

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

INFLUENCE DES SYSTÈMES AGROFORESTIERS INTERCALAIRES ET DE LA
DISPONIBILITÉ DE L'EAU SUR LES INTERACTIONS ARBRES-CULTURE ET LES
COLONIES DE PUCERONS DU SOYA

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE DU
DOCTORAT SUR MESURE EN SCIENCES NATURELLES (1405)

PAR
GENEVIÈVE GAGNÉ

FÉVRIER 2026

REMERCIEMENTS

Tout d’abord, je tiens à remercier sincèrement mon directeur de thèse, David Rivest, ainsi que mon codirecteur, François Lorenzetti, pour leur soutien constant tout au long de ces années. Merci pour votre humanité et pour avoir toujours cru en moi. Je remercie également les évaluateurs de ma thèse pour leurs commentaires et suggestions constructifs, qui ont enrichi ma réflexion et ma formation.

Ce doctorat n’aurait pas eu la même profondeur sans l’implication de plusieurs chercheurs passionnés qui m’ont généreusement formée et permis d’utiliser leurs installations. Merci à Alain Cogliastro pour son soutien durant la prise de données sur le terrain, son aide à la révision du chapitre 1, ainsi que pour m’avoir ouvert les portes de l’IRBV, ce qui m’a permis d’apprendre au sein de trois laboratoires. Merci à Pierre-Luc Chagnon pour m’avoir transmis sa passion du monde des mycorhizes. Merci à Étienne Laliberté, et surtout à Xavier Guilbeault-Mayers, qui m’a appris à mesurer des traits racinaires. Merci à Jacques Brodeur et à Josée Doyon qui m’ont initiée à l’art de mesurer des tibias de pucerons. Je suis reconnaissante envers l’Université Laval, de m’avoir donné accès à des équipements pour produire des données de rendement à partir de mes échantillons.

Ce doctorat n’aurait jamais vu le jour sans l’aide précieuse de collègues venus poser des gouttières au champ, creuser des trous ou récolter des feuilles. Merci à Eva Masson, Fabrice Petel, Florence Tauc, Jolaine Riendeau, Noémie Hotelier-Rous, Jacques Baril, Antoine Magnoux, Vincent Cogliastro et Ève-Marie Hébert. Merci à Romain Jaeger pour son aide dans l’analyse des mycorhizes. Merci à Marc-Olivier Martin-Guay et Antoine Mathieu pour leur soutien et leur expertise en analyses statistiques et en présentation de données. Je tiens aussi à remercier Stéphane Daigle du CEF pour ses conseils concernant les analyses statistiques et William F.J. Parsons pour la révision linguistique du chapitre 2.

Merci infiniment à Jacques Côté, propriétaire de la ferme Bertco, pour son engagement envers la recherche, son ouverture d’esprit et sa grande générosité.

Enfin, un immense merci à ma famille, qui m’a toujours soutenue. Merci à Mathilde, ma meilleure aide terrain. Merci à mon père, Jean-Pierre, pour les nombreuses heures passées à compter des grains. Merci à mère pour sa présence. Merci à ma tante, Mireille, pour son hospitalité, son aide sur le terrain et les longues soirées passées à scanner des feuilles.

DÉDICACE

Pour Mathilde et Léonie

Pour tous les enfants qui devront faire face aux changements
climatiques,

En espérant que cette thèse participera au développement
d'agroécosystèmes plus résilients, plus durables, et ainsi
contribuera à vous aider à affronter les défis qui vous
attendent.

En souhaitant que cette thèse prouve que des solutions
existent, et que ça vaut la peine de chercher,

Et que de planter des arbres procure non seulement des
bénéfices localement, mais également planétairement.

AVANT-PROPOS

Mes études de doctorat ont été rendues possibles grâce au soutien financier du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ) et du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), par le biais de subventions accordées à mon directeur de thèse.

Sous la supervision de mes directeurs de recherche, j'ai joué un rôle central dans l'ensemble du projet. J'ai notamment assuré : a) la conception des idées de recherche, b) la planification, l'implantation et la réalisation des travaux sur le terrain et en laboratoire, ainsi que c) la réalisation des analyses statistiques. J'ai également supervisé les assistants de terrain et de laboratoire qui m'ont accompagnée durant les campagnes de collecte de données.

Cette thèse est composée de trois chapitres de recherche rédigés sous forme d'articles scientifiques. Le premier a été publié dans la revue *Agricultural Systems* en 2022. Les deux autres chapitres seront prochainement soumis à des revues scientifiques spécialisées. J'ai agi à titre de première autrice pour chacun de ces articles. Les co-auteurs y ont contribué en m'offrant leur encadrement et leurs conseils tout au long de la rédaction.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
DÉDICACE.....	iii
AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xiv
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xvi
RÉSUMÉ.....	xvii
ABSTRACT	xviii
CHAPITRE 1 Introduction générale	1
1.1 Contexte général	1
1.1.1 <i>Systèmes agroforestiers intercalaires, histoire et développement en climat tempéré</i>	5
1.2 Changement climatique et enjeux agronomiques	6
1.2.1 <i>Modifications mesurées et modélisées des variables climatiques</i>	7
1.2.2 <i>Enjeux agronomiques</i>	8
1.3 Les services écosystémiques offerts par les SAI et la résilience des cultures face aux changements climatiques.....	9
1.3.1 <i>Conditions microclimatiques et physiologie des plantes au sein d'un SAI</i>	9
1.3.2 <i>Interactions écologiques souterraines</i>	11
1.3.3 <i>Biodiversité et contrôle des ravageurs au sein d'un SAI</i>	13
1.4 Objectifs et hypothèses	16
1.5 Références.....	18
CHAPITRE 2 Soybean performance under moisture limitation in a temperate tree-based intercropping system	29
Abstract	29
2.1 Introduction.....	30
2.2 Materials and methods	32
2.2.1 <i>Sites and experimental designs</i>	32
2.2.2 <i>Measured variables</i>	35
2.2.2.1 <i>Continuously measured microclimatic variables</i>	35

2.2.2.2	<i>Proportion of total light transmittance (PTLT)</i>	35
2.2.2.3	<i>Soil moisture</i>	36
2.2.2.4	<i>Soybean yield and 100-grain weight</i>	36
2.2.2.5	<i>Soybean leaf traits</i>	36
2.2.2.6	<i>Hybrid poplar growth</i>	36
2.2.3	<i>Statistical analyses</i>	36
2.3	<i>Results</i>	37
2.3.1	<i>Microclimate conditions</i>	37
2.3.2	<i>Soybean performance in the TBI system compared to the control (design 1)</i>	42
2.3.3	<i>Effect of tree root pruning on soybean performance and hybrid poplar growth (design 2)</i>	49
2.4	<i>Discussion</i>	51
2.4.1	<i>Spatial variation in microclimatic variables and yield within crop alleys</i>	51
2.4.2	<i>Rainfall exclusion design</i>	52
2.4.3	<i>Tree root pruning</i>	53
2.4.4	<i>Limitations of the study and modelling perspective</i>	54
2.5	<i>Conclusions</i>	55
2.6	<i>References</i>	57
CHAPITRE 3 La réduction des précipitations et le cernage racinaire des arbres modifient les traits racinaires du soya et la structure des communautés microbiennes du sol en système agroforestier intercalaire		64
3.1	<i>Introduction</i>	65
3.2	<i>Méthodologie</i>	67
3.2.1	<i>Dispositif expérimental</i>	67
3.2.2	<i>Variables mesurées</i>	69
3.2.2.1	<i>La teneur en eau volumétrique du sol</i>	69
3.2.3	<i>Traits des racines du soya</i>	69
3.2.4	<i>Taux de colonisation racinaire par les champignons mycorhiziens</i>	69
3.2.4.1	<i>Structure des communautés microbiennes du sol</i>	70
3.2.5	<i>Analyses statistiques</i>	70
3.3	<i>Résultats</i>	71
3.3.1	<i>Teneur en eau du sol</i>	71
3.3.2	<i>Traits racinaires du soya</i>	73
3.3.2.1	<i>Effets du cernage des racines et de la distance de la rangée d'arbres sur les traits racinaires du soya à trois intervalles de profondeur</i>	73
3.3.2.2	<i>Effets du traitement PLUIE et de la distance sur les traits racinaires du soya à trois intervalles de profondeur</i>	76
3.3.3	<i>Structure des communautés microbiennes</i>	78
3.3.3.1	<i>Effets du cernage des racines, du traitement d'interception de la pluie et de la distance sur la structure des communautés microbiennes</i>	78
3.4	<i>Discussion</i>	82

3.4.1	<i>Effets de la distance de la rangée d'arbres, du cernage et de l'interception de la pluie sur l'humidité du sol</i>	82
3.4.2	<i>Effets de la distance de la rangée d'arbres, du cernage et de l'interception de la pluie sur les traits racinaires du soya</i>	82
3.4.3	<i>Effet du cernage racinaire, de la distance et de l'interception de la pluie sur les communautés microbiennes</i>	84
3.5	Conclusion	86
3.6	Références	87
3.7	Matériel supplémentaire 1	93
CHAPITRE 4 Dynamique spatiale des pucerons du soya et de leurs ennemis naturels dans un système agroforestier intercalaire soumis à une réduction des précipitations		97
4.1	Introduction	98
4.2	Méthodologie	100
4.2.1	<i>Dispositif expérimental</i>	100
4.2.2	<i>Variables mesurées</i>	101
4.2.2.1	<i>Nombre de pucerons et d'ennemis naturels</i>	101
4.2.2.2	<i>Longueur des tibias de pucerons</i>	102
4.2.2.3	<i>Traits foliaires du soya</i>	102
4.2.2.4	<i>Analyses statistiques</i>	102
4.3	Résultats	103
4.3.1	<i>Effets de l'interception de la pluie sur les colonies de pucerons et la probabilité de présence d'ennemis naturels</i>	103
4.3.2	<i>Effets de la distance à la rangée d'arbres et de l'interception de la pluie sur les traits foliaires du soya</i>	106
4.3.3	<i>Relations entre les traits foliaires et les populations de pucerons</i>	108
4.3.4	<i>Les analyses factorielles de données mixtes</i>	109
4.4	Discussion	114
4.4.1	<i>Les effets bottom-up des traits foliaires du soya en contexte de restriction de la pluie sur la dynamique des populations de pucerons</i>	114
4.4.2	<i>Dynamique des colonies de pucerons et de leurs ennemis naturels selon la distance à la rangée d'arbres (effet top-down) sous traitement de restriction de la pluie</i>	116
4.5	Conclusion	117
4.6	Références	119
4.7	Matériel supplémentaire	123
CHAPITRE 5 Conclusion générale		124
5.1	Principaux résultats	125
5.2	Limites de l'étude	129
5.2.1	<i>Le système de restriction de la pluie</i>	129
5.2.2	<i>Le design expérimental</i>	129

5.3 Recherches futures.....	129
5.4 Références.....	131
BIBLIOGRAPHIE	133

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1 Le schéma illustre, d'une part, les interrelations entre les différentes composantes d'un système agroforestier intercalaire, les flèches indiquant la direction de l'influence exercée entre les variables. D'autre part, il représente la variation attendue de ces variables en fonction de la distance à la rangée d'arbres, comparativement à une parcelle témoin dépourvue d'arbres. Le signe « + » indique une augmentation anticipée de la valeur de la variable, le signe « - » une diminution, et le signe « = » l'absence de variation par rapport au témoin agricole. La couleur verte signale un effet potentiellement positif sur le rendement, tandis que le rouge indique un impact potentiellement négatif. Plus la couleur est foncée, plus les différences prédites par rapport au témoin agricole sont marquées. EN = ennemis naturels ; PLFA = acides gras des phospholipides.....4
- Figure 2.1 Block plan of the two experimental designs that were implemented in 2018 and 2019 in the tree-based intercropping system. Blocks in each experimental design were replicated eight times.34
- Figure 2.2 Partial rainfall exclusion treatment using gutters between rows of the soybean crop. .35
- Figure 2.3 Variation in daily average wind speed between 26 July and 9 September 2019 at different distances from the tree row in the tree-based intercropping system and the agricultural control (mono-culture crop field).38
- Figure 2.4 Variation in hourly mean PAR (Photosynthetically active radiation) between 26 July and 9 September 2019 at different distances from the tree row in the tree-based intercropping system and the agricultural control.39
- Figure 2.5 Effects of distance to the trees row and rainfall exclusion treatment in design 1 on soybean yield and 100-grain weight in 2018 and 2019 within the tree-based intercropping system. Error bars indicate standard deviations. Different letters indicate significant differences between distances at $P < 0.05$ (Tukey tests).42
- Figure 2.6 Effects of root pruning (design 2) on soybean yield within the tree-based intercropping system in 2018 and 2019. Error bars indicate standard deviations. Different letters indicate significant differences between distances for each of the tree root pruning treatments in 2018 (Tukey tests) or between the two tree root pruning treatments in 2019 at $P < 0.05$50
- Figure 3.1 Effet du traitement d'interception de la pluie sur la teneur en eau volumétrique du sol à deux dates en 2019. Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. L'étoile indique une différence significative entre les deux traitements PLUIE par date (test de Tukey, $P < 0,05$).....72
- Figure 3.2 Effet du cernage racinaire des arbres, de la distance à la rangée d'arbres et de l'intervalle de profondeur de sol sur la longueur de racines fines de soya (<0,5 mm de diamètre). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. L'étoile indique une différence

significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les parcelles cernées et non cernées à 4 m de la rangée d'arbres et dans l'intervalle 20-30 cm (A). Des lettres différentes indiquent une différence significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les intervalles de profondeurs analysées par traitement de cernage (B) et entre les profondeurs (C). 75

Figure 3.3 Effet du traitement d'interception de la pluie à trois intervalles de profondeur du sol sur la longueur de grosses racines (>1 mm de diamètre) (A), le volume racinaire total d'un échantillon incluant les trois classes de diamètre de racines (B), le nombre de nodules total par échantillon incluant les trois classes de diamètre de racine C). Effet du traitement PLUIE sur le taux de colonisation racinaire mycorhizienne (D). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Une étoile indique une différence significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les deux traitements PLUIE pour chaque intervalle de profondeur pour (A), (B) et (C). 77

Figure 3.4 Effet du cernage racinaire des arbres sur la biomasse Gram (+) (A), sur la biomasse de champignons saprophytes (B) et sur la biomasse d'actinomycètes (C). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les traitements (test de Tukey, $P < 0,05$). 80

Figure 3.5 Effet du traitement d'interception de la pluie à trois distances de la rangée d'arbres sur la biomasse bactérienne (A) et la biomasse de Gram (+) (B). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Des étoiles indiquent les distances pour lesquelles il y a une différence significative entre les deux traitements PLUIE (test de Tukey, $P < 0,05$). 81

Figure 4.1 Effet du traitement d'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur le nombre de pucerons par plants (graphiques du bas) et la probabilité de présence d'ennemis naturels (EN) (graphiques du haut) pour deux dates en 2018 (graphiques de gauche) et 2019 (graphiques de droite). Dans les graphiques du haut, les barres d'erreur indiquent les écarts-types. Dans les graphiques du bas, les barres représentent les médianes et les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles. Les astérisques indiquent la moyenne. Les lettres différentes indiquent une différence significative ($P < 0,05$) entre les distances par date. 104

Figure 4.2 Effets du traitement d'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur l'indice SPAD. Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Les lettres différentes indiquent une différence significative ($P < 0,05$) entre les distances. 107

Figure 4.3 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 6 août 2018. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; MAC = *Coleomegilla maculata* ; NAB = Nabidés. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives. 110

Figure 4.4 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 14 août 2018. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT = Anthocoridés ; NAB = Nabidés ; NEU = Neuroptères ; SYR = Syrphes ; HYM = Hyménoptères. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives. 111

Figure 4.5 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 26 août 2019. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT = Anthocoridés. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives. 112

Figure 4.6 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 8 septembre 2019. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT = Anthocoridés ; NAB = Nabidés ; SYR = Syrphes ; HYM = Hyménoptères ; CHAMP = champignons entomopathogènes. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives. 113

Figure 5.1 Schéma conceptuel synthétisant les principaux résultats issus des trois chapitres de la thèse. Les flèches indiquent le sens des relations entre les variables mesurées. La couleur verte indique un effet positif, tandis qu'une flèche rouge signale un effet négatif sur la variable cible. 126

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 ANOVA <i>P</i> -values for effects of distance to tree row, rainfall interception treatment, and tree root-banding treatment on soybean yield, 100-grain weight, proportion of total light transmitted (PTLT) and soil moisture in 2018 and 2019 in two experimental layouts in a tree-based intercropping system. Values in boldface are significant at $P < 0.05$	40
Table 2.2 Effects of distance to tree row and rain interception treatment (design 1) on soybean yield, 100-grain weight, proportion of total light transmittance (PTLT) and soil moisture in 2018 and 2019 in a tree-based intercropping (TBI) system.	41
Table 2.3 ANOVA <i>P</i> -values for effects of distance to tree row, rainfall interception treatment and tree root-banding (pruning) treatment on relative water content (RWC), leaf area (LSA), specific leaf area (SLA) and leaf dry-matter content (DMC) in 2018 and 2019 in two experimental designs in a tree-based intercropping system. Values in boldface are significant at $P < 0.05$	44
Table 2.4 Effects of distance to tree row, rain interception treatment and root pruning (design 2) on soybean yield, 100-grain mass and soil moisture in 2018 and 2019 in a tree-based intercropping system.	45
Table 2.5 Effects of distance from tree row, rain interception treatment (design 1) on relative water content (RMC), leaf surface area (LSA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (DMC) in the tree-based intercropping system in 2019.	46
Table 2.6 Effects of distance from the tree row, rain interception treatment and root-banding or pruning (design 2) on relative water content (RMC), specific leaf area (SLA), leaf surface area (LSA) and leaf dry matter content (DMC) in a tree-based intercropping system in 2019. Values in parentheses are standard deviations. For each of the two rainfall interception treatments, means with different boldface letters differ significantly at $P < 0.05$ (Tukey tests).	47
Table 2.7 Effect of root-pruning treatments on annual height increment and annual basal area increment (2018-2019 period) of hybrid poplar in a tree-based intercropping system.	48
Tableau 3.1 Valeurs de <i>P</i> de l'ANOVA de type III (méthode de Satterthwaite) pour les effets du cernage racinaire des arbres, de l'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur différents traits racinaires et sur le taux d'humidité du sol, selon trois intervalles de profondeur, dans un système agroforestier intercalaire en 2019. Les valeurs en gras indiquent une signification statistique ($P < 0,05$).	74
Tableau 3.2 Valeurs de <i>P</i> de l'ANOVA de type III (méthode de Satterthwaite) pour les effets du cernage racinaire des arbres, de l'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur la biomasse des communautés microbiennes du sol dans un système agroforestier intercalaire en 2019.	79

Tableau 4.1 Valeurs de P de l'ANOVA pour les effets de la date et de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur le nombre de pucerons, la présence de prédateurs, la teneur relative en eau (TRE) et l'indice du *SPAD* dans un système agroforestier intercalaire en 2018 et 2019. 105

Tableau 4.2 Régressions simples expliquant la variation du nombre du pucerons en fonction de l'indice *SPAD* (modèle 1), la variation de la longueur des tibias en fonction de la valeur de l'indice *SPAD* (modèle 2) et la variation de la longueur des tibias en fonction du nombre de pucerons (modèle 3). L'indice *SPAD* est relié à la concentration de chlorophylle, elle-même reliée à la concentration en azote ($\sim$ *azote*). 108

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

CC, Changements climatiques

GES, Gaz à effet de serre

CSA, Climat smart approach

SA, Système agroforestier

SAI, Système agroforestier intercalaire

ISFORT, Institut des sciences de la forêt tempérée

UQO, Université du Québec en Outaouais

TBI, Tree-based intercropping

PAR, Photosynthetically active radiation

LER, Land equivalent ratio

MRC, Municipalité régionale de comté

Qc, Québec

N, North

E, East

S, South

W, West

NOAA, National Oceanic and Atmospheric Administration

CHU, Corn heat units

RAIN (+), Traitement sans restriction de la pluie

PLUIE (+), Traitement sans restriction de la pluie

RAIN (-), Traitement avec restriction de la pluie

PLUIE (-), Traitement avec restriction de la pluie

USA, United States of America

PTLT, Proportion of total light transmittance

RWC, Relative water content

DMC, Dry mass content

LA, Leaf area

SLA, Specific leaf area

DBH, Diameter at breast height

VPD, Vapour pressure deficit

PLFA, Phospholipid fatty acid

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

°, Degré

°C, Degré Celsius

%, Pourcentage

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Micromole per square meter per second

C, Carbone

cm, Centimètre

cm^2 , Centimètre carré

$\text{cmol}^+ \text{kg}^{-1}$, Centimoles of positive charge per kilogram of soil

CO_2 , Dioxyde de carbone

g m^{-2} , Gramme par mètre carré

g, Gramme

H, Hauteur des arbres

ha, Hectare

km h^{-1} , Kilomètre par heure

km, Kilomètre

m, Mètre

mg g^{-1} , Milligramme par gramme

mg kg^{-1} , Milligramme par kilogramme

ml, Millilitre

mm, Millimètre

$\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$, Millimètre carré par milligramme

N, Azote

ng g^{-1} , Nanogramme par gramme

P, Phosphore

RÉSUMÉ

Les changements climatiques entraînent une intensification des stress abiotiques en climat tempéré, notamment une augmentation de la fréquence et de la sévérité des sécheresses estivales, ce qui compromet la stabilité des rendements agricoles. Dans ce contexte, les systèmes agroforestiers intercalaires (SAI), qui associent des arbres à des cultures annuelles sur une même parcelle, représentent une stratégie prometteuse pour renforcer la résilience des agroécosystèmes.

Cette thèse a été menée dans un SAI situé dans le sud du Québec, combinant des peupliers hybrides et des feuillus nobles (50 arbres ha⁻¹) à une culture de soya. Deux traitements expérimentaux ont été mis en place et répétés sur deux années : 1) une interception partielle des précipitations (50 % de la surface du sol, entre les stades R1 et R7 du soya), et 2) un cernage racinaire pour exclure les racines des arbres. Des mesures ont été prises à différentes distances des rangées d'arbres (4 m, 12 m, 20 m) ainsi que dans des parcelles témoin sans arbres. Les données récoltées ont permis d'alimenter trois chapitres, rédigés sous forme d'articles scientifiques.

Le chapitre 1 explore les interactions aériennes et la formation de microclimats dans le SAI. Il visait à évaluer l'effet combiné de l'interception des précipitations et du cernage racinaire sur la performance du soya (rendement et traits foliaires). Contrairement aux prédictions, l'exclusion de la pluie a eu un effet négatif similaire sur le rendement du soya à toutes les distances mesurées, et ce, peu importe le traitement de cernage. En 2018, une saison exceptionnellement chaude et sèche, le rendement était plus élevé au centre des allées qu'à proximité des arbres et avait tendance à surpasser celui dans le témoin. En 2019, année avec des conditions climatiques normales, les rendements étaient homogènes à travers le SAI et comparables à ceux dans le témoin. Le cernage racinaire a eu un effet négatif sur le rendement du soya les deux années. Ce chapitre démontre que les effets du SAI sur les rendements agricoles peuvent fortement varier selon les conditions climatiques interannuelles.

Le chapitre 2 porte sur les effets combinés de l'exclusion de la pluie et du cernage racinaire sur les traits racinaires du soya (architecture, nodulation, mycorhization) et sur la structure des communautés microbiennes du sol, mesurée par les acides gras phospholipidiques. Le cernage a stimulé la production racinaire du soya, mais a aussi entraîné une diminution marquée de la biomasse microbienne du sol, et ce, jusqu'au centre des allées (20 m). L'interception des précipitations a réduit la production racinaire et la biomasse microbienne dans la couche de surface (0–10 cm), tout en augmentant la colonisation mycorhizienne des racines. Ces résultats révèlent que le cernage racinaire et la disponibilité en eau modulent les dynamiques biotiques souterraines, avec des implications importantes pour le fonctionnement et la résilience des SAI.

Le chapitre 3 examine les interactions entre les populations de pucerons du soya et leurs ennemis naturels, en fonction de la distance aux arbres et de la disponibilité en eau. Contrairement à ce qui était anticipé, les pucerons étaient moins abondants dans les parcelles où la pluie était interceptée, là où l'indice *SPAD* des feuilles (indicateur du contenu en chlorophylle) était également plus faible. Les ennemis naturels suivaient l'abondance des pucerons, mais leur présence semblait aussi favorisée dans les allées cultivées, probablement en lien avec les modifications microclimatiques induites par la structure du SAI. Ces résultats indiquent que le stress hydrique influence la physiologie des plantes, avec des répercussions sur les dynamiques trophiques. Le chapitre souligne l'intérêt des SAI pour le contrôle biologique des ravageurs en favorisant la présence des ennemis naturels dans l'agroécosystème.

Mots-clés : agroécologie, systèmes agroforestiers intercalaires, microclimat, stress hydrique, interactions trophiques, rendement du soya, traits foliaires, traits racinaires, mycorhization, communautés microbiennes du sol, pucerons

ABSTRACT

Climate change is intensifying abiotic stress in temperate regions, particularly through more frequent summer droughts, which threatens the stability of crop yields. In this context, *tree-based intercropping* (TBI) systems, where trees are integrated with annual crops on the same land, are emerging as a promising strategy to enhance the resilience of agroecosystems.

In a TBI system in southern Quebec combining hybrid poplars and high-value hardwoods (50 trees ha⁻¹) with soybean crops, a partial rainfall exclusion treatment (50% of soil surface between soybean R1 and R7 stages) was applied in combination with a root-pruning treatment to sever tree roots. These treatments were repeated over two consecutive years. Data were collected at various distances from the tree rows (4 m, 12 m, 20 m, and a tree-free control) and analyzed across three chapters.

Chapter 1 focused on aboveground interactions and microclimate formation in TBI. It aimed to determine the effect of TBI and root pruning on soybean performance (yield and leaf traits) under reduced precipitation. The negative effect of rainfall exclusion on soybean performance was similar across all tree row distances and both root pruning treatments, contrary to our predictions. In 2018, an abnormally dry and warm year, yields near alley centers were higher than near tree rows and even outperformed the control. In 2019, with average rainfall and temperature, soybean yield was consistent across distances and comparable to the control. Root pruning negatively affected soybean yield in both years, which again contradicted our expectations. This chapter indicates that TBI effects on spatial yield patterns can vary greatly depending on interannual climate variability.

Chapter 2 explored the combined effects of rainfall exclusion and root pruning on soybean root traits (architecture, nodulation, mycorrhization) and soil microbial community structure (phospholipid fatty acids). Root pruning, which aimed to limit competition between tree and crop roots, led to increased soybean root production but a sharp decline in soil microbial biomass, with effects extending to the center of the cultivated alleys (20 m). Rainfall exclusion significantly reduced both microbial biomass and soybean root production in the upper soil layer (0-10 cm), while increasing mycorrhizal colonization. These results highlight that both root pruning and water availability affect soybean root traits and soil microbial communities, underlining the central role of belowground biotic dynamics in TBI system function and resilience.

Chapter 3 evaluated interactions between soybean aphids and their natural enemies across distances from tree rows under reduced precipitation. Contrary to expectations, aphid populations were lower in the rainfall exclusion treatment, which coincided with lower *SPAD* values. Natural enemy presence varied with aphid abundance and appeared to be higher in alleys benefiting from microclimate buffering, possibly due to the structural influence of the TBI system. These observations suggest that TBI may enhance natural enemy activity, creating conditions conducive to their persistence in the agroecosystem. This chapter shows how water stress alters plant physiology and, in turn, predator-prey dynamics, supporting the idea that trees in agroecosystems can facilitate biological pest control, such as that of the soybean aphid.

Keywords: agroecology, tree-based intercropping systems, microclimate, water stress, trophic interactions, soybean yield, foliar traits, root traits, mycorrhization, soil microbial communities, soybean aphids

CHAPITRE 1

Introduction générale

1.1 Contexte général

Les changements climatiques menacent la sécurité alimentaire et il est peu probable que la production de gaz à effet de serre (GES) diminue rapidement de manière significative. Les échecs globaux des accords internationaux en matière de lutte aux changements climatiques suggèrent que les pires scénarios issus des modèles climatiques pourraient se concrétiser. Les GES, en modifiant les conditions climatiques, transforment l'environnement dans lequel se développent les cultures agricoles. Dans diverses régions du monde, des diminutions de rendements des cultures ont été attribuées aux changements climatiques (Sultan *et al.*, 2018 ; Ray *et al.*, 2019 ; Vogel *et al.*, 2019 ; Zhao *et al.*, 2023). Le stress hydrique est l'une des principales causes de pertes de rendement (Gameda *et al.*, 2007). Pour assurer la sécurité alimentaire, les agroécosystèmes doivent développer leur résilience (Calzadilla *et al.*, 2013 ; Feng *et al.*, 2023 ; Grigorieva *et al.*, 2023) et, idéalement, contribuer à la lutte aux changements climatiques, en captant du carbone ou en diminuant les émissions de GES liés à la production alimentaire (Heinz *et al.*, 2024).

