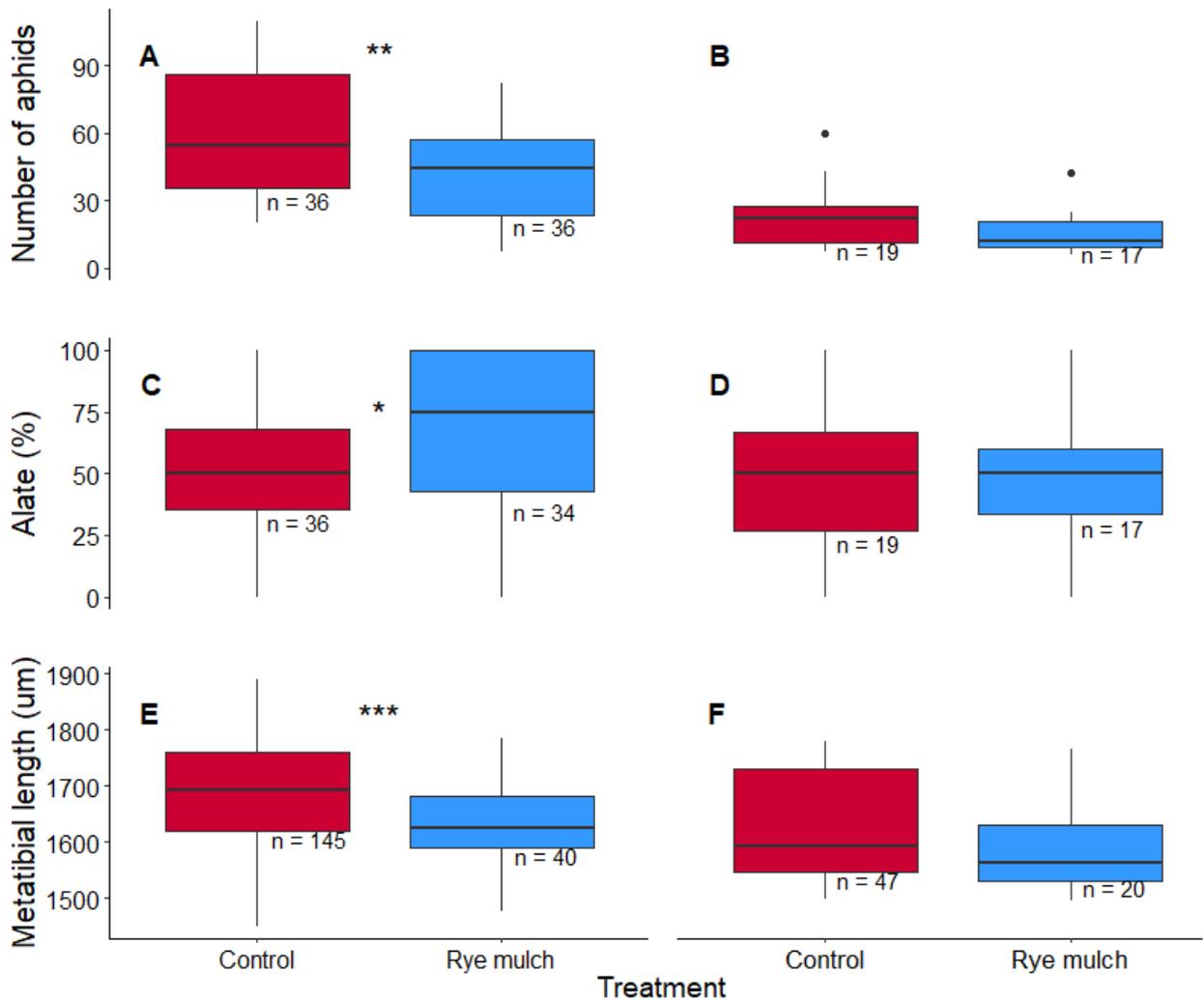


Figure 2.6 Number of *Nasonovia ribisnigri* per plant (A-B), proportion of adult alates per plant (C-D) and tibial length of apterous adults (E-F) observed 11 days after aphid inoculation on Estival (A-E) and Sunbelt (B-F) lettuce plants covered with exclusion cages in control (red) and rye mulch (blue) plots in 2021. The asterisks indicate significant differences between treatments: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

In exclusion cages, on cv. Estival, aphids were less abundant in the rye mulch treatment than in the control treatment (43.3 ± 3.6 vs. 59.5 ± 4.4 aphids; Wald Chi square: $\text{Chisq} = 7.4234$, $p = 0.0064$; Fig. 2.6A). The proportion of alate individuals was higher in the rye mulch treatment than in control treatment (66.1 ± 5.3 vs. $52.9 \pm 4.1\%$; Kruskal-Wallis: $\text{Chisq} = 4.0104$, $p = 0.04522$; $N = 455$ adult aphids; Fig. 2.6C). Adult apterous aphids were smaller in the rye mulch treatment than in the control treatment (mean tibial length: 1633 ± 13.1 vs. $1692 \pm 8.4\mu\text{m}$; ANOVA: $F = 11.361$, $p = 0.0009$; $N = 185$ aphids; Fig. 2.6E).

For cv. Sunbelt, multiple intrusions of other aphid species had been observed in exclusion cages (22/80 lettuce plants). Furthermore, *N. ribisnigri* did not establish on 22 out of the remaining 58 lettuce plants (less than five aphids after 11 days). These replicates were not included in the analyses. Based on the remaining 36 lettuce plants, there was no significant differences in aphid number (ANOVA: $F = 3.1528$, $p = 0.0848$; Fig. 2.6B), alate percentage (Kruskal-Wallis: $\text{Chisq} = 0.1371$, $p = 0.7112$; Fig. 2.6D) nor metatibial length of adult apterous aphids (1557 ± 15 vs. $1604 \pm 20\mu\text{m}$; Kruskal-Wallis: $\text{Chisq} = 2.4616$, $p = 0.1167$; Fig. 2.6F) between rye mulch and control treatments.

Greenhouse experiment - aphid population growth

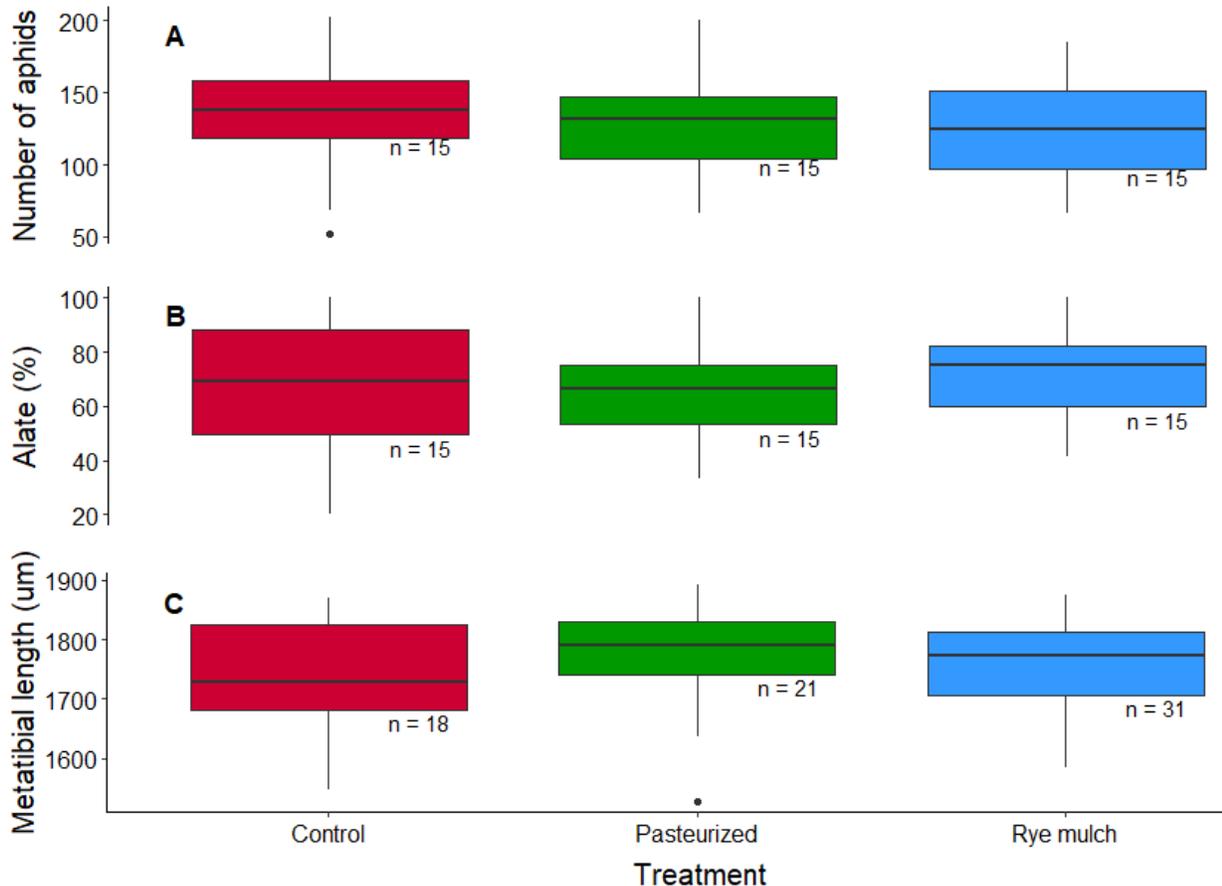


Figure 2.7 Number of *Nasonovia ribisnigri* per plant (A), proportion of adult alates per plant (B) and tibial length of apterous adults (C) measured 7 days after aphid inoculation on greenhouse lettuce plants growing in control soil (red), pasteurized control soil (green) and rye mulch soil (blue).

Soil treatments had no effects on aphid population growth (Chisq = 0.4261, Df = 2, p = 0.8192; Fig. 2.7A), alate proportion (Chisq = 0.6977, Df = 2, p = 0.7055; Fig. 2.7B) nor aphid size (F = 2.608, p = 0.0805; Fig. 2.7C).

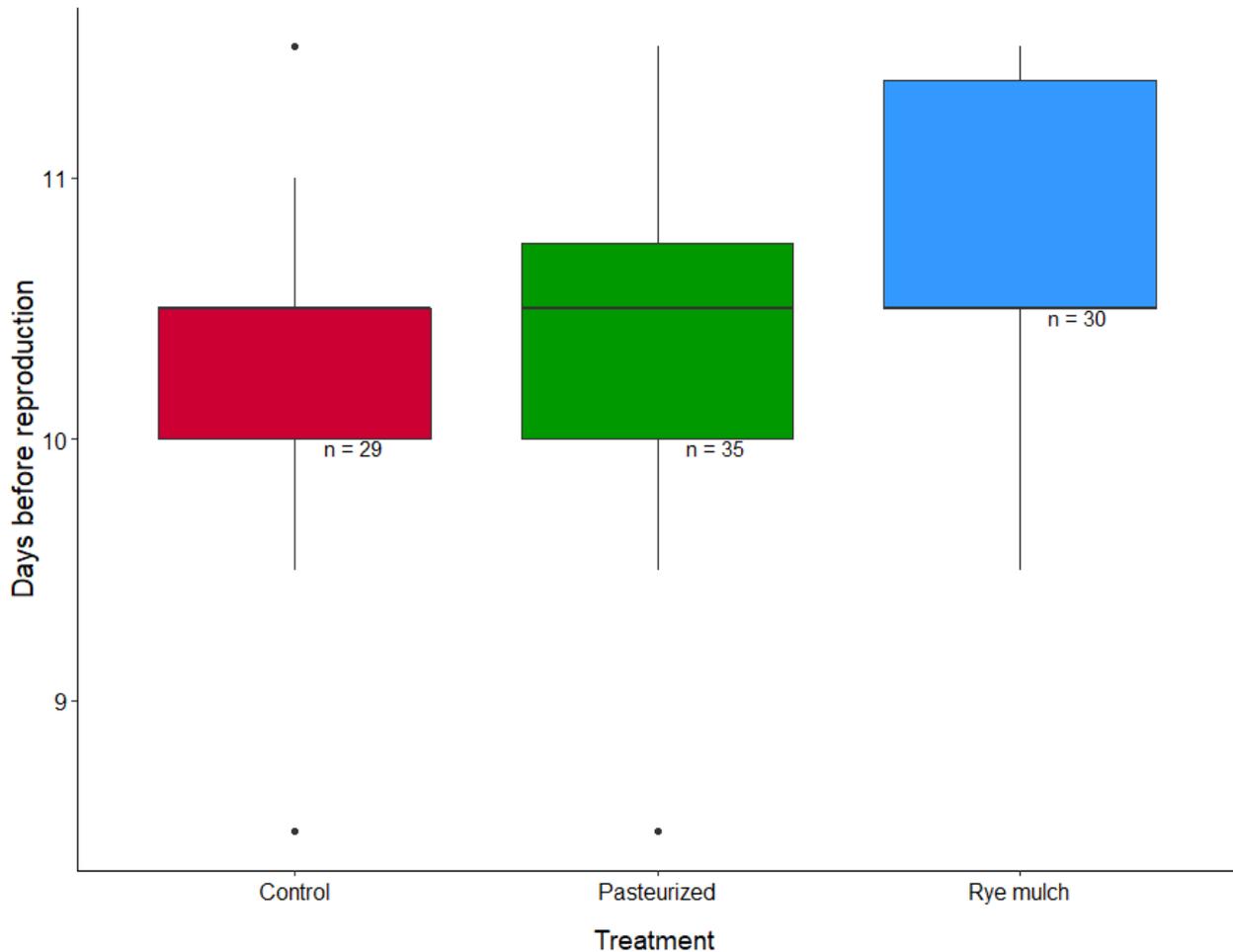


Figure 2.8 Number of days from birth to first offspring production of *Nasonovia ribisnigri* in clip-cages on greenhouse lettuce plants growing in control (red), pasteurized control (black) and rye mulch soil (blue).

Soil treatments did not affect number of days before *N. ribisnigri* reproduction (inter-generation time) (F = 2.3737, Df = 2, p = 0.09894; Fig. 2.8) nor mortality (F = 1.819, Df = 2, p = 0.168). Following a 72h infestation period with a single mature aphid, each of the 98 clip-cages contained between 4.9 and 5.6 aphids regardless of soil treatment (F = 0.892, Df = 2, p = 0.413). Of these aphids, 41.2 to 52.8% were still alive when offspring production was first detected, 10.3 to 10.4 days following inoculation (Fig. 2.8).

Lettuce quality

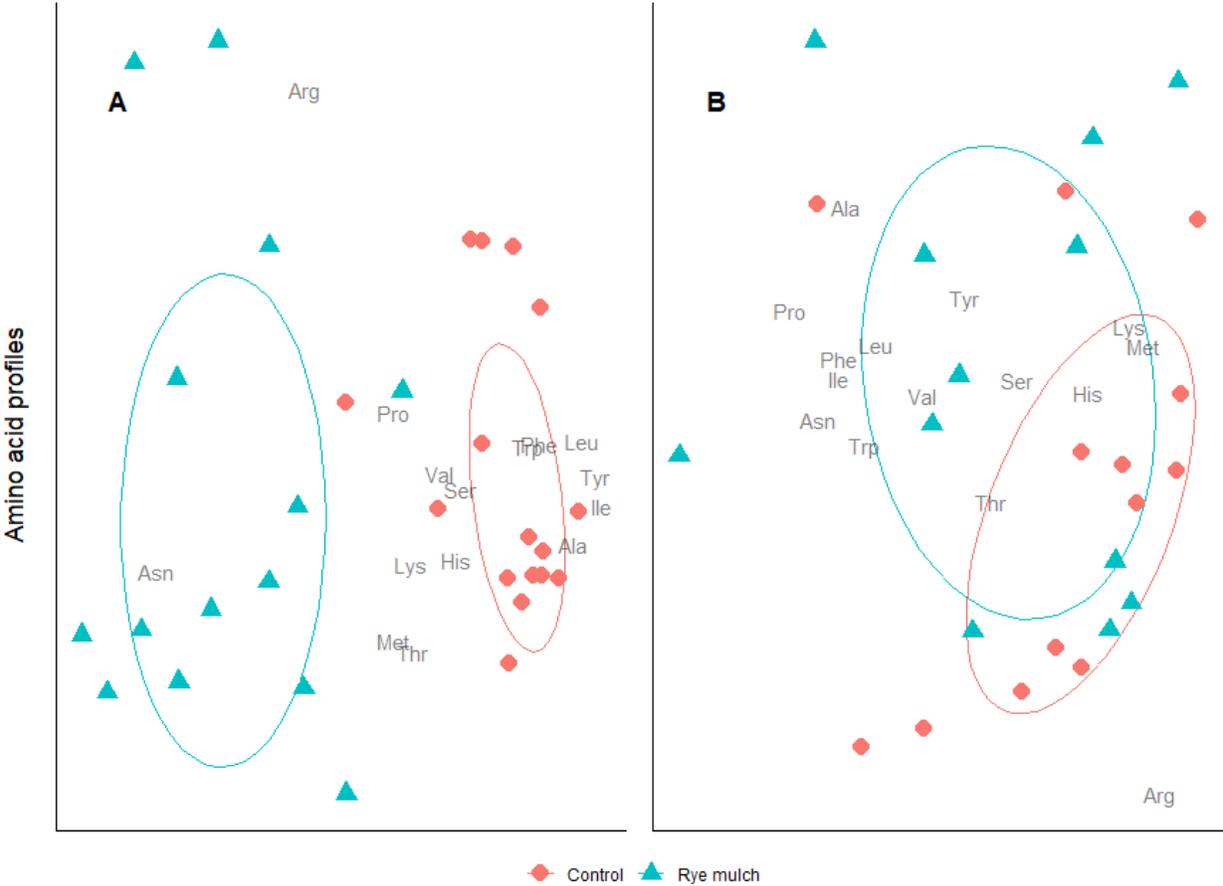


Figure 2.9 Non-metric dimensional scaling (NMDS) plots of amino acid profiles based on amino acid concentrations of lettuce leaves from Estival (A) and Sunbelt (B) cultivars growing in control (red) and rye mulch plots (blue).