La résilience est un concept issu de l'écologie des systèmes, initialement défini comme la capacité d'un système à absorber des perturbations tout en maintenant ses structures et ses relations fonctionnelles, lui permettant ainsi d'amortir les effets du changement et de persister dans le temps (Holling, 1973). Cette notion se distingue de concepts apparentés tels que la résistance, qui décrit principalement la capacité d'un organisme ou d'une composante du système à limiter l'ampleur immédiate de sa réponse face à une contrainte environnementale. La résistance renvoie ainsi à la faible amplitude du changement induit par une perturbation (Grimm & Wissel, 1997 ; Pimm, 1984). La résilience, pour sa part, relève d'une propriété systémique intégrant les interactions entre composantes biotiques et abiotiques, et se manifeste par le maintien ou le rétablissement du fonctionnement global du système après une perturbation (Hodgson *et al.*, 2015 ; Walker *et al.*, 2004). Depuis sa formulation initiale, le concept de résilience a été adopté et précisé dans de nombreuses disciplines, notamment pour analyser les réponses des systèmes socio-écologiques aux perturbations environnementales (Zampieri *et al.*, 2021). Dans le contexte agricole, la résilience ne repose pas uniquement sur les caractéristiques intrinsèques des cultures, mais résulte d'un ensemble d'interactions entre les composantes biotiques et abiotiques de l'agroécosystème. Dans cette étude, la résilience est ainsi entendue comme la capacité d'une parcelle agricole à maintenir des rendements acceptables et relativement stables dans le temps, malgré les perturbations liées aux changements climatiques, en particulier la variabilité accrue des conditions hydriques (Lin, 2011 ; Ray *et al.*, 2015).

Cette conception met l'accent sur la stabilité de la production plutôt que sur la maximisation des rendements, et reconnaît que la résilience émerge de processus écologiques tels que la diversification biologique, l'amélioration de la santé et du fonctionnement des sols, ainsi que la régulation microclimatique (El Chami *et al.*, 2020 ; Grigorieva *et al.*, 2023 ; Lin, 2011). Plusieurs approches ont été développées afin de renforcer la résilience des agroécosystèmes. Parmi celles-ci figure le concept d'« agriculture intelligente face au climat » (Climate-Smart Agriculture, CSA), introduit par la FAO en 2009. La CSA repose sur l'idée que le secteur agricole est un acteur clé dans la lutte aux changements climatiques, non seulement en raison de sa forte vulnérabilité aux perturbations climatiques, mais aussi de son potentiel à contribuer activement à l'atténuation des émissions de GES. Parmi les pratiques mise de l'avant par cette approche, les systèmes agroforestiers occupent une place centrale (Ntawuruhunga, *et al.*, 2023 ; Sahoo *et al.*, 2024). Dans ce cadre, les systèmes agroforestiers sont identifiés comme des leviers majeurs pour accroître la résilience des systèmes agricoles, en agissant simultanément sur le microclimat, les sols et la biodiversité.

Les systèmes agroforestiers regroupent plusieurs pratiques associant des arbres à des cultures et/ou à des pâturages sur une même parcelle, dans une logique d'intégration spatiale et fonctionnelle. Dans les régions tempérées du monde, y compris au Canada, les haies agroforestières constituent les systèmes les plus répandus. Elles comprennent généralement une ou plusieurs rangées d'arbres, accompagnées ou non d'arbustes et de plantes herbacées. Ces aménagements agroforestiers, souvent installés en bordure des parcelles cultivées, peuvent prendre une multitude de formes selon leur fonction : protection des bandes riveraines ; brise-vent ; brise odeur, etc. Un système moins adopté, mais suscitant un intérêt grandissant, est le système agroforestier intercalaire (SAI). Celui-ci consiste en la plantation de rangées d'arbres largement espacées, permettant la culture de plantes agricoles entre les rangées. En couvrant de façon homogène l'ensemble d'une parcelle agricole, les SAI sont plus complexes à développer et à comprendre sur le plan écologique que les haies agroforestières. Cette complexité découle notamment des interactions dynamiques qui se développent entre les arbres et les cultures, tant au niveau aérien (e.g., compétition pour la lumière, modification du microclimat) qu'au niveau souterrain (e.g., compétition ou complémentarité pour l'eau et les nutriments, interactions racinaires et microbiennes). Ces interactions peuvent varier dans le temps, selon l'âge des arbres, les conditions climatiques ou la distance aux rangées d'arbres, ce qui rend leur compréhension essentielle pour optimiser les bénéfices agronomiques et environnementaux des SAI.

Les SAI modifient le microclimat, ce qui peut bénéficier aux cultures (Brandle, 2004). En réduisant la vitesse du vent et le brassage turbulent de l'air, les SAI augmentent la température de l'air durant le jour ainsi que le taux d'accumulation des unités thermiques nécessaires au développement des cultures (Brandle, 2004 ; Nuberg, 1998). La diminution de la vitesse du vent peut entraîner également une réduction de la transpiration des plantes (McNaughton, 1983) et de l'évaporation de l'eau du sol (Achima *et al.*, 2012 ;

Siriri *et al.*, 2012), ce qui améliore l'efficacité de l'utilisation de l'eau par les plantes (Davis & Normand, 1988). Par ailleurs, les SAI peuvent contribuer à l'amélioration de la santé des sols (Callo-Concha & Denich, 2014 ; Fagerholm *et al.*, 2016), notamment en favorisant la rétention d'eau par l'accumulation de matière organique (Cardinael *et al.*, 2015 ; Clivot *et al.*, 2020). Ils peuvent également accroître la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol (Cardinael *et al.*, 2015 ; Pardon *et al.*, 2017 ; Rivest *et al.*, 2013 ; Van Vooren *et al.*, 2017), tout en renforçant l'abondance, la diversité et la stabilité des communautés microbiennes (Bainard *et al.*, 2012 ; Lacombe *et al.*, 2009). Enfin, les SAI augmentent la complexité du paysage agricole, favorisant ainsi la biodiversité et, potentiellement, le contrôle biologique des ravageurs des cultures.

Dans un contexte où les changements climatiques accentuent les risques de stress hydrique et de pertes de rendement, cette thèse explore le rôle des SAI dans le renforcement de la résilience des agroécosystèmes tempérés. Le soja (*Glycine max* L.) a été choisi comme culture intercalaire afin d'analyser les mécanismes renforçant la résilience des agroécosystèmes dans un contexte de climat tempéré. Le soja est une culture largement répandue en Amérique du Nord et présente une sensibilité marquée aux variations de disponibilité en eau, notamment durant la phase reproductive (Eck *et al.*, 1987). En tant que légumineuse, il dépend d'interactions souterraines étroites avec les communautés microbiennes du sol, en particulier les rhizobiums et les champignons mycorhiziens arbusculaires, dont le fonctionnement et l'efficacité sont fortement influencés par les conditions hydriques. Le soja constitue ainsi une plante agricole modèle pertinente pour étudier simultanément les réponses physiologiques des cultures, les interactions édaphiques et les mécanismes de résilience associés aux SAI (Kunert *et al.*, 2016 ; Nasielski *et al.*, 2015). De plus, la culture du soja est associée à un ravageur majeur, le puceron du soja (*Aphis glycines*), permettant d'intégrer à l'analyse une dimension trophique directement liée à la stabilité des rendements (Reynolds *et al.*, 2007).

En s'intéressant aux interactions complexes, tant aériennes que souterraines, entre arbres et cultures, ainsi qu'à leurs effets sur le microclimat, la santé des sols et les dynamiques trophiques, ce travail vise à mieux comprendre comment les SAI peuvent être conçus et gérés pour atténuer les impacts climatiques sur les cultures (Figure 1.1)

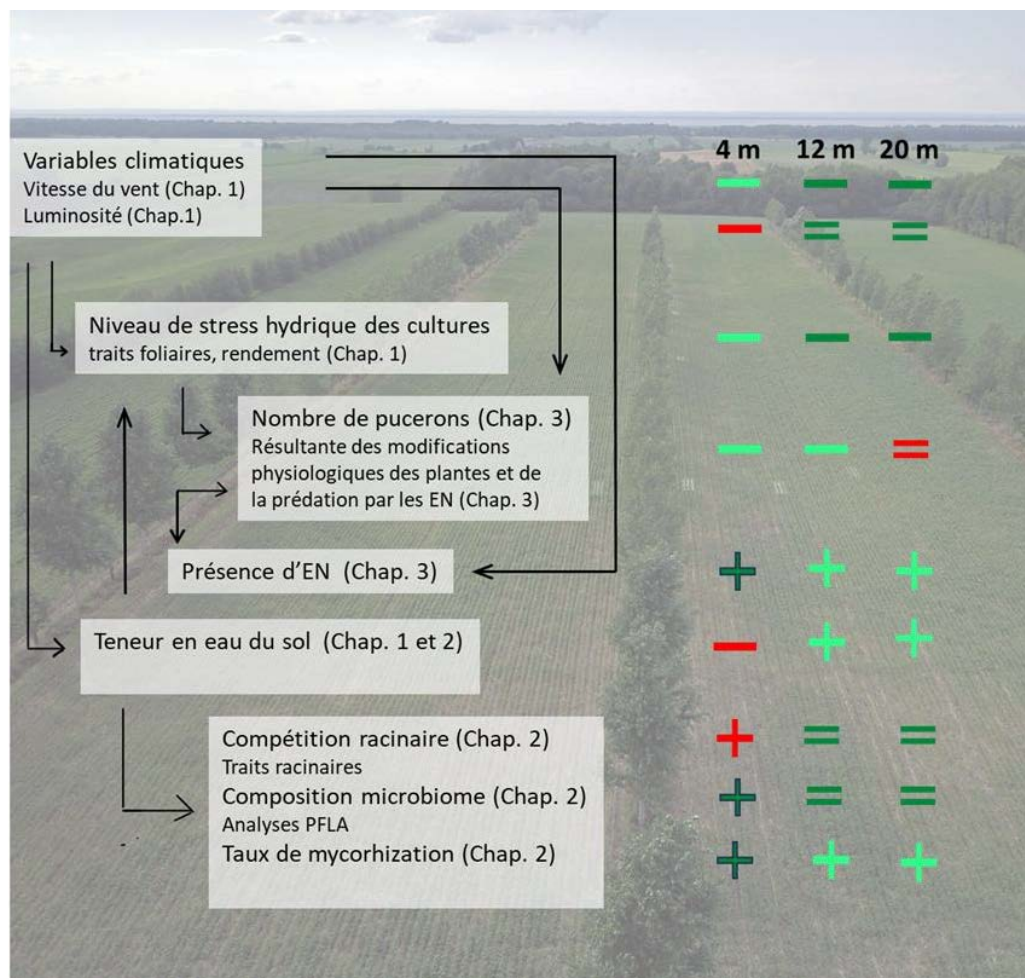


Figure 1.1 Le schéma illustre, d'une part, les interrelations entre les différentes composantes d'un système agroforestier intercalaire, les flèches indiquant la direction de l'influence exercée entre les variables. D'autre part, il représente la variation attendue de ces variables en fonction de la distance à la rangée d'arbres, comparativement à une parcelle témoin dépourvue d'arbres. Le signe « + » indique une augmentation anticipée de la valeur de la variable, le signe « - » une diminution, et le signe « = » l'absence de variation par rapport au témoin agricole. La couleur verte signale un effet potentiellement positif sur le rendement, tandis que le rouge indique un impact potentiellement négatif. Plus la couleur est foncée, plus les différences prédites par rapport au témoin agricole sont marquées. EN = ennemis naturels ; PLFA = acides gras des phospholipides.

1.1.1 Systèmes agroforestiers intercalaires, histoire et développement en climat tempéré

Pour bien situer les enjeux soulevés par cette recherche, il est essentiel de replacer les SAI dans une perspective historique et d'examiner leur développement en climat tempéré, notamment en Amérique du Nord. En climat tempéré, les premières recherches sur les SAI remontent aux années 1980-1990. Quelques initiatives pionnières incluent les parcelles établies en 1975 par le Centre pour l'agroforesterie de l'Université du Missouri aux États-Unis, en 1988 par l'Université de Guelph au Canada, et en 1995 par l'INRAE au domaine de Restinclières en France. C'est au milieu des années 1990 que la littérature scientifique sur les SAI en climat tempéré commence véritablement à se développer (Wolz & De Lucia, 2019). Les premiers travaux portaient principalement sur la productivité combinée des arbres et des cultures, la conservation des sols et la diversification économique (Garrett *et al.*, 2021 ; Gordon *et al.*, 2018).

Dans la littérature scientifique, deux principaux types de design sont identifiés soit : les SAI à rotation courte, qui associent la production de grandes cultures à celle d'arbres récoltés après 3 à 8 ans, principalement pour la biomasse. Dans ces SAI, la zone de production sylvicole s'étend généralement sur plusieurs mètres (ex. : 10 m) et comprend plusieurs rangs d'arbres (souvent des peupliers, *Populus* spp., des saules, *Salix* spp., ou des robiniers faux-acacia, *Robinia pseudoacacia* L.) densément plantés (jusqu'à 10 000 arbres/ha) (Böhm *et al.*, 2014 ; Lamerre *et al.*, 2015 ; Langhof & Schmiedgen, 2023). Également, il y a les SAI à rotation longue, où les arbres sont plantés en rangées simples, largement espacées, et récoltés après 20 à 50 ans pour la production de bois d'œuvre. Il est aussi possible d'intégrer des rotations courtes dans des SAI à rotation longue (Clinch *et al.*, 2009).

Cette thèse s'intéresse principalement aux SAI à rotation longue, bien que les recherches menées sur les rotations courtes apportent aussi des connaissances utiles sur l'impact de la présence d'arbres dans les agroécosystèmes. La majorité des études pionnières sur les SAI tempérés ont été menées sur des sites expérimentaux comportant des espacements relativement étroits entre les rangées d'arbres (8 à 15 m) (Jose *et al.*, 2004 ; Thevathasan *et al.*, 2012). Ces SAI de « première génération » ont permis de documenter rapidement les interactions arbre-culture, mais ne sont pas optimaux d'un point de vue agricole : leur productivité culturale est limitée, ils sont difficilement compatibles avec la machinerie de grande envergure, et leur adoption demeure faible chez les producteurs de grandes cultures. En outre, les études sur les SAI de première génération ont souvent été réalisées sur un seul site, sans témoin agricole (parcelle sans arbres), et avec une seule espèce d'arbre (Lovell *et al.*, 2018 ; Wolz & De Lucia, 2017). Le développement de SAI dits de « deuxième génération », intégrant une plus grande diversité d'espèces ligneuses et inspirés de la succession naturelle des forêts, constitue une innovation agroécologique. Ces nouveaux designs nécessitent d'être évalués quant à leurs effets sur le microclimat, les sols et les cultures (Wolz *et al.*, 2018).

Les recherches récentes ont permis d'évaluer l'effet de différentes caractéristiques de design, tels que : l'espacement entre les arbres, l'orientation des rangées (Rivest *et al.*, 2009b), et la forme des arbres et la densité du feuillage (Dufour *et al.*, 2019). Ces travaux ont également permis de mieux comprendre comment les interactions au sein des SAI influencent la croissance des arbres et des cultures. En général, les rendements des cultures diminuent à proximité des arbres, mais le rendement total par surface est souvent comparable à celui d'un témoin sans arbre (Majaura *et al.*, 2024 ; Swieter *et al.*, 2019 ; Swieter *et al.*, 2022), suggérant des phénomènes de facilitation, notamment dans la zone de protection (ex. entre 12 et 20 m de la rangée d'arbres dans le cas présenté à la Figure 1.1).

À partir des années 1990, le concept de service écosystémique fait son entrée dans la littérature scientifique. On commence alors à reconnaître l'importance des bénéfices que les écosystèmes fournissent aux agriculteurs grâce à leurs fonctions écologiques, tels que la pollinisation, la régulation biologique des ravageurs et le recyclage des nutriments (Altieri, 1995). Costanza (1997) est le premier à attribuer une valeur monétaire à ces services, incluant ceux utilisés dans le secteur agricole. Ce concept est désormais bien intégré dans plusieurs approches agricoles modernes, telles que l'agriculture régénérative et l'agroécologie. Ce n'est qu'à partir des années 2000 que certains services écosystémiques, notamment la séquestration du carbone, ont été intégrés dans les analyses scientifiques portant sur les systèmes agroforestiers (Montagnini & Nair, 2004). Après 2010, les recherches se sont orientées davantage vers l'étude du rôle des arbres agroforestiers dans la réduction du stress climatique. Plusieurs études ont tenté de relier les conditions climatiques locales (température et humidité de l'air, humidité du sol, évapotranspiration) aux rendements agricoles (Cardinael *et al.*, 2021 ; Jose *et al.*, 2004). Des travaux menés au Québec et en Ontario indiquent que les SAI pourraient améliorer la tolérance des cultures aux fluctuations des précipitations (Nasielski *et al.*, 2015 ; Rivest *et al.*, 2013). Plus récemment, des études ont mis en évidence une stabilité accrue des rendements à proximité des arbres lors d'épisodes climatiques extrêmes (Koch *et al.*, 2025).

En résumé, l'intérêt croissant pour les SAI repose sur leur potentiel économique, écologique et agronomique. Ces systèmes offrent une voie d'intensification durable de la production agricole, permettant d'améliorer la productivité tout en préservant la qualité des sols (Sahoo *et al.*, 2023). Leur conception vise à répondre aux exigences physiologiques des cultures tout en maintenant l'accessibilité aux pratiques mécaniques, grâce à une organisation spatiale compatible avec l'utilisation de la machinerie.

1.2 Changement climatique et enjeux agronomiques

Afin de mieux comprendre les processus à l'œuvre dans les SAI qui contribuent à renforcer la résilience des agroécosystèmes face au changement climatique, il est essentiel de bien cerner les impacts de ce dernier sur les cultures. L'augmentation des températures, la modification des régimes de précipitations et la fréquence

accrue des événements météorologiques extrêmes modifient l'environnement dans lequel les cultures se développent. Ces perturbations ont des répercussions sur la physiologie des plantes cultivées, sur la disponibilité des ressources, ainsi que sur leurs interactions avec les ravageurs et les maladies. Les impacts des changements climatiques varient selon les régions, voire selon les parcelles agricoles. Dans cette introduction, nous nous concentrons sur la région du nord-est de l'Amérique du Nord, et plus particulièrement sur le sud-est du Canada.

1.2.1 Modifications mesurées et modélisées des variables climatiques

Pour la zone du nord-est de l'Amérique du Nord, les projections climatiques indiquent une augmentation des températures moyennes et du nombre de journées très chaudes (plus de 35 °C) (Hatfield, 2011 ; Ouranos, 2015). Selon les modèles prédictifs, l'élévation des températures de l'air pourrait varier de 2 à 4 °C dans la région de la vallée du golfe du Saint-Laurent entre 2041 et 2070 (Ouranos, 2015). Pour le sud du Québec, on prévoit une diminution d'environ deux jours de grand froid (-25 °C) par année, ainsi qu'un avancement des crues printanières de 9 à 14 jours d'ici 2050. Le volume de ces crues devrait être réduit, en raison d'une diminution de l'accumulation de neige. En revanche, on prévoit une augmentation de crues automnales et estivales. Pour les cultures agricoles, l'augmentation des températures entraînera une modification de la saison de croissance.

Les précipitations seraient plus abondantes annuellement, mais un allongement de la durée des épisodes de sécheresse, particulièrement en été, est à prévoir. Pour certaines régions en climat tempéré, on anticipe une forte probabilité d'augmentation de la fréquence des fortes pluies, une diminution des précipitations sous forme de verglas et de neige, et donc une hausse des précipitations liquides en hiver ainsi qu'au printemps (Ouranos, 2015). Parallèlement, des recherches récentes démontrent l'importance des cyclones extratropicaux dans les régimes des précipitations au Canada. Une modification de l'activité de ces tempêtes aurait des répercussions importantes sur les activités agricoles (Basu & Sauchyn, 2023). Ces tempêtes constituent l'une des principales sources de précipitations au pays. Les recherches de Basu & Sauchyn (2023) projettent une diminution du nombre de tempêtes touchant l'est du Canada, mais celles-ci seraient plus longues et plus intenses.

En résumé, pour le sud du Québec, nous devons nous attendre à une augmentation des températures et une augmentation du stress hydrique en été. À cela s'ajoute une intensification des événements météorologiques extrêmes et une hausse de leur imprévisibilité. Dans le cadre de cette thèse, les effets des changements climatiques ont été simulés en utilisant un dispositif de restriction de la pluie. Plusieurs techniques permettent de restreindre la pluie en champ sur des petites parcelles expérimentales, chacune présentant des avantages et des contraintes (Bachakdjian *et al.*, 2024). Parmi ces méthodes, l'utilisation de gouttières pour

intercepter une partie des précipitations constitue une solution particulièrement adaptée à notre étude. En effet, les gouttières sont peu coûteuses à installer et à entretenir comparativement à d'autres dispositifs tels que les toiles suspendues ou les abris rigides. Elles offrent ainsi l'avantage de pouvoir couvrir simultanément plusieurs unités expérimentales, ce qui maximise l'efficacité du dispositif tout en minimisant l'effort de mise en place et la perturbation du milieu.

1.2.2 Enjeux agronomiques

La photosynthèse est le processus clé à optimiser dans une parcelle agricole pour atteindre un rendement optimal et elle dépend fortement des conditions climatiques. En résumé, ce processus repose sur le rayonnement solaire, ainsi que sur un apport suffisant en eau et en éléments nutritifs. L'absorption de l'eau par les plantes est rendue possible grâce à l'ouverture des stomates permettant les échanges avec l'atmosphère. Pendant que l'eau monte dans la plante et s'évapore par les stomates, ceux-ci permettent aussi l'entrée du CO₂ atmosphérique nécessaire à la photosynthèse. Le taux de transpiration dépend de plusieurs facteurs environnementaux. Plus l'humidité de l'air est élevée, moins la transpiration est élevée (Boyer, 1996). La température des feuilles influence également ce processus : plus une feuille est chaude, plus la transpiration est rapide. L'eau perdue par transpiration provient de la réserve d'eau disponible dans le sol ; ainsi, un sol ayant une capacité de rétention élevée permet une évapotranspiration plus soutenue en fournissant davantage d'eau à la plante.

L'augmentation de la fréquence des vagues de chaleur extrême entraîne une diminution marquée du rendement des cultures (Zhu & Troy, 2018). Les épisodes récurrents de stress hydrique et thermique compromettent la productivité photosynthétique des plantes agricoles, entraînant une réduction de leur croissance tant végétative que reproductive (Challinor *et al.*, 2014). Même les cultures de type C4, comme le maïs, reconnues pour leur efficacité hydrique supérieure, demeurent vulnérables au stress hydrique, particulièrement au stade de la pollinisation (Hawkins *et al.*, 2013 ; Urban *et al.*, 2012). Pour pallier au stress hydriques, l'utilisation de systèmes d'irrigation est en expansion (Porter *et al.*, 2014). Toutefois, au sein de la communauté scientifique, nombreuses sont les personnes qui s'interrogent sur l'acceptabilité sociale de cette pratique, soulevant des questionnements quant à sa durabilité et son intégration dans des systèmes agricoles respectueux de l'environnement.

La disponibilité des ressources souterraines dépend en grande partie de la capacité du sol à les retenir, une propriété étroitement liée à sa structure et à son état de santé. L'épaisseur de la couche arable constitue à cet égard un bon indicateur. Si l'augmentation des rendements au cours des dernières décennies a été rendue possible par l'intensification des pratiques agricoles et l'adoption de nouvelles technologies, elle a également contribué à la dégradation des sols (Baumhardt *et al.*, 2015). L'érosion éolienne et hydrique

emporte des éléments clés de la fertilité, notamment la matière organique et l'argile (Lal, 2020 ; Pretty et al., 2010), et représente la principale cause de perte de matière organique (Brevik, 2022). Ce processus est amplifié par les changements climatiques, qui accentuent à la fois l'érosion et la décomposition accélérée de la matière organique (Eekhout & de Vente, 2022). L'intensification des événements climatiques extrêmes contribue non seulement à l'érosion, mais aussi à la compaction des sols. Ces sols dégradés nécessitent généralement plus d'intrants pour atteindre des rendements satisfaisants, ce qui augmente la fréquence des passages de machinerie. Cette intensification des interventions mécaniques accroît à son tour les risques de compaction et de contamination des cours d'eau par ruissellement ou lessivage.

Les modifications du climat pourraient favoriser une augmentation de la densité des populations de ravageurs, un accroissement du nombre de générations annuelles, une extension de l'aire de distribution des espèces et une amélioration de leur survie hivernale. Par ailleurs, l'augmentation du CO₂ atmosphérique pourrait entraîner une diminution de la production par les plantes de composés de défense à base d'azote. Le taux d'herbivorie pourrait également s'accroître, les ravageurs ayant besoin d'azote : si les tissus des plantes présentent une teneur accrue en carbone, ces derniers devront en consommer davantage pour combler leurs besoins en azote (Gagnon *et al.*, 2011). Les relations entre plantes et agents pathogènes seront également perturbées par les changements climatiques.

1.3 Les services écosystémiques offerts par les SAI et la résilience des cultures face aux changements climatiques

Les services écosystémiques offerts par les SAI en climat tempéré ont fait l'objet de plusieurs revues de littérature. Nous savons que les SAI créent des microclimats qui modifient l'environnement de croissance des cultures et le bilan hydrique d'une parcelle (Jacobs *et al.*, 2023). De plus, la présence d'arbres dans l'agroécosystème améliore la santé des sols, leur capacité de rétention d'eau et la disponibilité des éléments nutritifs (Rolo *et al.*, 2023). Par ailleurs, les SAI diversifient les niches écologiques au sein de l'agroécosystème, ce qui peut avoir des répercussions sur les interactions entre plantes, arthropodes et champignons. Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéressons aux services écosystémiques offerts par les SAI et aux modifications des interactions qui sont des atouts pour assurer la stabilité des rendements dans un climat futur.

1.3.1 Conditions microclimatiques et physiologie des plantes au sein d'un SAI

Dans les SAI, les cultures sont soumises à différentes conditions microclimatiques en fonction de la distance à la rangée d'arbres (Jacobs *et al.*, 2022 ; Kanzler *et al.*, 2019 ; Reynolds *et al.*, 2007). Les rangées d'arbres

modulent la lumière disponible, la vitesse du vent, la température de l'air et l'humidité relative de l'air, ce qui influence à la fois le taux de transpiration des cultures et leur efficacité à utiliser l'eau.

La zone de transition correspond à l'espace proche de la rangée d'arbres (ex. 4 m dans le cas présenté à la Figure 1.1) où l'on observe généralement une température plus basse, une vitesse de vent réduite, une humidité relative plus élevée et une disponibilité de la lumière plus faible, comparativement à un témoin agricole. Dans cette zone du SAI, la diminution du rayonnement photosynthétiquement actif peut affecter négativement le rendement des cultures, mais seulement dans une bande restreinte des allées cultivées, correspondant à environ la moitié de la hauteur des arbres (Bouttier *et al.*, 2014 ; Carrier *et al.*, 2019 ; Peng *et al.*, 2015 ; Rivest *et al.*, 2009). Cette bande est en fait plus étroite que la zone ombragée au sol (à l'échelle de toute la période du jour). En effet, chaque culture présente un seuil de saturation photosynthétique limitant son efficacité à utiliser la lumière. Par exemple, les plantes en voie C3 atteignent ce seuil à environ 50 % du rayonnement solaire maximal à midi, tandis que les plantes C4 peuvent utiliser jusqu'à 100 % de ce rayonnement (Reynolds *et al.*, 2007). Certaines cultures, surtout les C3, peuvent donc tolérer une certaine quantité d'ombre sans diminution de rendement. L'ombre partielle projetée par les arbres réduit la température de l'air et du sol, tout en augmentant l'humidité relative, ce qui atténue les effets des vagues de chaleur sur les cultures (Reyes *et al.*, 2021). Ces conditions microclimatiques favorables permettent le maintien de la photosynthèse, notamment en limitant la fermeture stomatique induite par le stress hydrique et thermique (Jose *et al.*, 2004). Plusieurs études ont également montré que les SAI peuvent réduire l'évapotranspiration des cultures, tout en augmentant l'efficacité d'utilisation de l'eau, contribuant ainsi à une meilleure stabilité physiologique et à une résilience accrue face aux changements climatiques (Cardinael *et al.*, 2021 ; Rolo *et al.*, 2023).

L'utilisation de la lumière par les plantes doit être étudiée et mise en relation avec tous les autres facteurs influençant la photosynthèse. Le processus de transpiration est notamment influencé par la température, l'humidité de l'air et la vitesse du vent. Une élévation de la température ou une intensification du vent entraîne une hausse de la transpiration, ce qui oblige la plante à puiser davantage d'eau dans le sol. Ce processus n'est possible que si l'eau est disponible dans le sol. En situation de stress hydrique, Ghassemi-Golezani *et al.* (2013) ont observé que les rendements du soya n'étaient pas affectés par une réduction de 35 % de la luminosité. Dans le contexte des changements climatiques, une gestion appropriée de l'ombrage pourrait ainsi atténuer les risques thermiques tout en ayant des effets bénéfiques sur d'autres variables influençant la transpiration et la photosynthèse (Jacobs *et al.*, 2022).

Les conditions microclimatiques qui prévalent dans la large zone de protection, située entre la zone de transition et le centre des allées, se caractérisent par une diminution de l'évapotranspiration, une atténuation des fluctuations thermiques, une réduction de la vitesse du vent et un très faible taux d'ombrage. Ces modifications contribuent à une utilisation plus efficace de l'eau par les cultures, renforçant ainsi leur résilience face aux changements climatiques. Cependant, les interactions entre les arbres et les cultures dans cette zone de protection, ainsi que leurs effets sur la performance des cultures dans un climat futur, demeurent peu documentés. Par exemple, il est possible que les plants situés dans cette zone soient affectés par l'augmentation des températures. Des facteurs tels que l'espèce d'arbre, l'espacement entre les rangées et l'âge des plantations influencent également les conditions microclimatiques locales. Une meilleure compréhension du fonctionnement écologique des SAI permettrait donc de concevoir des aménagements plus performants pour relever les défis climatiques futurs.

Pour évaluer les effets de ces microclimats sur le niveau de stress des cultures, l'analyse de certains traits foliaires peut s'avérer très informative. La teneur relative en eau (TRE) est notamment un bon indicateur de stress hydrique (Dong *et al.*, 2019). La surface foliaire spécifique (SFS) est un autre indicateur : en situation de sécheresse, une diminution de la SFS est souvent observée, ce qui traduit une production de feuilles plus épaisses et plus résistantes à la dessiccation (Buezo *et al.*, 2019). D'autres variables telles que la surface foliaire totale et la teneur en matière sèche apportent également des informations importantes sur l'état hydrique de la plante. Ces modifications morpho-physiologiques constituent des réponses d'acclimatation des plantes à leur environnement. En contexte de stress hydrique, les cultures devraient présenter une réduction de la surface foliaire, une augmentation de la teneur en matière sèche, ainsi que des changements dans la TRE et la SFS. L'ombre et la disponibilité en eau interagissent donc pour influencer ces traits, lesquels peuvent être mesurés conjointement aux variables de rendement pour mieux caractériser l'ampleur du stress subi par les plantes.

Le deuxième chapitre de cette thèse présente les résultats de notre étude qui s'intéresse aux microclimats et aux interactions aériennes entre les arbres et les cultures dans un SAI en situation de diminution de la pluie.

1.3.2 Interactions écologiques souterraines

Dans le troisième chapitre de cette thèse, nous examinons comment les interactions racinaires et microbiennes varient en fonction de la position des cultures dans le SAI, en particulier entre la zone de compétition (proche des arbres) et la zone de protection (plus éloignée). En combinant des approches morphologiques et microbiologiques (par exemple, l'analyse de la biomasse et de la structure des

communautés microbiennes du sol), notre objectif est de mieux comprendre le rôle des interactions souterraines dans la résilience des cultures face à la réduction des précipitations.

Il est bien établi que plus un agroécosystème est diversifié sur le plan végétal, plus la biomasse et la diversité microbienne du sol tendent à augmenter (Eisenhauer *et al.*, 2017), ce qui favorise la résilience des sols face aux stress environnementaux (Cornell *et al.*, 2022). Les arbres jouent un rôle crucial dans le cycle des éléments nutritifs, notamment en absorbant des nutriments dans les couches profondes du sol et en les redistribuant d'abord dans l'horizon superficiel via la chute des feuilles et l'activité rhizosphérique, un processus connu sous le nom de pompe à nutriments (Isaac & Borden, 2019 ; Rivest *et al.*, 2013).

La diversité des apports de matière organique (racines fines mortes, exsudats racinaires, litière aérienne) dans les SAI favorise une minéralisation plus stable, essentielle à la résilience des cultures en période de stress climatique. De plus, les systèmes racinaires profonds des arbres contribuent à la structuration du sol en améliorant sa porosité, la stabilité des agrégats, et la résistance à l'érosion (Brandle *et al.*, 2004 ; Nair, 2011). Ces racines peuvent également faciliter la remontée de l'eau depuis les horizons profonds vers la surface, rendant cette eau partiellement disponible aux cultures, un phénomène appelé ascenseur hydraulique (Burgess *et al.* 2001). Les bandes arborées augmentent aussi l'infiltration de l'eau, particulièrement à proximité des rangées d'arbres (Tsonkova *et al.*, 2012). À l'instar des microclimats, les modifications des propriétés biologiques, chimiques et physiques du sol suivent un gradient spatial selon la distance à la rangée (Beule *et al.*, 2021a) et les caractéristiques propres aux espèces d'arbres (Bouttier *et al.*, 2014).

Les recherches récentes ont permis d'améliorer notre compréhension des effets des SAI sur les conditions microclimatiques et les propriétés physico-chimiques des sols (Jacobs *et al.*, 2022 ; Rolo *et al.*, 2023). En revanche, les mécanismes souterrains par lesquels les SAI influencent la croissance des cultures et leurs interactions avec les communautés microbiennes restent encore peu documentés, en particulier dans des contextes de stress hydrique. Pourtant, ces interactions sont déterminantes pour la résilience globale des agroécosystèmes.

Les traits racinaires des cultures, comme ceux du soja, notamment la production de racines fines, la longueur spécifique des racines, et la densité racinaire, fournissent des indications précieuses sur leurs stratégies d'acquisition et de conservation des ressources (Bardgett & van der Putten, 2014 ; Fenta *et al.*, 2014 ; Franco *et al.*, 2011). Ces traits constituent des indicateurs fonctionnels particulièrement utiles pour

analyser les réponses des cultures aux gradients d'interactions arbres-cultures, notamment en fonction de la distance à la rangée d'arbres.

Les communautés microbiennes du sol, incluant les mycorhizes et les bactéries symbiotiques comme les rhizobiums, sont essentielles au fonctionnement des sols et à la tolérance des cultures au stress abiotique. Leur composition et leur activité sont sensibles aux variations de conditions hydriques et à la structure végétale environnante (Aliasgharзад *et al.*, 2006 ; Gr mberg *et al.*, 2015 ; Marinkovic *et al.*, 2019). En période de sécheresse, la réduction de l'activité microbienne peut entraîner une réorganisation des communautés vers des assemblages plus résistants, mais potentiellement moins fonctionnels (Oram *et al.*, 2025). Toutefois, certaines de ces symbioses, notamment avec les rhizobiums, peuvent activer des mécanismes de défense chez les cultures et atténuer les effets du stress hydrique (Marinkovic *et al.*, 2019 ; Nader *et al.*, 2024).

Dans un contexte agroforestier, la dynamique racinaire des cultures est également influencée par la proximité des arbres. La biomasse racinaire des cultures augmente généralement avec l'éloignement de la rangée, en réponse à une moindre compétition pour l'eau et les nutriments (Duan *et al.*, 2019 ; Mulia & Dupraz, 2006 ; Wang *et al.*, 2014). Lorsque cette compétition n'est pas atténuée par des pratiques comme le cernage racinaire ou l'irrigation, les cultures tendent à développer leurs racines en profondeur pour accéder à des réserves hydriques plus stables (Kunert *et al.*, 2016 ; Van Noordwijk & Purnomosidhi, 1996 ; Van Noordwijk *et al.*, 2015). À mesure que le SAI se développe et modifie progressivement les conditions microclimatiques et les propriétés du sol, des changements progressifs dans la structure des communautés microbiennes peuvent être observés (Beule & Karlovsky, 2021 ; Cornell *et al.*, 2022), d'abord au niveau des rangées d'arbres, puis graduellement vers le centre des allées (Beule *et al.*, 2020 ; D'Herville *et al.*, 2021 ; Guillot *et al.*, 2021 ; Unger *et al.*, 2013).

1.3.3 Biodiversité et contrôle des ravageurs au sein d'un SAI

Le contrôle biologique est un service écosystémique rendu par la biodiversité (Brévault & Clouvel, 2019). Il tend à s'intensifier avec la complexité du paysage (Bianchi *et al.*, 2006 ; Shackelford *et al.*, 2013), car les paysages complexes ont une plus grande probabilité d'offrir des habitats diversifiés pour les ennemis naturels, assurant ainsi leur présence continue et leur dispersion dans l'espace (Mazzi & Dorn, 2012). Concrètement, ces paysages offrent une végétation plus variée, qui procure les ressources nécessaires à la survie des parasitoïdes et des prédateurs (Landis *et al.*, 2000 ; Thies & Tschardtke, 1999 ; Tschardtke *et al.*, 2007). L'efficacité du contrôle biologique dépend notamment de la persistance des ennemis naturels dans

l'environnement, de leur réponse numérique, ainsi que de leur mobilité dans la matrice paysagère (Tscharntke *et al.*, 2007).

Dans ce contexte, les arbres jouent un rôle crucial en tant qu'habitats pour une diversité d'organismes utiles contribuant à la régulation naturelle des ravageurs agricoles. La complexification de l'environnement induite par la présence d'arbres favorise la présence de prédateurs et parasitoïdes du puceron du soya (*Aphis glycines* Matsumura), notamment les coccinelles (*Coccinellidae*), les syrphes (*Syrphidae*), et certaines guêpes parasitoïdes (Burel & Baudry, 2005 ; Landis *et al.*, 2000). La proximité de refuges arborés augmente la persistance et l'abondance de ces auxiliaires dans les champs, réduisant ainsi la nécessité de recourir à des pesticides chimiques. Certaines études ont démontré une baisse significative des populations de pucerons dans les SAI comparativement aux parcelles cultivées sans arbres (Gardiner *et al.*, 2009 ; Sagolla *et al.* 2025).

Le troisième chapitre de cette thèse explore les interactions entre les populations de pucerons du soya et leurs ennemis naturels dans un SAI soumis à un traitement de réduction des précipitations. Le puceron du soya est un ravageur majeur pouvant engendrer d'importantes pertes économiques (Hartman *et al.*, 2011 ; Ragsdale *et al.*, 2007). Cependant, les effets du stress hydrique sur sa dynamique sont ambigus, car ce stress influence à la fois la disponibilité et la qualité nutritionnelle de la sève du phloème, principale source d'alimentation des pucerons (Huberty & Denno, 2004 ; Guo *et al.*, 2016).

En laboratoire, certaines études n'ont observé aucun effet du stress hydrique sur la taille des colonies (Nachappa, 2016), tandis qu'en conditions réelles, les résultats varient : certaines études rapportent une augmentation de leur abondance (Khan *et al.*, 2010 ; Labrie, 2009), tandis que d'autres signalent une réduction (McVean & Dixon, 2001). Ces effets contrastés s'expliquent probablement par des interactions complexes entre la turgescence des tissus végétaux, l'accès au phloème, et les variations de la concentration en composés azotés (Bernays & Chapman, 1994).

L'analyse de la composition des colonies, notamment la taille moyenne des individus et la proportion de formes ailées, peut fournir des indices sur les facteurs qui influencent leur développement. Une taille moyenne élevée suggère une bonne qualité nutritionnelle de la plante (effets bottom-up positifs), tandis qu'une forte proportion de formes ailées peut indiquer une réponse au stress, à la densité, ou à une détérioration de l'hôte (Rios Martinez & Costamagna, 2018).

Afin de bien comprendre les relations présentes au sein d'un SAI, il est important de connaître les caractéristiques du site expérimental ainsi que les aspects liés à la régie culturale. Le site d'étude est situé dans la municipalité de Baie-du-Febvre, dans l'écorégion des basses-terres du fleuve Saint-Laurent, au Canada (46°08' N, 72°40' O, 30 m d'altitude). Le sol est un loam sablo-argileux (66 % de sable, 11 % d'argile), avec un pH mesuré à l'eau de 6,4 durant les saisons d'expérimentation. La nappe phréatique du champ est maintenue hors de la zone de culture grâce à un système de drainage souterrain. Le climat régional se caractérise par une température annuelle moyenne de 5,3 °C et des précipitations annuelles moyennes de 924 mm (Environnement et Changement climatique Canada, 2024). La parcelle est gérée en semis direct, une pratique de conservation des sols définie par l'absence de travail du sol, les semis étant effectués directement dans les résidus des cultures précédentes. Dans ce contexte, l'utilisation du cernage racinaire est particulièrement pertinente, puisque les racines des arbres n'ont jamais été perturbées par le passage de la machinerie agricole, ce qui permet d'isoler plus finement les interactions souterraines entre arbres, cultures et sol..

Le soya (*Glycine max* L.) a été retenu comme culture intercalaire, car il répond à trois objectifs centraux de cette thèse. Premièrement, sur le plan physiologique, le soya présente une sensibilité marquée aux variations de la disponibilité en eau, particulièrement au cours de la phase reproductive. Cette caractéristique permet de tester l'hypothèse d'une modulation des réponses au déficit hydrique le long d'un gradient de distance aux rangées d'arbres (Eck *et al.*, 1987). Deuxièmement, sur le plan édaphique, en tant que légumineuse, le soya mobilise des symbioses souterraines, notamment la nodulation, avec les rhizobiums, dont le fonctionnement est influencé par les conditions hydriques et la compétition racinaire. Il constitue ainsi un modèle pertinent pour analyser conjointement les traits racinaires et la dynamique des communautés microbiennes du sol (Aliasgharзад *et al.*, 2006 ; Gr mberg *et al.*, 2015 ; Kunert *et al.*, 2016). Troisièmement, sur le plan trophique, la culture du soya permet d'intégrer un ravageur majeur, le puceron du soya (*Aphis glycines*), dont la dynamique dépend à la fois du microclimat et de l'état hydrique de l'hôte, ouvrant la voie à une analyse intégrée des effets "bottom-up" et "top-down" en contexte agroforestier (Guo *et al.*, 2016 ; Huberty & Denno, 2004 ; Reynolds *et al.*, 2007).

Dans cette thèse, nous distinguons le déficit hydrique du stress hydrique. Le déficit hydrique renvoie à une condition du sol caractérisée par une diminution de l'eau disponible pour la plante, tandis que le stress hydrique correspond à la réponse biologique de la plante lorsque cette disponibilité devient limitante, se traduisant notamment par une fermeture stomatique, une baisse de la photosynthèse et des ajustements morphologiques et physiologiques. Un déficit hydrique peut ainsi être présent sans provoquer immédiatement un stress mesurable, selon l'espèce, le stade phénologique et la capacité d'acclimatation; à

l'inverse, un stress hydrique implique nécessairement une contrainte de disponibilité en eau (Boyer, 1996). Dans nos expériences, l'interception d'environ 50 % des précipitations entre les stades R1 et R7 du soya vise à imposer un déficit hydrique du sol au cours d'une fenêtre phénologique déterminante pour l'établissement du rendement. Les mesures de traits foliaires, racinaires, microbiens et trophiques permettent quant à elles de caractériser la réponse de la culture à ce déficit et d'en évaluer les conséquences agronomiques.

1.4 Objectifs et hypothèses

L'objectif général de cette thèse de doctorat est d'évaluer le potentiel des SAI à renforcer la résilience des cultures face aux changements climatiques. L'expérimentation a été réalisée à trois distances de la rangée d'arbres (4, 12 et 20 m) dans un SAI établi depuis 6 à 8 ans, composé de 50 arbres ha⁻¹ (espacement de 5 x 40 m, 50 % en feuillus nobles et 50 % de peupliers) et d'une culture intercalaire de soya. Pour simuler une diminution de la disponibilité estivale en eau dans le sol, un effet probable du changement climatique, des gouttières ont été installées, durant deux saisons de croissance, dans les entre-rangs de la culture de soya, de manière à intercepter environ 50 % des précipitations naturelles entre les stades R1 et R7 du développement du soya. Par ailleurs, afin d'étudier l'impact de la compétition racinaire, un traitement de cernage des racines des arbres (à 2,5 m de la rangée d'arbres, à l'aide d'une dent de sous-soleuse, jusqu'à une profondeur de 60 cm) a été testé. Trois grands axes d'interactions ont été explorés, correspondant aux trois chapitres de cette thèse : les interactions aériennes, les interactions souterraines, et les interactions entre les plantes, les ravageurs et leurs ennemis naturels.

Le chapitre 2 vise à évaluer la performance du soya (traits foliaires et rendement) en SAI dans un contexte de déficit hydrique. Nous faisons l'hypothèse que le SAI induit à la fois des effets positifs (près du centre de l'allée) et négatifs (près des arbres) sur la performance du soya, effets qui seraient amplifiés en condition de limitation en eau. Un deuxième objectif consiste à évaluer l'effet du cernage des racines des arbres sur la performance du soya, avec l'hypothèse que celui-ci améliore la performance du soya à proximité des rangées d'arbres, en particulier sous contrainte hydrique.

Le chapitre 3 examine les effets conjoints de l'interception partielle des précipitations et du cernage racinaire sur les traits racinaires du soya et sur la structure des communautés microbiennes du sol, à différentes distances de la rangée d'arbres. Nous avons émis l'hypothèse que l'effet du cernage racinaire sur les traits racinaires seront plus marqués à proximité des arbres (4 m) et sous traitement d'interception des

précipitations. Par ailleurs, nous anticipons une augmentation de l'abondance microbienne et une modification de la structure des communautés à proximité des rangées d'arbres sous les conditions de déficit hydrique.

Enfin, le chapitre 4 évalue les effets d'une réduction des précipitations sur la dynamique des populations de pucerons du soya et de leurs ennemis naturels dans un SAI, à différentes distances de la rangée d'arbres, ainsi que dans une parcelle de soya témoin sans arbre. Deux hypothèses sont testées. La première est que le déficit hydrique induit par l'interception de la pluie et la présence de rangées d'arbres provoquent des modifications physiologiques chez les plants de soya, qui à leur tour influencent les pucerons et leurs colonies. La seconde est que la présence des rangées d'arbres modifie le microclimat et la structure de l'habitat, influençant ainsi les interactions trophiques entre pucerons et leurs ennemis naturels, en comparaison avec le témoin agricole.

Les trois chapitres de recherche de cette thèse explorent des facettes complémentaires de la réponse des SAI aux stress abiotiques, en liant les dimensions physiologiques, édaphiques et trophiques. Pris ensemble, ils permettent de mieux comprendre comment les interactions entre les composantes du système, soit les arbres, les cultures, le sol, le microclimat et les organismes, influencent la résilience et la performance des agroécosystèmes dans un contexte de changement climatique. Une caractérisation fine des conditions microclimatiques propres aux SAI permet d'éclairer les réponses physiologiques des cultures soumises à une diminution des précipitations, à différentes distances de la rangée d'arbres. L'intégration de données sur les traits foliaires et racinaires, la biomasse de différents groupes microbiens du sol, le taux de mycorhization des racines, le nombre de nodules ainsi que la dynamique des populations de pucerons, offre une compréhension intégrée des interactions biotiques et abiotiques à l'œuvre dans ces systèmes. Cette approche permet de mieux cerner les mécanismes contribuant à la résilience des cultures dans ces systèmes. Enfin, cette recherche apporte des connaissances inédites sur la zone de protection des cultures, une composante encore peu documentée dans la littérature scientifique.

Les sections suivantes présentent les trois chapitres de recherche, chacun rédigé sous la forme d'un article scientifique. Ils sont suivis d'une conclusion générale (chapitre 5) qui établit les liens entre ces chapitres, tout en discutant des limites de l'étude ainsi que des perspectives pour de futures recherches.

1.5 Références

- Achim, E., Manea, G., Vijulie, I., & Cocos, O. (2012). Ecological reconstruction of the plain areas prone to climate aridity through forest protection belts. Case study: Dăbuleni town, Oltenia Plain, Romania. *Procedia Environmental Sciences*, 14, 154–163.
- Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M.R., & Salimi, G. (2006). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. *Biologia*, 61(Suppl 19), S324–S328.
- Altieri, M.A., & Nicholls, C.I. (2004). Effects of agroforestry systems on the ecology and management of insect pest populations. In: Gurr, G., Wratten, S.D., Altieri, M.A. (eds) *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. CSIRO, Collingwood. pp. 143–155.
- Altieri, M.A. (1995). *Agroecology: The scientific basis of alternative agriculture*. West View Press, Boulder.
- Bachakdjian, L., Blanchet, G., Gosme, M., Bourdoncle, J-F., & Dupraz, C. (2024). Drought field experiments: how to adapt rainout shelters to agroforestry *Agroforestry Systems*, 98, 3287–3301.
- Bainard, L.D., Koch, A.M., Gordon, A.M., & Klironomos, J.N. (2012). Temporal and compositional differences of arbuscular mycorrhizal fungal communities in conventional monocropping and tree-based intercropping systems. *Soil Biology & Biochemistry*, 45, 172–180.
- Bardgett, R.D., & van der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.
- Basu, S., & Sauchyn, D. (2023). Winter storm activity across Canada at the end of the century: A CMIP5 multi-model projection. *Atmosphere-Ocean* 62(2), 183–191.
- Baumhardt, R.L., Stewart, B.A., & Sainju, U.M. (2015). North American soil degradation: Processes, practices, and mitigating strategies. *Sustainability* 7(3), 2936–2960.
- Beule, L., Arndt, M., & Karlovsky, P. (2021a). Relative abundances of species or sequence variants can be misleading: Soil fungal communities as an example. *Microorganisms*, 9(3), 1–18.
- Beule, L., & Karlovsky, P. (2021b). Early response of soil fungal communities to the conversion of monoculture cropland to a temperate agroforestry system. *PeerJ*, 9, e12236.
- Beule, L., Lehtsaar, E., Corre, M.D., Schmidt, M., Veldkamp, E., & Karlovsky, P. (2020). Poplar rows in temperate agroforestry croplands promote bacteria, fungi, and denitrification genes in soils. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3108.
- Bernays, E.A., & Chapman, R.E. (1994). *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. 1st edition. London: Chapman & Hall.

- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of Royal Society B*, 273, 1715–17.
- Böhm, C., Kanzler, M., & Freese, D. (2014). Wind speed reductions as influenced by woody hedgerows grown for biomass in short rotation alley cropping systems in Germany. *Agroforestry Systems*, 88, 579–591.
- Bouttier, L., Paquette, A., Messier, C., Rivest, D., Olivier, A., & Cogliastro, A. (2014). Vertical root separation and light interception in a temperate tree-based intercropping system of Eastern Canada. *Agroforestry Systems*, 88(4), 693–706.
- Boyer, J.S. (1996). Advances in Drought Tolerance in Plants. *Advances in Agronomy*, 56, 187–218.
- Brandle, J.R., Hodges, L., & Zhou, W.H. (2004). Windbreaks in North American agricultural systems. *Agroforestry Systems* 61, 65–78.
- Brévault, T., & Clouvel, P. (2019). Pest management: Reconciling farming practices and natural regulations. *Crop Protection*, 115, 1–6.
- Brevik, E.C. (2022). Agricultural land degradation in the United States of America. In: Pereira, P., Muñoz-Rojas, M., Bogunovic, I. and Zhao, W. (eds), *Impact of Agriculture on Soil Degradation I: Perspectives from Africa, Asia, America and Oceania*. Cham: Springer International Publishing. pp. 363–391.
- Buezo, J., Sanz-Saez, Á., Moran, J.F., Soba, D., Aranjuelo, I., & Esteban, R. (2019). Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. *Physiologia Plantarum*, 166(1), 88–104.
- Burgess, S.S.O., Adams, M.A., Turner, N.C., White, D.A., & Ong, C.K. (2001). Tree roots: Conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 126(2), 158–165.
- Burel, F., & Baudry, J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Éditions Tec & Doc. 360 p. ISBN 978-2-7430-0305-0.
- Callo-Concha, D., & Denich, M. (2014). A participatory framework to assess multifunctional land-use systems with multicriteria and multivariate analyses: A case study on agrobiodiversity of agroforestry systems in Tomé Açu Brazil. *Change Adaptation Socioecol. Syst.* 1, 40–50.
- Calzadilla, A., Rehdanz, K., Betts, R., Falloon, P., Wiltshire, A., & Tol, R.S.J. (2013). Climate change impacts on global agriculture. *Climatic Change*, 120, 357–374.
- Cardinael, R., Cadisch, G., Gosme, M., Oelbermann, M., & Van Noordwijk, M. (2021). Climate change mitigation and adaptation in agriculture: Why agroforestry should be part of the solution. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107555.

- Cardinael, R. Mao, Z., Prieto, I., Stokes, A. Dupraz, C., Kim, J.H., & Jourdan, C. (2015). Competition with winter crops induces deeper rooting of walnut trees in a Mediterranean alley cropping agroforestry system. *Plant & Soil*, 391(1), 219–235.
- Carrier, M., Rhéaume Gonzalez, F.-A., Cogliastro, A., Olivier, A., Vanasse, A., & Rivest, D. (2019). Light availability, weed cover and crop yields in second generation of temperate tree-based intercropping systems. *Field Crops Research*, 239, 30–37.
- Challinor, A.J., Watson, J., Lobell, D.B., Howden, S.M., Smith, D.R., & Chhetri, N. (2014). A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Climate Change*, 4(4), 287–291.
- Clinch, R.L., Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Volk, T.A., & Sidders, D. (2009). Biophysical interactions in a short rotation willow intercropping system in southern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1-2), 61–69.
- Clivot, H., Petitjean, C., Marron, N., Dallé, E., Genestier, J., Blaszczyk, N., Satenoise, P., Laflotte, A., & Piutti, S. (2020). Early effects of temperate agroforestry practices on soil organic matter and microbial enzyme activity. *Plant & Soil*, 453, 189–207.
- Cornell, C.R., Zhang, Y., Ning, D., Wu, L., Wagle, P., Steiner, J.L., Xiao, X., & Zhou, J. (2022). Temporal dynamics of bacterial communities along a gradient of disturbance in a U.S. Southern Plains agroecosystem. *mBio*, 13(3), e03829-21.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260.
- Davis, J.E., & Norman, J.M. (1988). 22. Effects of shelter on plant water use. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 22–23, 393–402.
- D'Hervilly, C., Marsden, C., Capowicz, Y., Béral, C., Delapré-Cosset, L., & Bertrand, I. (2021). Trees and herbaceous vegetation strips both contribute to changes in soil fertility and soil organism communities in an agroforestry system. *Plant & Soil*, 463(1–2), 537–553.
- Dong, S., Jiang, Y., Dong, Y., Wang, L., Wang, W., Ma, Z., ... & Liu, L. (2019). A study on soybean responses to drought stress and rehydration. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(8), 2006–2017.
- Dufour, L. (2019). Tree planting and management in agroforestry. In *Agroforestry for sustainable agriculture* (pp. 239-272). Burleigh Dodds Science Publishing.
- Eck, H.V., Mathers, A.C., & Musick, J.T. (1987). Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crops Research*, 17(1), 1–16.
- Eekhout, J.P., & de Vente, J. (2022). Global impact of climate change on soil erosion and potential for adaptation through soil conservation. *Earth-Science Reviews*, 226, 103921.

- Eisenhauer, N., Lanoue, A., Strecker, T., Scheu, S., Steinauer, K., Thakur, M.P., & Mommer, L. (2017). Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. *Scientific Reports*, 7(1), 1-8.
- El Chami, D., Daccache, A., & El Moujabber, M. (2020). How can sustainable agriculture increase climate resilience? A systematic review. *Sustainability*, 12(8), 3119.
- Fagerholm, N., Torralba, M., Burgess, P.J., & Plieninger, T. (2016). A systematic map of ecosystem services assessments around European agroforestry. *Ecological Indicators* 62, 47–65.
- Feng, X., Tian, H., Cong, J., & Zhao, C. (2023). A method review of the climate change impact on crop yield. *Frontiers in Forests & Global Change*, 6, 1198186.
- Fenta, B.A., Beebe, S.E., Kunert, K.J., Burrridge, J.D., Barlow, K.M., Lynch, J.P., & Foyer, C.H. (2014). Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. *Agronomy*, 4(3), 418–435.
- Franco, J.A., Bañón, S., Vicente, M.J., Miralles, J., & Martínez-Sánchez, J.J. (2011). Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions – a review. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 86(6), 543–556.
- Gagnon, A.È., Heimpel, G.E., & Brodeur, J. (2011). The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PLoS ONE*, 6(11), e28061.
- Gameda, S., Qian, B., Campbell, C.A., & Desjardins, R.L. (2007). Climatic trends associated with summerfallow in the Canadian Prairies. *Agricultural & Forest Meteorology*, 142(2-4), 170–185.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., ... & Heimpel, G.E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143–154.
- Garrett, H.E., Wolz, K.J., Walter, W.D., Godsey, L.D., & McGraw, R.L. (2021). Alley cropping practices. In: Garrett, H.E, Jose, S., and Gold, M.A. (eds). North American agroforestry, 3rd edition. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp.163–204.
- Ghassemi-Golezani, K., Bakhshy, J., Zehtab-Salmasi, S., & Moghaddam, M. (2013). Changes in leaf characteristics and grain yield of soybean (*Glycine max* L.) in response to shading and water stress. *International Journal of Biosciences*, 3(2), 71–79.
- Gordon, A.M., Newman, S.M., Coleman, B.R.W., & Thevathasan, N.V. (2018). Temperate agroforestry: an overview. In: Gordon, A.M., Newman, S.M., and Coleman, B.R.W. (eds), Temperate Agroforestry Systems, 2nd Edition, CABI, Wallingford, UK. pp. 1-6.
- Grigorieva, E., Livenets, A., & Stelmakh, E. (2023). Adaptation of agriculture to climate change: A scoping review. *Climate*, 11(10), 202.

Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology. *Oecologia*, 109(3), 323–334.

Grimberg, B.C., Urcelay, C., Shroeder, M.A., Vargas-Gil, S., & Luna, C. (2015). The role of inoculum identity in drought stress mitigation by arbuscular mycorrhizal fungi in soybean. *Biology & Fertility Soils*, 51, 1–10.

Guillot, E., Bertrand, I., Rumpel, C., Gomez, C., Arnal, D., Abadie, J., & Hinsinger, P. (2021). Spatial heterogeneity of soil quality within a Mediterranean alley cropping agroforestry system: Comparison with a monocropping system. *European Journal of Soil Biology*, 105, 103330.

Guo, H., Sun, Y., Peng, X., Wang, Q., Harris, M., & Ge, F. (2016). Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 67(3), 681–693.

Hatfield, J.L. (2011). Changing climate in North America: Implications for crops [Chapter 3.2]. In: Yadav, S.S., Redden, R.J., Hatfield, J.L., Lotze-Campen, H., Hall, A.E. (eds), *Crop Adaptation to Climate Change*. John Wiley & Sons.

Hartman, G.L., Domier, L.L., Wax, L.M., Helm, C.G., Onstad, D.W., Shaw J.T., Solter, L.F., Voegtlin D., D'Arcy, C.J., Gray, M.E., Steffey, K.L., Isard, S.A., & Orwick, P.L. (2001). Occurrence and distribution of *Aphis glycines* on soybeans in Illinois in 2000 and its potential control. *Plant Health Progress*, 2(1), 17.

Hawkins, E., Fricker, T.E., Challinor, A.J., Ferro, C.A., Ho, C.K., & Osborne, T.M. (2013). Increasing influence of heat stress on French maize yields from the 1960s to the 2030s. *Global Change Biology*, 19(3), 937–947.

Heinz, M., Galetti, V., & Holzkämper, A. (2024). How to find alternative crops for climate-resilient regional food production. *Agricultural Systems*, 213, 103793.

Hodgson, D., McDonald, J. L., & Hosken, D. J. (2015). What do you mean, ‘resilient’? *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9), 503–506.

Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 4, 1–23.

Huberty, A.F., & Denno, R.F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85, 1383–1398.

Isaac, M.E., & Borden, K.A. (2019). Nutrient acquisition strategies in agroforestry systems. *Plant & Soil*, 444, 1–19.

Jacobs, S.R., Webber, H., Niether, W., Grahmann, K., Schwager, D., Schwartz, C., and Bellingrath-Kimura, S.D. (2022). Modification of the microclimate and water balance through the integration of trees into temperate cropping systems. *Agricultural & Forest Meteorology*, 323, 109065.

Jose, S., Gillespie, A.R., & Pallardy, S.G. (2004). Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 237–255.

Kanzler, M., Böhm, C., Mirck, J., Schmitt, D., & Veste, M. (2019). Microclimate effects on evaporation and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield within a temperate agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93(5), 1821–1841.

Khan, M.A.M., Ulrichs, C. & Mewis, I. (2010) Influence of water stress on the glucosinolate profile of *Brassica oleracea* var. *italica* and the performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(3), 229–236.

Koch, O., Moore, J., Hörl, J., Corman, M., ..., & Schweiger, A.H. (2025). Sheltered by trees: long-term yield dynamics in temperate alley cropping agroforestry with changing water availability. *Agronomy for Sustainable Development* 45(3), 27.

Kunert, K.J., Vorster, B.J., Fenta, B.A., Kibido, T., Dionisio, G., & Foyer, C.H. (2016). Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science* 12, 1015.

Labrie, G. (2010). Synthèse des informations scientifiques sur la biologie du puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura. CÉROM, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Stratégie Phytosanitaire. 54 p.

https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/Synthese%20litterature%20pucsoya_Labrie_Final.pdf

Lacombe, S., Bradley, R.L., Hamel, C., & Beaulieu, C. (2009). Do tree-based intercropping systems increase the diversity and stability of soil microbial communities? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1-2), 25–31.

Lal, R. (2020). Soil organic matter and water retention. *Agronomy Journal*, 112(5), 3265–3277.

Lamerre, J., Schwarz, K.U., Langhof, M., von Wühlisch, G., & Greef, J.M. (2015). Productivity of poplar short rotation coppice in an alley-cropping agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 89(5), 933–942.

Landis, D.A., Wratten, S.D., & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests. *Annual Review of Entomology*, 45, 175–201.

Langhof, M., & Schmiedgen, A. (2023). 13 years of biomass production from three poplar clones in a temperate short-rotation alley cropping agroforestry system. *Biomass & Bioenergy*, 175, 106853.

Lin, B.B. (2011). Resilience in agriculture through crop diversification: adaptive management for environmental change. *BioScience*, 61(3), 183–193.

Majaura, M., Böhm, C., & Freese, D. (2024). The influence of trees on crop yields in temperate zone alley cropping systems: A review. *Sustainability*, 16(8), 3301.

Marinkovi , J., Bjeli , D., Đorđevi , V., Bale evi -Tubi , S., Jo i , D., & Vuceli -Radovi , B. (2019). Performance of different *Bradyrhizobium* strains in root nodule symbiosis under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41, 37.

Mazzi, D., & Dorn, S. (2012). Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, 160(2), 97–113.

McNaughton, K.G. (1983). The direct effect of shelter on evaporation rates: Theory and an experimental test. *Agricultural Meteorology*, 29, 125–136.

McVean, R.I.K., & Dixon, A.F.G. (2001). The effect of plant drought stress on populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, 26, 440–443.

Montagnini, F., & Nair, P.K.R. (2004). Carbon sequestration: an underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 61, 281–295.

Mulia, R., & Dupraz, C. (2006). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant & Soil*, 281(1–2), 71–85.

Nader, A.A., Hauka, F.I.A., Afify, A.H., & El-Sawah, A.M. (2024). Drought-tolerant bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi mitigate the detrimental effects of drought stress induced by withholding irrigation at critical growth stages of soybean (*Glycine max* L.). *Microorganisms*, 12(6).

Nair, P.K.R. (2011). Agroforestry systems and environmental quality: introduction. *Journal of Environmental Quality*, 40(3), 784–790.

Nasielski, J., Furze, J.R., Tan, J., Bargaz, A., Thevathasan, N.V., & Isaac, M.E. (2015). Agroforestry promotes soybean yield stability and N₂-fixation under water stress. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1541–1549.

Nuberg, I.K. (1998). Effect of shelter on temperate crops: a review to define research for Australian conditions. *Agroforestry Systems*, 41, 3–34.

Ntawuruhunga, D., Ngowi, E.E., Mangi, H.O., Salanga, R.J., & Shikuku, K.M. (2023). Climate-smart agroforestry systems and practices: A systematic review of what works, what doesn't work, and why. *Forest Policy & Economics*, 150, 102937.

Oram, N.J., Brennan, F., Praeg, N., Bardgett, R.D., Illmer, P., Ingrisch, J., & Bahn, M. (2025). Plant community composition and traits modulate the impacts of drought intensity on soil microbial community composition and function. *Soil Biology & Biochemistry*, 200, 109644.

Ouranos (2015). Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec. Edition 2015. Montréal, Québec, Ouranos. 415 p.

Pardon, P., Reubens, B., Reheul, D., Mertens, J., de Frenne, P., Coussement, T., Janssens, P., & Verheyen, K. (2017). Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 247, 98–111.

Peng, X., Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Mohammed, I., & Gao, P. (2015). Photosynthetic response of soybean to microclimate in 26-year-old tree-based intercropping systems in southern Ontario, Canada. *PLoS ONE*, 10(6), e0129467.

Pimm, S.L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.

Porter, J.R., L. Xie, A.J. Challinor, K. Cochrane, S.M. Howden, M.M. Iqbal, D.B. Lobell, & M.I. Travasso, 2014: Food security and food production systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 4.

Pretty, J., Sutherland, W.J., Ashby, J., Auburn, J., Baulcombe, D., Bell, M., ..., & Pilgrim, S. (2010). The top 100 questions of importance to the future of global agriculture. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 8(4), 219–236.

Ragsdale, D.W., McCornack, B.P., Venette, R.C., Potter, B., Macrae, I.V., Hodgson, E.W., O'Neal, M.E., Johnson, K.D., O'Neil, R.J., Difonzo, C.D., Hunt, T.E., Glogoza, P.A., & Cullen, E.M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 100, 1258–1267.

Ray, D.K., Gerber, J.S., MacDonald, G.K., & West, P.C. (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6, 5989.

Ray, D.K., West, P.C., Clark, M., Gerber, J.S., Prishchepov, A.V., & Chatterjee, S. (2019). Climate change has likely already affected global food production. *PloS ONE*, 14(5), e0217148.

Reyes, F., Gosme, M., Wolz, K.J., Lecomte, I., & Dupraz, C. (2021). Alley cropping mitigates the impacts of climate change on a wheat crop in a Mediterranean environment: A biophysical model-based assessment. *Agriculture*, 11(4), 356.

Reynolds, P.E., Simpson, J.A., Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2007). Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological Engineering*, 29(4), 362–371.

Ríos Martínez, A.F., & Costamagna, A.C. (2018). Effects of crowding and host plant quality on morph determination in the soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 53–62.

- Rivest, D., Cogliastro, A., & Olivier, A. (2009a). Tree-based intercropping systems increase growth and nutrient status of hybrid poplar: A case study from two Northeastern American experiments. *Journal of Environmental Management*, 91(2), 432–440.
- Rivest, D., Cogliastro, A., Vanasse, A., & Olivier, A. (2009b). Production of soybean associated with different hybrid poplar clones in a tree-based intercropping system in southwestern Québec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131, 51–60.
- Rivest, D., Cogliastro, A., Bradley, R.L., & Olivier, A. (2010). Intercropping hybrid poplar with soybean increases soil microbial biomass, mineral N supply and tree growth. *Agroforestry Systems*, 80, 33–40.
- Rivest, D., Lorente, M., Olivier, A. & Messier, C. (2013). Soil biochemical properties and microbial resilience in agroforestry systems: effects on wheat growth under controlled drought and flooding conditions. *Science of the Total Environment* 463-464, 51–60.
- Rolo, V., Rivest, D., Maillard, É., & Moreno, G. (2023). Agroforestry potential for adaptation to climate change: A soil-based perspective. *Soil Use & Management*, 39(3), 1006–1032.
- Sagolla, V., Beule, L., & Schuldt, A. (2025). Spatio-temporal patterns and potential trade-offs in the promotion of aphid and seed predation in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 99(4), 72.
- Sahoo, U., Malik, G.C., Maitra, S., Banerjee, M., Masina, S., Nath, S., & Suvadra, J.S. (2023). Intercropping system: A climate-smart approach for sustaining food security. *Journal of Applied Biology & Biotechnology* 12(4), 30-36.
- Siriri, D., Wilson, J., Coe, R., Tenywa, M.M., Bekunda, M.A., Ong, C.K. & Black, C.R. (2012). Trees improve water storage and reduce soil evaporation in agroforestry systems on bench terraces in SW Uganda. *Agroforestry Systems* 87(1), 45–58.
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T. G., Kunin, W.E., Simon, G., Biesmeijer, J.C., & Sait, S.M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, 88(4), 1002–1021.
- Sultan, B., Ahmed, A.I., Faye, B., & Trambly, Y. (2023). Less negative impacts of climate change on crop yields in West Africa in the new CMIP6 climate simulations ensemble. *PLoS Climate*, 2(12), e0000263.
- Swieter, A., Langhof, M., Lamerre, J., & Greef, J.M. (2019). Long-term yields of oilseed rape and winter wheat in a short rotation alley cropping agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93, 1853–1864.
- Swieter, A., Langhof, M., & Lamerre, J. (2022). Competition, stress and benefits: Trees and crops in the transition zone of a temperate short rotation alley cropping agroforestry system. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 208(2), 209–224.
- Thies, C., & Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285(5429), 893–896.

- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., ... & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43, 294–309.
- Tsonkova, P., Quinkenstein, A., Böhm, C., Freese, D., & Schaller, E. (2014). Ecosystem services assessment tool for agroforestry (ESAT-A): An approach to assess selected ecosystem services provided by alley cropping systems. *Ecological Indicators*, 45, 285–299.
- Unger, I.M., Goyne, K.W., Kremer, R.J., & Kennedy, A.C. (2013). Microbial community diversity in agroforestry and grass vegetative filter strips. *Agroforestry Systems*, 87(2), 395–402.
- Urban, D.W., Sheffield, J., & Lobell, D.B. (2012). The impacts of future climate variability on maize yields in the United States. *Environmental Research Letters*, 7(4), 044032.
- Van Noordwijk, M., Lawson, G., Hairiah, K., & Wilson, J. (2015). Root distribution of trees and crops: competition and/or complementarity (Chapter 8). In: Ong, C.K., Black, C.R. and Wilson, J. (eds), *Tree-Crop Interactions: Agroforestry in a Changing Climate*. Wallingford UK: CABI International. pp. 221–257.
- Van Noordwijk, M., & Purnomosidhi, P. (1996). Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 30, 161–173.
- Van Vooren, L., Reubens, B., Broekx, S., De Frenne, P., Nelissen, V., Pardon, P., & Verheyen, K. (2017). Ecosystem service delivery of agri-environment measures: A synthesis for hedgerows and grass strips on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 244, 32–51.
- Vogel, E., Donat, M.G., Alexander, L.V., Meinshausen, M., Ray, D.K., Karoly, D., & Frieler, K. (2019). The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environmental Research Letters*, 14(5), 054010.
- Walker, B., C. S. Holling, S. R. Carpenter, & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9(2): 5.
- Wang, B.J., Zhang, W., Ahanbieke, P., Gan, Y.W., Xu, W.L., Li, L.H., Christie, P., & Li, L. (2014). Interspecific interactions alter root length density, root diameter and specific root length in jujube/wheat agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 88(5), 835–850.
- Wolz, K.J., & DeLucia, E.H. (2019). Black walnut alley cropping is economically competitive with row crops in the Midwest USA. *Ecological Applications*, 29(1), e01829.
- Zampieri, M., Grizzetti, B., Toreti, A., de Palma, P., & Collalti, A. (2021). Rise and fall of vegetation annual primary production resilience to climate variability projected by a large ensemble of Earth System Models' simulations. *Environmental Research Letters*, 16(10), 105001.
- Zhao, J., Liu, Z., Lv, S., Lin, X., Li, T., & Yang, X. (2023). Changing maize hybrids helps adapt to climate change in Northeast China: revealed by field experiment and crop modelling. *Agricultural & Forest Meteorology*, 342, 109693.

Zhu, X., & Troy, T.J. (2018). Agriculturally relevant climate extremes and their trends in the world's major growing regions. *Earth's Future*, 6(4), 656–672.

CHAPITRE 2

Soybean performance under moisture limitation in a temperate tree-based intercropping system

Ce chapitre est tiré intégralement (sauf quelques changements de mise en forme) de cet article publié : Gagné, G., Lorenzetti, F., Cogliastro, A., & Rivest, D. (2022). Soybean performance under moisture limitation in a temperate tree-based intercropping system. *Agricultural Systems*, 201, 103460.

Abstract

Tree-based intercropping (TBI) systems show promise in reducing the vulnerability of field crops to increasing water stress. TBI can generate several aboveground and belowground interactions between trees and crops. These interactions remain poorly documented, especially in the context of moisture limitation. The objective of this study was to determine the performance of soybean within a TBI system under moisture limitation. We hypothesized that TBI generates both positive (near the alleyway centre) and negative (near the trees) effects on soybean performance and that these effects are accentuated when moisture availability decreases. A partial rainfall interception treatment (50% of the soil surface) in a soybean crop (stages R1 to R7) was installed for two years (2018 and 2019) in a TBI (50 trees ha⁻¹, planted in 2012) in southern Quebec. TBI was composed of hybrid poplars (*Populus deltoides* x *P. nigra*) and different high-value hardwood species that were planted alternately within rows. A tree root-pruning treatment was also applied to understand belowground effects of tree roots on soybean growth under moisture limitation. Various microclimatic variables (light availability, wind speed, and soil moisture) and soybean performance variables (leaf traits, 100-grain weight, and yield) were measured at four distances from the tree row (4, 12 and 20 m, and control). Rainfall exclusion decreased soil moisture and had a negative effect on soybean yield (-14%). The effect of the rain exclusion treatment on soybean performance was similar across all tree row distances and in both root-pruning treatments, which is contrary to our prediction. In 2018, an abnormally dry and warm season, yield near the alley centres was higher than near the tree row and tended to outperform the control. In 2019, a season with normal rainfall and temperature, soybean yield within the alleys was consistent among the different measured distances and did not differ from that in the control. Moderate shading at 4 m (-26% of PAR) was not associated with a change in soybean yield or leaf traits compared to other distances where shading was negligible or absent. Root pruning negatively affected soybean yield in 2018 (-14%) and 2019 (-22%), contrary to our prediction. This case study adds to our knowledge of interactions between crops and trees in widely spaced TBI systems. TBI effects on spatial patterns of crop yield may vary substantially depending on inter-annual variation in climatic conditions. This study suggests that more facilitative effects would prevail in drier and warmer years, in contrast to near neutral effects in normal years.

Keywords: alley cropping, rain exclusion experiment, tree-crop interactions, tree root pruning, soybean yield, water stress

2.1 Introduction

Climate change is increasing the likelihood of recurrent moisture stress in many regions of the world, which would negatively affect crop productivity (Lesk *et al.*, 2016; Zhu & Troy 2018; Wang *et al.*, 2020). In North America, climate anomalies, particularly those inciting water stress, have become an important determinant of field crop yields, particularly those of maize, soybean and wheat (Vogel *et al.*, 2019). A growing body of evidence suggests that agroforestry systems provide opportunities to aid the agricultural sector in adapting to climate change, especially in contexts where high temperatures and water stress would be damaging to crops (Lawson *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2019; Reyes *et al.*, 2021). This study focuses upon tree-based intercropping systems (TBI, also denoted as alley cropping system or silvoarable systems), which involve planting trees for high quality timber in widely spaced rows so that different agricultural crops can be grown within the intervening alleyways. In TBI, the complementarity of trees and crops in terms of water, soil nutrient and solar energy use frequently results in higher productivity of the association compared to the performance of the individual monocultures, *i.e.*, a land equivalent ratio (LER) > 1 (Graves *et al.*, 2007; Sereke *et al.*, 2015). TBI can further contribute to climate change mitigation by sequestering substantial quantities of carbon in the trees and soils (Feliciano *et al.*, 2018; Shi *et al.*, 2018). They can improve soil health, water quality and biodiversity, especially in areas of intensive agriculture (Wolz *et al.*, 2018). TBI has yet to be widely implemented in temperate regions compared to other agroforestry systems, such as agroforestry hedges (namely hedgerows, windbreaks and shelterbelts) that are usually planted at high tree densities along field edges (Thevathasan *et al.*, 2012). The arrangement of trees in TBI within the agricultural plot facilitates interactions between trees and crops. The consequences of these interactions on crop yields remain relatively poorly documented and may vary among systems and between edaphic and climatic contexts. Thus, the integration of trees with crops can produce net effects on crop yields that are positive (Kanzler *et al.*, 2019), neutral (Pardon *et al.*, 2018), or negative (Reynolds *et al.*, 2007).

Most early studies of temperate TBI were conducted by experimenting with relatively narrow spacing between tree rows, *i.e.*, 8-15 m (Jose *et al.*, 2004; Thevathasan *et al.*, 2012). These “first generation” TBI experiments permitted rapid documentation of tree-crop interactions, but they were shown not to be optimal from the viewpoint of agricultural productivity, thereby hindering their adoption by farmers (Valdivia *et al.*, 2012; Laroche *et al.*, 2020). Recently, second generation temperate TBIs, which were designed with wider spacing between tree rows (35-40 m), have been successfully implemented to limit competition between trees and crops (Pardon *et al.*, 2018; Carrier *et al.*, 2019). To improve the design of 2nd generation TBIs and their subsequent wide-scale adoption, there is an urgent need to document their effects on microclimatic conditions that can affect crop yields and their stability in the face of climatic hazards (Hotelier-Rous *et al.*, 2020).

We can distinguish two zones where the effects of tree rows on crops may differ greatly in TBIs: 1) a zone of potential competition near the tree rows; and 2) a large zone of facilitation covering the centre of the alley. In the zone near the tree rows, tree shading has been assumed to be a factor limiting field crop productivity in northern temperate regions, where precipitation is generally abundant and frequent (Reynolds *et al.*, 2007; Rivest *et al.*, 2009; Dupraz *et al.*, 2018). In contrast, moderate tree shading can mitigate the negative effects of heat and moisture stress on crops (Holmgren *et al.*, 2012; Inurreta-Aguirre *et al.*, 2018; Blanchet *et al.*, 2021). Subsurface competition for water in the vicinity of trees can also be a factor limiting crop yields in temperate regions (Jose *et al.*, 2000; Miller & Pallardy, 2001; Pardon *et al.*, 2018). On one hand, competition for moisture can be controlled by frequently pruning the tree roots (Jose *et al.*, 2004). On the other hand, competition for nutrients near the tree rows does not appear to be a limiting factor in TBI (Miller & Pallardy, 2001). In contrast, organic matter and nutrient availability are generally increased near trees and nutrient competition is therefore generally negligible in this zone (Thevathasan & Gordon, 2004; Pardon *et al.*, 2017). In the broad zone near the alley centres where resources are usually not limited, there are frequent reductions in wind speed, air and soil temperature fluctuations, the daytime vapour pressure deficit, soil evaporation and crop transpiration, all of which can positively influence moisture conservation and crop yield (Böhm *et al.*, 2014; Udawatta *et al.*, 2017; Kanzler *et al.*, 2019).

In accordance with the revisited “stress gradient hypothesis” (Bertness & Callaway 1994; Maestre *et al.*, 2009; Brooker *et al.*, 2016), enhancement of tree-crop interaction intensity would be expected under TBI in the context of soil moisture limitation. For example, the rare empirical studies have suggested that microclimatic facilitation that is generated by trees on crops would increase in drier and warmer than normal years (Nasielski *et al.*, 2015; Arenas-Corraliza *et al.*, 2018; Gao *et al.*, 2018; Blanchet *et al.*, 2021). Conversely, competition for moisture between trees and crops may be accentuated in the context of decreasing water availability (Rivest *et al.*, 2011; Sudmeyer & Hall, 2015).

The first objective of this study was to determine the performance of soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) within a TBI system under moisture limitation. We hypothesized that TBI generates both positive (near the alleyway centre) and negative (near the trees) effects on soybean performance and that these effects are accentuated when moisture availability decreases. The second objective was to evaluate the effect of a tree root-pruning treatment on soybean performance under moisture limitation. We hypothesized that tree root-pruning would increase soybean performance near the tree rows, particularly when moisture availability decreased. An original system of partial (50% soil surface) and prolonged rainfall interception (R1 to R7 soybean stage; Pedersen 2004) had been implemented for two years in a six-year old TBI field (50 trees ha⁻¹) established in southern Quebec (Canada). We evaluated variation in microclimatic conditions (light

availability, wind speed and soil moisture) and soybean yield, together with several water-stress sensitive soybean seed and leaf traits (Sionit & Kramer 1977; Patterson & Hudak 1996; Ghassemi-Golezani *et al.*, 2013) at increasing distances from the tree row (4, 12 and 20 m, and controls).

2.2 Materials and methods

2.2.1 Sites and experimental designs

The study site was located in the municipality of Baie-du-Febvre (Nicolet-Yamaska MRC, QC), which is situated within the St. Lawrence Lowlands ecoregion of Canada (46°08' N, 72°40' W; 30 m asl). The soil had a sandy clay loam texture (66% sand, 11% clay), with Mehlich-III-extractable P of 57.8 mg kg⁻¹, total C of 1.72%, total N of 0.14%, C:N ratio of 12.3, cation exchange capacity of 8.5 cmol⁺ kg⁻¹, and a bulk pH_{H2O} of 6.4 in the uppermost 0–20 cm. The study site was established on a wind-exposed and a subsurface tile-drained (at ca. 1 m depth) agricultural field. Between May and September inclusive, winds in the study area that originate from the west (between 220 and 330°) are strongest 37% of the time, with speeds ranging between 15 and 20 km h⁻¹; 23% of the time, the winds blow from the northeast (40 to 70°), with speeds ranging from 11 to 13 km h⁻¹ (NOAA, 2018). The 30-year climate normals (1981-2010) for the area are 5.3 °C for the annual average temperature and 924 mm for the annual precipitation (Nicolet meteorological station, 8 km from the study site; Environment and Climate Change Canada 2020). Precipitation and temperature during the two growing seasons of the experiment however varied largely between years. A total of 163 mm in 2018 and of 354 mm in 2019 were registered at the Nicolet station for the period ranging from 1 May to 24 August. For the same period of the year, the average daily maximum temperature was 25.0 °C in 2018 and 22.5 °C in 2019. For this corresponding period of the year, the 30-year normal precipitation and daily maximum temperature are 341 mm and 22.9 °C. Therefore, the 2018 season was considered relatively dry and warm, while the 2019 season was considered normal.

Two experimental layouts were established within an 11 ha field (560 x 200 m) with subsurface drainage, where a TBI system had been established in 2012. The TBI consisted of three single rows of trees (northwest-southeast orientation) that were each 400 m long. The rows of trees were oriented in a NW-SE direction and were affected by dominant winds coming from the SW. The rows were composed of randomly distributed hardwoods showing moderate growth (sugar maple, *Acer saccharum* Marshall; black walnut, *Juglans nigra* L.; northern red oak, *Quercus rubra* L.; swamp white oak, *Quercus bicolor* Willd.; bur oak, *Quercus macrocarpa* Michaux; shagbark hickory, *Carya ovata* [Mill.] K. Koch). The high-value hardwoods alternated with plantings of fast-growing hybrid poplar (*Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall x *Populus nigra* L.). The trees were installed at 5 m spacing within the row and 40 m spacing between rows, which corresponds to a density of 50 trees ha⁻¹. In autumn 2019, the average height of poplars was 12.5 m,

while that of the hardwoods was 5.5 m. With a diameter growth rate of ~ 3.5 mm year⁻¹ for the poplars, harvesting was anticipated at 13 years (45 cm logs) and indicated that these trees had reached almost two-thirds of their life span in the TBI by the second year of the study. Since planting, poplars and hardwoods had been maintained by annual shape pruning (*e.g.*, removal of forks to maintain one single straight stem) and branch pruning (to less than 1/3 of the tree height). Uncultivated strips (ca. 2 m wide) were maintained under the tree rows and left unmown. The “grass strips” consisted mainly of alfalfa or lucerne (*Medicago sativa* L.), Canada goldenrod (*Solidago canadensis* L.), common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) and greater burdock (*Arctium lappa* L.). Soybeans were grown under no-till (38 cm row spacing; planting density of 50 plants m⁻²) in this field in 2018 (Hydra R2 cultivar at 2550 Corn Heat Units (CHU), sown on May 20) and 2019 (Katonda R2 cultivar at 2775 CHU, sown on May 30). Normal cumulative precipitation during the growing season of soybean (typically from May to September) in the study area is generally sufficient to allow rain-fed cropping with high yields (Jégo *et al.*, 2010). However, soybean water stress may occur some years during summer when precipitation is lower than average or when it is unevenly distributed. The field received no fertilization in either year. A post-emergence application of glyphosate (Roundup®) was made in each year around mid-June. The previous crop in 2017 was maize (*Zea mays* L.).

A first experimental design was divided into eight replicated blocks. Four blocks were positioned on the SW side of the tree row and four blocks on the NE side. The four main plots of each block corresponded to different distances from the tree row: 4, 12 and 20 m (alley centres), as well as the agricultural crop control that was located more than 30 m from the nearest tree (Figure 2.1). Each main plot was further divided into two split-plots, one subplot without rainfall interception, hereafter referred to as RAIN (+), and the other subplot with artificial rainfall interception on about 50% of the soil surface, hereafter referred to as RAIN (-), in the soybean inter-rows. There were a total of 64 subplots, *i.e.*, 8 blocks x 4 distances x 2 rainfall interception treatments. The RAIN (-) treatment was designed using a set of 3 m-long by 10 cm-wide gutters that were set about 10 cm above the ground surface and which were slightly sloped towards drainage pits (30 cm) that were dug into the ground. In each subplot, two side-by-side gutters were installed in an inter-row over three consecutive inter-rows. The gutters were installed in late June, after post-emergence herbicide application, and left in the field until early September (Figure 2.2). At the time the RAIN (-) gutters were installed in each year, the soybean plants had 3-4 expanded leaves and had reached stage R1 (first reproductive stage; Pedersen 2004). The gutters were removed when the plants had reached the stage R7. Soybeans are particularly sensitive to water stress during the R1 to R7 period, *i.e.*, from initial flowering to grain filling (Eck *et al.*, 1987; Cui *et al.*, 2019).