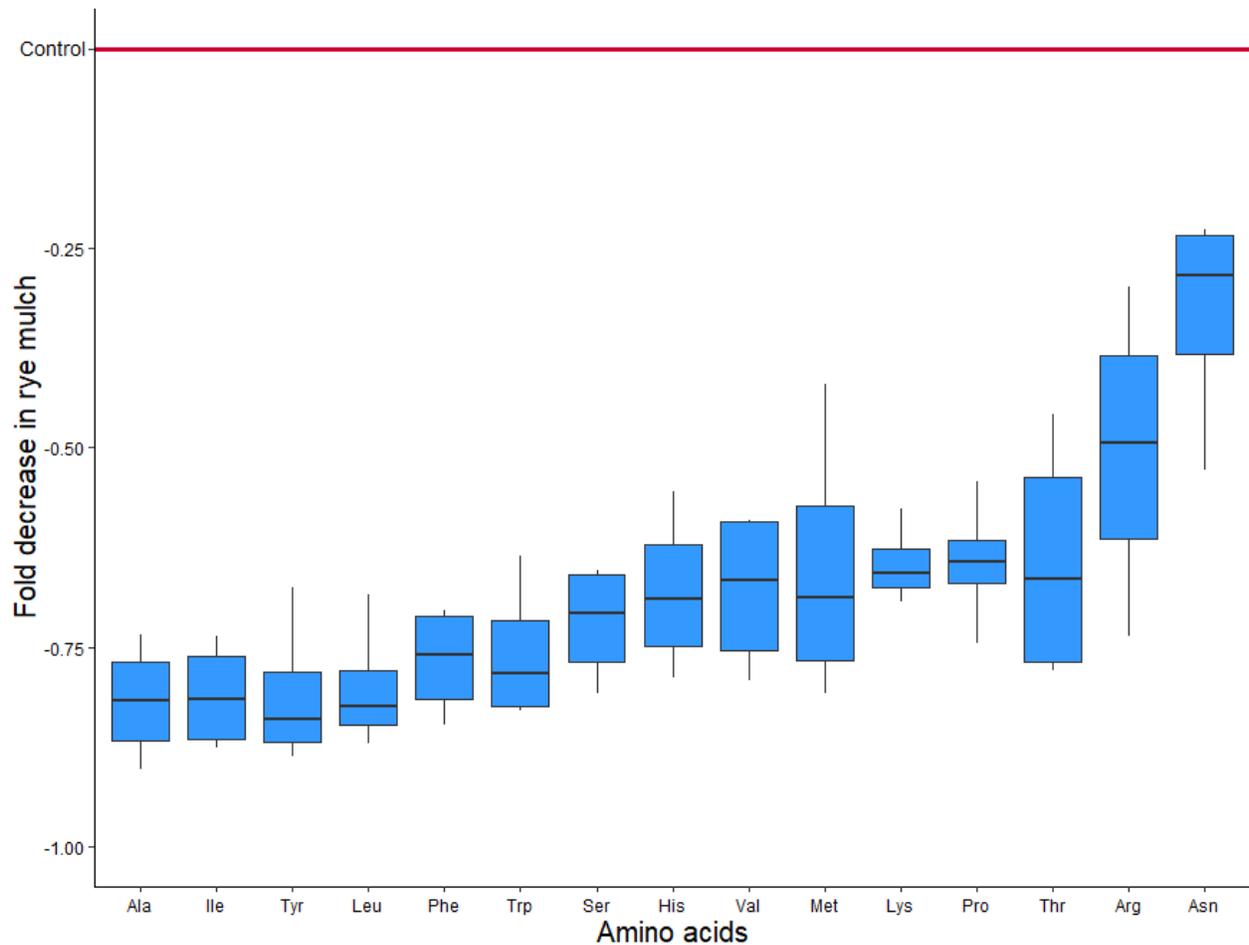


Figure 2.10 Fold decrease of free amino acid concentrations from leaves of Estival lettuce growing in rye mulch plots compared to Estival lettuce plants from control plots.

Under field conditions, dried Estival lettuce plants growing in the rye mulch plots were almost three times smaller than lettuce plants from control plots ($1.31 \pm 0.1\text{g}$ vs. $3.76 \pm 0.09\text{g}$; $\text{Chisq} = 55.845$; $p < 0.0001$) and had lower leaf molar concentrations of all tested amino acids (Wald Chi-squares, $p < 0.05$, Fig. 2.9A-2.10). Sunbelt lettuce plants growing in the rye mulch plots were also smaller than lettuce plants from control plots ($2.42 \pm 0.23\text{g}$ vs. $3.81 \pm 0.17\text{g}$; $\text{Chisq} = 28.318$; $p < 0.0001$) but their leaf amino acid profile was not affected by the treatment ($F = 1.6139$, $R^2 = 0.0655$, $p = 0.208$; Fig. 2.9B).

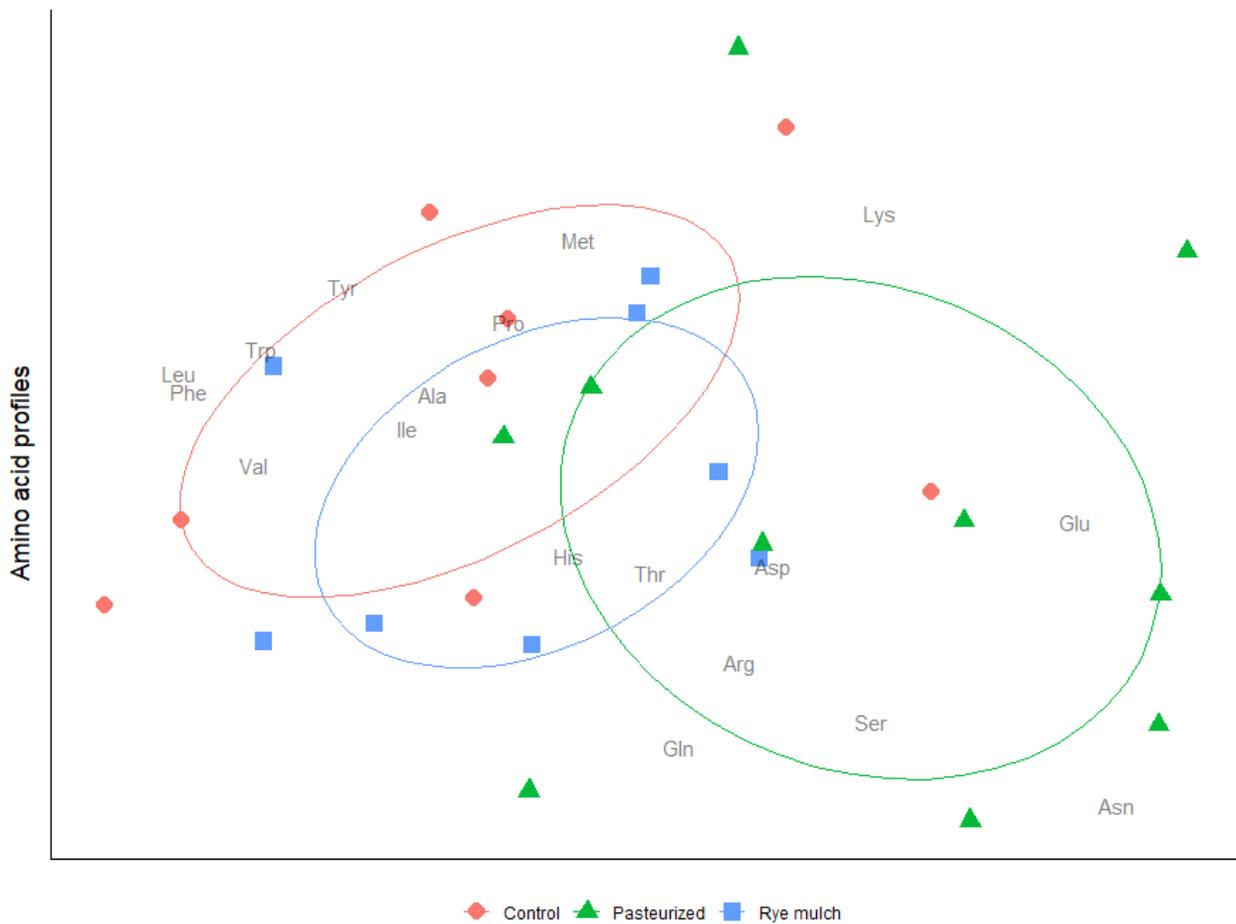


Figure 2.11 Non-metric dimensional scaling (NMDS) plot of amino acid profiles based on leaf amino acid concentration of greenhouse grown lettuce plants in control soil (red), pasteurized control soil (green) and rye mulch soil (blue) 7 days after aphid inoculation.

Under greenhouse conditions, there was no significant difference in lettuce weight between treatments ($\text{Chisq} = 2.2627$, $\text{Df} = 2$, $p = 0.3226$). However, amino acid profiles, while not significantly different between rye and control treatments ($F = 0.81$, $R^2 = 0.055$, $p = 0.476$; Fig. 2.11), did differ in pasteurized treatment ($F = 0.67$, $R^2 = 0.275$, $p = 0.006$; Fig. 2.11). Lettuce plants growing in pasteurized soil had lower leaf concentrations compared to both other treatments for eleven of the eighteen amino acids tested (ANOVA, $p < 0.05$) with arginine, lysine, glutamine, glutamate, asparagine, serine and aspartate concentrations being similar across all three treatments (ANOVA, $p > 0.05$; Fig. 2.11).

Discussion

In this study, the presence of a rye (*S. cereale*) mulch reduced population growth of the aphid *N. ribisnigri* in field lettuce. The presence of rye mulch decreased lettuce colonization by winged aphids of *N. ribisnigri* in two successive lettuce crops. Rye mulch recruited both alternative prey and aphid natural enemies near lettuce plants, likely delaying *N. ribisnigri* colonization. Aphid population growth and fitness were reduced with the presence of rye mulch, suggesting a decrease in lettuce quality for aphids. Competition from the incompletely terminated early mulch is likely responsible for the reduced growth and nutritional quality of the first lettuce crop. While lower *N. ribisnigri* colonization in both lettuce crops indicates rye mulch contributes to reduce pest abundance, agronomical challenges regarding rye termination must be addressed to ensure proper lettuce growth. Controlled conditions experiments aiming to detect lingering effects of rye mulch within soil using field soil sampled underneath the mulch did not measure any effects on population dynamics and *N. ribisnigri* fitness nor lettuce growth, indicating that persistent effects were either too subtle to be detected, short-lived or absent.

Impacts on aphid plot colonization

Early mulch remained alive, taking a green bushy aspect, while the fully terminated late mulch was straw like. Despite these striking differences between mulches, both featured reduced *N. ribisnigri* colonization compared to their respective control. In early mulch, lettuce plants were colonized up to 22% less by *N. ribisnigri* similarly to the 24% reduction of *A. glycines* in soybeans which rye mulch observed across Minnesota (Koch et al. 2012). For the lettuce plants grown on late mulch, a reduction of 49.2% *N. ribisnigri* was observed, despite higher population densities. Common implicated mechanisms for aphid population reduction in mulching systems are structural changes leading to natural enemy recruitment and visual interference.

Along with early mulch aphid colonization reduction, we observed an increase up to 35.9% in foliar natural enemy colonization, indicating top-down aphid control. Yellow pan traps also collected 26.6% more natural enemies in rye mulch plots. These trapped natural enemies included generalists such as coccinellids and minute pirate bugs *Orius* sp., but also specialized aphid parasitoids. Increased presence of generalists and specialized aphid natural enemies, along with a reduced *N.*

ribisnigri abundance, could seem counterintuitive. However, yellow pan traps revealed a higher abundance (up to 73.6%) of alternative preys, mainly thrips and aphids not known to be associated with lettuce plants in rye mulch plots, explaining this positive response of natural enemies. Top-down pest regulation service from plant resource diversification is a well-known phenomenon following Root's (1973) "enemy hypothesis" and has been described in mulch systems. Schmidt et al. (2004) reported that the addition of a barley mulch lowered densities of several cereal aphid species on wheat by up to 25%, correlating with an enhanced presence of natural enemies such as aphid midges, hoverflies and spiders. Similarly, Kahl et al. (2019) reported that a living red clover mulch recruited an assemblage of bigeyed bugs *Geocoris* spp., minute pirate bugs *Orius* spp. and coccinellids, reducing densities of the melon aphid *Aphis gossypii* Glover, 1877 on cucumbers.

In the late mulch, however, neither visual scouting nor yellow pan traps detected changes in natural enemy or alternative prey presence despite higher overall lettuce aphid abundance (Supplemental Fig. 2.16). Studies such as Koch et al. (2012; 2015) observed suppression of *A. glycines* populations on soybean in a rye mulch, with no correlation with *Orius insidiosus* (Say, 1832) and coccinellid abundance, suggesting that other host plant-related effects might be at play. However, they considered neither alternative prey nor ground dwelling predators in their study. While we did not observe any impact on the recruitment of foliar natural enemies or alternative prey in the late mulch, our design did not consider the impact of ground dwelling predators. Rivers et al. (2020) observed that a mulched mixture of hairy vetch *Vicia villosa* Roth, triticale \times *Triticosecale* Wittm. ex A.Camus and rye *S. cereale* significantly increased predator density of spiders and Carabidae in corn. Also in corn, Hartwig and Ammon (2002) reported greater ground dwelling predator populations in a rye living mulch associated with lower black bean aphid *A. fabae* densities. While foliar natural enemies only appear to be recruited in the early mulch and, considering that ground dwelling predators are known to be recruited in mulches, it is possible that natural enemies played a role in both early and late mulches. It is also worth mentioning that mulch thickness reduction due to proper mulch termination and decomposition provided fewer refuges, which may explain the lack of insect recruitment.

While not measured, visual interference may have played a role in slowing aphid colonization of both cultivars. Alate aphid orientation is known to be partially phototactic and several species have

been shown to be attracted to intense light in the UV (320-330nm) and green-yellow (550-590nm) spectrum (Thomas Felix Döring et Chittka, 2007; Kirchner et al., 2005). Contrast between host plants and their background is therefore instrumental to aphid orientation and its disruption detrimental to aphid colonization on host plant. Artificial mulches have proved effective in this regard (Brown et al., 1993; Judith G. Smith, 1976; Zalom, 1981). However, comparing a living buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench mulch to a polyethylene mulch, Nyoike and Liburd (2010) demonstrated that only living mulches reduced colonization and increased natural enemy recruitment. Cereal mulches can adequately provide this service, as observed in broccoli *B. oleracea* L. (Costello, 1995), broad bean *V. faba* L. (Heimbach et al., 2002), rapeseed *B. napus* (Heimbach et al., 2002) and potato *S. tuberosum* (Saucke et Döring, 2004). Therefore, it seems likely that rye mulches contributed to the decrease of aphid colonization through visual interference as well. In the early mulch, an irregularity in yellow pan trap data also pointed towards possible visual interferences. On July 6th, traps in control plots collected an unusually large number of syrphids, while traps in the early mulch collected none. It is possible that the yellow pan traps surrounded by the early mulch were less visible for syrphids than those on bare soil. The lack of difference detected in late mulch could also be due to the loss of contrast between mulch and soil, explained by the decomposition of the mulch and its lower reflectance observed at the end of the season (Wagner-Riddle et al., 1996).

Impacts on plant-aphid interactions

Early mulch reduced *N. ribisnigri* fitness on caged lettuce plants. Aphid populations were on average 27.2% less numerous, had 3.5% shorter tibiae and 13.2% more alates. A 3.5% decrease in tibial length is minor compared to changes around 10% associated with partial aphid resistance in lettuce plants (Lanteigne et al. 2014), indicating that the rye mulch impact on lettuce quality and aphid fitness is more subtle. Common stressing factors for aphid populations are overcrowding, temperature fluctuations or host quality deterioration (Helmut Fritz van Emden et Harrington, 2007; Mittler et Sutherland, 1969). While overcrowding was not an issue at around 60 individuals per plant, temperature in exclusion cages did reach beyond *N. ribisnigri* upper development threshold (35.3°C) as described by Diaz et al. (2007). However, given similar temperatures measured in the two treatments, this does not explain the difference in aphid fitness or alate production. Thus, host quality deterioration likely played a role in the decreased fitness of *N.*

ribisnigri and alate production in the early mulch. Exclusion cages in late mulch did not differ in tibial length nor alate proportion but were also few in numbers.