A second experimental design divided into eight replicated blocks. Four blocks were positioned on the SW side of the tree row and four blocks on the NE side. Each block was divided into two main plots that corresponded to two tree root-pruning treatments: without pruning *versus* with pruning. Root pruning was conducted in May 2018 and 2019, before crop establishment, using a sub-soiler (60 cm depth) that was implemented 2.5 m from the tree row, over a length of 30 m. Each of the main plots was divided into three distances from the tree row: 4, 12 and 20 m (Figure 2.1). Each of the three distances was then divided according to the two rainfall interception treatments that were described above (total of 96 subplots; 8 blocks x 2 pruning treatments x 3 distances x 2 rainfall interception treatments).

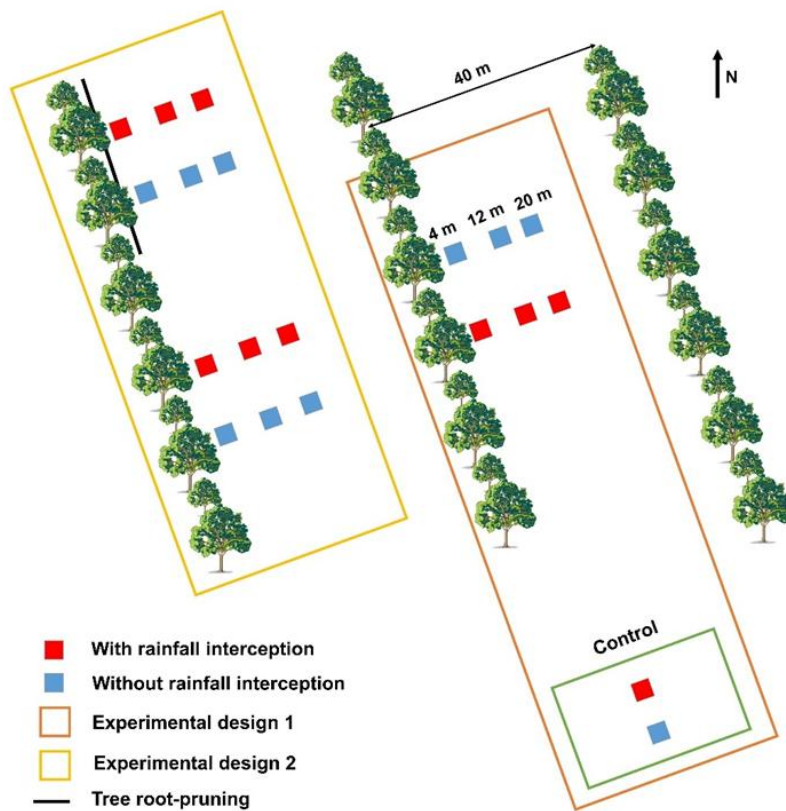


Figure 2.1 Block plan of the two experimental designs that were implemented in 2018 and 2019 in the tree-based intercropping system. Blocks in each experimental design were replicated eight times.



Figure 2.2 Partial rainfall exclusion treatment using gutters between rows of the soybean crop.

2.2.2 *Measured variables*

2.2.2.1 *Continuously measured microclimatic variables*

Between 26 July and 9 September 2019, wind speed and photosynthetically active radiation (PAR) were recorded continuously (every 5 min) at 4, 12 and 20 m from the tree row and in the control. Networked data-loggers were linked with the anemometers and light sensors (WatchDog System, Spectrum Technology Inc., Aurora, IL, USA).

2.2.2.2 *Proportion of total light transmittance (PTLT)*

At the end of July 2019, hemispherical photos were taken in each sub-plot of the first layout, at 1 m above ground level using a digital camera (Nikon Coolpix 995, Tokyo, Japan) that was equipped with a hemispherical lens (Nikkor fisheye converter FC-E8). PTLT was estimated using Gap Light Analyzer (Frazer *et al.*, 1999) for the period from 15 June to 30 September, which corresponds to the period of high photosynthetic activity of the crops and to a stage where tree leaves were fully expanded. We used a single location that was adjusted for each site and a temporal resolution of 2 min and a spatial resolution of 36 azimuths per 9 zeniths.

2.2.2.3 *Soil moisture*

In each subplot of the two experimental layouts, soil moisture (0-10 cm depth) was measured on three dates, at least 48 h after the last rainfall, using time-domain reflectometry (FieldScout TDR100, Spectrum Technology, Inc., Aurora, IL, USA). To account for spatial variability within subplots, soil moisture was measured at three points separated by 50 cm along a short transect in the central part of each subplot; the mean of the three measurements was retained for statistical analysis.

2.2.2.4 *Soybean yield and 100-grain weight*

In each subplot of the two experimental designs, soybean plants were manually harvested at maturity (23 September 2018; 9 October 2019) in 1.52 m² plots (2 m x 0.76 m; two rows of soybeans). Soybean plants were threshed in the laboratory, after which seed yield and 100-seed weight were determined following their cleaning and drying (48 h at 60 °C).

2.2.2.5 *Soybean leaf traits*

In design 1, leaf relative water content (RWC) and leaf dry mass content (DMC) were measured on five leaves per subplot on two dates during summer of 2018 (24 July, stage R4; 31 July R5). RWC was measured according to the protocol of Garnier *et al.*, (2001). Leaves were harvested on sunny days between 10:00 and 15:00. Fresh leaf mass was determined in the field; the leaves were then submerged in deionized water for 24 h to bring them to maximum turgidity, and then weighed. Leaves were after oven-dried for 48 h at 60 °C and reweighed. In each of the two experimental designs, five leaves were harvested per subplot on three dates during summer of 2019 (2 August, stage R1; 14 August, stage R4; 25 August, stage R5). RWC, DMC, leaf area (LA) and specific leaf area (SLA) of the leaves were determined. Leaf area was measured using ImageJ software (U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA).

2.2.2.6 *Hybrid poplar growth*

Hybrid poplar height and diameter at breast height (DBH, 130 cm) were measured at beginning of the study (May 2018) and at the end of the study (November 2019) on 12 individuals in each root pruning treatment. Heights were calculated with a Vertex III hypsometer (Haglof, Sweden), while DBH was measured with standard calipers. We calculated annual height increment and annual basal area increment (May 2018-November 2019 period, corresponding to two growing seasons) using the height and DBH measurements.

2.2.3 *Statistical analyses*

Main effects of tree row distance (design layouts 1 and 2), rainfall interception (designs 1 and 2) and root pruning (design 2) were analyzed on the measured variables by generalized linear ANOVA models, together

with interactions between the fixed-effect factors. The assumptions of normality and of homoscedasticity were verified by visual inspection of residual plots; no data transformation was deemed necessary. Effects that were declared significant for fixed factors or for interactions between fixed factors were followed by pairwise Tukey tests comparing the means. Student's *t*-tests were used to compare differences in mean height and basal area increment of hybrid poplar between the two-tree root-pruning treatments. Significance was declared at a threshold $\alpha = 0.05$ for each analysis. Analyses were performed in JMP (v. 15.2.1, SAS Institute Inc., Cary, NC).

2.3 Results

2.3.1 Microclimate conditions

In 2019, average wind speed in the TBI at 4 and 12 m from the tree row was about 13% lower than that of the control (Figure 2.3). Average wind speed reduction was 28% at 20 m from the tree row. Hourly variation in PAR at 12 and 20 m from the tree row was similar to that of the control, which peaked around 14:00 (Figure 2.4). Between 10:00 and 16:00, PAR at 4 m from the tree row was significantly lower than at other distances and the control, with a more pronounced decrease around 14:00. Average daily PAR at 4 m was about 26% lower than in the control. In 2019, PTLT that was estimated using hemispherical photos was highest 12 and 20 m from the tree row and the control, and lowest at 4 m, with a 12% decrease relative to control values (Tables 2.1 and 2.2).

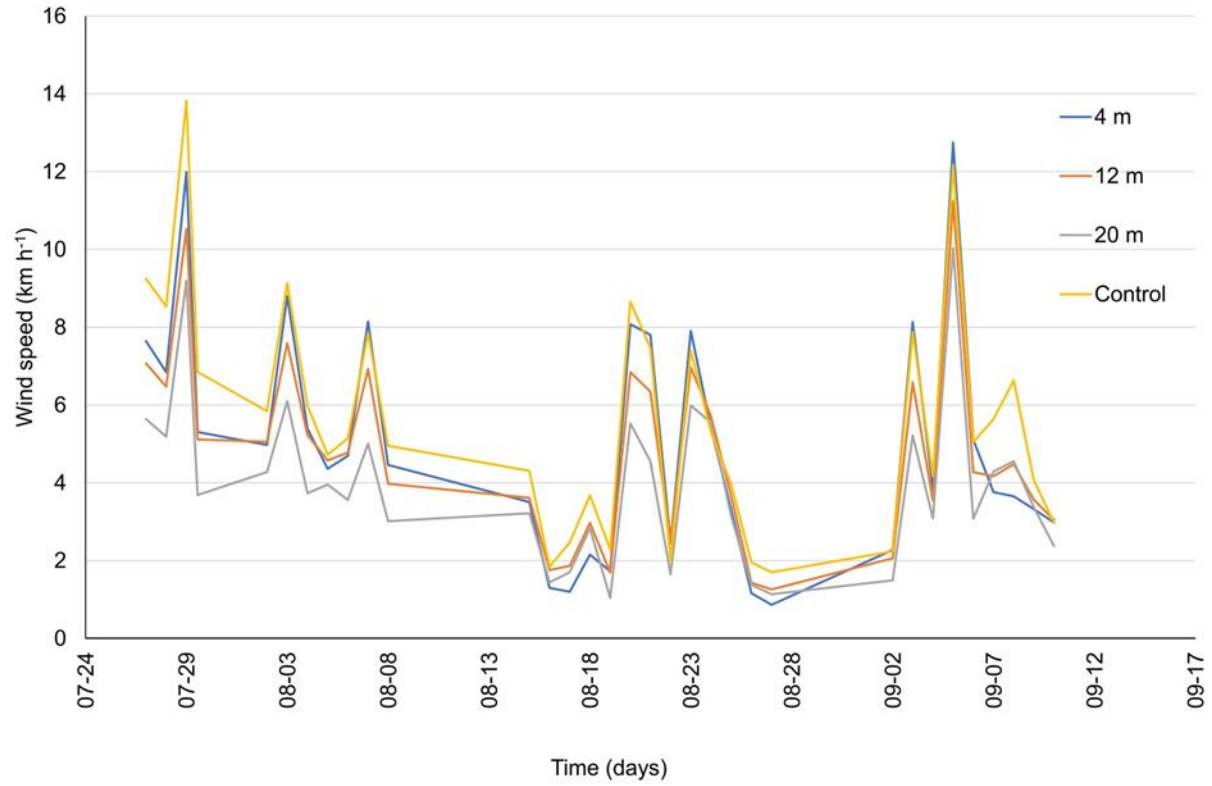


Figure 2.3 Variation in daily average wind speed between 26 July and 9 September 2019 at different distances from the tree row in the tree-based intercropping system and the agricultural control (mono-culture crop field).

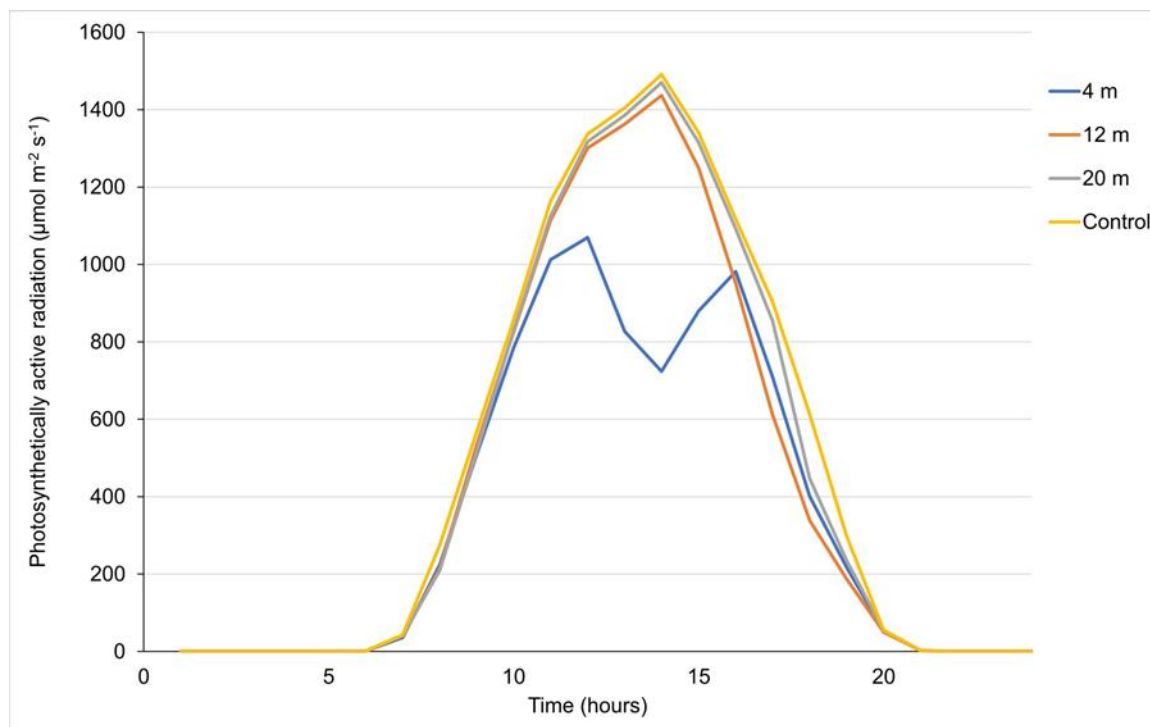


Figure 2.4 Variation in hourly mean PAR (Photosynthetically active radiation) between 26 July and 9 September 2019 at different distances from the tree row in the tree-based intercropping system and the agricultural control.

Soil moisture in design 1 on the three sampling dates varied significantly with distance from the tree row (Tables 2.1 and 2.2). Soil moisture was generally higher in the controls compared to the TBI at 4 m and 12 m. In both designs, the Rain (-) treatment reduced soil moisture on 13 August 2019; a similar trend was observed in design 1 on 24 July 2018 (Tables 2.1, 2.2 and 2.4). In design 2, a significant interaction between root pruning and rain interception treatments was measured (Table 2.1). In contrast, Tukey multiple means comparisons revealed no significant differences between the different treatment combinations.

Table 20.1 ANOVA *P*-values for effects of distance to tree row, rainfall interception treatment, and tree root-banding treatment on soybean yield, 100-grain weight, proportion of total light transmitted (PTLT) and soil moisture in 2018 and 2019 in two experimental layouts in a tree-based intercropping system. Values in boldface are significant at $P < 0.05$.

		Yield	100-grain weight	PTLT	Soil moisture (31/08)	Soil moisture (24/07)	Soil moisture (13/08)
Design 1	2018						
	Distance (D)	0.0012	0.4806		0.0197		
	Interception (I)	0.0002	0.0027		0.1527		
	D x I	0.5593	0.9954		0.1589		
	2019						
	Distance (D)	0.2823	0.0030	< 0.0001		0.0062	0.0322
	Interception (I)	0.0044	0.0014	0.9826		0.0533	0.0004
	D x I	0.9577	0.5812	0.9977		0.9131	0.2760
	2018						
	Distance (D)	0.0007	0.9088		0.6768		
Design 2	Interception (I)	0.0040	0.0396		0.4661		
	Pruning (P)	0.0011	0.0998		0.0714		
	D x I	0.3460	0.8489		0.2458		
	D x P	0.0044	0.0142		0.2493		
	I x P	0.0544	0.7699		0.0479		
	D x I x P	0.8620	0.8940		0.1905		
	2019						
	Distance (D)	0.2127	0.0014			0.1281	0.6842
	Interception (I)	0.0006	0.0025			0.4981	0.0001
	Pruning (P)	0.0055	0.8849			0.2442	0.5131
	D x I	0.4170	0.8599			0.9256	0.6671
	D x P	0.1673	0.5724			0.3255	0.8652
	I x P	0.5310	0.3911			0.6697	0.8024
	D x I x P	0.9863	0.3527			0.7912	0.9844

Table 2.2 Effects of distance to tree row and rain interception treatment (design 1) on soybean yield, 100-grain weight, proportion of total light transmittance (PTLT) and soil moisture in 2018 and 2019 in a tree-based intercropping (TBI) system.

Note: Values in parentheses are standard deviations. For the two rainfall interception treatments, means within each row that have different bold

	Without rainfall interception				With rainfall interception			
	4 m	12 m	20 m	Control	4 m	12 m	20 m	Control
2018								
Yield (g/m ²)	281 (53) b	370 (22) a	377 (49) a	279 (84) ab	212 (29) b	313 (47) a	319 (38) a	302 (49) ab
100-grain weight (g)	16.6 (0.6)	17.2 (1.0)	17.2 (0.7)	16.0 (0.6)	15.9 (1.2)	16.5 (1.3)	16.3 (0.6)	16.8 (0.5)
Soil moisture (31/08) (%)	15.2 (1.9) ab	14.9 (2.2) b	17.7 (1.4) ab	17.8 (2.8) a	17.8 (2.7) ab	16.9 (2.2) b	16.8 (2.7) ab	19.5 (3.9) a
2019								
Yield (g/m ²)	229 (34)	265 (42)	274 (37)	265 (39)	186 (73)	226 (31)	229 (45)	231 (48)
100-grain weight (g)	16.1 (0.5) a	15.4 (0.7) bc	15.0 (0.5) c	15.9 (0.4) ab	15.1 (0.8) a	14.5 (0.7) bc	14.6 (0.6) c	15.1 (0.3) ab
PTLT	88.03 (0.50) b	98.4 (0.60) a	99.52 (0.20) a	99.96 (0.03) a				
Soil moisture (24/07) (%)	20.4 (1.4) b	21.7 (1.0) b	22.6 (2.0) ab	26.1 (3.4) a	19.2 (2.6) b	20.6 (3.5) b	21.4 (3.6) ab	23.7 (4.7) a
Soil moisture (13/08) (%)	16.8 (3.6) b	16.9 (3.3) ab	17.6 (3.5) ab	18.2 (4.1) a	13.1 (3.3) b	13.3 (2.9) ab	13.1 (1.6) ab	16.3 (4.5) a

letters significantly differ at $P < 0.05$ (Tukey tests).

2.3.2 Soybean performance in the TBI system compared to the control (design 1)

In 2018, yield at 12 and 20 m was substantially higher than that in the control (although not significant). Yield at 4 m from the tree row (247 g/m^2) was 28% lower than at 12 m (342 g/m^2) and 29% lower than at 20 m (348 g/m^2), but did not differ from the control (291 g/m^2) (Figure 2.5). In 2019, yield at the three TBI distances did not differ from the control. The 100-seed mass at 4 m was higher than at 12 and 20 m, but did not differ from the control. In 2018 and 2019, the rain interception treatment contributed to lower soybean yield and 100-seed mass in both experiments (Tables 2.1, 2.2 and 2.4). Yields in 2018 (cultivar Hydra) were considerably greater than that in 2019 (Cultivar Katonda) despite dryer conditions. This yield difference between years was probably due in large part to differences in cultivar performance (RGCQ 2019).

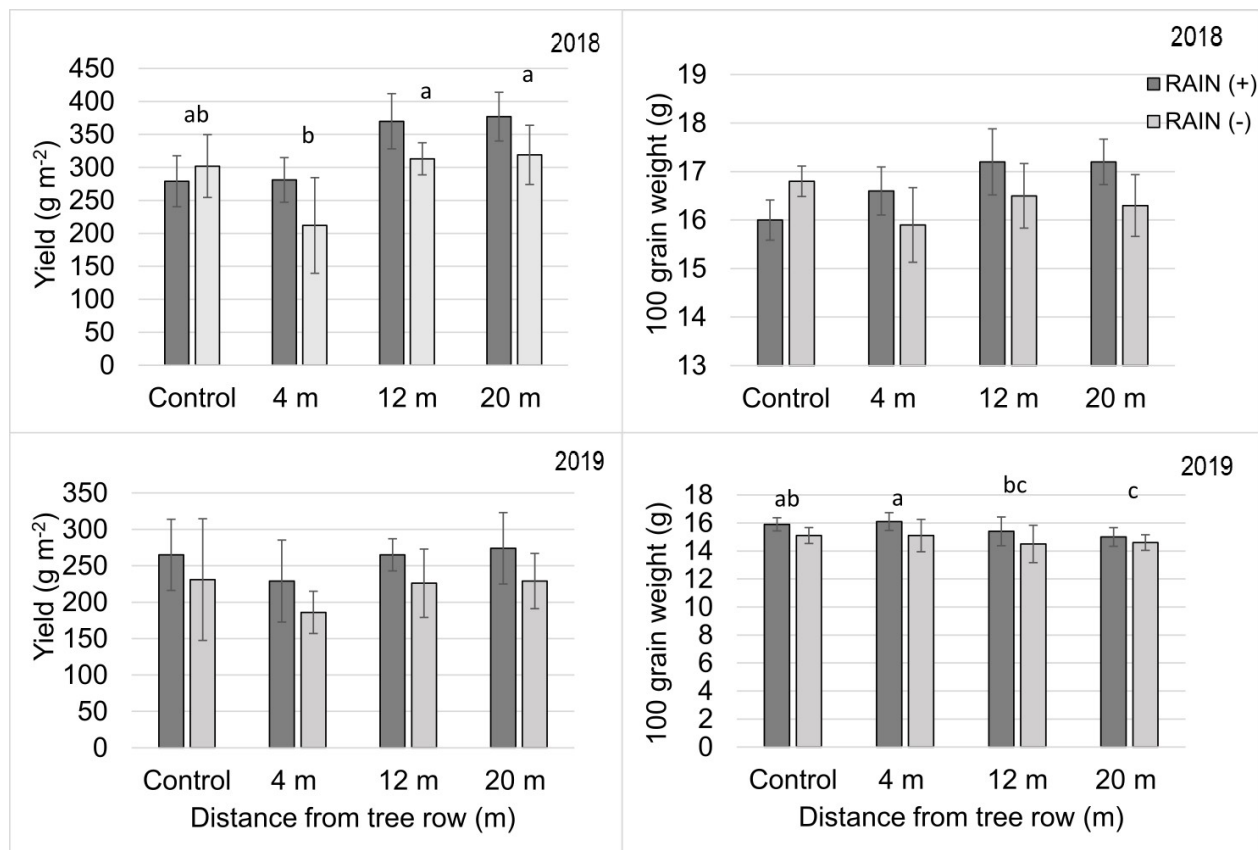


Figure 2.5 Effects of distance to the trees row and rainfall exclusion treatment in design 1 on soybean yield and 100-grain weight in 2018 and 2019 within the tree-based intercropping system. Error bars indicate standard deviations. Different letters indicate significant differences between distances at $P < 0.05$ (Tukey tests).

On 2 August 2019, specific leaf area (SLA) in the control was greater ($33.9 \text{ mm}^2/\text{mg}$) than at 12 m ($29.5 \text{ mm}^2/\text{mg}$) and 20 m from the row ($30.4 \text{ mm}^2/\text{mg}$) (Tables 2.3 and 2.5). On 25 August 2019, a significant effect of distance was detected, but *post hoc* Tukey tests did not reveal significant differences between means with distance. For 2 and 8 August, 2019, SLA in the RAIN (+) treatment was greater than in the RAIN (-) treatment (Tables 2.3, 2.5 and 2.6). On 24 July 2018 and 2 August 2019, DMC of leaves in the RAIN (-) treatment was greater than in the RAIN (+) treatment (Tables 2.3, 2.5 and 2.6).

Table 2.3 ANOVA *P*-values for effects of distance to tree row, rainfall interception treatment and tree root-banding (pruning) treatment on relative water content (RWC), leaf area (LSA), specific leaf area (SLA) and leaf dry-matter content (DMC) in 2018 and 2019 in two experimental designs in a tree-based intercropping system. Values in boldface are significant at $P < 0.05$.

	RWC (24/07)	RWC (31/07)	DMC (24/07)	DMC (31/07)	RWC (2/08)	RWC (14/08)	RWC (25/08)	LSA (2/08)	LSA (14/08)	LSA (25/08)	SLA (2/08)	SLA (14/08)	SLA (25/08)	DMC (2/08)	DMC (14/08)	DMC (25/08)
Design 1																
2018																
Distance (D)	0.3594	0.1032	0.3303	0.7549												
Interception (I)	0.6511	0.0823	0.0142	0.2884												
D x I	0.5689	0.6023	0.4057	0.9962												
2019																
Distance (D)					0.3741	0.7219	0.2682	0.0560	0.0814	0.7488	0.0007	0.2138	0.0301	0.2600	0.0559	0.0550
Interception (I)					0.4512	0.5621	0.1979	0.1186	0.1564	0.0755	0.0056	0.0010	0.0572	0.0429	0.0577	0.6155
D x I					0.6392	0.3842	0.8294	0.7858	0.2948	0.7005	0.5620	0.7013	0.7278	0.6175	0.2596	0.5078
Design 2																
2019																
Distance (D)					0.4908	0.4529	0.6675	0.3054	0.4109	0.2244	0.0053	0.0078	0.2758	0.4944	0.6273	0.3304
Interception (I)					0.1324	0.0692	0.2887	0.0020	0.2415	0.0036	0.0001	0.0008	0.0014	0.0133	0.1035	0.6557
Pruning (P)					0.9354	0.8334	0.0373	0.2207	0.0084	0.8261	0.2729	0.9272	0.5610	0.3949	0.8757	0.8363
D x I					0.5122	0.6309	0.2690	0.4223	0.1326	0.5157	0.0752	0.6219	0.1650	0.2019	0.5003	0.1102
D x P					0.2295	0.4183	0.1502	0.4534	0.2168	0.0370	0.2374	0.3395	0.1252	0.7105	0.3282	0.1346
I x P					0.3385	0.9677	0.1679	0.2194	0.2408	0.7881	0.1303	0.6613	0.5421	0.5032	0.6218	0.7725
D x I x P					0.4422	0.7508	0.0006	0.8827	0.1449	0.8959	0.0940	0.8528	0.5952	0.1540	0.5829	0.7907

Table 2.4 Effects of distance to tree row, rain interception treatment and root pruning (design 2) on soybean yield, 100-grain mass and soil moisture in 2018 and 2019 in a tree-based intercropping system.

	Without root pruning						With root pruning					
	Without rainfall interception			With rainfall interception			Without rainfall interception			With rainfall interception		
	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m
2018												
Yield (g/m ²)	278 (56) b	378 (30) a	380 (49) a	212 (29) b	310 (45) a	330 (46) a	260 (53) a	278 (43) a	311 (36) a	222 (32) a	256 (40) a	304 (56) a
100-grain weight (g)	16.7 (0.6) a	17.2 (0.9) a	17.1 (0.6) a	15.9 (1.2) a	16.3 (1.3) a	16.4 (0.6) a	16.7 (1.3) a	16.2 (1.1) a	16.0 (1.0) a	16.2 (1.4) a	15.4 (1.7) a	15.6 (1.6) a
Soil moisture (31/08) (%)	15.2 (1.9)	15.1 (2.1)	17.6 (1.3)	17.9 (2.7)	18.3 (3.5)	16.4 (3.5)	16.1 (4.1)	15.5 (1.7)	16.1 (2.4)	16.2 (4.1)	15.0 (2.1)	14.6 (2.5)
2019												
Yield (g/m ²)	230 (34)	253 (50)	274 (34)	186 (73)	227 (21)	232 (42)	203 (57)	185 (60)	225 (67)	169 (48)	142 (35)	169 (41)
100-grain weight (g)	16.1 (0.5) a	15.3 (0.7) b	15.1 (0.5) b	15.1 (0.8) a	14.9 (1.1) b	14.8 (0.7) b	16.2 (1.0) a	15.2 (1.0) b	15.7 (0.8) b	15.6 (0.8) a	14.4 (1.1) b	14.4 (1.2) b
Soil moisture (24/07) (%)	20.4 (1.4)	21.2 (1.5)	22.9 (2.1)	19.2 (2.6)	21.2 (3.1)	21.3 (3.6)	21.4 (3.1)	23.2 (4.3)	22.6 (3.3)	21.2 (3.2)	22.3 (4.2)	21.8 (6.4)
Soil moisture (13/08) (%)	16.8 (3.6)	17.5 (3.4)	17.8 (3.3)	13.1 (3.3)	13.6 (3.0)	13.2 (1.8)	17.3 (2.1)	19.1 (2.4)	18.1 (2.5)	17.9 (1.9)	14.6 (2.3)	13.8 (4.5)

Note: Values in parentheses are standard deviations. For each of the treatment combinations of root pruning and rainfall interception treatments, means within each row that have different bold letters significantly differ at $P < 0.05$ (Tukey tests).

Table 2.5 Effects of distance from tree row, rain interception treatment (design 1) on relative water content (RMC), leaf surface area (LSA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (DMC) in the tree-based intercropping system in 2019.

	Without rainfall interception				With rainfall interception			
	4 m	12 m	20 m	Control	4 m	12 m	20 m	Control
2018								
RMC (%) (25/07)	79.5 (3.9)	77.6 (5.1)	77.3 (4.5)	77.5 (5.1)	77.3 (3.1)	78.9 (3.2)	76.0 (6.1)	77.7 (4.6)
RMC (%) (31/07)	80.1 (4.4)	82.1 (3.2)	81.4 (4.1)	76.7 (2.9)	76.1 (8.7)	80.3 (4.4)	80.0 (4.4)	78.6 (4.1)
DMC (mg/g) (25/07)	177.2 (14.4)	177.6 (6.5)	175.7 (8.7)	183.8 (8.9)	188.9 (18.8)	182.3 (11.28)	179.5 (14.0)	188.4 (7.5)
DMC (mg/g) (31/07)	242.8 (18.1)	245.5 (20.1)	243.7 (17.1)	242.2 (18.10)	249.2 (15.2)	250.9 (13.9)	251.5 (22.3)	245.4 (19.4)
2019								
RMC (%) (02/08)	84.0 (4.6)	86.3 (7.0)	84.1 (11.8)	84.1 (8.4)	84.9 (3.8)	87.4 (13.0)	87.4 (2.8)	86.0 (4.1)
RMC (%) (14/08)	78.5 (5.2)	79.3 (5.7)	81.3 (20.0)	79.5 (4.2)	78.4 (7.6)	79.6 (5.1)	77.4 (4.4)	79.8 (3.7)
RMC (%) (25/08)	82.0 (3.8)	82.8 (4.2)	81.0 (3.2)	84.3 (3.9)	82.1 (5.9)	84.4 (5.0)	82.0 (4.5)	84.2 (3.2)
LSA (cm ²) (02/08)	44.9 (15.2)	53.5 (20.2)	49.6 (15.0)	53.7 (18.9)	42.1 (16.1)	45.4 (10.7)	48.1 (13.6)	52.5 (20.9)
LSA (cm ²) (14/08)	32.1 (10.9)	39.9 (12.4)	36.2 (14.8)	33.0 (12.2)	34.7 (13.9)	34.4 (10.9)	33.7 (11.4)	28.4 (9.9)
LSA (cm ²) (25/08)	25.0 (7.9)	26.2 (7.4)	26.1 (6.7)	26.4 (8.4)	23.1 (7.5)	25.3 (8.9)	23.7 (7.9)	23.6 (7.5)
SLA (mm ² /mg) (02/08)	31.8 (2.1) ab	29.5 (3.1) b	30.4 (4.1) b	33.9 (6.9) a	29.6 (3.9) ab	28.8 (6.0) b	27.1 (3.0) b	30.5 (6.4) a
SLA (mm ² /mg) (14/08)	28.3 (4.4)	26.8 (4.5)	27.2 (2.5)	27.8 (3.2)	25.8 (3.1)	25.0 (4.2)	24.5 (2.7)	26.1 (2.6)
SLA (mm ² /mg) (25/08)	24.6 (3.3) a	24.2 (3.5) a	25.1 (3.0) a	23.4 (3.6) a	24.6 (3.7) a	22.7 (2.6) a	24.6 (2.8) a	23.1 (4.1) a
DMC (mg/g) (2/08)	166.5 (6.9)	169.4 (13.2)	167.0 (14.2)	155.6 (20.0)	169.9 (12.2)	169.9 (16.2)	175.3 (15.7)	165.8 (40.0)
DMC (mg/g) (14/08)	192.2 (16.6)	192.3 (12.8)	193.1 (9.2)	185.6 (14.9)	193.7 (19.5)	201.0 (14.8)	193.9 (14.2)	189.2 (13.1)
DMC (mg/g) (25/08)	214.2 (19.9)	210.4 (15.8)	204.6 (19.1)	215.9 (22.5)	206.2 (22.2)	218.1 (16.8)	200.7 (16.8)	215.7 (22.8)

Note: Values in parentheses are standard deviations. For each of the two rainfall interception treatments, means with different bold letters differ significantly at $P < 0.05$ (Tukey tests).

Table 2.6 Effects of distance from the tree row, rain interception treatment and root-banding or pruning (design 2) on relative water content (RMC), specific leaf area (SLA), leaf surface area (LSA) and leaf dry matter content (DMC) in a tree-based intercropping system in 2019. Values in parentheses are standard deviations. For each of the two rainfall interception treatments, means with different boldface letters differ significantly at $P < 0.05$ (Tukey tests).

	Without root pruning						With root pruning					
	Without rainfall interception			With rainfall interception			Without rainfall interception			With rainfall interception		
	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m
RMC (%) (2/08)	84.0 (4.6)	86.2 (6.6)	84.1 (10.9)	83.3 (10.16)	87.4 (12.1)	87.2 (2.7)	84.4 (5.3)	84.5 (12.1)	81.6 (15.0)	89.7 (19.6)	86.4 (3.4)	85.5 (3.5)
RMC (%) (14/08)	78.5 (5.2)	80.0 (5.8)	81.0 (18.5)	78.4 (7.6)	80.2 (5.0)	78.2 (4.5)	79.6 (3.7)	80.1 (4.4)	79.3 (5.2)	78.9 (6.5)	79.2 (4.0)	77.8 (3.5)
RMC (%) (25/08)	83.0 (3.8)	82.9 (4.0)	80.9 (3.2)	82.1 (5.9)	84.8 (4.9)	82.0 (4.3)	84.6 (3.0)	83.9 (5.3)	88.0 (5.0)	84.5 (3.4)	84.1 (4.2)	83.7 (5.7)
LSA (cm ²) (2/08)	44.9 (15.2)	53.9 (19.3)	50.2 (15.9)	42.1 (16.1)	46.9 (11.6)	47.6 (13.9)	52.2 (16.8)	55.4 (18.3)	55.5 (18.8)	46.9 (16.6)	43.9 (12.9)	46.2 (13.4)
LSA (cm ²) (14/08)	32.1 (10.9)	39.5 (13.0)	35.5 (14.7)	34.7 (13.9)	33.6 (10.7)	34.0 (11.6)	36.2 (15.1)	36.0 (11.7)	33.8 (11.7)	32.4 (10.9)	31.0 (9.3)	30.2 (9.8)
LSA (cm ²) (25/08)	25.0 (7.9)	26.4 (7.2)	26.3 (7.3)	23.1 (7.5)	24.9 (8.5)	23.8 (7.6)	24.9 (8.1)	23.8 (7.1)	27.8 (9.1)	24.4 (6.8)	23.3 (6.3)	25.0 (6.8)
SLA (mm ² /mg) (2/08)	31.8 (2.1) a	29.3 (3.0) a	30.8 (4.2) a	29.6 (3.9) a	29.0 (6.1) a	27.4 (3.0) a	36.1 (10.6) a	30.5 (4.3) a	30.6 (4.5) a	31.3 (3.6) a	28.7 (3.1) a	28.4 (4.2) a
SLA (mm ² /mg) (14/08)	28.3 (4.4) a	26.4 (4.4) b	27.3 (2.5) b	25.8 (3.1) a	25.0 (4.0) b	24.9 (2.8) b	29.0 (4.1) a	26.5 (3.1) b	26.2 (3.0) b	27.4 (4.8) a	25.2 (3.0) b	24.6 (2.7) b
SLA (mm ² /mg) (25/08)	24.6 (3.3)	24.3 (3.7)	25.3 (3.3)	24.6 (3.7)	22.8 (2.6)	24.3 (2.8)	25.1 (3.4)	25.3 (3.0)	24.1 (3.0)	24.5 (3.2)	22.8 (2.6)	23.5 (3.5)
DMC (mg/g) (2/08)	166.5 (6.9)	169.4 (12.4)	164.8 (14.2)	169.9 (12.2)	169.2 (15.3)	173.7 (15.2)	153.4 (26.5)	166.9 (12.5)	163.6 (24.6)	169.6 (6.6)	168.9 (13.1)	166.4 (8.9)
DMC (mg/g) (14/08)	192.2 (16.6)	193.9 (13.0)	192.8 (9.8)	193.7 (19.5)	201.2 (14.1)	192.6 (14.1)	190.2 (18.6)	191.0 (15.8)	192.2 (15.6)	205.0 (65.5)	195.9 (15.4)	194.0 (11.2)
DMC (mg/g) (25/08)	214.2 (19.9)	209.8 (15.8)	202.7 (19.6)	206.2 (22.2)	217.7 (17.7)	201.6 (16.7)	212.4 (19.4)	201.6 (20.0)	209.1 (16.3)	205.8 (35.7)	213.5 (19.3)	209.2 (21.2)

Table 2.7 Effect of root-pruning treatments on annual height increment and annual basal area increment (2018-2019 period) of hybrid poplar in a tree-based intercropping system.

	With root pruning	Without root pruning
Annual basal increment (cm ²)	175.3 (32.8) **	197.3 (29.2)
Annual height growth (m)	1.9 (0.4) ns	1.7 (0.5)

Note: Values in parentheses are standard deviations. Significant differences between root-pruning treatments using *t*-tests are indicated by asterisks: ** $P < 0.01$; ns = not significant ($P > 0.05$).

2.3.3 *Effect of tree root pruning on soybean performance and hybrid poplar growth (design 2)*

Soybean yield was affected by an interaction between distance and root pruning in 2018 (Tables 2.1 and 2.4; Figure 2.6). In plots without root pruning, yield at 4 m (245 g/m^2) was 29% lower than at 12 m (344 g/m^2) and 31% lower than at 20 m (355 g/m^2). In the plots with pruning, yield at 4 m did not differ from 12 or 20 m. In 2018 and 2019, regardless of distance and rain interception treatments, yield in plots without pruning was higher than in plots with pruning (Figure 2.6). Leaf surface area (LSA) (14 August 2019) at 4 m from the tree row was greater than at 12 or 20 m (Tables 2.3 and 2.6). LSA (2 and 25 August 2019) in the Rain (-) plots (34.8 cm^2) was lower than in the Rain (+) plots (38.9 cm^2) (Tables 2.3 and 2.6).

Two years of root pruning resulted in a slightly, but significantly lower annual basal increment of hybrid poplar (-11%) relative to the trees without root pruning (Table 2.7). Annual height increment of hybrid poplar was not affected by root pruning.

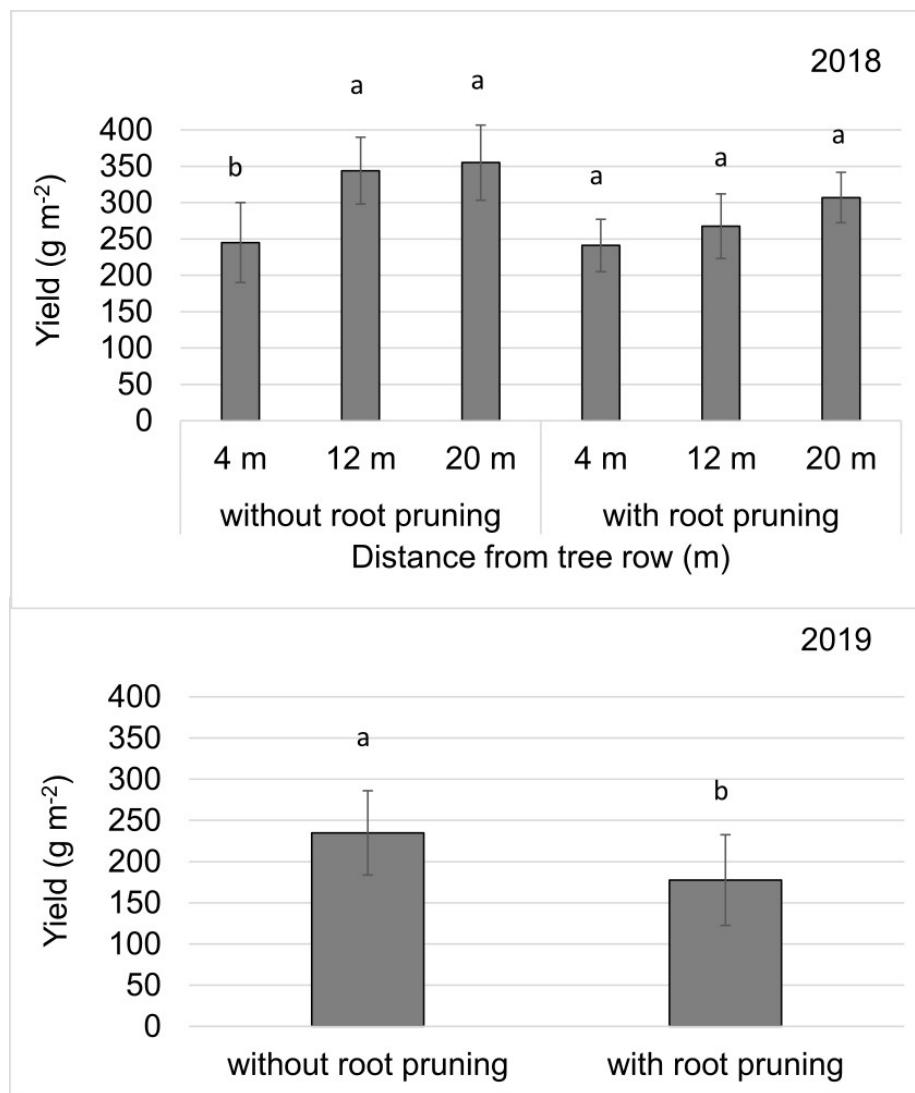


Figure 2.6 Effects of root pruning (design 2) on soybean yield within the tree-based intercropping system in 2018 and 2019. Error bars indicate standard deviations. Different letters indicate significant differences between distances for each of the tree root pruning treatments in 2018 (Tukey tests) or between the two tree root pruning treatments in 2019 at $P < 0.05$.

2.4 Discussion

2.4.1 Spatial variation in microclimatic variables and yield within crop alleys

One objective of this study was to determine how TBI could modify microclimatic conditions in space and time. Wind speed decreased in the alleys, especially at 12 and 20 m from the tree rows. Wind speed reduction at 4 m was less important than at 12 and 20 m. This wind speed reduction pattern within the alleys may result from higher airflow turbulence at the nearest distance from tree rows (Cleugh, 1998). Reductions in wind speed may influence several physiological processes in plants that ultimately affect yield. For example, a reduction in wind speed contributes to maintenance of the leaf boundary layer and CO₂ assimilation, while decreasing water loss through transpiration (Davis & Norman 1988). A study in northeastern Germany demonstrated the positive role that wind speed reduction in TBI can play in improving agricultural yields (*i.e.*, those of winter wheat), particularly in terms of reducing the vapour pressure deficit (VPD) and evaporative demand to the atmosphere (Kanzler *et al.*, 2019). Wind speed reduction by TBI can also limit physical damage that is incurred by wind (*e.g.*, abrasion and tearing of tissues) on plants (Cleugh *et al.*, 1998). In 2018, which was an unusually dry and warm season, reduction in wind speed likely contributed positively to influencing soybean yields near the centre of the crop alleys (12 and 20 m), which tended to be higher than those of the control.

TBI also had an effect on light availability. Significant decreases in PAR (-26%) and PTLT (-12%) were observed at 4 m from the tree row in the TBI. Yet, moderate shading at 4 m was not associated with a change in either yield or leaf traits of soybean plants compared to those in the control. These results suggest the absence of a negative shading effect on soybean yield, which contrasts strongly with results of other TBI experiments with narrow tree-row spacing, *i.e.*, 8-15 m (Reynolds *et al.*, 2007; Rivest *et al.*, 2009; Mantino *et al.*, 2020). Soybean photosynthesis generally reaches saturation around 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yao *et al.*, 2017), which is slightly lower than the values that we observed at 4 m between 11:00 and 14:00 (*ca.* 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). It is possible that mechanisms of morphological, anatomical and physiological adjustment of the leaves allowed soybean to optimize light use (Liu *et al.*, 2017; Almeida *et al.*, 2021). Furthermore, the mass of 100 seeds that we measured in 2019 was higher at 4 m than at 12 m and 20 m. Other studies have observed a similar response of increased kernel weight under shaded conditions, possibly due to a compensation mechanism leading to fewer pods per plant (Schonbeck *et al.*, 1986; Rivest *et al.*, 2009; Carrier *et al.*, 2019). At 4 m, modification of other microclimatic conditions was likely favourable to crop production (*e.g.*, wind speed reduction, higher relative humidity, lower daytime VPD), which was confounded with the tree shading effect, resulting in a near neutral net effect of tree rows on yields (Kanzler *et al.*, 2019). Our results support the idea that well-designed and maintained TBI (*e.g.*, wide tree spacing,

mixtures of species with contrasting growth rates, tree pruning) can limit competition for light between trees and the crop, while modifying other microclimatic conditions that facilitate crop growth.

The experimental TBI system was relatively young (6- to 7-years-old), although hybrid poplars had reached almost two-thirds of their commercial life span, which was anticipated to be 13 years (45 cm logs) after planting. The weak effects of trees upon crop yields that were found near the tree rows would possibly strengthen, becoming negative as the trees mature and intercept more sunlight (Reynolds *et al.*, 2007; Artru *et al.*, 2017; Reyes *et al.*, 2021). Yet, harvesting of fast-growing hybrid poplars (*i.e.*, reduction of 50% of stand density) should further open up the canopy and provide adequate sunlight for most crops for a relatively long period, while providing ample space for the remaining high-value hardwood trees as well. As argued by other researchers, we believe that increasing tree diversity (*e.g.*, species with contrasting traits) in temperate TBI systems is an important strategy that may expand their resilience against climate change, together with the ecosystem services that they provide (Lovell *et al.*, 2018; Wolz *et al.*, 2018).

2.4.2 Rainfall exclusion design

Our results suggest that gutters installed to simulate a decrease in rainfall reaching the soil created moderate moisture stress over an extended period that affected soybean performance. This moisture stress was reflected in soil moisture levels, yield, 100-seed mass, leaf area and SLA. Soil moisture and soybean yield in the RAIN (-) treatment were about 15% lower than in the RAIN (+) treatment. In a study conducted in a southern Ontario TBI with a partial rain exclusion device with translucent panels installed above (1.1 m from the ground) the soybean canopy, Nasielski *et al.*, (2015) found similar results, but they detected some possible confounding effects due to light interception attenuation by the water capture system. Despite some limitations of the rain exclusion device that we used (see below), we believe that it has the advantage of covering a large number of plots at low cost, while limiting its influence on microclimatic conditions, given its installation near ground level.

The decrease in leaf area that we measured under moisture limitation agrees with observations that have been made in other studies (Patterson & Hudak 1996; Kumar & Sharma 2009). Decreased SLA is also a common physiological response in plants under water stress. Decreased SLA results in the production of thicker and more desiccation-resistant leaves (Buezo *et al.*, 2019). Relative water content (RWC) was not affected by the rain interception treatment. In this situation, with a moderate water limitation during the growing season, soybean plants were likely able to stabilize their water status. Although the water stress was not detected through the RWC, it was confirmed through the decrease in soybean yield. We observed an increase in soybean leaf dry-matter content (DMC) in the RAIN (-) plots. This result contrasts with

observations of Kumar and Sharma (2009), who measured a decrease in soybean leaf DMC during water stress. During the rehydration phase following moderate water stress, soybean can compensate for stunted growth by different mechanisms (*e.g.*, morphological adjustments, osmoregulation, hormonal regulation); in some situations, soybean can fully recover from water stress (Dong *et al.*, 2019). It is possible that heavy rainfall events allowed partial or complete rehydration of plants in the RAIN (-) treatment. It is also possible that the rain exclusion device became less effective at intercepting rain as the soybean canopy developed, *i.e.*, greater interception by leaves and redistribution of water to the ground surface through increased stem runoff.

Effects of rainfall exclusion on soybean performance were similar at all crop distances from the tree rows. The rain exclusion device that we tested did not validate our hypothesis that effects of trees on crops are enhanced under reduced rainfall conditions. This result could be due to insufficient rainfall interception resulting in lower than expected water stress. Our results suggest that the expected interaction between moisture limitation and distance to the tree row was unexpectedly manifested mainly by inter-annual variation in rainfall and temperature. In 2018 (dry and warm season), soybean yields at 12 and 20 m from the tree row tended to be higher than in the agricultural control, suggesting the phenomenon of tree facilitation of the soybean crop. In 2019 (normal season), soybean yields in the TBI alleys, regardless of distance from the tree row, were similar to those in the control, thereby indicating neutral effects of trees on the crop.

2.4.3 Tree root pruning

Tree root pruning was applied to a soil depth of 60 cm, because we expected that high tree root density prevailed in this layer. For example, in an 8-year-old TBI system that was established in southern Quebec, under edaphoclimatic conditions that were similar to those in the present study, Bouttier *et al.* (2014) observed that more than 95% of fine roots were found within the uppermost 25 and 45 cm for red oak and hybrid poplar, respectively, and 35 cm for the crop. Root pruning exerted a minimal effect upon soil moisture and a negative effect on soybean yield in both years of the study, including water-limited conditions, which is contrary to our prediction. Others have observed root pruning to reduce belowground competition from trees in TBI and to exert positive effects on yields of various field crops (Jose *et al.*, 2000; Miller & Pallardy 2001; Wanvestraute 2004). It is possible that the root-pruning treatment has negatively affected soil biochemical properties. For example, some authors observed that severe root pruning of poplars (*Populus × euramericana* cv. *Neva*) resulted in a short-term decrease in soil nitrogen, phosphorus and potassium availability (Jing *et al.*, 2017). In the southern USA, Allen *et al.* (2004) observed significant reductions in soil N-mineralization when a root barrier was installed in a pecan TBI between the trees and

the cotton crop. The authors argued that this decrease in N mineralization in the barrier treatment could have been caused by increased N-immobilization by soil microorganisms following the death of a large and fairly recalcitrant root biomass. It is also possible that root pruning disrupted arbuscular mycorrhizal fungal connections that may occur in the space between the rooting zones of trees and soybean through extraradical mycelia, thereby reducing the quantity of tree-derived nutrients that were accessible to soybean (Dierks *et al.*, 2022). Indeed, tree and crop roots can colonize the same soil volume within alleys of TBI systems and trees may exhibit substantial horizontal root extension (i.e., up to 4 times the projection of tree height) (Moreno *et al.*, 2005; Mulia & Dupraz 2006; Bouttier *et al.*, 2014).

The lack of a positive effect of root pruning on soybean yield, including in the rainfall interception treatment, suggests that the trees exerted little to no competition for belowground resources in their vicinity, even though soil moisture was generally reduced. It is possible that intercropping forced the fine roots of the trees to develop deeper in the soil profile, mainly under the shallow roots of the agricultural crop (Cardinael *et al.*, 2015). In addition, soybean plants near the tree row produced seeds with equivalent (2018) or higher masses than at 12 and 20 m (2019), suggesting that the plants did not suffer from possible tree-induced competition for water. Moisture limitation in soils during the grain-filling period generally results in a decrease in soybean seed mass (Sionit & Kramer 1977).

Root pruning slightly but significantly reduced annual basal increment of hybrid poplar, but did not decrease its annual height increment. Accordingly, root pruning likely had a negligible indirect effect on tree aboveground traits (e.g. canopy width, total leaf area) that can influence crop yield through microclimatic conditions (e.g., wind reduction, light interception by trees). Other studies found that aboveground tree growth was generally unaffected or occasionally slightly negatively affected by root pruning in TBI systems (von Kiparski & Gillespie, 2008; Wajja-Musukwe *et al.*, 2008). Further investigations are needed to determine the long-term effects of root pruning treatments in TBI systems on soil ecology, tree growth and timber quality.

2.4.4 Limitations of the study and modelling perspective

Most leaf traits were measured only for one year (2019). Likewise, soil moisture was measured on few dates and in subsurface soil only. These measurements, therefore, must be interpreted carefully. Also, crop performance was measured only at three distances from the tree row. Yet, crop performance may widely vary spatially within alleys in TBI systems, especially at the tree-crop interface (e.g., Miller & Pallardy 2001; Mantino *et al.*, 2020). Future research should be guided towards determining the effect of TBI systems on crop performance and moisture dynamics at finer temporal and spatial scales. Another limitation of our study resulted from a possible confounding effect of the sub-soiler (60 cm depth) that was employed in the

root pruning treatment on crop performance. As our experimental design did not include a subsoil treatment in the control plots (without trees), we can not determine whether this confounding effect occurred. However, others have found the sub-soiler to have exerted a weak effect on crop yield and moisture dynamics (Evans *et al.*, 1996; Izumi *et al.*, 2009). Finally, the tree entire root system was not covered in our rain exclusion plots. This did not allow us to study tree-crop interactions in a context of moisture limitation for both trees and crop.

As is the case in our study, most TBI experimental sites in temperate climates are young systems. The magnitude of biophysical interactions between trees and crops, therefore, remains limited. This aspect strongly limits our capacity to predict effects of the design and management of TBI systems on crop yields over space and time in a changing climate. Further, experimental exclusion devices are difficult to deploy within fields and are usually operated over limited areas and time periods (Nasielski *et al.*, 2015; Blanchet *et al.*, 2021). Modelling tree–crop interactions in agroforestry systems has been proposed as a way to resolve these issues. For example, Hi-sAFE is a mechanistic 3D model that explores the biophysical interactions within agroforestry systems and has proved to be a powerful tool for exploring agroforestry designs (*e.g.*, tree spacing, crop type), management strategies (*e.g.*, thinning, branch and root pruning), and responses to environmental variation (*e.g.*, climate change, water table) (Dupraz *et al.*, 2019; Huo *et al.*, 2021; Reyes *et al.*, 2021). Many other models have been created recently for a wide range of environmental conditions, agroforestry practices and purposes. Gonçalves *et al.* (2021) provided a brief overview of these agroforestry models. According to the authors, balancing the trade-offs between model complexity and interactions that can be simulated is a difficult challenge when modelling agroforestry systems.

2.5 Conclusions

The aim of this study was to determine whether crop productivity in a TBI system would minimize the effects of reduced water availability. A partial rainfall interception-exclusion treatment experimentally reduced water availability in the soil. This treatment had substantial, negative effects on soybean yields, although these were expressed at a lower magnitude than expected. Contrary to our hypothesis, rainfall interception did not amplify the effect of TBI on soybean yield and soybean leaf traits; in other words, there was no significant interaction between distance to the tree row and rain interception treatment. Nevertheless, we measured substantial spatial variation in soybean yield across the TBI alleys in 2018 (dry and warm year), while yield did not differ in terms of crop location within the alley in 2019 (normal rainfall and temperature). This result partially validated our hypothesis that tree-crop interactions in TBI can be intensified by decreased water availability. Moderate tree shading was measured near the tree rows. A change in soybean yield or leaf traits relative to controls was not associated with this shading. Contrary to our prediction, root pruning negatively affected soybean yield in the cultivated alleys, even under water-

limited conditions. Our results suggest that no belowground competition had occurred between trees and soybean during the study period. This study suggests that the effects of widely spaced TBI systems on spatial patterns of crop yield may vary substantially depending upon inter-annual variation in climatic conditions with likely more facilitative effects prevailing in drier and warmer years and near neutral effects on normal years.

2.6 References

- Allen, S., Jose, S., Nair, P.K.R., Brecke, B., Nair, V., Graetz, D., & Ramsey, C. (2004). Nitrogen mineralization in a pecan (*Carya illinoensis* K.Koch)–cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Biology & Fertility of Soils*, 41, 28–37.
- Almeida, G.M., Costa, A.C., Batista, P.F., Junqueira, V.B., Rodrigues, A.A., Santos, E.C.D., ..., & Silva, A.A. (2021). Can light intensity modulate the physiological, anatomical, and reproductive responses of soybean plants to water deficit? *Physiologia Plantarum*, 172, 1301–1320.
- Arenas-Corraliza, M.G., López-Díaz, M.L., & Moreno, G. (2018). Winter cereal production in a Mediterranean silvoarable walnut system in the face of climate change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 264, 111–118.
- Artru, S., Garré, S., Dupraz, C., Hiel, M.P., Blitz-Frayret, C., & Lassois, L. (2017). Impact of spatio-temporal shade dynamics on wheat growth and yield, perspectives for temperate agroforestry. *European Journal of Agronomy*, 82, 60–70.
- Bertness, M., & Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.
- Blanchet, G., Barkaoui, K., Bradley, M., Dupraz, C., & Gosme, M. (2021). Interactions between drought and shade on the productivity of winter pea grown in a 25-year-old walnut-based alley cropping system. *Journal of Agronomy & Crop Science*. DOI: 10.1111/jac.12488
- Böhm, C., Kanzler, M., & Freese, D. (2014). Wind speed reductions as influenced by woody hedgerows grown for biomass in short rotation alley cropping systems in Germany. *Agroforestry Systems*, 88, 579–591.
- Bouttier, L., Paquette, A., Messier, C., Rivest, D., Olivier, A., & Cogliastro, A. (2014). Vertical root separation and light interception in a temperate tree-based intercropping system of Eastern Canada. *Agroforestry Systems*, 88(4), 693–706.
- Brooker, R.W., Karley, A.J., Newton, A.C., Pakeman, R.J., & Schöb, C. (2016). Facilitation and sustainable agriculture: A mechanistic approach to reconciling crop production and conservation. *Functional Ecology*, 30(1), 98–107.
- Buezo, J., Sanz-Saez, Á., Moran, J.F., Soba, D., Aranjuelo, I., & Esteban, R. (2019). Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. *Physiologia Plantarum*, 166(1), 88–104.
- Cardinael, R., Mao, Z., Prieto, I., Stokes, A., Dupraz, C., Kim, J.H., & Jourdan, C. (2015). Competition with winter crops induces deeper rooting of walnut trees in a Mediterranean alley cropping agroforestry system. *Plant & Soil*, 391(1), 219–235.
- Carrier, M., Rhéaume Gonzalez, F.-A., Cogliastro, A., Olivier, A., Vanasse, A., & Rivest, D. (2019). Light availability, weed cover and crop yields in second generation of temperate tree-based intercropping systems. *Field Crops Research*, 239, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.05.004>

Cleugh, H.A. (1998). Effects of windbreaks on airflow, microclimates and crop yields. *Agroforestry Systems*, 41, 55–84.