We relied on amino acid profiles and lettuce dry weight to detect rye mulch mediated changes in lettuce quality as an aphid host. Early season mulch drastically reduced both lettuce dry weight (65.2%) and leaf concentration of every single amino acid. A reduction of amino acid concentration points towards nitrogen stress as plants will be rapidly depleted to produce uptake protein under nitrogen related stress (Atilio J. et Causin, 1996; Broadley et al., 2000; Ciriello et al., 2021). Inversely stress unrelated to nitrogen deficiency such as osmotic and oxidative stress caused by drought leads to the accumulation of amino acids associated with osmotic regulation like proline (Pro), while phosphorus or potassium deficiency are usually associated with the accumulation of nitrogen rich compounds (Atilio J. et Causin, 1996; Criado et al., 2017; Evans et Sorger, 1966; Tausz et al., 2004). Late season terminated mulch had a smaller negative impact on lettuce dry weight (36.5%) and did not affect amino acid profiles. Although the negative consequences of mulches on plant quality as aphid hosts have rarely been formally tested, they are suspected to occur. In soybean growing on living alfalfa *Medicago sativa* L. mulches, Schmidt et al. (2007) reported both a natural enemy dependant delay in *A. glycines* establishment and a bottom-up suppression of population growth in exclusion cages. They correlated the latest with lower nitrogen concentration in soybean leaves, which were attributed to competition between the mulch and the crop. The high carbon to nitrogen ratio of rye litter could also lead to nitrogen immobilisation, although nitrogen availability in southern Quebec Histosols may be sufficient to meet lettuce requirements (Dessureault-Rompré et al., 2020). Rye borne allelopathic compounds have also been pointed out as possible obstacles to lettuce production. While benzoxazinoid dynamic remains poorly known in organic soils, it is probable early mulch rooting systems did affect lettuce plants and aphid fitness through allelopathic compounds. Considering the height of early mulch, light, water availability and competition for nutrients possibly played a role. Fully terminated late mulch did not compete with lettuce plants but did reduce slightly its dry weight although we cannot assume whether this was caused by nutrient deficiency, remnants of allelopathic activity or physical obstruction.

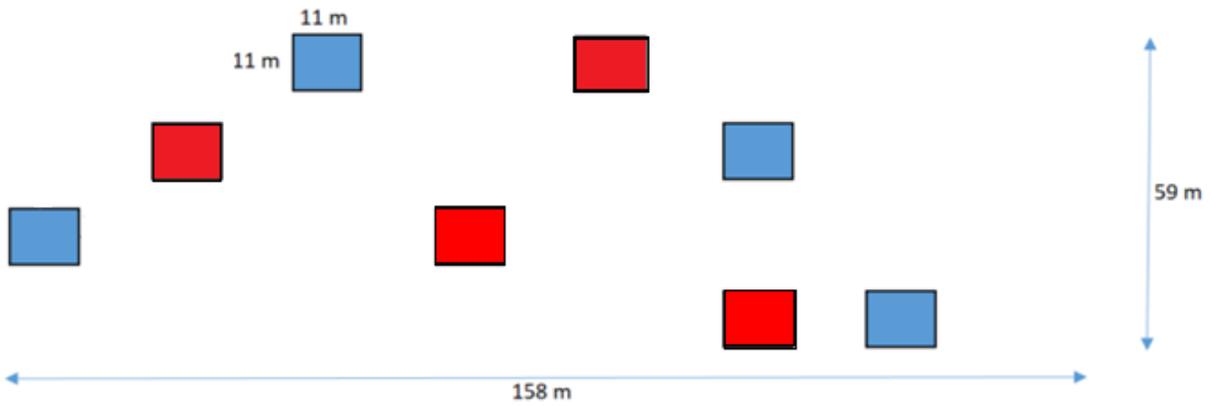
Greenhouse experiment

By collecting soil from underneath rye mulch and control plots at the end of the season and using it to replicate our field design in a controlled environment, we aimed to detect any lingering effects on soil microbiota that might affect the lettuce quality and *N. ribisnigri* fitness. Leaf amino acid profiles were only affected by pasteurization, confirming that soil microbiota could affect the lettuce leaf metabolome. Studies such as Kabouw et al. (2011) on the cabbage aphid *B. brassicae* and Bezemer et al. (2005) on the bird cherry-oat aphid *R. padi* have also linked soil microbiota with plant-aphid interactions. No differences were detected in the first generation of *N. ribisnigri* fitness, nor in the weight of lettuce in any of the soil treatments. Mulches are known to affect soil microclimate, microbiota and nutrient dynamic (Higo et al., 2019; Kim et al., 2020), but rye mulch probable impacts on soil properties may have been too subtle to affect plant weight and aphid fitness. Our experimental design might also have compromised our capacity to detect this impact considering rye mulch effects might have faded during the one month delay due to the COVID-19 pandemic between soil collection and the beginning of experiment.

Conclusion

Both living and terminated rye mulches reduced colonization of alate *N. ribisnigri*. As local authorities recommend treating against this aphid as soon as it is detected in the field, living rye may have prevented an early pesticide treatment despite the low *N. ribisnigri* densities (Supplemental Fig. 2.16). Living rye mulch strongly inhibited lettuce growth, but terminated mulch rather slightly slowed lettuce growth. Producers could benefit from a reduction of *N. ribisnigri* colonization at the cost of delaying lettuce harvest to allow lettuces to reach similar weights as those without the mulch. Although the mechanisms involved are unclear and agronomical challenges remain, this practice does show promise in reducing the impact of *N. ribisnigri* as a lettuce pest in organic soil. Further studies should aim to measure the impact of rye mulch on soil microbiota and phloem metabolome to demystify changes in host quality in relation with allelopathic compounds in rye their persistence and possible lasting effects in soil, but also on mulch reflectance to elucidate their impact on pest colonization on lettuce.

Supplementary material



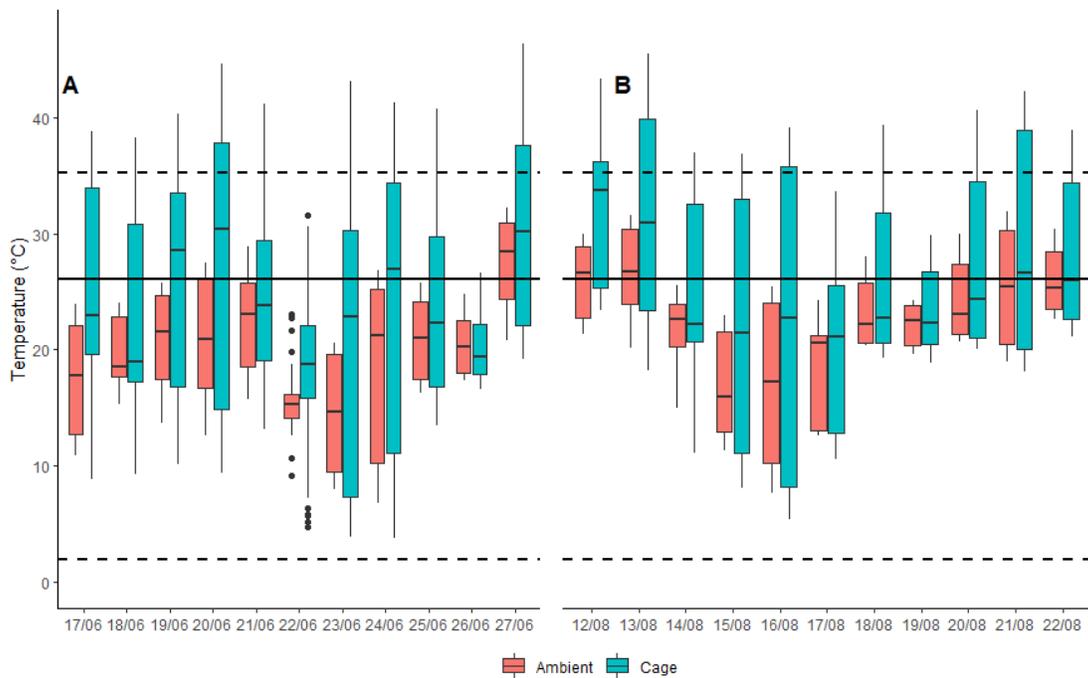
Supplemental Figure 2.12 Experimental plots layout with control (red) and rye mulch (blue) plots.



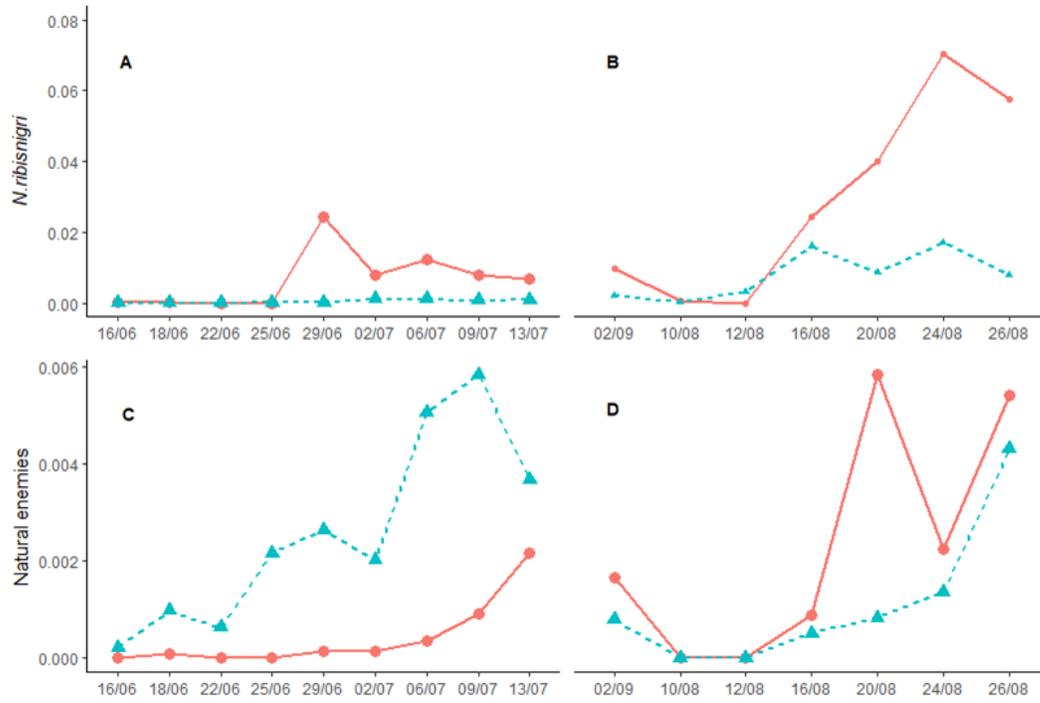
Supplemental Figure 2.13 Visual comparison of the early living (top) and the late terminated (bottom) rye mulches.



Supplemental Figure 2.14 Exclusion cage design in a plot used to evaluate aphid population growth.



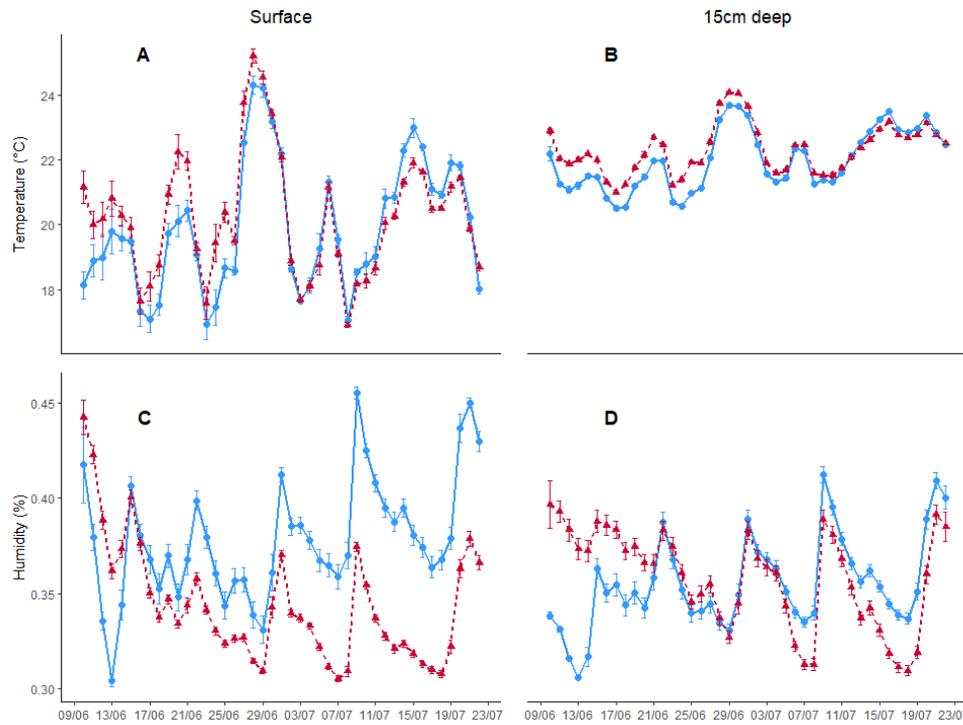
Supplemental Figure 2.15 Ambient (red) and exclusion cage (blue) temperatures with upper (dashed line), lower (dashed line) and optimal (full line) development temperature as described in Diaz et al. (2007) throughout population growth experiments on Estival (A) and Sunbelt (B) cultivars.



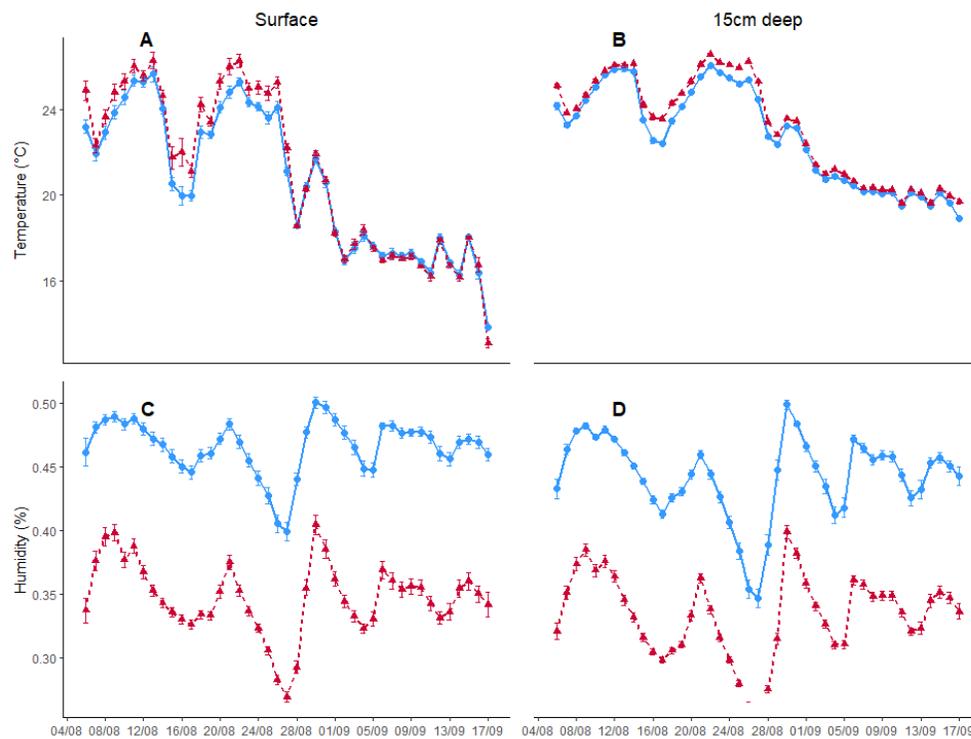
Supplemental Figure 2.16 Mean abundance per lettuce of *Nasonovia ribisnigri* (A-B) and aphid natural enemies (C-D) on Estival (A-C) and Sunbelt (B-D) lettuce plants growing in control (red) and rye mulch plots (blue) in 2021.



Supplemental Figure 2.17 Greenhouse cages design used to evaluate aphid population growth under controlled conditions.



Supplemental Figure 2.18 Surface (A-C) and 15cm deep (B-D) mean ($X \pm$ standard error) temperature (A-B) and humidity in rye mulch (blue) and control (red) during the first cultivar (cv. Estival)



Supplemental Figure 2.19 Surface (A-C) and 15cm deep (B-D) mean ($X \pm$ standard error) temperature (A-B) and humidity in rye mulch (blue) and control (red) during the second cultivar (cv. Sunbelt)

Supplemental material: Tissue amino acid extraction protocol

1. Add 1140 ul of 50% MeOH / 50% LC/MS water solution (at -20°C or colder) to a labeled pre-chilled 2 mL bead beater tube containing your frozen tissue sample (powder) and 4 ceramic beads (2.8 mm).
 2. Vortex 10s.
 3. Add 660 uL of ice cold ACN and vortex 10s.
 4. Repeat steps 1 through 4 with remaining samples. Keep tubes on dry ice.
 5. **Bead beater:**
 - a. Put samples in pre-chilled bead beater racks (nicely balanced in both racks).
 - b. Beat for 2 minutes at 30Hz. Put back the samples on ice for 2 min and check sample lysis (no obvious pieces of tissue – the solution should have a very smooth particulate-free appearance). Repeat cycle if necessary, until homogenous (up to 3-4 times).
 6. Transfer into a 5 mL Eppendorf tube.
 7. Add 1800 uL of ice-cold dichloromethane and 900 uL of ice-cold H₂O.
 8. Vortex for 1 min and let partition on ice for 10 minutes.
 9. Spin down the sample for 10 minutes at 4,000 rpm in a Sorvall (or similar) centrifuge set at 10C.
- Water soluble metabolites are in the upper polar phase, cell debris is in the interface and non-polar metabolites are in the lower dichloromethane phase.*
10. Pipet and transfer the upper aqueous phase to a fresh tube on dry ice.
 11. Dry aqueous supernatants using chilled Speed-vac (at 40C or cooler).
- Note: that the organic layer may be dried under nitrogen for other potential analyses.*
12. Store samples at -80oC until ready for LC-MS/MS data collection.

The following steps are normally done by Metabolomics facility:

Day of LC-MS/MS injection

1. Re-suspend each sample in 30-50 uL of injection buffer (depends on the type of UPLC column used for analysis).
2. Vortex for 1 min.
3. Spin down any precipitate using micro-centrifuge (5 min, 15,000 rpm, operating at 1°C).
4. Transfer sample to Agilent LC/MS vial containing 200 ul teflon insert.

Extraction for metabolites analysis by LC-MS/MS

5. Keep samples as cold as possible before data acquisition.

References

- Government of Western Australia Department of Primary Industries and Regional Development (2018). Zadoks growth scale. <https://www.agric.wa.gov.au/grains/zadoks-growth-scale>
- Agriculture and Agri-Food Canada (2000). Guide d'identification des pucerons dans les cultures maraichères au Québec. https://www.agrireseau.net/documents/Document_97508.pdf
- Agriculture and Agri-Food Canada (2018). Statistical Overview of the Canadian Vegetable Industry. <https://agriculture.canada.ca/en/agriculture-and-agri-food-canada/canadas-agriculture-sectors/horticulture/horticulture-sector-reports/statistical-overview-canadian-vegetable-industry-2017>
- Alomar, O., Arnó, J. et Gabarra, R. (2008). Insectary plants to enhance the biological control of *Nasonovia ribisnigri* and *Frankliniella occidentalis* in lettuce. *IOBC/WPRS Bull.*, 34, 9-12.
- Atilio J., B. et Causin, H. F. (1996). The central role of amino acids on nitrogen utilization and plant growth. *Journal of Plant Physiology*, 149(3-4), 358-362. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80134-9](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80134-9)
- Auclair, J. L., Maltais, J. B. et Cartier, J. J. (1957). Factors in resistance of peas to the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). II. Amino acids1. *The Canadian Entomologist*, 89(10), 457-464. <https://doi.org/10.4039/Ent89457-10>
- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T., Dewhirst, S. Y., Pickett, J. A. et Johnson, D. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi and aphids interact by changing host plant quality and volatile emission. *Functional Ecology*, 28(2), 375-385. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12181>
- Barnes, J. P. et Putnam, A. R. (1983). Rye residues contribute weed suppression in no-tillage cropping systems. *Journal of Chemical Ecology*, 9(8), 1045-1057. <https://doi.org/10.1007/BF00982210>
- Bezemer, T. M., Deyn, G. B. D., Bossinga, T. M., Dam, N. M. V., Harvey, J. A. et Putten, W. H. V. der. (2005). Soil community composition drives aboveground plant-herbivore-parasitoid interactions. *Ecology Letters*, 8(6), 652-661. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00762.x>
- Bottenberg, H., Masiunas, J., Eastman, C. et Eastburn, D. M. (1997). The impact of rye cover crops on weeds, insects, and diseases in snap bean cropping systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 9(2-3), 131-155. https://doi.org/10.1300/J064v09n02_09
- Broadley, M. R., Escobar - Gutiérrez, A. J., Burns, A. et Burns, I. G. (2000). What are the effects of nitrogen deficiency on growth components of lettuce? *New Phytologist*, 147(3), 519-526. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00715.x>

- Brown, J. E., Dangler, J. M., Woods, F. M., Tilt, K. M., Henshaw, M. D., Griffey, W. A. et West, M. S. (1993). Delay in mosaic virus onset and aphid vector reduction in summer squash grown on reflective mulches. *HortScience*, 28(9), 895-896.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.28.9.895>
- Bryant, A., Coudron, T., Brainard, D. et Szendrei, Z. (2014). Cover crop mulches influence biological control of the imported cabbageworm (*Pieris rapae* L., Lepidoptera: Pieridae) in cabbage. *Biological Control*, 73, 75-83.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.03.012>
- Campbell, C. A. m. (1983). Antibiosis in hop (*Humulus lupulus*) to the famson- hop aphid, *Phorodon humuli*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33(1), 57-62.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1983.tb03233.x>
- Ciriello, M., Formisano, L., Pannico, A., El-Nakhel, C., Fascella, G., Duri, L. G., Cristofano, F., Gentile, B. R., Giordano, M., Roupheal, Y., Fusco, G. M., Woodrow, P. et Carillo, P. (2021). Nutrient solution deprivation as a tool to improve hydroponics sustainability: yield, physiological, and qualitative response of lettuce. *Agronomy*, 11(8), 1469.
<https://doi.org/10.3390/agronomy11081469>
- Costello, M. J. (1995). Spectral reflectance from a broccoli crop with vegetation or soil as background: influence on immigration by *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75(2), 109-118. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01916.x>
- Criado, M. V., Veliz, C. G., Roberts, I. N. et Caputo, C. (2017). Phloem transport of amino acids is differentially altered by phosphorus deficiency according to the nitrogen availability in young barley plants. *Plant Growth Regulation*, 82(1), 151-160.
<https://doi.org/10.1007/s10725-017-0247-6>
- Dessureault-Rompré, J., Gloutney, A. et Caron, J. (2020). Nutrient availability under lettuce grown in rye mulch in Histosols. *Nitrogen*, 1(2), 137-150.
<https://doi.org/10.3390/nitrogen1020012>
- Diaz, B. M. et Fereres, A. (2005). Life table and population parameters of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology*, 34(3), 527-534. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.3.527>
- Diaz, B. M., Muñoz, M., Barrios, L. et Fereres, A. (2007). Temperature thresholds and thermal requirements for development of *Nasonovia ribisnigri* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 36(4), 681-688. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[681:TTATRF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[681:TTATRF]2.0.CO;2)
- Döring, T. F. et Chittka, L. (2007). Visual ecology of aphids—a critical review on the role of colours in host finding. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 3-16.
<https://doi.org/10.1007/s11829-006-9000-1>

- Douglas, A. E. (1993). The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecological Entomology*, 18(1), 31-38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01076.x>
- Duiker, S. W. et Curran, W. S. (2005). Rye cover crop management for corn production in the northern Mid-Atlantic region. *Agronomy Journal*, 97(5), 1413-1418. <https://doi.org/10.2134/agronj2004.0317>
- van Emden, H. F. V. et Harrington, R. (2007). *Aphids as Crop Pests*. CABI.
- Evans, H. J. et Sorger, G. J. (1966). Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Annual Review of Plant Physiology*, 17(1), 47-76. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.17.060166.000403>
- Findeling, A., Garnier, P., Coppens, F., Lafolie, F. et Recous, S. (2007). Modelling water, carbon and nitrogen dynamics in soil covered with decomposing mulch. *European Journal of Soil Science*, 58(1), 196-206. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00826.x>
- Forbes, A. et MacKenzie, J. (1982). The lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera:Aphididae) damaging lettuce crops in British Columbia. *Journal - Entomological Society of British Columbia.*, 79, 28-31.
- Fournier, V. et Brodeur, J. (2000). Dose-response susceptibility of pest aphids (Homoptera: Aphididae) and their control on hydroponically grown lettuce with the entomopathogenic fungus *Verticillium lecanii*, Azadirachtin, and insecticidal soap. *Environmental Entomology*, 29(3), 568-578. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.3.568>
- Froeschner, R. C. (1947). Notes and keys to the Neuroptera of Missouri. *Annals of the Entomological Society of America*, 40(1), 123-136. <https://doi.org/10.1093/aesa/40.1.123>
- Geiger, H. H., et Miedaner, T. (2009). Rye breeding. *Cereals*, 3, 157-181.
- Gordon, R. D. (1985). The Coccinellidae (Coleoptera) of America north of Mexico. *Journal of the New York Entomological Society*, 93(1), i-912.
- Goulet, H., Huber, J. T. et Canada (dir.). (1993). *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research.
- Hartig, F. (2022). Installing, loading and citing the package. <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/vignettes/DHARMA.html#goodness-of-fit-tests-on-the-scaled-residuals>
- Hartwig, N. L. et Ammon, H. U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science*, 50(6), 688-699. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0688:AIACCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0688:AIACCA]2.0.CO;2)
- Heimbach, U., Eggers, C. et Thieme, T. (2002). Weniger blattläuse durch mulchen? *Gesunde Pflanzen*, 54(3-4), 119-125. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0345.2002.02021.x>

- Higo, M., Tatewaki, Y., Gunji, K., Kaseda, A. et Isobe, K. (2019). Cover cropping can be a stronger determinant than host crop identity for arbuscular mycorrhizal fungal communities colonizing maize and soybean. *PeerJ*, 7. <https://doi.org/10.7717/peerj.6403>
- Hopper, J. V., Nelson, E. H., Daane, K. M. et Mills, N. J. (2011). Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California. *Biological Control*, 58(3), 271-276. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.017>
- Jabran, K. (2017). *Manipulation of Allelopathic Crops for Weed Control*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-53186-1>
- Jenni, S. et Bourgeois, G. (2008). Quantifying phenology and maturity in crisphead lettuce. *HortTechnology*, 18(4), 553-558. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.18.4.553>
- Kabouw, P., Kos, M., Kleine, S., Vockenhuber, E. A., van Loon, J. J. A., van der Putten, W. H., van Dam, N. M. et Biere, A. (2011). Effects of soil organisms on aboveground multitrophic interactions are consistent between plant genotypes mediating the interaction: Belowground-aboveground interactions on white cabbage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139(3), 197-206. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01123.x>
- Kahl, H. M., Leslie, A. W. et Hooks, C. R. R. (2019). Effects of red clover living mulch on arthropod herbivores and natural enemies, and cucumber yield. *Annals of the Entomological Society of America*, 112(4), 356-364. <https://doi.org/10.1093/aesa/say036>
- Karley, A. J., Douglas, A. E. et Parker, W. E. (2002). Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. *Journal of Experimental Biology*, 205(19), 3009-3018. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.19.3009>
- Kazemi, M. H. et van Emden, H. F. (1992). Partial antibiosis to *Rhopalosiphum padi* in wheat and some phytochemical correlations. *Annals of Applied Biology*, 121(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1992.tb03981.x>
- Kelton, L. A. (1978). *The Anthocoridae of Canada and Alaska: Heteroptera, Anthocoridae*. Agriculture Canada : available from Print. and Pub., Supply and Services Canada. https://esc-sec.ca/wp/wp-content/uploads/2017/03/AAFC_insects_and_arachnids_part_4.pdf
- Kim, N., Zabaloy, M. C., Guan, K. et Villamil, M. B. (2020). Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107701. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107701>
- Kirchner, S. M., Döring, T. F. et Saucke, H. (2005). Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11), 1255-1260. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.07.002>

- Koch, R. L., Porter, P. M., Harbur, M. M., Abrahamson, M. D., Wyckhuys, K. A. G., Ragsdale, D. W., Buckman, K., Sezen, Z. et Heimpel, G. E. (2012). Response of Soybean Insects to an Autumn-Seeded Rye Cover Crop. *Environmental Entomology*, 41(4), 750-760. <https://doi.org/10.1603/EN11168>
- Koch, Robert L., Sezen, Z., Porter, P. M., Ragsdale, D. W., Wyckhuys, K. A. G. et Heimpel, G. E. (2015). On-farm evaluation of a fall-seeded rye cover crop for suppression of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) on soybean. *Agricultural and Forest Entomology*, 17(3), 239-246. <https://doi.org/10.1111/afe.12099>
- Kos, M., Tuijl, M. A. B., Roo, J. de, Mulder, P. P. J. et Bezemer, T. M. (2015). Species-specific plant–soil feedback effects on above-ground plant–insect interactions. *Journal of Ecology*, 103(4), 904-914. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12402>
- Landis, D. A., Wratten, S. D. et Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1), 175-201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Lanteigne, M.-E., Brodeur, J., Jenni, S. et Boivin, G. (2014). Partial aphid resistance in lettuce negatively affects parasitoids. *Environmental Entomology*, 43(5), 1240-1246. <https://doi.org/10.1603/EN14080>
- Macías, F. A., Oliveros-Bastidas, A., Marín, D., Castellano, D., Simonet, A. M. et Molinillo, J. M. G. (2005). Degradation studies on benzoxazinoids. soil degradation dynamics of (2 r)-2- o - β - d -glucopyranosyl-4-hydroxy-(2 h)- 1,4-benzoxazin-3(4 h)-one (diboa-glc) and its degradation products, phytotoxic allelochemicals from gramineae. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(3), 554-561. <https://doi.org/10.1021/jf0487021>
- Matthews, G. (2017). Aphids as Crop Pests. Edited by Helmut F. van Emden and Richard Harrington. *Outlooks on Pest Management*, 28, 235-235. https://doi.org/10.1564/v28_oct_09
- McAlpine, J. F. (dir.). (1981). *Manual of Nearctic Diptera*. Research Branch, Agriculture Canada.
- McCreight, J. D. (2008). Potential sources of genetic resistance in *Lactuca* spp. to the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) (Homoptera: Aphididae). *HortScience*, 43(5), 1355-1358. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.5.1355>
- Millette, J. A., Vigier, B. et Broughton, R. S. (1982). An evaluation of the drainage and subsidence of some organic soils in Quebec. *Canadian Agricultural Engineering* 24(1):5-10.
- Mittler, T. E. et Sutherland, O. R. W. (1969). Dietary influences on aphid polymorphism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 12(5), 703-713. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1969.tb02563.x>

- Miura, T., Braendle, C., Shingleton, A. W., Sisk, G., Kambhampati, S. et Stern, D. L. (2003). A comparison of parthenogenetic and sexual embryogenesis of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphidoidea). *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*. <https://doi.org/10.1002/jez.b.3>
- Nyoike, T. W. et Liburd, O. E. (2010). Effect of living (buckwheat) and UV reflective mulches with and without imidacloprid on whiteflies, aphids and marketable yields of zucchini squash. *International Journal of Pest Management*, 56(1), 31-39. <https://doi.org/10.1080/09670870902991815>
- Pronger, J., Schipper, L. A., Hill, R. B., Campbell, D. I. et McLeod, M. (2014). Subsidence rates of drained agricultural peatlands in new zealand and the relationship with time since drainage. *Journal of Environmental Quality*, 43(4), 1442-1449. <https://doi.org/10.2134/jeq2013.12.0505>
- Rice, C. P., Cai, G. et Teasdale, J. R. (2012). Concentrations and allelopathic effects of benzoxazinoid compounds in soil treated with rye (*Secale cereale*) cover crop. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60(18), 4471-4479. <https://doi.org/10.1021/jf300431r>
- Rivers, A., Voortman, C. et Barbercheck, M. (2020). Cover crops support arthropod predator activity with variable effects on crop damage during transition to organic management. *Biological Control*, 151, 104377. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104377>
- Rodriguez, A. F., Gerber, S. et Daroub, S. H. (2020). Modeling soil subsidence in a subtropical drained peatland. The case of the everglades agricultural Area. *Ecological Modelling*, 415, 108859. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108859>
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201303238797>
- Sandström, J., Telang, A. et Moran, N. A. (2000). Nutritional enhancement of host plants by aphids — a comparison of three aphid species on grasses. *Journal of Insect Physiology*, 46(1), 33-40. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00098-0](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00098-0)
- Saucke, H. et Döring, T. F. (2004). Potato virus Y reduction by straw mulch in organic potatoes. *Annals of Applied Biology*, 144(3), 347-355. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00350.x>
- Schmidt, M. H., Thewes, U., Thies, C. et Tschardtke, T. (2004). Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113(2), 87-93. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00205.x>
- Schmidt, N. P., O'Neal, M. E. et Singer, J. W. (2007). Alfalfa living mulch advances biological control of soybean aphid. *Environmental Entomology*, 36(2), 9. <https://doi.org/10.1093/ee/36.2.416>

- Shrestha, G., Skovgård, H. et Enkegaard, A. (2014). Parasitization of commercially available parasitoid species against the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 43(6), 1535-1541. <https://doi.org/10.1603/EN14068>
- Smith, H. A. et Chaney, W. E. (2007). A survey of syrphid predators of *Nasonovia ribisnigri* in organic lettuce on the Central Coast of California. *Journal of Economic Entomology*, 100(1), 39-48. <https://doi.org/10.1093/jee/100.1.39>
- Smith, J. G. (1976). Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts. *Annals of Applied Biology*, 83(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb01689.x>
- Tausz, M., Šircelj, H. et Grill, D. (2004). The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid? *Journal of Experimental Botany*, 55(404), 1955-1962. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh194>
- Teasdale, J. R., Rice, C. P., Cai, G. et Mangum, R. W. (2012). Expression of allelopathy in the soil environment: soil concentration and activity of benzoxazinoid compounds released by rye cover crop residue. *Plant Ecology*, 213(12), 1893-1905. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0057-x>
- ten Broeke, C. J. M., Dicke, M. et van Loon, J. J. A. (2013). Feeding behaviour and performance of different populations of the black currant-lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, on resistant and susceptible lettuce. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(2), 130-141. <https://doi.org/10.1111/eea.12084>
- Wagner-Riddle, C., Gillespie, T. J. et Swanton, C. J. (1996). Rye mulch characterization for the purpose of microclimatic modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 78(1), 67-81. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(95\)02242-2](https://doi.org/10.1016/0168-1923(95)02242-2)
- Weibull, J. (1987). Seasonal changes in the free amino acids of oat and barley phloem sap in relation to plant growth stage and growth of *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, 111(3), 729-737. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1987.tb02031.x>
- Zalom, F. G. (1981). Effects of aluminum mulch on fecundity of apterous *Myzus Persicae* on head lettuce in a field planting. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 30(3), 227-230. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1981.tb03105.x>

Chapitre 3. Conclusion générale

Ce projet avait pour objet la détection des impacts d'un paillis de seigle sur la chaîne trophique associée au puceron de la laitue *N. ribisnigri* dans le contexte des terres noires du Sud-Ouest du Québec. À la lumière des résultats obtenus, on discerne un potentiel du paillis de seigle d'influencer l'ensemble de la chaîne trophique du microbiote du sol (Annexe 2) jusqu'aux prédateurs en passant par la laitue et le ravageur *N. ribisnigri*. On distingue un impact positif dans le cadre de la lutte contre ce ravageur, mais les mécanismes à l'œuvre restent incertains et des défis agronomiques demeurent, notamment l'évitement des baisses de rendement de la culture.