Cleugh, H.A., Miller, J.M., & Böhm, M. (1998). Direct mechanical effects of wind on crops. *Agroforestry Systems*, 41(1), 85–112.

Gonçalves, B., Morais, M.C., Pereira, S., Mosquera-Losada, M.R., & Santos, M. (2021). Tree–crop ecological and physiological interactions within climate change contexts: A mini-review. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 9, 710.

Cui, Y., Jiang, S., Juliang, J., Ning, S., & Feng, P. (2019). Quantitative assessment of soybean drought loss sensitivity at different stages based on S-shaped damage curve. *Agricultural Water Management*, 213, 821–832.

Davis, J.E., & Norman, J.M. (1988). 22. Effects of shelter on plant water use. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 22–23, 393–402.

Dierks, J., Blaser-Hart, W.J., Gamper, H.A., & Six, J. (2022). Mycorrhizal fungi-mediated uptake of tree-derived nitrogen by maize in smallholder farms. *Nature Sustainability*, 5, 64–70.

Dong, S., Jiang, Y., Dong, Y., Wang, L., Wang, W., Ma, Z.,..., & Liu, L. (2019). A study on soybean responses to drought stress and rehydration. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(8), 2006–2017.

Dupraz, C., Blitz-Frayret, C., Lecomte, I., Molto, Q., Reyes, F., & Gosme, M. (2018). Influence of latitude on the light availability for intercrops in an agroforestry alley-cropping system. *Agroforestry Systems*, 92, 1019–1033.

Dupraz, C., Wolz, K.J., Lecomte, I., Talbot, G., Vincent, G., Mulia, R., ..., & Van Noordwijk, M. (2019). Hi-sAFe: a 3D agroforestry model for integrating dynamic tree–crop interactions. *Sustainability*, 11, 2293.

Eck, H.V., Mathers, A.C., & Musick, J.T. (1987). Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crops Research*, 17(1), 1–16.

Evans, S.D., Lindstrom, M.J., Voorhees, W.B., Moncrief, J.F., & Nelson, G.A. (1996). Effect of subsoiling and subsequent tillage on soil bulk density, soil moisture, and corn yield. *Soil & Tillage Research*, 38, 35–46.

Feliciano, D., Ledo, A., Hillier, J., & Nayak, D.R. (2018). Which agroforestry options give the greatest soil and above ground carbon benefits in different world regions? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254, 117–129.

Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

- Gao, X., Liu, Z., Zhao, X., Ling, Q., Huo, G., & Wu, P. (2018). Extreme natural drought enhances interspecific facilitation in semiarid agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 265, 444–453.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695.
- Graves, A.R., Burgess, P.J., Palma, J.H.N., Herzog, F., Moreno, G., Bertomeu, M., ..., & van den Briel, J.P. (2007). Development and application of bio-economic modelling to compare silvoarable, arable, and forestry systems in three European countries. *Ecological Engineering*, 29(4), 434–449.
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J. L., & Valladares, F. (2012). Non-linear effects of drought under shade: Reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, 169(2), 293–305.
- Hotelier-Rous, N., Laroche, G., Durocher, È., Rivest, D., Olivier, A., Liagre, F., & Cogliastro, A. (2020). Temperate agroforestry development: The case of Quebec and of France. *Sustainability*, 12(17), 7227.
- Huo, G., Gosme, M., Gao, X., Dupraz, C., Yang, J., & Zhao, X. (2021). Dynamics of interspecific water relationship in vertical and horizontal dimensions under a dryland apple-*Brassica* intercropping system: Quantifying by experiments and the 3D Hi-sAFé model. *Agricultural & Forest Meteorology*, 310, 108620.
- Inurreta-Aguirre, H.D., Lauri, P.É., Dupraz, C., & Gosme, M. (2018). Yield components and phenology of durum wheat in a Mediterranean alley-cropping system. *Agroforestry Systems*, 92(4), 961–974.
- Izumi, Y., Yoshida, T., & Iijima, M. (2009). Effects of subsoiling to the non-tilled field of wheat-soybean rotation on the root system development, water uptake, and yield. *Plant Production Science*, 12, 327–335.
- Jégo, G., Pattey, E., Bourgeois, G., Morrison, M.J., Drury, C.F., Tremblay, N., & Tremblay, G. (2010). Calibration and performance evaluation of soybean and spring wheat cultivars using the STICS crop model in Eastern Canada. *Field Crops Research*, 117, 183–196.
- Jing, D-W., Liu, F-C., Wang, M-Y., Ma, H-L., Du, Z-Y., Ma, B-Y., & Dong, Y-F. (2017). Effects of root pruning on the physicochemical properties and microbial activities of poplar rhizosphere soil. *PLoS ONE*, 12(11), e0187685.
- Jose, S., Gillespie, A.R., & Pallardy, S.G. (2004). Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 237–255.
- Jose, S., Gillespie, A.R., Seifert, J.R., & Biehle, D.J. (2000). Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the midwestern USA: 2. Competition for water. *Agroforestry Systems*, 48(1), 41–59.
- Kanzler, M., Böhm, C., Mirek, J., Schmitt, D., & Veste, M. (2019). Microclimate effects on evaporation and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield within a temperate agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93(5), 1821–1841.

Kumar, A., & Sharma, K.D. (2009). Physiological responses and dry matter partitioning of summer mungbean (*Vigna radiata* L.) genotypes subjected to drought conditions. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 195(4), 270–277.

Laroche, G., Domon, G., & Olivier, A. (2020). Exploring the social coherence of rural landscapes featuring agroforestry intercropping systems using locals' visual assessments and perceptions. *Sustainability Science*, 15(5), 1337–1355.

Lawson, G., Dupraz, C., & Watté, J. (2019). Can silvoarable systems maintain yield, resilience, and diversity in the face of changing environments? (Chapter 9) In Lemaire, G., Carvalho, P.C. de F., Kronberg, S., Recous, S. (eds), *Agroecosystem Diversity: Reconciling Contemporary Agriculture and Environmental Quality*. Academic Press. pp. 145–168.

Lesk, C., Rowhani, P., & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529(7584), 84–87.

Liu, X., Rahman, T., Song, C., Su, B., Yang, F., Yong, T., ..., & Yang, W. (2017). Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems. *Field Crops Research*, 200, 38–46.

Liu, W., Yao, S., Wang, J., & Liu, M. (2019). Trends and features of agroforestry research based on bibliometric analysis. *Sustainability*, 11(12), 3473.

Lovell, S.T., Dupraz, C., Gold, M., Jose, S., Revord, R., Stanek, E., & Wolz, K.J. (2018). Temperate agroforestry research: considering multifunctional woody polycultures and the design of long-term field trials. *Agroforestry Systems*, 92, 1397–1415.

Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., & Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199–205.

Mantino, A., Volpi, I., Micci, M., Pecchioni, G., Bosco, S., Dragoni, F., ..., & Ragaglini, G. (2020). Effect of tree presence and soil characteristics on soybean yield and quality in an innovative alley-cropping system. *Agronomy*, 10(1), 52.

Miller, A.W., & Pallardy, S.G. (2001). Resource competition across the crop-tree interface in a maize-silver maple temperate alley cropping stand in Missouri. *Agroforestry Systems*, 53(3), 247–259.

Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E., & Dupraz, C. (2005). Fine root distribution in Dehesas of central-western Spain. *Plant & Soil*, 277, 153–162.

Mulia, R., & Dupraz, C. (2006). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant & Soil*, 281(1–2), 71–85.

NOAA. 2018. NOAA archive, retrieved 3 March 2018, <http://windhistory.com/about.html>

- Nasielski, J., Furze, J.R., Tan, J., Bargaz, A., Thevathasan, N.V., & Isaac, M.E. (2015). Agroforestry promotes soybean yield stability and N₂-fixation under water stress. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1541–1549.
- Pardon, P., Reubens, B., Mertens, J., Verheyen, K., De Frenne, P., De Smet, G., Van Waes, C., & Reheul, D. (2018). Effects of temperate agroforestry on yield and quality of different arable intercrops. *Agricultural Systems*, 166, 135–151.
- Pardon, P., Reubens, B., Reheul, D., Mertens, J., de Frenne, P., Coussement, T., Janssens, P., & Verheyen, K. (2017). Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 247, 98–111.
- Patterson, R.P., & Hudak, C.M. (1996). Drought-avoidant soybean germplasm maintains nitrogen-fixation capacity under water stress. *Plant & Soil*, 186, 39–43.
- Pedersen, P., Kumudini, S., Board, J., & Conley, S. (2004). ISU Extension publication Soybean Growth and Development (PM 1945). Ames, IA: Iowa State University,
- Reyes, F., Gosme, M., Wolz, K.J., Lecomte, I., & Dupraz, C. (2021). Alley cropping mitigates the impacts of climate change on a wheat crop in a Mediterranean environment: A biophysical model-based assessment. *Agriculture*, 11(4), 356.
- Reynolds, P.E., Simpson, J.A., Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2007). Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological Engineering*, 29(4), 362–371.
- RGCQ. 2019. Guide des réseaux des grandes cultures du Québec. Réseau Grandes Cultures du Québec (RGSQ). https://cerom.qc.ca/assets/content/docs/guides/Guide_RGCQ_2019.pdf
- Rivest, D., Cogliastro, A., Vanasse, A., & Olivier, A. (2009b). Production of soybean associated with different hybrid poplar clones in a tree-based intercropping system in southwestern Québec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1–2), 51–60.
- Rivest, D., Rolo, V., López-Díaz, L., & Moreno, G. (2011). Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(3–4), 447–454.
- Schonbeck, M.W., Hsu, F.C., & Carlsen, T.M. (1986). Effect of pod number on dry matter and nitrogen accumulation and distribution in soybean. *Crop Science*, 26, 783–788.
- Sereke, F., Graves, A.R., Dux, D., Palma, J.H.N., & Herzog, F. (2015). Innovative agroecosystem goods and services: key profitability drivers in Swiss agroforestry. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), 759–770.

Shi, L., Feng, W., Xu, J., & Kuzyakov, Y. (2018). Agroforestry systems: Meta-analysis of soil carbon stocks, sequestration processes, and future potentials. *Land Degradation & Development*, 29(11), 3886–3897.

Sionit, N., & Kramer, P.J. (1977). Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agronomy Journal* 69, 274–278.

Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2004). Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 257–268.

Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Bradley, R., Cogliastro, A., Folkard, P., Grant, R., & Zabek, L. (2012). Agroforestry research and development in Canada: The way forward. In: *Agroforestry – The Future of Global Land Use*. Springer, Dordrecht. pp. 247–283.

Udawatta, R.P., Gantzer, C.J., & Jose, S. (2017). Chapter 14 – Agroforestry practices and soil ecosystem Services. pp. 305–333. In: Al-Kaisi, M.M., and Lowery, B. (eds.) *Soil Health and Intensification of Agroecosystems*. Academic Press.

Valdivia, C., Barbieri, C., & Gold, M.A. (2012). Between forestry and farming: Policy and environmental implications of the barriers to agroforestry adoption. *Canadian Journal of Agricultural Economics*, 60(2), 155–175.

Vogel, E., Donat, M.G., Alexander, L.V., Meinshausen, M., Ray, D.K., Karoly, D., ... & Frieler, K. (2019). The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environmental Research Letters*, 14(5), 054010.

von Kiparski, G.R., & Gillespie, A.R. (2008). Agroforestry management effects on plant productivity vectors within a humid–temperate hardwood alley-cropping system. In *Toward Agroforestry Design*. Springer, Dordrecht. pp. 149–173.

Wajja-Musukwe, T.N., Wilson, J., Sprent, J.I., Ong, C.K., Deans, J.D., & Okorio, J. (2008). Tree growth and management in Ugandan agroforestry systems: effects of root pruning on tree growth and crop yield. *Tree Physiology*, 28, 233–242.

Wanvestraut, R.H., Jose, S., Nair, P.K.R., & Brecke, B.J. (2004). Competition for water in a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)–cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Agroforestry Systems*, 60(2), 167–179.

Wang, X., Zhao, C., Müller, C., Wang, C., Ciais, P., Janssens, I., ... & Piao, S. (2020). Emergent constraint on crop yield response to warmer temperature from field experiments. *Nature Sustainability*, 3(11), 908–916.

Wolz, K.J., Lovell, S.T., Branham, B.E., Eddy, W.C., Keeley, K., Revord, R.S., ... & DeLucia, E.H. (2018). Frontiers in alley cropping: Transformative solutions for temperate agriculture. *Global Change Biology*, 24(3), 883–894.

Zhu, X., & Troy, T.J. (2018). Agriculturally relevant climate extremes and their trends in the world's major growing regions. *Earth's Future*, 6(4), 656–672

CHAPITRE 3

La réduction des précipitations et le cernage racinaire des arbres modifient les traits racinaires du soya et la structure des communautés microbiennes du sol en système agroforestier intercalaire

Auteurs : Gagné, G., Lorenzetti, F., Rivest, D.

Résumé

Notre compréhension des effets des systèmes agroforestiers intercalaires (SAI) sur le rendement des cultures, les conditions microclimatiques et les propriétés du sol s'est nettement améliorée au cours des dernières années. Toutefois, les impacts des SAI sur la croissance souterraine des cultures et sur les interactions plantes-micro-organismes, en particulier en conditions de faible disponibilité en eau, demeurent peu documentés. Pour améliorer la conception des SAI et favoriser leur adoption, il est essentiel de mieux comprendre la dynamique spatiale des composantes biotiques du sol en lien avec la disponibilité en eau et certaines pratiques agroforestières comme le cernage racinaire. Cette étude visait à évaluer les effets combinés d'une interception partielle des précipitations (50 % de la surface du sol entre les stades R1 et R7 du soya) et du cernage racinaire des arbres sur les traits racinaires du soya (architecture, nodulation, mycorhization) et la structure des communautés microbiennes du sol (acides gras phospholipidiques), dans un SAI de 7 ans (50 arbres ha⁻¹ ; 5 × 40 m). Les mesures ont été effectuées à trois distances de la rangée d'arbres (4, 12 et 20 m). Le traitement d'interception de la pluie a réduit la teneur en eau volumétrique du sol à une seule des deux dates d'échantillonnage, sans effet significatif de la distance à la rangée d'arbres ni du cernage racinaire. Le cernage a favorisé le développement des racines fines (0-0,5 mm) du soya, en particulier dans la couche superficielle du sol (0-10 cm), et a accru la colonisation mycorhizienne, indépendamment de la distance à la rangée d'arbres. En revanche, il a entraîné une diminution de la biomasse microbienne totale ainsi que des biomasses de bactéries, d'actinomycètes et de champignons saprophytes. Le traitement d'interception de la pluie a réduit la longueur des grosses racines (> 1 mm), le volume racinaire dans les premiers 10 cm du sol et le nombre de nodules, tout en augmentant la colonisation des racines par les hyphes et le nombre de vésicules. Les effets du traitement d'interception de la pluie sur la biomasse microbienne variaient selon la distance à la rangée d'arbres, avec des valeurs plus élevées dans les parcelles sans interception, en particulier à 20 m de la rangée d'arbres. Nos résultats indiquent que le cernage racinaire des arbres et la disponibilité en eau modulent les traits racinaires des cultures et la structure des communautés microbiennes du sol, soulignant le rôle clé des dynamiques biotiques souterraines dans la compréhension du fonctionnement des systèmes agroforestiers.

Mots-clés : agroforesterie, cernage, racines, sécheresse, mycorhizes, PLFA

3.1 Introduction

Globalement, près d'un tiers des variations de rendement des principales cultures (maïs, riz, blé, soya) est attribuable aux changements climatiques (Ray *et al.*, 2015). Ces changements modifient les patrons de précipitations et provoquent une augmentation des températures, ce qui accroît l'instabilité des rendements et l'insécurité alimentaire dans plusieurs régions du monde (Challinor *et al.*, 2014 ; Thornton *et al.*, 2014 ; Vogel *et al.*, 2019). L'augmentation des épisodes de sécheresse est la principale cause des pertes de rendement (Comas *et al.*, 2013). La stabilisation des rendements agricoles passe par l'adoption de systèmes agricoles novateurs qui diminuent les impacts négatifs des changements climatiques, tels que les systèmes agroforestiers intercalaires (SAI) (Nasielski *et al.*, 2015 ; Wolz & De Lucia, 2018). Les SAI se sont d'abord développés en climat tempéré pour leur potentiel à diversifier les sources de revenus. Ce n'est que récemment que leurs bénéfices agroécologiques, notamment leur capacité à atténuer le stress des cultures, ont commencé à être sérieusement étudiés (Garrett *et al.*, 2021). Dans les SAI, plusieurs rangées d'arbres sont plantées à large espacement à l'intérieur des champs cultivés. La complémentarité des arbres et des cultures dans les SAI peut permettre une utilisation accrue de l'eau, des éléments minéraux du sol et de la lumière. Par conséquent, la productivité primaire d'une parcelle en SAI est souvent supérieure à celle où arbres et cultures sont produits séparément (Graves *et al.*, 2007). Les SAI sont généralement conçus pour optimiser les compromis entre production agricole et bénéfices environnementaux fournis par la présence des arbres (Veldkamp *et al.*, 2023).

Notre compréhension des effets des SAI sur le rendement des cultures (i.e., parties aériennes des plantes agricoles), ainsi que sur les conditions microclimatiques et les propriétés physiques et chimiques des sols, a considérablement progressé au cours des dernières années (Jacobs *et al.*, 2022 ; Kanzler *et al.*, 2019 ; Majaura *et al.*, 2024 ; Rolo *et al.*, 2023). Par contre, les effets des SAI sur la croissance souterraine des cultures et les interactions entre les micro-organismes du sol et les plantes, notamment en situation de faible disponibilité de l'eau dans les sols, demeurent moins bien documentés. Notre étude se concentre sur un SAI combinant peupliers et feuillus à bois durs avec une culture de soya. Les peupliers à croissance rapide sont largement utilisés dans les SAI tempérés, car ils procurent rapidement plusieurs services écosystémiques comme la création de microclimats et l'amélioration des propriétés hydrauliques du sol (Wolz & De Lucia, 2018). Par contre, leurs racines fines peuvent rapidement interférer avec celles des cultures, en particulier à proximité des rangées d'arbres (Bouttier *et al.*, 2014 ; Plante *et al.*, 2014). Cette situation peut entraîner la diminution de la disponibilité des ressources en eau et en nutriments du sol (Reynolds *et al.*, 2007 ; Rivest *et al.*, 2009 ; Rivest & Martin-Guay, 2024). Le cernage racinaire des arbres peut être une technique efficace pour réduire cette compétition et augmenter la disponibilité des ressources pour les cultures (Miller & Pallardy, 2001 ; Sudmeyer *et al.*, 2002).

Bien que les SAI offrent de nombreux services écosystémiques, les pertes de rendement attribuables à la compétition, tant aérienne que souterraine, à proximité de la rangée d'arbres (Reynolds *et al.*, 2007 ; Thevathasan & Gordon, 2004), constituent un frein à leur adoption par les agriculteurs dans les régions tempérées (Valdivia *et al.*, 2012). Pourtant, selon une synthèse de différentes études réalisée par Majaura *et al.*, (2024), au-delà des quelques premiers mètres où la compétition entre arbres et cultures est la plus intense, les cultures peuvent bénéficier d'une protection microclimatique susceptible de stabiliser, voire d'augmenter les rendements. Les auteurs soulignent que la plupart des études portant sur la productivité des cultures en SAI dans les régions tempérées se sont concentrées sur la zone de compétition, laissant ainsi une lacune importante quant à la compréhension des effets exercés dans cette zone de protection.

L'étude des traits racinaires des cultures comme le soya éclaire les stratégies d'acquisition et de conservation des ressources (Fenta *et al.*, 2014), tout en offrant un levier pertinent pour analyser les interactions arbre-culture selon la distance à la rangée d'arbres. Par exemple, la production accrue de racines fines, une plus grande longueur spécifique des racines et une densité racinaire plus élevée sont associées à des stratégies optimisant l'acquisition des ressources (Bardgett & van der Putten, 2014 ; Fenta *et al.*, 2014 ; Franco *et al.*, 2011). Les communautés microbiennes du sol, comme les mycorhizes et les bactéries symbiotiques (e.g., rhizobactéries), jouent un rôle important dans l'atténuation des effets du stress hydrique sur le soya (Aliasgharzarad *et al.*, 2006 ; Grumberg *et al.*, 2014 ; Marinkovic *et al.*, 2019 ; Nader *et al.*, 2024 ; Oram *et al.*, 2025). Leur composition varie en fonction de l'intensité du stress hydrique et de la communauté végétale présente (Oram *et al.*, 2025). En situation de sécheresse, l'activité microbienne diminue, favorisant les espèces les plus résistantes et entraînant une modification des communautés et de leurs fonctions écologiques (Oram *et al.*, 2025). Plusieurs études ont démontré que les associations symbiotiques renforcent la tolérance du soya au stress hydrique (Marinkovic *et al.*, 2019 ; Nader *et al.*, 2024). Par exemple, les rhizobiums peuvent stimuler la réponse antioxydante du soya, contribuant ainsi à sa protection contre divers stress environnementaux (Marinkovic *et al.*, 2019). Notre étude vise à évaluer la réponse de traits racinaires du soya (morphologie, taux de nodulation et mychorization) et de la composition des communautés microbiennes du sol (analysée par la méthode des acides gras phospholipidiques). Cette évaluation sera réalisée dans deux zones contrastées des allées cultivées, la zone de compétition (4 m de la rangée) et la zone de protection (12 et 20 m), en intégrant deux facteurs expérimentaux : la présence ou l'absence de cernage des racines des arbres et l'exclusion partielle ou non de la pluie.

En général, la biomasse racinaire des cultures tend à augmenter avec la distance par rapport à la rangée d'arbres en raison de la réduction graduelle de la compétition racinaire des arbres (Duan *et al.*, 2019 ; Mulia & Dupraz, 2006 ; Wang *et al.*, 2014). Lorsque la compétition pour l'eau entre les arbres et les cultures ne

peut être atténuée (e.g., par le cernage racinaire ou l'irrigation), les cultures tendent à développer davantage leurs racines dans les couches profondes du sol afin d'accéder à une plus grande quantité d'eau (Kunert *et al.*, 2016 ; Sun *et al.*, 2018 ; Van Noordwijk *et al.*, 2016 ; Van Noordwijk & Purnomosidhi, 1995). Les conditions de faible disponibilité en eau diminuent également la biomasse microbienne (Qu *et al.*, 2023). Les communautés microbiennes sont influencées par la réponse des cultures au stress hydrique (Xie *et al.*, 2021 ; Xu *et al.*, 2018). La présence d'arbres en milieu agricole influence la structure des communautés microbiennes du sol. Proche des rangées d'arbres, on observe généralement une plus grande abondance microbienne (Beule *et al.*, 2020 ; D'Herville *et al.*, 2021 ; Guillot *et al.*, 2021 ; Unger *et al.*, 2013). La composition des communautés microbiennes dans cette zone est souvent caractérisée par un ratio champignons/bactéries plus élevé (Guillot *et al.*, 2019 ; Seiter *et al.*, 1999 ; Unger *et al.*, 2013).

Pour améliorer la conception des SAI et accroître leur taux d'adoption, il est nécessaire de mieux comprendre les effets de la disponibilité de l'eau et de pratiques agroforestières comme le cernage racinaire sur la dynamique spatiale des composantes biotiques du sol dans les allées cultivées (Cardinael *et al.*, 2020). L'objectif de l'étude était de déterminer les effets d'une interception partielle de la pluie (50 % de la surface du sol) et du cernage racinaire des arbres sur différents traits racinaires du soya ainsi que sur la structure des communautés microbiennes du sol, dans un SAI de 7 ans (50 arbres ha⁻¹ ; 5 x 40 m), à différentes distances de la rangée d'arbres (4, 12 et 20 m). Nous avons formulé les prédictions suivantes. 1) L'effet du cernage racinaire sur la variation des traits racinaires du soya sera le plus marqué près de la rangée d'arbres (4 m) et en situation d'interception de la pluie. 2) Le cernage racinaire augmentera l'abondance des communautés microbiennes et modifiera leur structure, en particulier proche de la rangée d'arbres (4 m) et en situation d'interception de la pluie.

3.2 Méthodologie

3.2.1 Dispositif expérimental

Le site d'étude est localisé dans la municipalité de Baie-du-Febvre, au sein de l'écorégion des basses-terres du fleuve Saint-Laurent, au Canada (46°08'N, 72°40'O, 30 m d'élévation). Le sol est un loam sablo-argileux composé de 66 % de sable et 11 % d'argile, avec un pH à l'eau de 6,4. Il est classé dans l'ordre des gleysols (Comité d'experts sur la prospection pédologique, 1998). Le sol est classé comme un Gleysol orthique (série de sol : argile de Rideau avec des taches de sable à la surface) (Laplanche & Choinière, 1954). Les normales climatiques de la région indiquent une température annuelle moyenne de 5,3 °C et des précipitations annuelles de 924 mm (Environnement et Changement climatique Canada, 2024).

La partie expérimentale du SAI, établi en mai 2012, comprend trois rangées simples d'arbres (orientation nord-ouest – sud-est) de 400 m de longueur. Les rangées sont composées de peupliers hybrides (*Populus deltoides x nigra*) plantés en alternance avec des feuillus à bois dur (érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall;), noyer noir (*Juglans nigra* L.), chêne rouge (*Quercus rubra* L.), chêne bicolor (*Quercus bicolor* Willd), chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa* Michaux) et caryer ovale (*Carya ovata* [Mill.] K. Koch)), répartis aléatoirement. Les arbres sont espacés de 5 m sur la rangée et de 40 m entre les rangées, ce qui correspond à une densité de plantation de 50 arbres ha⁻¹. À l'automne 2019, la hauteur moyenne des peupliers était de 12,5 m et celle des feuillus durs de 5,5 m. Depuis leur plantation, les arbres ont été entretenus annuellement par des interventions de taille de formation et d'élagage, limitées à moins d'un tiers de la hauteur des arbres. Sous les rangées d'arbres, des bandes (ca. 2 m de largeur) non cultivées et non fauchées ont été maintenues. Ces bandes enherbées étaient majoritairement composées de luzerne (*Medicago sativa* L.), de verge d'or (*Solidago canadensis* L.), d'asclépiade commune (*Asclepias syriaca* L.) et de grande bardane (*Arctium lappa* L.). En 2019, le soya (variété Katonda R2 à 2775 UTM) a été semé le 30 mai, avec des entre-rangs de 38 cm, et cultivé selon les pratiques agricoles associées au semis direct. Une application de glyphosate (Roundup®) a été réalisée en post-levée à la mi-juin. Le champ n'a reçu aucune fertilisation en 2019. Les cultures précédentes étaient le soya en 2018 et le maïs-grain en 2017.

Le dispositif expérimental a été conçu pour diviser, dans huit blocs, deux parcelles principales (15 m de longueur x 20 m de largeur) correspondant à deux traitements de cernage des racines des arbres : sans cernage et avec cernage (Gagné *et al.*, 2022). Le cernage a été réalisé en mai 2019 à l'aide d'une sous-soleuse (60 cm de profondeur), à 2,5 m de la rangée d'arbres, sur une longueur de 20 m. Chaque parcelle principale a été subdivisée en trois sous-parcelles (15 m de longueur x 1,5 m de largeur), correspondant à trois distances par rapport à la rangée d'arbres : 4, 12 et 20 m. Ces sous-parcelles ont ensuite été divisées en deux sous-sous-parcelles (3 m longueur x 1,5 m largeur), représentant deux traitements d'interception de la pluie : l'un sans interception de la pluie (nommé ci-après PLUIE (+)) et l'autre avec interception artificielle de la pluie sur environ 50 % de la surface du sol (nommé ci-après PLUIE (-)). Cela a donné un total de 96 unités expérimentales, réparties comme suit : 8 blocs x 2 traitements de cernage x 3 distances x 2 traitements d'interception de la pluie. Le traitement PLUIE (-) a été conçu à l'aide d'un ensemble de gouttières de 3 m de long et 10 cm de large, disposées dans les entre-rangs de soya à environ 10 cm du sol et légèrement inclinées vers des fosses de drainage de 30 cm creusées manuellement dans le sol. Dans chaque sous-sous-parcelle, deux gouttières ont été installées côte à côte dans un entre-rang, réparties sur trois entre-rangs consécutifs après l'application de l'herbicide en post-levée, qui a eu lieu le 8 juillet (3-4 feuilles déployées, stade R1) jusqu'au 20 septembre (stade R7). Le soya est particulièrement sensible au stress hydrique durant la période R1 à R7, soit de la floraison au remplissage des grains (Eck *et al.*, 1987).