Les deux cycles de culture de l'été 2021 étaient à l'origine une répétition ayant pour but de départager les effets potentiellement liés à la saisonnalité et au cultivar de ceux causés par le paillis de seigle. Toutefois, la résilience du seigle à un simple passage de rouleau crêpeur nous a forcé à utiliser un herbicide pour arrêter la croissance du seigle avant le deuxième transplant, ayant pour conséquence d'obtenir un paillis vivant en début de saison et un paillis mort en fin de saison. Les deux types de paillis ont mis en évidence le résultat le plus pertinent dans la lutte contre le puceron de la laitue, soit une diminution de colonisation des laitues par les pucerons chez les deux paillis. Cette dernière aurait peut-être permis d'éviter un traitement pesticide dans la culture sous paillis vivant considérant que les traitements pesticides contre *N. ribisnigri* sont recommandés dès la détection du puceron (RAP, 2006). Diminuant la colonisation des plants par *N. ribisnigri*, les paillis de seigle semblent donc fournir un potentiel réel d'aide à la lutte contre ce puceron.

Les paillis vivant et mort se départagèrent cela dit quant à leur impact sur le reste de la chaîne trophique. Les nombres importants d'ennemis naturels et proies alternatives ainsi que l'abondance accrue des collemboles (Annexe 1) dans le paillis vivant laissent entrevoir un agroécosystème plus riche et diversifié. Au contraire, nos expériences n'ont détecté aucune augmentation de l'abondance des groupes étudiés dans le paillis mort. Si le paillis vivant buissonnant et épais a probablement fourni beaucoup de refuges permettant de soutenir cet agroécosystème, l'utilisation d'herbicide pour tuer le paillis de fin de saison et son stade de décomposition plus avancé ont fort probablement diminué le nombre de refuges disponibles et affecté le microclimat du paillis mort. Malgré ceci, le paillis mort reste tout de même un milieu plus complexe fournissant des refuges supplémentaires. Ce projet s'inscrivant au sein d'un programme de recherche beaucoup plus large, les

échantillonnages ciblés de certains groupes d'arthropodes, dont les Carabidae, furent effectués, mais ne figurent pas au sein de ce mémoire. Carnivores, granivores ou omnivores généralistes, les carabes peuvent participer au contrôle des mauvaises herbes et des populations de pucerons (Kromp, 1999). Blubaugh et Kaplan (2015), étudiant l'effet du labour sur le carabe granivore *Harpalus pennsylvanicus* Say, 1823, ont observé des densités de 5 à 10 fois plus élevées dans leurs traitements avec paillis de seigle, et ce, malgré les perturbations causées par le roulage du seigle. Il est donc probable que les paillis de seigle dans la laitue aient également augmenté l'abondance des communautés de Carabidae en offrant un refuge pour les prédateurs ainsi que des ressources alimentaires alternatives (Blubaugh et Kaplan, 2015; De Heij et Willenborg, 2020). Bien que plusieurs études dénotent le potentiel des Carabidae comme ennemis naturels des pucerons chez les céréales (Winder et al., 2005) ou encore le soja (Hajek et al., 2007), leur omnivorisme peut impliquer que leurs pics d'abondance ne seront pas nécessairement couplés à ceux des pucerons, particulièrement lorsque des ressources alimentaires alternatives sont présentes (Firlej et al., 2012; Loughridge et Luff, 1983). Les résultats à venir dans le cadre du projet de « Biovigilance pour la durabilité des sols organiques » nous informeront sur l'abondance et la diversité des Carabidae dans les paillis de seigle, mais le potentiel des carabes à contrôler *N. ribisnigri* demeure inconnu et le restera faute d'analyses de contenu gastrique ou de tests d'acceptation en milieu contrôlé.

Quant aux impacts potentiels du paillis de seigle sur l'orientation des pucerons ailés et leur capacité à coloniser la laitue, on a surtout mentionné le rôle potentiel de la réflectance, mais il est également probable que l'olfaction ait joué un rôle. L'orientation à longue distance des pucerons ailés dépend généralement de la détection d'un mélange de composés volatils permettant aux pucerons de détecter la présence de leur(s) hôte(s), mais également leur qualité (Webster, 2012). Ce jugement de qualité peut être associé aux signatures olfactives d'infections virales (Eigenbrode et al., 2002), mais également à des composés associés aux dommages comme le *cis*-jasmone (Birkett et al., 2000). Chez *N. ribisnigri* en particulier, la production de *cis*-jasmone par *Ribes nigrum* L. a été associée avec la répulsion des morphes parthénogénétiques depuis cet hôte hivernal vers leurs hôtes estivaux dont la laitue (Birkett et al., 2000). En plus de son effet dissuasif sur les pucerons, Birkett et al. (2000) notèrent que ce produit volatil attire leurs ennemis naturels dont la coccinelle à sept points *Coccinella septempunctata* (Linnaeus, 1758) et la guêpe parasitoïde *A. ervi*. Le *cis*-jasmone pourrait également jouer un rôle sémiochimique poussant les plantes avoisinantes à augmenter

leurs défenses contre les insectes et augmenterait notamment la production de benzoxazinoïdes chez les céréales dont le blé (Bruce et al., 2003; Moraes et al., 2008; Pickett et al., 2007). L'émission de *cis*-jasmonone volatil est un des produits finaux de la voie signalétique de l'acide jasmonique (Koch et al., 1997) et il est possible que les benzoxazinoïdes sécrétés par le paillis de seigle augmentent, comme l'on remarqué Hu et al. (2018), cette voie signalétique.

Les expériences en cage d'exclusion indiquent que les populations de *N. ribisnigri* peuvent être sensibles aux changements apportés par le paillis à la plante hôte, mais l'on ne peut pas départager cette observation de l'inhibition majeure de la croissance des laitues dans le paillis vivant. Les potentielles pertes de rendement occasionnées par les paillis de seigle vivant sont bien établies. Il y a 25 ans déjà, Bottenberg et al. (1997a) étudiant les choux *Brassica oleracea* L. notaient « yield loss and poor growth in plots with rye mulch was attributed to poor kill of rye ». Plus récemment, Lundgren et al. (2013) durent recourir à l'application de glyphosate pour éviter que leur paillis de seigle vivant entre en compétition avec le soja. Les laitues poussant dans le paillis vivant ont, dans cette étude, manifestement subi les conséquences d'une compétition avec un paillis encore vivant. Le poids des laitues a fortement été réduit, subissant probablement des carences en azote et réduisant ainsi la concentration de tous les acides aminés foliaires. Bien que les acides aminés revêtent une importance particulière pour la nutrition des pucerons, d'autres éléments dont le potassium et le phosphate (van Emden et Harrington, 2007) ainsi que les vitamines B (Dadd et al., 1967) et C (Mittler, 1976) peuvent également être nécessaires au développement du puceron. On remarque d'ailleurs *ex situ* que les changements de concentration de plusieurs acides aminés détectés dans le témoin pasteurisé n'ont affecté ni le fitness ni la croissance des populations de *N. ribisnigri*. Les besoins exacts varient toutefois d'une espèce à l'autre (van Emden et Harrington, 2007) et peu d'information existe chez *N. ribisnigri*. Pour décrire plus précisément les impacts des paillis de seigle sur la composition du phloème des laitues et la nutrition des pucerons, il serait pertinent d'analyser directement le phloème consommé. L'exsudation facilitée avec EDTA ne permet pas d'estimer la concentration des différents éléments, et bien que plus fastidieuse, la stylectomie (amputation du stylet durant la succion pour analyser le phloème ingéré) serait probablement la meilleure option (Lohaus, 2022). Le rôle des benzoaxinoïdes, souvent incriminés lors des pertes de rendement (S. Alan Walters et Young, 2008) reste incertain faute d'étude de leur dynamique en Histosol et sur leurs effets sur les transplants de laitues. Toutefois, nous avons

défecté *ex situ* un impact à long terme du paillis de seigle sur la composition du microbiote du sol (Annexe 2). Hu et al. (2018) ayant incriminé des changements du microbiote de la rhizosphère comme conséquence de l'exposition aux benzoxazinoïdes, il serait pertinent de déterminer, grâce aux résultats des autres équipes affiliées au projet, si le microbiote de nos laitues fut modifié par les paillis de seigle. Quant aux laitues poussant dans le paillis mort, bien qu'ayant un poids statistiquement moindre que celles du témoin, elles ne semblaient pas autant affectées au niveau du poids et des acides aminés que celles du paillis vivant. Il est probable qu'un retard de croissance ait été observé dans le traitement de seigle, et un délai de quelques jours aurait possiblement permis d'atteindre des poids comparables au témoin. L'effet négatif du paillis mort sur la production de laitue ne serait donc peut-être qu'un délai de la date de récolte.

Face aux nombreux défis soulevés par la pandémie de COVID-19, ce projet n'a été réalisé que durant un seul été et s'avère essentiellement exploratoire. On relève néanmoins un potentiel intéressant des paillis de seigle comme pratique culturale contre *N. ribisnigri* ainsi que divers effets sur l'ensemble de la chaîne trophique.

Références

- Birkett, M. A., Campbell, C. A. M., Chamberlain, K., Guerrieri, E., Hick, A. J., Martin, J. L., Matthes, M., Napier, J. A., Pettersson, J., Pickett, J. A., Poppy, G. M., Pow, E. M., Pye, B. J., Smart, L. E., Wadhams, G. H., Wadhams, L. J. et Woodcock, C. M. (2000). New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(16), 9329-9334.
<https://doi.org/10.1073/pnas.160241697>
- Blubaugh, C. K. et Kaplan, I. (2015). Tillage compromises weed seed predator activity across developmental stages. *Biological Control*, 81, 76-82.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.007>
- Bottenberg, H., Masiunas, J., Eastman, C. et Eastburn, D. (1997). Yield and quality constraints of cabbage planted in rye mulch. *Biological Agriculture & Horticulture*, 14(4), 323-342.
<https://doi.org/10.1080/01448765.1997.9755168>
- Bruce, T., Pickett, J. et Smart, L. (2003). cis-Jasmone switches on plant defence against insects. *Pesticide Outlook*, 14(3), 96. <https://doi.org/10.1039/b305499n>

- Dadd, R. H., Krieger, D. L. et Mittler, T. E. (1967). Studies on the artificial feeding of the aphid *Myzus persicae* (Sulzer)—IV. Requirements for water-soluble vitamins and ascorbic acid. *Journal of Insect Physiology*, 13(2), 249-272. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(67\)90152-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(67)90152-7)
- De Heij, S. E. et Willenborg, C. J. (2020). Connected carabids: Network interactions and their impact on biocontrol by carabid beetles. *BioScience*, 70(6), 490-500. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa039>
- Eigenbrode, S. D., Ding, H., Shiel, P. et Berger, P. H. (2002). Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1490), 455-460. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1909>
- van Emden, H. F. V. et Harrington, R. (2007). *Aphids as Crop Pests*. CABI.
- Firlej, A., Gagnon, A.-È., Laurin-Lemay, S. et Brodeur, J. (2012). Diversity and seasonal density of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in relation to the soybean aphid in soybean crop in Québec, Canada. *The Canadian Entomologist*, 144(4), 542-554. <https://doi.org/10.4039/tce.2012.53>
- Hajek, A. E., Hannam, J. J., Nielsen, C., Bell, A. J. et Liebherr, J. K. (2007). Distribution and abundance of Carabidae (Coleoptera) associated with soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) populations in Central New York. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(6), 876-886. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[876:DAAOCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[876:DAAOCC]2.0.CO;2)
- Hu, L., Robert, C. A. M., Cadot, S., Zhang, X., Ye, M., Li, B., Manzo, D., Chervet, N., Steinger, T., van der Heijden, M. G. A., Schlaeppi, K. et Erb, M. (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 9(1), 2738. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>
- Koch, T., Bandemer, K. et Boland, W. (1997). Biosynthesis of cis-Jasmone: a pathway for the inactivation and the disposal of the plant stress hormone jasmonic acid to the gas phase? *Helvetica Chimica Acta*, 80(3), 838-850. <https://doi.org/10.1002/hlca.19970800318>
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 187-228. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7)
- Lohaus, G. (2022). Review primary and secondary metabolites in phloem sap collected with aphid stylectomy. *Journal of Plant Physiology*, 271, 153645. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153645>
- Loughridge, A. H. et Luff, M. L. (1983). Aphid predation by *Harpalus rufipes* (Degeer) (Coleoptera: Carabidae) in the laboratory and field. *Journal of Applied Ecology*, 20(2), 451-462. <https://doi.org/10.2307/2403519>

- Lundgren, J., Hesler, L., Clay, S. et Fausti, S. (2013). Insect communities in soybeans of eastern South Dakota: The effects of vegetation management and pesticides on soybean aphids, bean leaf beetles, and their natural enemies. *Publications from USDA-ARS / UNL Faculty*. <https://digitalcommons.unl.edu/usdaarsfacpub/1164>
- Mittler, T. E. (1976). Ascorbic acid and other chelating agents in the trace-mineral nutrition of the aphid *Myzus Persicae* on artificial diets. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 20(1), 81-98. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1976.tb02619.x>
- Moraes, M. C. B., Birkett, M. A., Gordon-Weeks, R., Smart, L. E., Martin, J. L., Pye, B. J., Bromilow, R. et Pickett, J. A. (2008). cis-Jasmone induces accumulation of defence compounds in wheat, *Triticum aestivum*. *Phytochemistry*, 69(1), 9-17. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.06.020>
- Pickett, J. A., Birkett, M. A., Bruce, T. J. A., Chamberlain, K., Gordon-Weeks, R., Matthes, M. C., Napier, J. A., Smart, L. E. et Woodcock, C. M. (2007). Developments in aspects of ecological phytochemistry: The role of cis-jasmone in inducible defence systems in plants. *Phytochemistry*, 68(22-24), 2937-2945. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.09.025>
- Walters, S. A. et Young, B. G. (2008). Utility of winter rye living mulch for weed management in zucchini squash production. *Weed Technology*, 22(4), 724-728. <https://doi.org/10.1614/WT-08-035.1>
- Webster, B. (2012). The role of olfaction in aphid host location. *Physiological Entomology*, 37(1), 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00791.x>
- Winder, L., Alexander, C. J., Holland, J. M., Symondson, W. O. C., Perry, J. N. et Woolley, C. (2005). Predatory activity and spatial pattern: the response of generalist carabids to their aphid prey. *Journal of Animal Ecology*, 74(3), 443-454.

Annexe 1 : Seigle et collemboles (Classe : Collembola)

Mise en contexte

Dans le contexte des expériences *in situ* décrites au chapitre 1, on souligne des effets parfois importants du paillis de seigle sur la croissance des laitues et leurs acides aminés foliaires ainsi que le recrutement d'une entomofaune plus importante. Bien qu'exploratoires, les mesures d'abondances des collemboles apportent des pistes de réflexion additionnelles tant au niveau des proies alternatives qu'à la dynamique des nutriments et renforce l'utilisation du terme cascade trophique.

Introduction

Les collemboles (Collembola) représentent un groupe dominant de la mésofaune des sols et jouent un rôle important dans la chaîne trophique. Généralement saprophages, mais aussi herbivores ou carnivores, ils peuvent exercer un contrôle important sur les populations de mycètes et nématodes, causer des dommages à certaines cultures ou être eux-mêmes les proies d'une variété d'arthropodes (Potapov et al., 2020). Ils servent également de véhicule (phorésie) à diverses propagules fongiques et bactériennes et leurs granules fécales participent activement aux cycles des nutriments ainsi qu'à la création d'agrégats en agissant tels de véritables ingénieurs du sol (Filser, 2002; Maaß et al., 2015; Potapov et al., 2020). La présence de communautés de collemboles diverses et abondantes affecte généralement positivement la minéralisation de l'azote, la respiration du sol et la croissance des végétaux, faisant de ce groupe un acteur important en milieu agricole (Filser, 2002). La structure et les effets des communautés varient selon plusieurs facteurs, principalement l'humidité, la température, le pH, le type de végétation et les régies de culture (Rochefort et al. 2006; Eisenhauer et al., 2011; Filser, 2002; Potapov et al., 2020).

La mise en place d'un paillis ajoute une nouvelle couche de litière riche en refuges. De plus, le paillis offre un microclimat frais et humide, créant ainsi des conditions propices à l'augmentation de l'abondance et la diversification des populations de collemboles, et ce, particulièrement pour des espèces épi- et hémiedaphiques (Dudas et al., 2016; Schirmel et al., 2018). L'influence des communautés de collemboles sur la dynamique des nutriments et des microorganismes peut affecter la croissance des plantes, mais également les populations de pucerons qui s'y développent.

Scheu et al. (1999) ont observé, par exemple, une augmentation de la croissance des populations du puceron *M. persicae*, s'accompagnant d'un léger changement dans la concentration en azote des tissus de la graminéoïde *Poa annua* L. en présence de collemboles. Considérant le rôle important des collemboles dans la dynamique des nutriments et la structure du sol ainsi que le manque de littérature sur la structure des communautés en Histosols cultivés, il est pertinent de s'y attarder dans le cadre de notre système.

Matériel et méthode

En parallèle des expériences à la ferme expérimentale d'AAC à Ste-Clotilde-de-Châteauguay (45.17N, 73.68W) sur les huit parcelles avec paillis de seigle et témoin (Chap. 2 Supplemental Fig. 1), les populations de collemboles ont été échantillonnées à l'aide de pièges-fosses) et par prélèvement de carottes de sol (25cm de profondeur, 300ml de sol). Les échantillonnages furent répétés à trois reprises, avant (14 juin) et après (20 juillet) le premier transplant (cv. Estival) ainsi qu'après (14 septembre) le second transplant (cv. Sunbelt). Deux pièges-fosses remplis d'éthylène glycol (dilution 50% avec eau distillée) ont été positionnés aléatoirement sur chacune des huit parcelles durant trois jours. Trois carottages furent effectués au centre de chacune des parcelles, puis les carottes furent placées dans des entonnoirs de Berlèse pour une durée de trois jours sous ampoules de 50W. Les collemboles récoltés furent préservés en alcool à 95%, dénombrés, puis les abondances comparées par ANOVA. Deux senseurs d'humidité et de température du sol (Decagon) furent également installés en surface ainsi qu'à 15cm de profondeur au centre de chaque parcelle.

Résultats et discussion

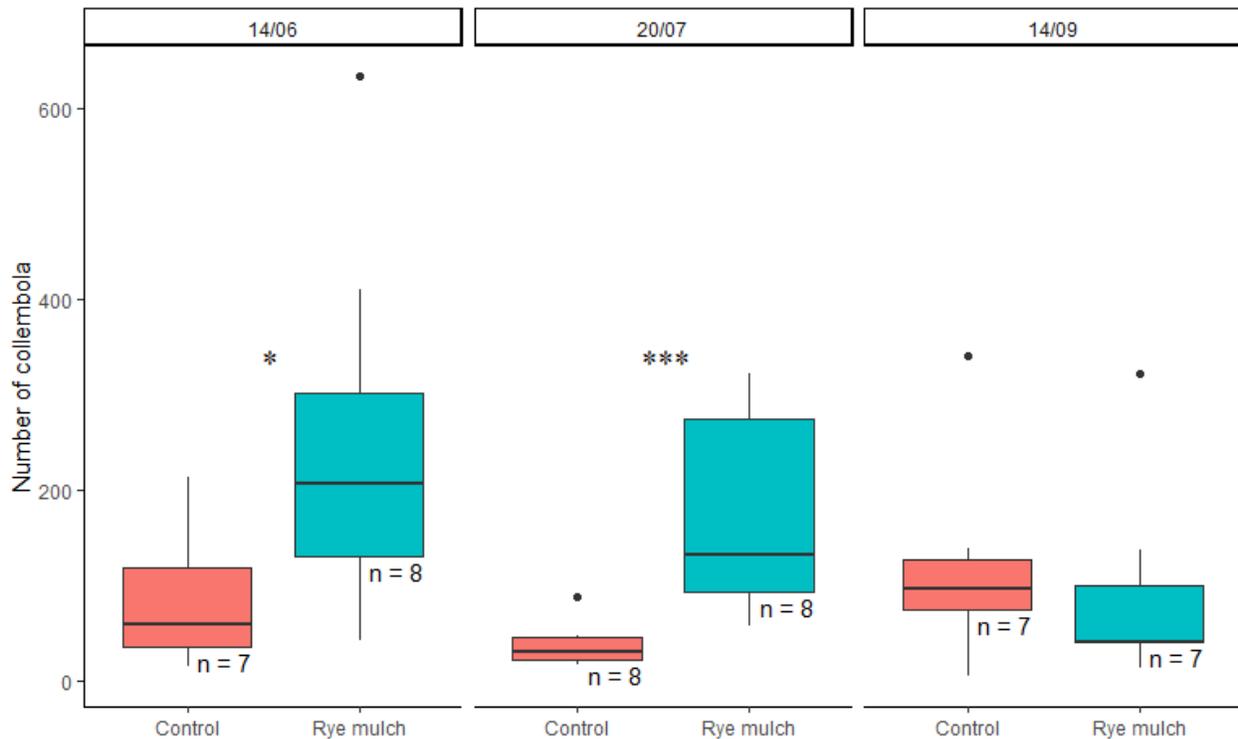


Figure 4.1 Nombre de collemboles capturés les 14 juin, 20 juillet et 14 septembre dans les pièges-fosses des parcelles de paillis de seigle (bleu) et témoin (rouge). Les astérisques indiquent des différences significatives entre les traitements pour une même période d'échantillonnage : * = $P < 0.05$, *** = $P < 0.001$ (ANOVA).

Au début comme à la fin du premier transplant, les collemboles dans les pièges-fosses étaient de 3 à 4,6 fois plus abondants dans le traitement avec paillis de seigle (Fig. 4.1 14/06, $F = 6.101$, $p = 0.0281$; Fig. 4.1-20/07, $F = 23.93$, $p < 0.001$). Cette augmentation n'a cependant pas été détectée dans les pièges-fosses à la fin du second paillis (Fig. 4.1-14/09, $F = 0.145$, $p = 0.71$). Puisque l'abondance des collemboles dans les parcelles témoin ne varie pas significativement entre les dates d'échantillonnage (Fig. 4.1, $F = 1.483$, $p = 0.252$), il semble peu probable que la saisonnalité soit à l'origine des changements observés. L'humidité de surface accrue accompagnant l'ajout de paillis (Figure Supplémentaire Supplemental Figure 2.18) ne coïncidant avec la capture de plus de collemboles que dans le cas du premier paillis, elle ne semble pas être un facteur déterminant non plus. Il est possible que l'épandage d'herbicide à base de glyphosate (Roundup®, 28/07) pour tuer le seigle avant le second paillis ait affecté l'activité des collemboles de surface, bien que plus d'un mois se soit écoulé entre son utilisation et l'échantillonnage (Maderthaner et al., 2020; Torres-Moya et al., 2020). L'épandage de fongicide à base de mandipropamide (Revus®, 25/06) a

possiblement aussi eu un effet sur les ressources fongiques utilisées par certains collemboles. Bien que les mécanismes à l'œuvre demeurent incertains, il semblerait qu'un paillis de seigle vivant recrute les populations de collemboles comme ce qu'Hartwig et Ammon (2002) ont observé. Pour ce qui est des carottages, moins de cinq collemboles furent collectés par les entonnoirs de Berlèse au travers des 72 carottes de sol indiquant que le site d'expérimentation accueille des densités très faibles de collemboles euédaphiques. Plus de recherches quant à la diversité des communautés de collemboles en Histosol et aux impacts des pratiques agricoles sur celle-ci demeurent nécessaires.

Références

- Dudas, P., Menyhart, L., Gedeon, C., Ambrus, G. et Toth, F. (2016). The effect of hay mulching on soil temperature and the abundance and diversity of soil-dwelling arthropods in potato fields. *European Journal of Entomology*, 113, 456-461. <https://doi.org/10.14411/eje.2016.059>
- Eisenhauer, N., Sabais, A. C. W. et Scheu, S. (2011). Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(8), 1697-1704. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.015>
- Filser, J. (2002). The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia*, 46(3-4), 234-245. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00130>
- Hartwig, N. L. et Ammon, H. U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science*, 50(6), 688-699. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0688:AIACCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0688:AIACCA]2.0.CO;2)
- Maaß, S., Caruso, T. et Rillig, M. C. (2015). Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia*, 58(2), 59-63. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.001>
- Maderthaner, M., Weber, M., Takács, E., Mörtl, M., Leisch, F., Römbke, J., Querner, P., Walcher, R., Gruber, E., Székács, A. et Zaller, J. G. (2020). Commercial glyphosate-based herbicides effects on springtails (Collembola) differ from those of their respective active ingredients and vary with soil organic matter content. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(14), 17280-17289. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08213-5>
- Potapov, A., Bellini, B. C., Chown, S. L., Deharveng, L., Janssens, F., Kováč, Ľ., Kuznetsova, N., Ponge, J.-F., Potapov, M., Querner, P., Russell, D., Sun, X., Zhang, F. et Berg, M. P. (2020). Towards a global synthesis of Collembola knowledge: challenges and potential solutions. *soil organisms*, 92(3), 161-188. <https://doi.org/10.25674/so92iss3pp161>
- Scheu, S., Theenhaus, A. et Jones, T. H. (1999). Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia*, 119(4), 541-551. <https://doi.org/10.1007/s004420050817>
- Schirmel, J., Albert, J., Kurtz, M. P. et Muñoz, K. (2018). Plasticulture changes soil invertebrate assemblages of strawberry fields and decreases diversity and soil microbial activity. *Applied Soil Ecology*, 124, 379-393. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.025>
- Torres-Moya, F., Dotor-Robayo, M., Torres-Moya, F. et Dotor-Robayo, M. (2020). Study of the effects of glyphosate application on Collembola populations under controlled conditions. *Agromía Colombiana*, 38(3), 398-405. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v38n3.85626>

Annexe 2 Seigle et microbiome du sol

Mise en contexte

Dans le contexte des expériences *ex situ* décrites au chapitre 1, on cherchait à détecter d'éventuels effets rémanents du paillis de seigle sur le sol suite au retrait de ce dernier. La comparaison des compositions et de la diversité des communautés de bactéries, mycètes et nématodes en tant qu'acteurs principaux des cycles des nutriments et vecteurs de pathologies, nous offre la possibilité d'évaluer les impacts du paillis de seigle sur ces organismes d'importance.

Introduction

Le seigle, en plus de modifier la structure du sol avec son réseau racinaire avant son roulage au sol, une fois sous forme de paillis crée une litière fraîche, humide et riche en carbone. Les paillis ont généralement un impact positif sur la diversité et la biomasse des microorganismes du sol, lesquels peuvent avoir un impact majeur sur la productivité des sols, la présence d'agents pathogènes et champignons mycorhiziens ou encore la dynamique des cycles de nutriments (Hallama et al., 2019; Higo et al., 2019; Kim et al., 2020; King et Hofmockel, 2017; Vukicevich et al., 2016). Bien que l'influence exacte d'un paillis de seigle sur le microbiote du sol soit encore peu connue en Histosol, on peut s'attendre à ce que ce dernier soit considérablement affecté et pourrait se répercuter sur la chaîne trophique associée à la culture de la laitue. Wurst et al. (2006) ont observé, par exemple, qu'en s'attaquant aux racines de chou, le nématode *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949 modifie l'absorption d'azote et les concentrations de glucosinolates de la plante, affectant ainsi la performance des herbivores foliaires. Toujours sur le chou, Kabouw et al. (2011) ont détecté des effets de changement du microbiote sur la croissance des populations du puceron cendré du chou *B. brassicae*. Bezemer et al. (2005) ont observé, quant à eux, un effet du microbiote sur un le puceron *R. padi* sur plusieurs espèces de Poaceae. Alors que Kos et al. (2015) ont détecté un impact du microbiote sur la densité des populations, le temps avant la première ponte et la fécondité des pucerons s'attaquant au séneçon de Jacob *Jacobaea vulgaris* Gaertn ayant poussé dans dix sols préalablement conditionnés par différentes graminées, phorbes et légumineuses. Il semblerait donc que les pucerons, particulièrement les espèces spécialistes, soient assez sensibles aux changements de la composition du phloème de la plante hôte pour que les effets du microbiote sur leurs populations puissent être détectés (Kos et al., 2015). Ces impacts étant spécifiques au système étudié et encore assez peu connus, cette étude cible la détection des impacts sur le microbiote du sol d'un paillis de seigle dans la culture maraîchère de la laitue sur sol organique.

Matériel et méthode

Échantillonnage et régions ciblées

Une carotte de sol de 25ml a été prélevée (puis conservés à -80°C) au centre des pots de laitues provenant des expériences de croissance des populations de pucerons en serre à la fin de celles-ci (voir chapitre 2) pour un total de 45 carottes, soit 15 par traitement (seigle, témoin, témoin pasteurisé). Parmi leur microfaune, nous avons ciblé les bactéries, nématodes et mycètes à l'aide des régions 16S, 18S et ITS fréquemment employées pour ces groupes. La région 16S de l'ARN ribosomique (ARNr) bactérien contient neuf régions hypervariables (V1-V9) permettant de différencier les groupes bactériens ainsi que neuf régions hautement conservées utiles pour la mise au point des amorces (Tringe et Hugenholtz, 2008; Wang et Qian, 2009). La séquence codant pour la sous-unité ribosomale 18S est commune à tous les eucaryotes et nécessite deux PCR ciblant les eucaryotes puis les nématodes, mais bénéficie de bases de données plus complètes (Foucher et al., 2004). L'espaceur interne transcrit (ITS), région de l'ADN ribosomique située entre celles codant pour la grande et la petite sous-unité ribosomale, offre le meilleur taux de succès d'identification de l'éventail de mycètes le plus large (Schoch et al., 2012).

Les séquençages furent réalisés par séquençage d'amplicons avec amorces ciblées et code-barres, une technique courante pour répondre à des questions précises d'interactions plante-microbiome (Sergaki et al., 2018). Les amorces furent fournies par l'équipe d'Agriculture et Agroalimentaire Canada rattachée au laboratoire de nématologie du Dr. Benjamin Mimee. Cette technique permet d'analyser de multiples échantillons en parallèle, mais requiert des amorces soigneusement mises au point ciblant des gènes suffisamment communs (Schöler et al., 2017). La qualité de ces résultats dépend des bases de données génétiques sur lesquelles les organismes plus rares ne sont pas nécessairement répertoriés (Schöler et al., 2017).

Tableau 5.1 Liste des amorces utilisées pour les trois séquences étudiées

Séquence	Primer
16S	GTGYCAGCMGCCGCGGTAA
18S	GGTGGTGCATGGCCGTTCTTAGTT
ITS	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG

Extraction d'ADN

L'ADN contenu dans 0,1g de chaque échantillon a été extrait à l'aide du kit d'extraction DNeasy Powersoil Pro Kit (QIAGEN) selon le protocole fourni par le fabricant, hormis à l'étape 2, lors de laquelle, au lieu de passer les tubes au vortex à vitesse maximale pendant 10 minutes, ils ont été soumis à 2 cycles de 30 secondes à 3000 rpm dans un Powerlyser (MO-BIO) pour une meilleure lyse cellulaire. La pureté de l'ADN extrait a été vérifiée à l'aide d'un spectrophotomètre Nanodrop (Thermo Fisher Scientific) et les échantillons conformes aux conventions de pureté ($260/280$ à 1.8 et $260/230 > 2$) ont été conservés à -20°C (Wilfinger et al., 1997).

Amplification par PCR

Après avoir dilué $5\mu\text{l}$ d'ADN des échantillons dans $45\mu\text{l}$ d'eau distillée stérile sans nucléases, les plaques de PCR ont été remplies du mélange suivant : $22\mu\text{l}$ « master mix », $1\mu\text{l}$ ADN dilué, $1\mu\text{l}$ amorce + adaptateur Illumina + code-barre « forward » et $1\mu\text{l}$ amorce + adaptateur Illumina + code-barre « reverse ». Les codes-barres sont de courtes séquences de composition connue dont la combinaison « forward-reverse » unique de chaque échantillon permet d'identifier les échantillons lors de l'analyse bio-informatique. Les adaptateurs Illumina sont des séquences nécessaires au bon fonctionnement (ancrage des séquences et PCR) du séquençage MiSeq. Le « master mix » utilisé a été préparé comme suit : $15,5\mu\text{l}$ eau distillée stérile sans nucléases, $5\mu\text{l}$ Phusion HF Buffer (ThermoFisher), $0,75\mu\text{l}$ DMSO, $0,5\mu\text{l}$ dNTPs à 10nM et $0,25\mu\text{l}$ Phusion High-Fidelity DNA Polymerase (Phusion). Les plaques ont ensuite été soumises à 28 cycles de PCR selon la formule suivante : 5s dénaturation (98°C), 20s appariement des amorces (53°C) et 30s élongation (72°C). Les cycles ont été précédés d'une dénaturation initiale de 30s et suivi d'une élongation finale de 10min pour un total de 47 minutes. Une fois les amplicons obtenus, la qualité de la PCR a été contrôlée par électrophorèse sur gel d'agarose (1:100, agarose : Tris Acétate EDTA) de $5\mu\text{l}$ d'ADN de huit échantillons de chaque séquence. Après une heure de migration à 120V et 15 minutes d'immersion dans une solution intercalante à base de bromure d'éthidium, la pureté a été qualitativement observée par photographie des bandes d'ADN à l'aide d'un GelDoc-It² (UVP).

Préparation des bibliothèques et Next Generation Sequencing (NGS)

Les solutions d'amplicons ont été normalisées à l'aide du SequelPrepTM Normalization Plate Kit (Thermo Fisher) avant la mise en commun de $5\mu\text{l}$ chacun des échantillons dans un tube de 1,5ml

créant ainsi trois librairies 16S, 18S et ITS. Les librairies ont été purifiées à l'aide du kit AMPure XP (Agencourt) puis la taille des brins fut mesurée à l'aide d'un Bioanalyser (Agilent Technologies) en guise de second contrôle de qualité plus précis et quantitatif. Avant d'être mises en commun pour le séquençage, les concentrations des trois librairies ont été mesurées à l'aide d'un fluoromètre Qubit 4 (Invitrogen). Elles ont ensuite été normalisées par ajout d'eau doublement distillée sans nucléase et dénaturées par l'ajout de 10µl de NaOH à 0,2N, puis neutralisées cinq minutes plus tard avec 10µl de Tris-HCl pour obtenir une librairie groupée de 10µl à 2nM d'ADN en brins simples. Les séquences des amplicons de la librairie ont ensuite été obtenues par « Next Generation Sequencing » (NGS) avec un séquenceur MiSeq (Illumina) et la qualité du séquençage mesurée à l'aide des mesures fournies par l'appareil.

Analyses Bio-Informatiques et statistiques

Après un contrôle de qualité du séquençage des amplicons à l'aide des représentations graphiques des Q-Scores calculés par le programme FastQC, les séquences de la librairie ont été démultiplexées puis associées à des variants de séquence d'amplicon (ASV) à l'aide des « pipelines » QIIME2 (Bolyen et al., 2019) et DADA2 (Callahan et al., 2016). Les ASV de nématodes et de bactéries (16S et 18S) ont ensuite été identifiées à partir de la banque de données Silva (Yilmaz et al., 2014) et celles de mycètes (ITS) avec UNITE (Nilsson et al., 2019).

Par convention les ASV observées moins de 10 fois ou ne correspondant pas aux phylums d'intérêt ont été retirées. Un second élagage basé sur un seuil de diversité α déterminé en observant la distribution des diversités des échantillons de chaque traitement a été effectué. Finalement, une dernière vague d'échantillons a été retirée à l'aide d'une courbe de raréfaction du nombre d'ASV obtenues lors de sous-échantillonnages aléatoires de 0 à 100 000 séquences. Puisque tous les échantillons n'ont pas le même nombre d'ASV, ni de séquences et que la richesse est positivement corrélée au nombre de séquences, on utilise une courbe raréfaction pour pouvoir les comparer (Sanders, 1968; Gotelli et Colwell, 2001). Pour raréfier, un barème de nombre de sous-échantillonnage à partir duquel la plupart des courbes atteignent un plateau d'ASV a été choisi.

Il est commun de comparer plusieurs indices de diversité α ; on compare l'indice de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^R p_i \ln p_i$) accordant le même poids à la richesse et à l'uniformité des sites à celui de Simpson ($\lambda = -\sum_{i=1}^R p_i^2$) accordant plus de poids à l'uniformité (Hughes et al., 2001; Jost, 2006). Les deux

indices ont été calculés (fonction `estimate_diversity`, package `phyloseq`) puis comparés par ANOVA après vérification des assomptions de normalité des résidus et d'homoscédasticité suivies de tests post-hoc de Tukey. Chez les nématodes, une transformation logarithmique a été nécessaire à la normalité des résidus.

Les communautés de bactéries, mycètes et nématodes des trois traitements ont ensuite été visualisées par PCoA et NMDS. Les distances de Bray-Curtis utilisées car elles ne considèrent pas les absences d'ASV comme rendant similaires les échantillons (Beals, 1984). Après vérification visuelle et par analyse de variance (fonction `anova`) sur l'homogénéité multivariée de chaque groupe (fonction `betadisperser`, package `vegan`), les différentes communautés ont été comparées par PERMANOVA (fonction `pairwise.adonis2`, 999 permutations, package `pairwiseAdonis`). La NMDS des échantillons de nématodes n'est pas parvenue à converger vers une solution ($\text{stress} > 0.2$) et a donc été retirée. Chez les mycètes, la condition d'homogénéité multivariée n'a pas été respectée, mais seulement pour les échantillons du contrôle pasteurisé la PERMANOVA a donc été effectuée avec les échantillons du paillis de seigle et du contrôle seulement.

Résultats

Des 16 908 ASV de 16S (bactéries) séquencées, 47,8% ont été retirées en raison du seuil d'observation (< 10) et l'attribution du phylum, laissant 7 934 ASV réparties en 44 échantillons. Le barème de diversité α de Shannon a été placé à 5,7 ne laissant passer que 28 échantillons. Le seuil de raréfaction placé à 15 000 n'a éliminé aucun échantillon, mais a retiré 120 ASV supplémentaires, laissant ainsi un total de 7 793 ASV pour les séquences du 16S.

Les diversités α de Shannon et de Simpson des échantillons de bactéries du sol sous le paillis de seigle ne diffèrent pas du contrôle, mais diffèrent du contrôle pasteurisé dont les diversités sont plus faibles (Shannon : $F = 17.62$, $DL = 2$, $p < 0.0001$; Simpson : $F = 23.04$, $DL = 2$, $p < 0.0001$; Fig. 5.1). Cependant, la composition des communautés bactériennes du sol sous paillis de seigle diffère de celle du contrôle ($F = 3.2817$, $R^2 = 0.1618$, $P = 0.002$; Fig. 5.2) et du contrôle pasteurisé ($F = 9.4348$, $R^2 = 0.3569$, $P = 0.001$; Fig. 5.2).

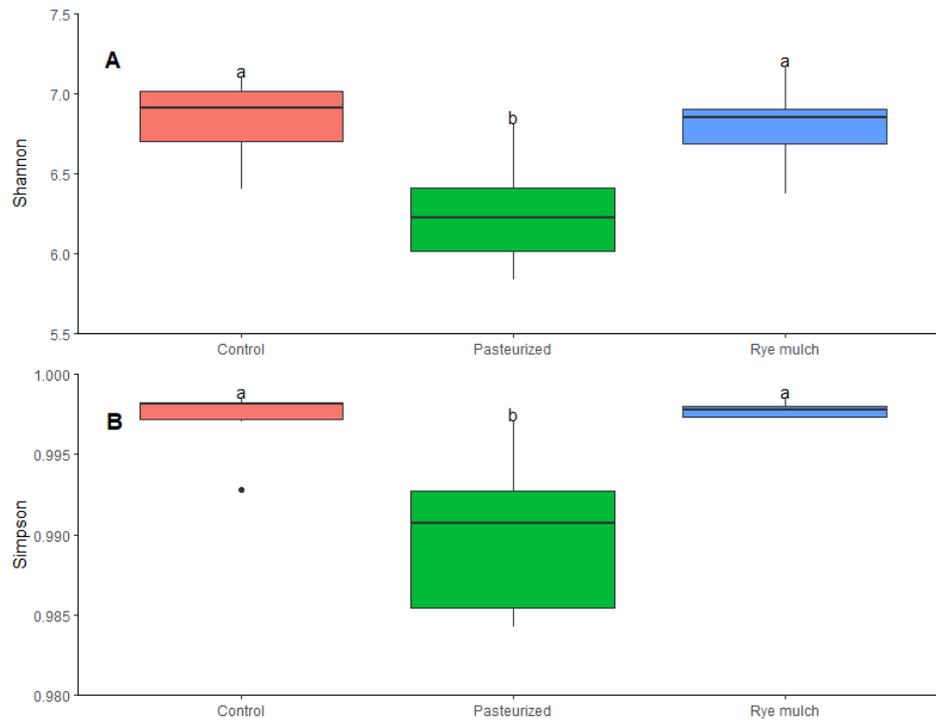


Figure 5.1 Indices de diversité α de Shannon (A) et de Simpson (B) des ASV de bactéries provenant des sols témoin (rouge), témoin pasteurisé (vert) et avec paillis de seigle (bleu). Les lettres représentent les groupes significativement différents selon le test post-hoc de Tukey.

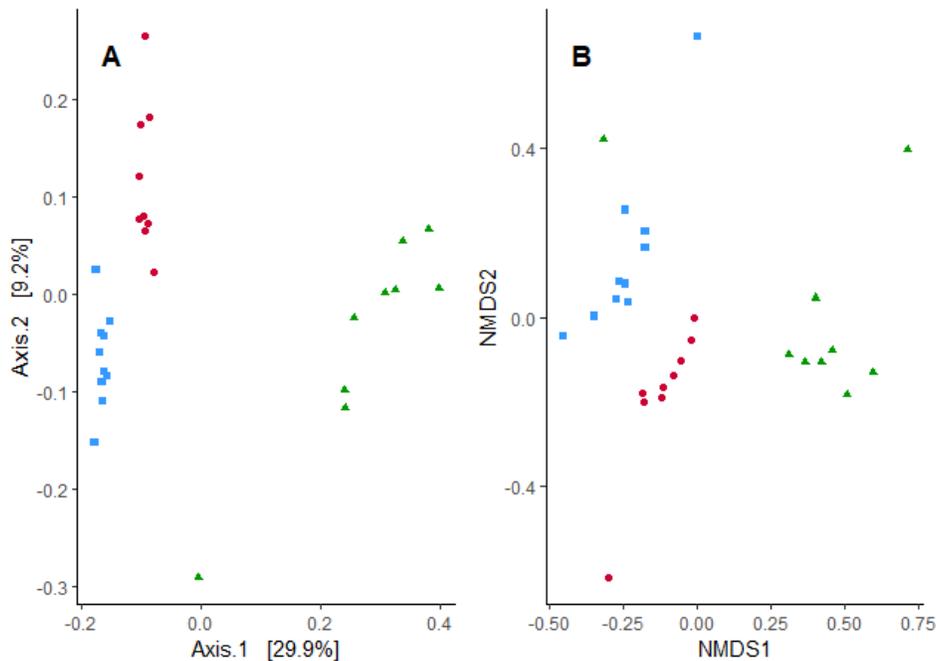


Figure 5.2 PCoA (A) et NMDS (B) des ASV de bactéries provenant des sols témoin (rouge), témoin pasteurisé (vert) et avec paillis de seigle (bleu).

Des 11 720 ASV de 18S (nématodes) séquencées, 98,2% ont été retirées en raison du seuil d'observation (<10) et l'attribution du phylum, laissant 210 ASV réparties en 45 échantillons. Ce grand nombre d'ASV perdues est attendu lors du séquençage des nématodes puisque la séquence 18S est commune à tous les eucaryotes. Les diversités alpha étaient ici très homogènes et aucun échantillon n'a été retiré. Le seuil de raréfaction placé à 2 500 a cependant retiré 4 échantillons et 4 ASV en laissant 206 réparties sur 41 échantillons.

Chez les nématodes, les diversités α de Shannon et de Simpson des échantillons du sol des parcelles avec paillis de seigle ne diffèrent ni de celle du contrôle ($F = 1.167$, $DL = 2$, $p = 0.322$) ni du contrôle pasteurisé ($F = 0.635$, $DL = 2$, $p = 0.535$). La composition des communautés du sol avec paillis de seigle diffère légèrement de celle du contrôle ($F = 1.443$, $R^2 = 0.0546$, $p = 0.04$; Fig. 5.3) et du contrôle pasteurisé ($F = 8.477$, $R^2 = 0.2459$, $p = 0.001$; Fig. 5.3).

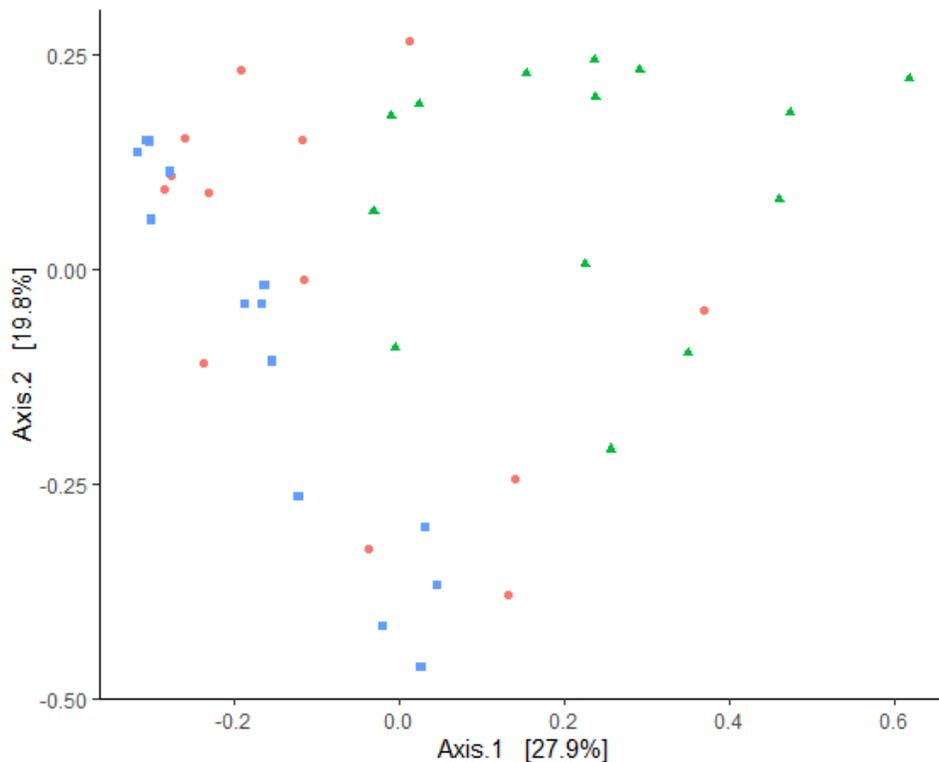


Figure 5.3 PCoA des ASV de nématodes provenant des sols témoin (rouge), témoin pasteurisé (vert) et avec paillis de seigle (bleu).

Des 5 980 ASV d'ITS (mycètes) séquencées, 81,8% ont été retirées en raison du seuil d'observation (<10) et l'attribution du phylum, laissant 1 051 ASV réparties en 40 échantillons. Le barème de diversité alpha de Shannon est placé à 1 laissant passer 32 échantillons. Le seuil de raréfaction placé à 10 000 a éliminé deux échantillons et 40 ASV en laissant 1 011 ASV réparties sur 30 échantillons.

Chez les mycètes, les diversités α de Shannon et de Simpson des échantillons du sol sous paillis de seigle n'était pas différentes de celles du contrôle ($F = 0.9083$, $DL = 2$ $p = 0.3655$; Fig. 5.4), mais différent de celles du contrôle pasteurisé ($F = 8.9189$, $DL = 2$, $p = 0.01743$; Fig. 5.4). Toutefois, la composition des communautés de mycètes des échantillons du sol affecté par le paillis de seigle, diffère significativement de celle du contrôle ($F = 2.1568$, $R^2 = 0.09734$, $p = 0.001$; Fig. 5.5).

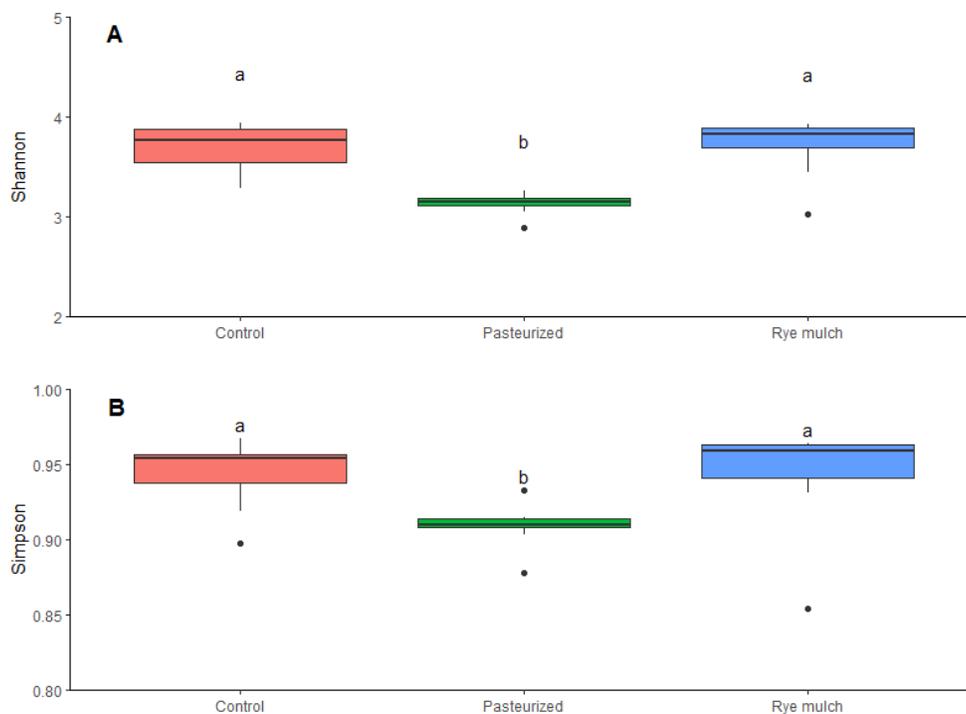


Figure 2.4 Indices de diversité α de Shannon (A) et de Simpson (B) des ASV de mycètes provenant des sols témoin (rouge), témoin pasteurisé (vert) et avec paillis de seigle (bleu). Les lettres représentent les groupes significativement différents selon le test post-hoc de Tukey.

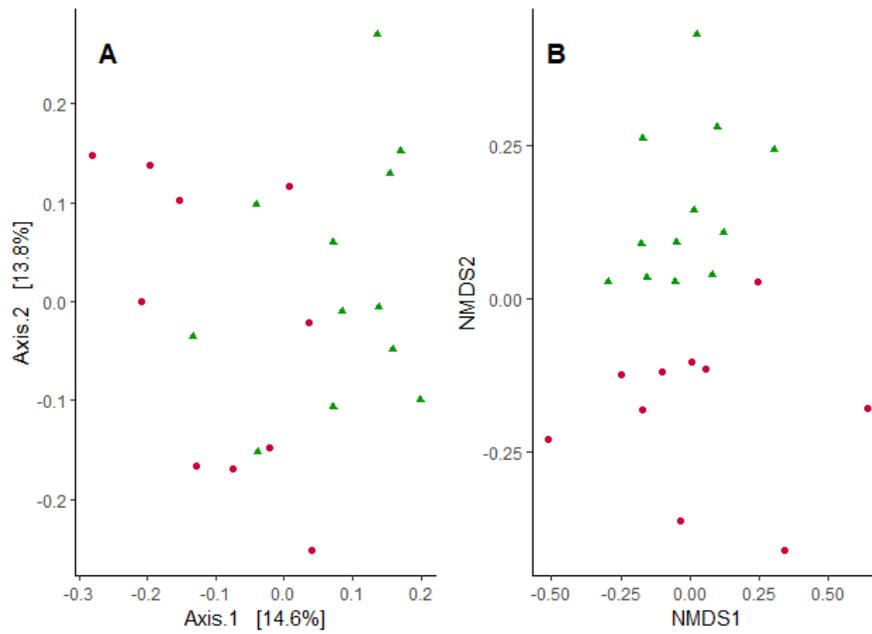


Figure 5.5 PCoA (A) et NMDS (B) des ASV de mycètes provenant des sols témoin (rouge) et avec paillis de seigle (vert).

Conclusion

On a détecté une influence du paillis de seigle sur la composition, mais pas la diversité des communautés de bactéries, nématodes et mycètes du sol. Les diversités plus faibles et compositions différentes détectées dans le contrôle pasteurisé indiquent également que l'influence des communautés échantillonnées *in situ* a pu subsister dans le sol après son extraction et ce jusqu'à la fin de l'expérience de croissance des populations de pucerons (chapitre 2). Dans le cas contraire où la colonisation post échantillonnage aurait pris le dessus sur les communautés originales, les différences entre les traitements auraient probablement été moins marquées, voire non significative. Hartwig et Ammon (2002) ont eux aussi observé, lors d'une étude sur l'influence de diverses pratiques culturale sur l'agroécosystème du maïs, un changement de microbiote sous forme d'augmentation de la biomasse microbienne après l'ajout d'un paillis de seigle vivant, ce qu'ils ont attribué principalement au système racinaire développé du seigle. Chez les bactéries des rhizosphères de tomate *Solanum lycopersicum* L. et courgette *Cucurbita pepo* L. sur un paillis d'orge *H. vulgare*, Manici et al. (2018) ont eux aussi observé un changement de composition, mais pas de diversité. Les tailles des effets observés par Manici et al. (2018) étaient cependant bien plus importantes (0.24 à 0.47) que celle observée ici (0.16). Du côté des communautés de nématodes, la différence entre les communautés du sol sous le paillis de seigle et du contrôle semble très faible et il est difficile de conclure que le paillis a eu un réel effet. Quant aux mycètes, des études se penchant sur l'effet de paillis sur les champignons mycorhiziens dans la culture du melon ou chez le maïs pointent vers un effet résultant à la fois d'une modification des communautés de mauvaises herbes et d'un recrutement par le système racinaire du seigle (Trinchera et al., 2021; White et Weil, 2010). On a donc observé un effet subtil, mais persistant du paillis de seigle sur la composition, mais pas la diversité du microbiote du sol. Il est certain qu'il aurait été préférable d'échantillonner à plusieurs moments durant l'expérience et c'était en fait ce qui a été fait mais trop peu d'échantillons ont été pris au début de l'expérience et le nombre ayant survécu au diverses exigences du séquençage était statistiquement inutilisable. Pour mieux caractériser l'influence des paillis de seigle sur le microbiote dans notre contexte, il faudrait utiliser des échantillons prélevés directement *in situ* dans le sol et la rhizosphère à des intervalles réguliers permettant de comprendre la dynamique liant le microclimat et les composés allélopathiques du paillis de seigle à d'éventuels effets sur les laitues et pucerons.

Références

- Bezemer, T. M., Deyn, G. B. D., Bossinga, T. M., Dam, N. M. V., Harvey, J. A. et Putten, W. H. V. der. (2005). Soil community composition drives aboveground plant–herbivore–parasitoid interactions. *Ecology Letters*, 8(6), 652-661. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00762.x>
- Bolyen, E., Rideout, J. R., Dillon, M. R., Bokulich, N. A., Abnet, C. C., Al-Ghalith, G. A., Alexander, H., Alm, E. J., Arumugam, M., Asnicar, F., Bai, Y., Bisanz, J. E., Bittinger, K., Brejnrod, A., Brislawn, C. J., Brown, C. T., Callahan, B. J., Caraballo-Rodríguez, A. M., Chase, J., Cope, E. K., Da Silva, R., Diener, C., Dorrestein, P. C., Douglas, G. M., Durall, D. M., Duvall, C., Edwardson, C. F., Ernst, M., Estaki, M., Fouquier, J., Gauglitz, J. M., Gibbons, S. M., Gibson, D. L., Gonzalez, A., Gorlick, K., Guo, J., Hillmann, B., Holmes, S., Holste, H., Huttenhower, C., Huttley, G. A., Janssen, S., Jarmusch, A. K., Jiang, L., Kaehler, B. D., Kang, K. B., Keefe, C. R., Keim, P., Kelley, S. T., Knights, D., Koester, I., Kosciulek, T., Kreps, J., Langille, M. G. I., Lee, J., Ley, R., Liu, Y.-X., Loftfield, E., Lozupone, C., Maher, M., Marotz, C., Martin, B. D., McDonald, D., McIver, L. J., Melnik, A. V., Metcalf, J. L., Morgan, S. C., Morton, J. T., Naimey, A. T., Navas-Molina, J. A., Nothias, L. F., Orchanian, S. B., Pearson, T., Peoples, S. L., Petras, D., Preuss, M. L., Priesse, E., Rasmussen, L. B., Rivers, A., Robeson, M. S., Rosenthal, P., Segata, N., Shaffer, M., Shiffer, A., Sinha, R., Song, S. J., Spear, J. R., Swafford, A. D., Thompson, L. R., Torres, P. J., Trinh, P., Tripathi, A., Turnbaugh, P. J., Ul-Hasan, S., van der Hooft, J. J. J., Vargas, F., Vázquez-Baeza, Y., Vogtmann, E., von Hippel, M., Walters, W., Wan, Y., Wang, M., Warren, J., Weber, K. C., Williamson, C. H. D., Willis, A. D., Xu, Z. Z., Zaneveld, J. R., Zhang, Y., Zhu, Q., Knight, R. et Caporaso, J. G. (2019). Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature Biotechnology*, 37(8), 852-857. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0209-9>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A. et Holmes, S. P. (2016). DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13(7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Foucher, A. L. J. L., Bongers, T., Noble, L. R. et Wilson, M. J. (2004). Assessment of nematode biodiversity using DGGE of 18S rDNA following extraction of nematodes from soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(12), 2027-2032. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.05.021>
- Hallama, M., Pekrun, C., Lambers, H. et Kandeler, E. (2019). Hidden miners – the roles of cover crops and soil microorganisms in phosphorus cycling through agroecosystems. *Plant and Soil*, 434(1), 7-45. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3810-7>
- Hartwig, N. L. et Ammon, H. U. (2002). Cover crops and living mulches. *Weed Science*, 50(6), 688-699. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0688:AIACCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0688:AIACCA]2.0.CO;2)
- Higo, M., Tatewaki, Y., Gunji, K., Kaseda, A. et Isobe, K. (2019). Cover cropping can be a stronger determinant than host crop identity for arbuscular mycorrhizal fungal communities colonizing maize and soybean. *PeerJ*, 7. <https://doi.org/10.7717/peerj.6403>

- Hughes, J. B., Hellmann, J. J., Ricketts, T. H. et Bohannan, B. J. M. (2001). Counting the uncountable: Statistical approaches to estimating microbial diversity. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(10), 4399-4406. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.10.4399-4406.2001>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kabouw, P., Kos, M., Kleine, S., Vockenhuber, E. A., van Loon, J. J. A., van der Putten, W. H., van Dam, N. M. et Biere, A. (2011). Effects of soil organisms on aboveground multitrophic interactions are consistent between plant genotypes mediating the interaction: Belowground-aboveground interactions on white cabbage. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139(3), 197-206. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01123.x>
- Kim, N., Zabaloy, M. C., Guan, K. et Villamil, M. B. (2020). Do cover crops benefit soil microbiome? A meta-analysis of current research. *Soil Biology and Biochemistry*, 142, 107701. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107701>
- King, A. E. et Hofmockel, K. S. (2017). Diversified cropping systems support greater microbial cycling and retention of carbon and nitrogen. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 240, 66-76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.040>
- Kos, M., Tuijl, M. A. B., Roo, J. de, Mulder, P. P. J. et Bezemer, T. M. (2015). Species-specific plant–soil feedback effects on above-ground plant–insect interactions. *Journal of Ecology*, 103(4), 904-914. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12402>
- Manici, L. M., Caputo, F., Nicoletti, F., Leteo, F. et Campanelli, G. (2018). The impact of legume and cereal cover crops on rhizosphere microbial communities of subsequent vegetable crops for contrasting crop decline. *Biological Control*, 120, 17-25. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.11.003>
- Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F. S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., Kennedy, P., Picard, K., Glöckner, F. O., Tedersoo, L., Saar, I., Kõljalg, U. et Abarenkov, K. (2019). The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, 47(D1), D259-D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., Chen, W., Fungal Barcoding Consortium, Fungal Barcoding Consortium Author List, Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P. W., Miller, A. N., Wingfield, M. J., Aime, M. C., An, K.-D., Bai, F.-Y., Barreto, R. W., Begerow, D., Bergeron, M.-J., Blackwell, M., Boekhout, T., Bogale, M., Boonyuen, N., Burgaz, A. R., Buyck, B., Cai, L., Cai, Q., Cardinali, G., Chaverri, P., Coppins, B. J., Crespo, A., Cubas, P., Cummings, C., Damm, U., de Beer, Z. W., de Hoog, G. S., Del-Prado, R., Dentinger, B., Diéguez-Uribeondo, J., Divakar, P. K., Douglas, B., Dueñas, M., Duong, T. A., Eberhardt, U., Edwards, J. E., Elshahed, M. S., Fliiegerova, K., Furtado, M., García, M. A., Ge, Z.-W., Griffith, G. W., Griffiths, K., Groenewald, J. Z., Groenewald, M., Grube, M., Gryzenhout, M., Guo, L.-D., Hagen, F.,

- Hambleton, S., Hamelin, R. C., Hansen, K., Harrold, P., Heller, G., Herrera, C., Hirayama, K., Hirooka, Y., Ho, H.-M., Hoffmann, K., Hofstetter, V., Högnabba, F., Hollingsworth, P. M., Hong, S.-B., Hosaka, K., Houbraken, J., Hughes, K., Huhtinen, S., Hyde, K. D., James, T., Johnson, E. M., Johnson, J. E., Johnston, P. R., Jones, E. B. G., Kelly, L. J., Kirk, P. M., Knapp, D. G., Kõljalg, U., Kovács, G. M., Kurtzman, C. P., Landvik, S., Leavitt, S. D., Ligginstoffer, A. S., Liimatainen, K., Lombard, L., Luangsa-ard, J. J., Lumbsch, H. T., Maganti, H., Maharachchikumbura, S. S. N., Martin, M. P., May, T. W., McTaggart, A. R., Methven, A. S., Meyer, W., Moncalvo, J.-M., Mongkolsamrit, S., Nagy, L. G., Nilsson, R. H., Niskanen, T., Nyilasi, I., Okada, G., Okane, I., Olariaga, I., Otte, J., Papp, T., Park, D., Petkovits, T., Pino-Bodas, R., Quaedvlieg, W., Raja, H. A., Redecker, D., Rintoul, T. L., Ruibal, C., Sarmiento-Ramírez, J. M., Schmitt, I., Schüßler, A., Shearer, C., Sotome, K., Stefani, F. O. P., Stenroos, S., Stielow, B., Stockinger, H., Suetrong, S., Suh, S.-O., Sung, G.-H., Suzuki, M., Tanaka, K., Tedersoo, L., Telleria, M. T., Tretter, E., Untereiner, W. A., Urbina, H., Vágvölgyi, C., Vialle, A., Vu, T. D., Walther, G., Wang, Q.-M., Wang, Y., Weir, B. S., Weiß, M., White, M. M., Xu, J., Yahr, R., Yang, Z. L., Yurkov, A., Zamora, J.-C., Zhang, N., Zhuang, W.-Y. et Schindel, D. (2012). Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(16), 6241-6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Schöler, A., Jacquiod, S., Vestergaard, G., Schulz, S. et Schloter, M. (2017). Analysis of soil microbial communities based on amplicon sequencing of marker genes. *Biology and Fertility of Soils*, 53(5), 485-489. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1205-1>
- Sergaki, C., Lagunas, B., Lidbury, I., Gifford, M. L. et Schäfer, P. (2018). Challenges and Approaches in Microbiome Research: From Fundamental to Applied. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1205. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01205>
- Trinchera, A., Testani, E., Rocuzzo, G., Campanelli, G. et Ciaccia, C. (2021). Agroecological Service Crops Drive Plant Mycorrhization in Organic Horticultural Systems. *Microorganisms*, 9(2), 410. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020410>
- Tringe, S. G. et Hugenholtz, P. (2008). A renaissance for the pioneering 16S rRNA gene. *Current Opinion in Microbiology*, 11(5), 442-446. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2008.09.011>
- Vukicevich, E., Lowery, T., Bowen, P., Úrbez-Torres, J. R. et Hart, M. (2016). Cover crops to increase soil microbial diversity and mitigate decline in perennial agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(3), 48. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0385-7>
- Wang, Y. et Qian, P.-Y. (2009). Conservative fragments in bacterial 16S rRNA genes and primer design for 16S ribosomal DNA amplicons in metagenomic studies. *Plos One*, 4(10), e7401. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007401>
- White, C. M. et Weil, R. R. (2010). Forage radish and cereal rye cover crop effects on mycorrhizal fungus colonization of maize roots. *Plant and Soil*, 328(1), 507-521. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0131-x>

- Wilfinger, W. W., Mackey, K. et Chomczynski, P. (1997). Effect of pH and ionic strength on the spectrophotometric assessment of nucleic acid purity. *BioTechniques*, 22(3), 474-476, 478-481. <https://doi.org/10.2144/97223st01>
- Wurst, S., Langel, R., Rodger, S. et Scheu, S. (2006). Effects of belowground biota on primary and secondary metabolites in *Brassica oleracea*. *Chemoecology*, 16(1), 69-73. <https://doi.org/10.1007/s00049-005-0328-2>
- Yilmaz, P., Parfrey, L. W., Yarza, P., Gerken, J., Pruesse, E., Quast, C., Schweer, T., Peplies, J., Ludwig, W. et Glöckner, F. O. (2014). The SILVA and “All-species Living Tree Project (LTP)” taxonomic frameworks. *Nucleic Acids Research*, 42(D1), D643-D648. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt1209>