3.2.2 Variables mesurées

3.2.2.1 La teneur en eau volumétrique du sol

Dans chacune des unités expérimentales, l'humidité du sol (0-10 cm) a été mesurée à deux dates, au moins 48 h après la dernière pluie, à l'aide d'une sonde à humidité (FieldScout TDR100, Spectrum Technologie, Inc., Aurora, IL, USA). Pour tenir compte de la variabilité spatiale à l'intérieur des sous-sous-parcelles, l'humidité du sol a été mesurée à trois points, et la moyenne de ces trois valeurs a été utilisée pour les analyses statistiques.

3.2.3 Traits des racines du soya

La croissance des racines du soya a été déterminée à l'aide de la méthode des cylindres de croissance perforés (Hansson & Andrén, 1986). L'horizon 0-30 cm a été privilégié, car c'est dans cette zone que la densité des racines du soya est généralement la plus élevée (Tufekcioglu *et al.*, 1999). Entre le 21 et 24 juin 2019, deux cylindres de croissance (5 cm de diamètre x 30 cm de long, faits en grillage carré de 1,2 cm de maille en acier galvanisé) ont été installés dans chacune des 96 unités expérimentales. Chaque cylindre a été placé de façon aléatoire au centre de deux rangs de soya dans les 2 m centraux de chaque unité expérimentale. Pour chaque cylindre, un trou (30 cm de profondeur et 15 cm de diamètre) a été préalablement creusé. Le sol prélevé a été tamisé (2 mm) avant d'être mis dans les cylindres de croissance. Une fois remplis, les cylindres ont été installés verticalement dans les trous. Les cylindres ont été retirés entre le 12 et le 16 septembre 2019. Dans le champ, les cylindres ont été sectionnés en trois intervalles de profondeur: 0-10 cm ; 10-20 cm et 20-30 cm. Au laboratoire, chaque échantillon de racines a été nettoyé à l'eau. Dans les 48 heures suivant le nettoyage, les racines ont été numérisées. Les échantillons nettoyés étaient composés exclusivement de racines de soya, identifiées grâce à la présence de nodules. La longueur et le volume de racines ont été mesurés par classe de diamètre : < 0,5 mm (0-0,5 mm (racines fines) ; 0,5-1 mm (racines moyennes) ; et > 1 mm (grosses racines) (Liu *et al.*, 2022 ; Müller *et al.* 2021), à l'aide du logiciel WinRHIZO®. Le nombre de nodules par échantillon a été compté lors de la numérisation des racines. Celles-ci ont ensuite été séchées pendant 48 heures à 60 °C, puis pesées afin d'obtenir leur masse sèche.

3.2.4 Taux de colonisation racinaire par les champignons mycorhiziens

Entre le 22 et le 26 août, dans cinq blocs expérimentaux (60 unités expérimentales), la majeure partie des systèmes racinaires de cinq plants de soya (stade R5) situés dans les 30 premiers cm du sol ont été déterrés, puis conservés au congélateur. Les échantillons de racines ont ensuite été nettoyés et décolorés dans une solution de KOH (10 %), chauffée au bain-marie à 90 °C pendant 2 h 30 (Chagnon *et al.*, 2022). Par la suite,

elles ont été immergées dans une solution de 5 % d'encre et de vinaigre, chauffée au bain-marie à 90 °C pendant 15 minutes. La fréquence de colonisation des racines par les hyphes et les vésicules a été estimée à l'aide de la méthode des intersections de McGonigle *et al.* (1990).

3.2.4.1 *Structure des communautés microbiennes du sol*

Dans chacune des unités expérimentales, six carottes de sol (2,5 cm de diam., 0-15 cm de profondeur) ont été prélevées le 4 septembre 2019. Les carottes ont été mélangées et tamisées sur le terrain afin de produire un échantillon composite. Ces échantillons ont ensuite été congelés en attendant les analyses de laboratoire. Une extraction et une séparation des acides gras phospholipidiques (PLFA) ont été réalisées dans le laboratoire Ward (Kearney, NE) pour estimer la biomasse active de différents groupes d'organismes du sol, notamment les bactéries totales, les bactéries Gram (+) (incluant les actinomycètes), les bactéries Gram (-) (incluant les rhizobiums), ainsi que les champignons totaux et les champignons mycorhiziens arbusculaires. Différents ratios ont été déterminés, tels que le rapport champignons totaux/bactéries totales et Gram (+)/Gram (-). Ceux-ci fournissent des indicateurs supplémentaires sur la structure des communautés microbiennes (Lewe *et al.*, 2021). Brièvement, la procédure d'extraction des PLFA, basée sur la méthode développée par Hamel *et al.* (2006), a consisté à mélanger 2 g de sol sec avec un mélange tampon composé de dichlorométhane, de méthanol et de citrate (1:2:0.8) durant une heure. Ensuite, les lipides extraits ont été dissous dans 1 ml de chloroforme et fractionnés en lipides neutres, glycolipides et phospholipides à l'aide d'une colonne de silice avec, respectivement du chloroforme, de l'acétone et une solution de méthanol:chloroforme:eau (5:5:1). Les phospholipides extraits ont subi une méthanolyse alcaline pour générer des esters méthyliques d'acide gras, qui ont ensuite été séparés par chromatographie gazeuse (Agilent 7890A GC).

3.2.5 *Analyses statistiques*

Les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R version 4.4.2 pour windows (<https://cran.r-project.org>). Des analyses de variance (ANOVA de type III, librairie CAR) sur des modèles mixtes généraux ont été utilisées pour évaluer les variations des variables dépendantes. Nous avons analysé l'effet des variables fixes (cernage, PLUIE, distance, profondeur) et de leurs interactions sur les variables dépendantes (traits racinaires mesurés) en ajustant des modèles linéaires mixtes. Le modèle de base incluait les réplifications (blocs) en facteur aléatoire et l'emboîtement des quatre variables fixes. Le choix du meilleur modèle pour chaque variable dépendante a été effectué à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC). Lorsque nécessaire, les données ont été transformées et/ou certains facteurs aléatoires ont été retirés du modèle afin de respecter les hypothèses de l'ANOVA. Nous avons utilisé la racine carrée pour les variables

suivantes : longueur de moyennes et de grosses racines, le volume racinaire et le nombre de nodules. Nous avons utilisé la résultante du log pour la masse racinaire. Dans certains modèles, le test de Levene n'a pas confirmé l'homogénéité de la variance. Toutefois, l'inspection visuelle des boxplots suggérait une homogénéité acceptable. Nous avons effectué des comparaisons a posteriori à l'aide de *emmeans*, en testant les différences entre les niveaux des facteurs fixes par des tests t sur les moyennes marginales estimées, sans ajustement pour comparaisons multiples. Pour l'interaction triple sur la longueur des racines fines, nous avons comparé les parcelles cernées et non cernées à chaque profondeur, et ce, pour chaque distance. Les variables dépendantes issues des analyses des PLFA et des taux de mycorhization racinaire ont été examinées de manière similaire. Des modèles linéaires mixtes ont été ajustés, intégrant les facteurs fixes (cernage, PLUIE, distance) et leurs interactions et les blocs en facteurs aléatoires.

3.3 Résultats

3.3.1 Teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol était plus faible dans le traitement PLUIE (-) que celui PLUIE (+), mais seulement pour l'une des deux dates échantillonnées (Tableau 3.1, Figure 3.1). La teneur en eau du sol ne variait pas significativement en fonction de la distance par rapport à la rangée d'arbres ni du traitement de cernage des racines.

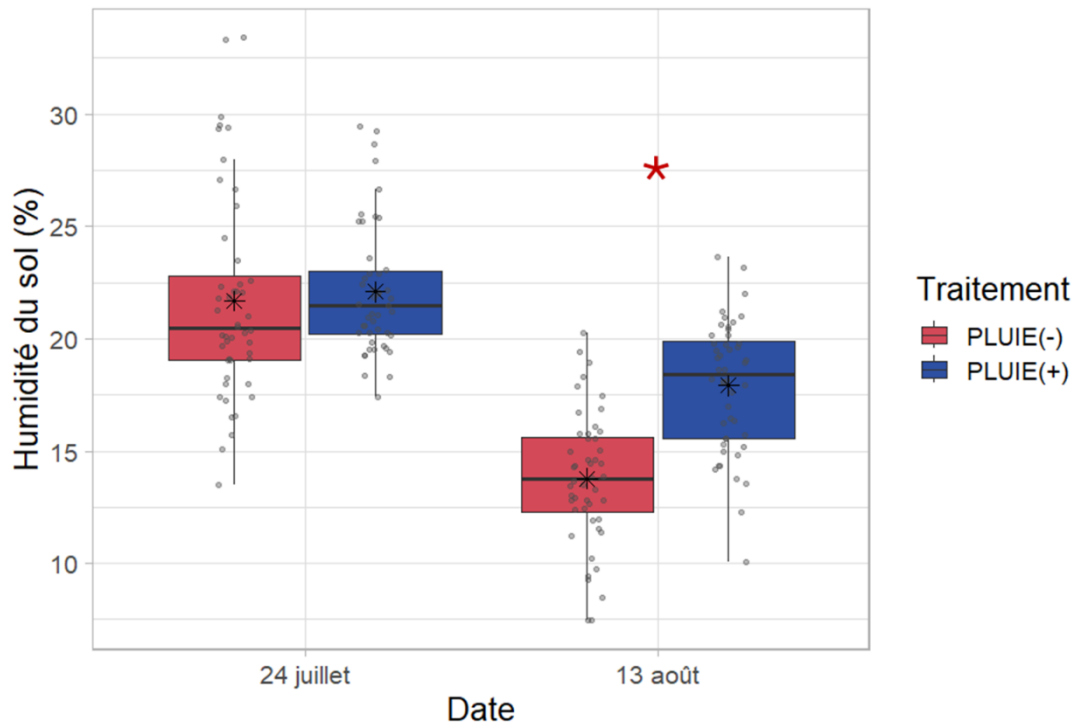


Figure 3.1 Effet du traitement d'interception de la pluie sur la teneur en eau volumétrique du sol à deux dates en 2019. Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. L'étoile indique une différence significative entre les deux traitements PLUIE par date (test de Tukey, $P < 0,05$).

3.3.2 *Traits racinaires du soya*

3.3.2.1 *Effets du cernage des racines et de la distance de la rangée d'arbres sur les traits racinaires du soya à trois intervalles de profondeur*

La longueur de racines fines (0-0,5 mm) variait selon une interaction triple entre le cernage, la distance et la profondeur du sol (Tableau 3.1). À 4 m, la différence entre la longueur de racines fines dans les sous-sous parcelles cernées était significativement différente à celle dans les sous-sous parcelles non-cernées, dans l'intervalle de profondeur 20-30 cm (Figure 3.2). La longueur de racines fines variait en fonction d'une interaction entre le cernage et la profondeur (Tableau 3.1). Dans les parcelles cernées, les plants de soya ont produit une longueur de racines fines plus grande dans l'intervalle de profondeur 0-10 cm que dans l'intervalle 20-30 cm, mais équivalente à l'intervalle 10-20 cm (Figure 3.2). De façon générale, la longueur de racines fines était plus importante dans l'intervalle de profondeur 0-10 cm que dans les deux autres intervalles de profondeur (Figure 3.2). Par ailleurs, nous avons observé une longueur de racines fines plus importante dans les parcelles cernées que dans les parcelles non cernées (Figure 3.2). La longueur de racines moyennes (0,5-1 mm) et la longueur de grosses racines (> 1mm) à 20 m étaient supérieures à celles à 12 m (Tableau S3.1). La présence d'hyphes dans les racines de soya était plus grande dans les parcelles cernées que dans les parcelles non cernées indépendamment de la distance à la rangée d'arbres (Tableau 3.1, Figure 3.3).

Tableau 3.1 Valeurs de P de l'ANOVA de type III (méthode de Satterthwaite) pour les effets du cernage racinaire des arbres, de l'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur différents traits racinaires et sur le taux d'humidité du sol, selon trois intervalles de profondeur, dans un système agroforestier intercalaire en 2019. Les valeurs en gras indiquent une signification statistique ($P < 0,05$).

	Longueur racines (0 à 0,5 mm)	Longueur racines (0,5 à 1,0 mm)	Longueur racines (>1 mm)	Volume racinaire (mm ³)	Nodules (unité)	Masse sèche (mg)	Taux colonisation racinaire (%)	Vésicules (unité)	Humidité du sol (%)	
									24-juil	13-août
Cernage (C)	0,0107	0,0343	0,4138	0,0322	0,6212	0,0257	0,0012	0,1069	0,2442	0,5131
Interception (I)	0,7458	0,3686	0,1003	0,3015	0,1353	0,9701	0,0395	0,0095	0,4981	0,0001
Distance (D)	0,3791	0,0938	0,0411	0,3484	0,419	0,0565	0,2614	0,3251	0,1281	0,6842
Profondeur (P)	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001				
C x I	0,7016	0,8884	0,4273	0,7049	0,3022	0,7469	0,5318	0,9351	0,6697	0,8024
C x D	0,5377	0,2907	0,8458	0,5069	0,2120	0,0832	0,8204	0,6985	0,3255	0,8652
I x D	0,0657	0,3083	0,1399	0,202	0,0171	0,3764	0,7165	0,0786	0,9256	0,6671
C x P	0,0838	0,4882	0,2132	0,4784	0,6210	0,051				
I x P	0,9917	0,2581	0,0009	0,0138	0,0862	0,1276				
D x P	0,5937	0,1342	0,366	0,6282	0,0401	0,8409				
C x I x D	0,6078	0,9891	0,8508	0,8575	0,5259	0,5275	0,7395	0,4736	0,7912	0,9844
C x I x P	0,4756	0,5145	0,7525	0,5271	0,6102	0,2417				
C x D x P	0,0342	0,1372	0,307	0,2288	0,6096	0,1847				
I x D x P	0,7526	0,8299	0,7637	0,9768	0,6871	0,8143				
C x I x D x P	0,1521	0,6801	0,861	0,8125	0,5128	0,2889				

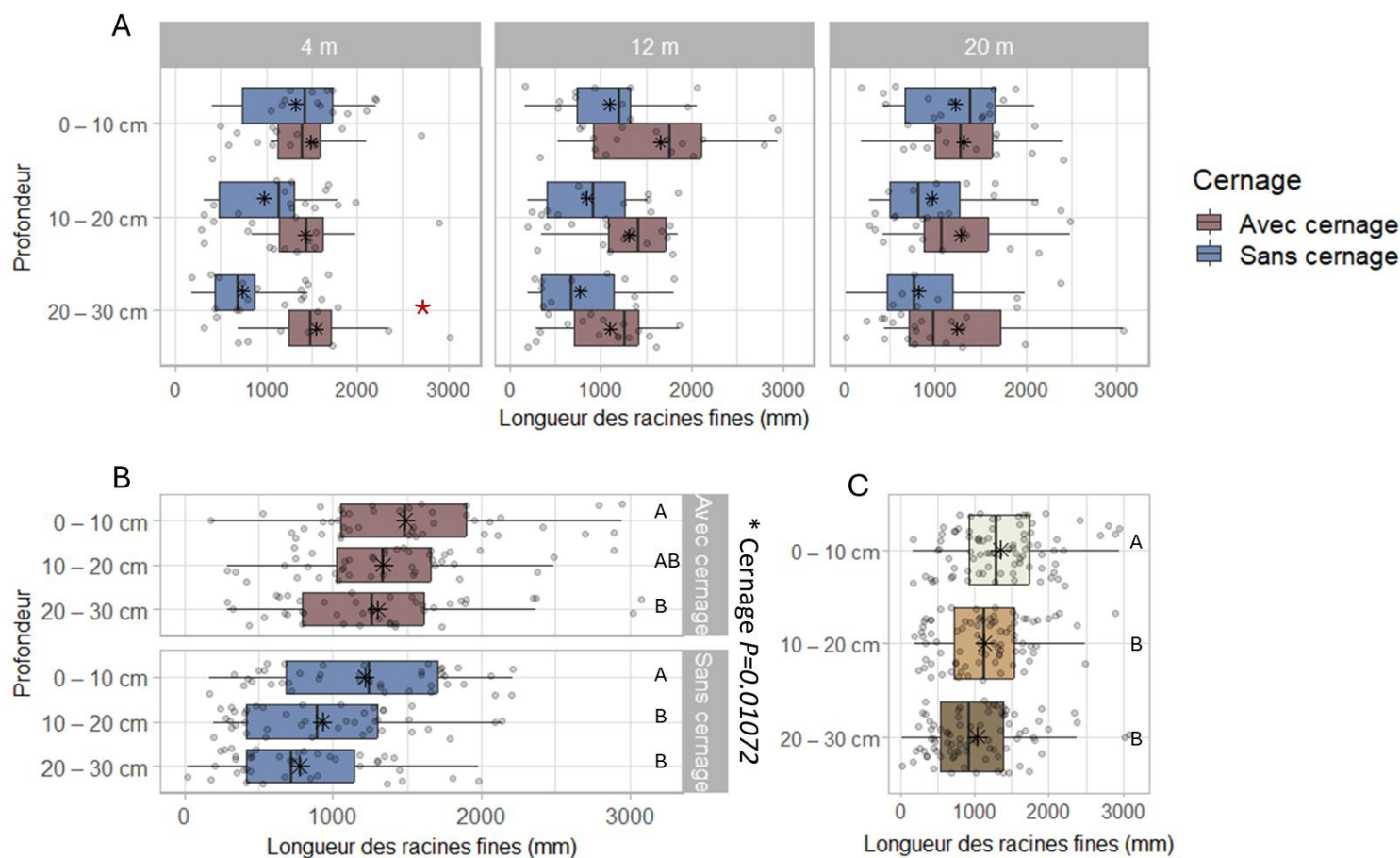


Figure 3.2 Effet du cernage racinaire des arbres, de la distance à la rangée d'arbres et de l'intervalle de profondeur de sol sur la longueur de racines fines de soya (<0,5 mm de diamètre). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. L'étoile indique une différence significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les parcelles cernées et non cernées à 4 m de la rangée d'arbres et dans l'intervalle 20-30 cm (A). Des lettres différentes indiquent une différence significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les intervalles de profondeurs analysées par traitement de cernage (B) et entre les profondeurs (C).

3.3.2.2 Effets du traitement PLUIE et de la distance sur les traits racinaires du soya à trois intervalles de profondeur

La longueur de grosses racines et le volume racinaire variaient selon une interaction entre le traitement d'interception de la pluie et la profondeur (Tableau 3.1). Dans l'intervalle de profondeur 0-10 cm, la longueur des grosses racines et le volume racinaire dans le traitement PLUIE (+) étaient supérieurs à ceux dans le traitement PLUIE (-) (Figure 3.3). Cette différence n'était toutefois pas présente aux deux autres intervalles de profondeur. Le nombre de nodules variait en fonction de différentes interactions entre deux facteurs impliquant la distance, la profondeur et le traitement d'interception de la pluie (Tableau 3.1). Dans l'intervalle de profondeur 0-10 cm, le nombre de nodules dans le traitement PLUIE (+) était supérieur à celui dans le traitement PLUIE (-) (Figure 3.3). À 20 m, le nombre de nodules dans le traitement PLUIE (+) était supérieur à celui dans le traitement PLUIE (-) (Tableau S 3.1 et S 3.2). Dans l'intervalle 20-30 cm, le nombre de nodules à 12 m était inférieur à celui à 20 m (Tableau S 3.1 et S 3.2). À 12 m, le nombre de vésicules dans le traitement PLUIE (-) étaient supérieurs à ceux dans le traitement PLUIE (+). Le taux de colonisation racinaire par les hyphes et le nombre de vésicules étaient supérieurs dans les plants soumis au traitement PLUIE (-) que dans les plants soumis au traitement PLUIE (+) (Tableau 3.1).

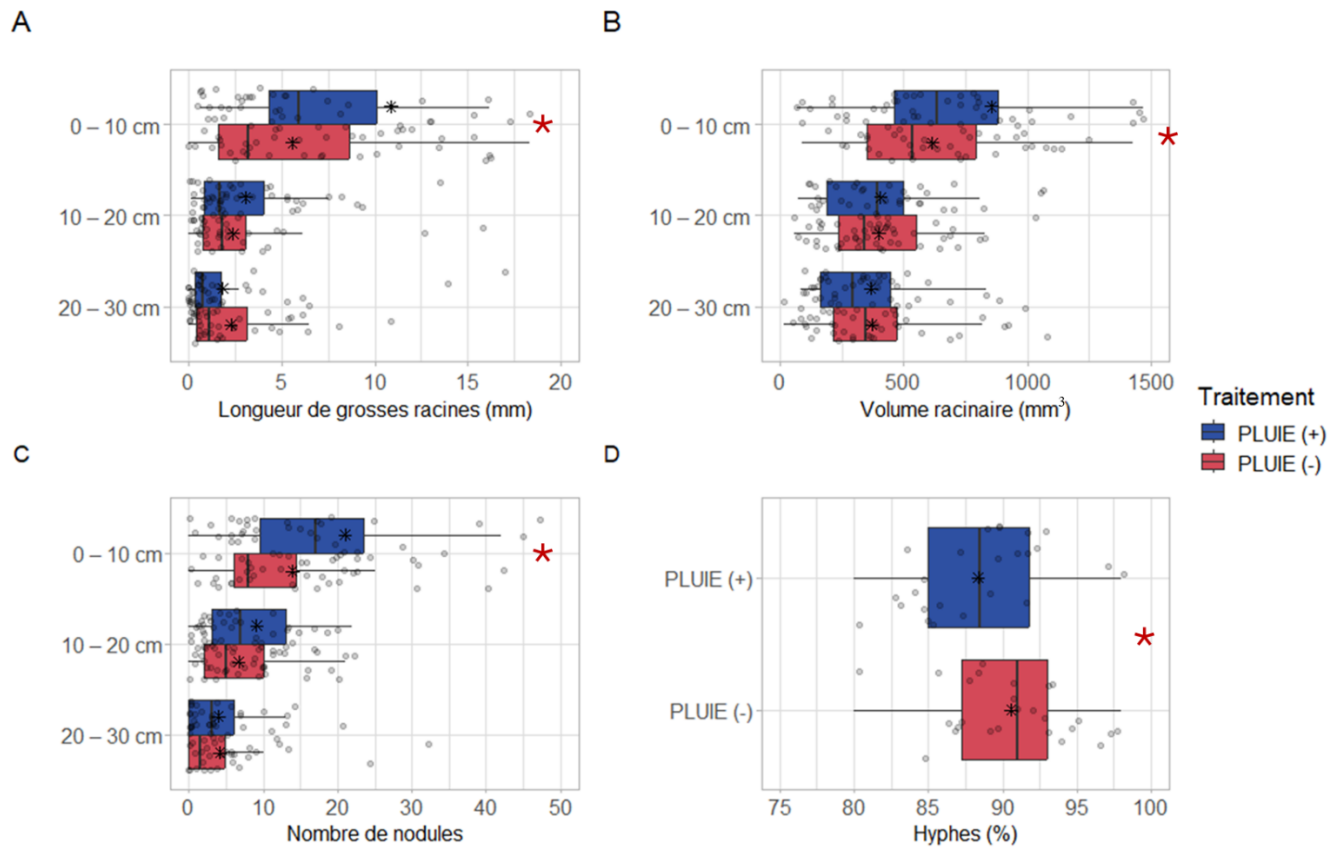


Figure 3.3 Effet du traitement d'interception de la pluie à trois intervalles de profondeur du sol sur la longueur de grosses racines (>1 mm de diamètre) (A), le volume racinaire total d'un échantillon incluant les trois classes de diamètre de racines (B), le nombre de nodules total par échantillon incluant les trois classes de diamètre de racine C). Effet du traitement PLUIE sur le taux de colonisation racinaire mycorhizienne (D). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Une étoile indique une différence significative (test de Tukey, $P < 0,05$) entre les deux traitements PLUIE pour chaque intervalle de profondeur pour (A), (B) et (C).

3.3.3 *Structure des communautés microbiennes*

3.3.3.1 *Effets du cernage des racines, du traitement d'interception de la pluie et de la distance sur la structure des communautés microbiennes*

La biomasse bactéries GRAM (+), la biomasse d'actinomycètes ($P=0,0503$) et de champignons saprophytes variaient en fonction du traitement de cernage racinaire (Tableau 3.2, Figure 3.4). Dans les parcelles cernées, ces biomasses étaient significativement plus petites que dans les parcelles non cernées (Figure 3.4). La biomasse bactérienne et de GRAM (+) étaient influencées par une interaction entre le traitement d'interception de la pluie et la distance (Tableau 3.2). À 20 m, la biomasse bactérienne et la biomasse de Gram (+) étaient plus grandes dans les parcelles PLUIE (+) que dans les parcelles PLUIE (-) (Figure 3.5).

Tableau 3.2 Valeurs de *P* de l'ANOVA de type III (méthode de Satterthwaite) pour les effets du cernage racinaire des arbres, de l'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur la biomasse des communautés microbiennes du sol dans un système agroforestier intercalaire en 2019.

	Biomasse microbienne totale (ng/g)	Biomasse bactérienne (ng/g)	Biomasse des actinomycètes (ng/g)	Biomasse Gram (+) (ng/g)	Biomasse Gram (-) (ng/g)	Biomasse fongique (ng/g)	Biomasse CMA* (ng/g)	Biomasse des champignons saprophytes (ng/g)	Ratio biomasse fongique/ bactérienne
Cernage (C)	0,0826	0,0683	0,0503	0,0309	0,1466	0,1220	0,2741	0,0086	0,7186
Interception (I)	0,1123	0,1944	0,0375	0,1680	0,2552	0,2743	0,3590	0,2891	0,7754
Distance (D)	0,4469	0,2504	0,2133	0,1638	0,4723	0,8216	0,4584	0,7955	0,9922
C x I	0,6515	0,7996	0,8039	0,6664	0,9867	0,7828	0,6996	0,4389	0,4885
C x D	0,3489	0,1850	0,4048	0,1666	0,2457	0,8067	0,8861	0,6007	0,9237
I x D	0,0592	0,0427	0,0594	0,0062	0,3019	0,6434	0,8290	0,8843	0,6321
C x I x D	0,1834	0,1996	0,2278	0,1509	0,3128	0,2125	0,1927	0,2601	0,2086

*CMA=champignon mycorhizien arbusculaire

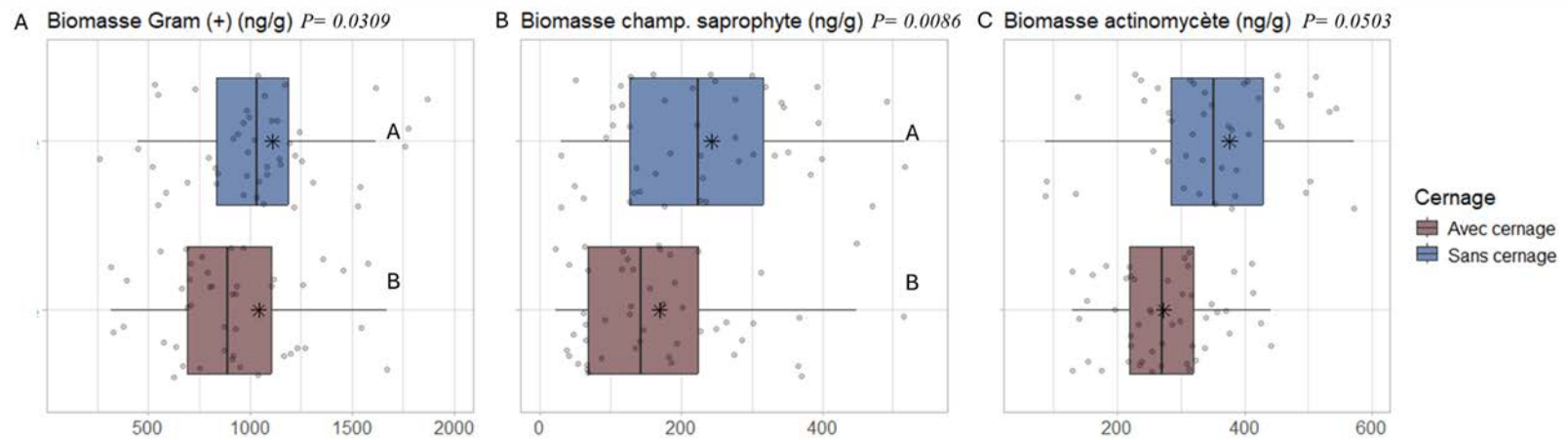


Figure 3.4 Effet du cernage racinaire des arbres sur la biomasse Gram (+) (A), sur la biomasse de champignons saprophytes (B) et sur la biomasse d'actinomycètes (C). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les traitements (test de Tukey, $P < 0,05$).

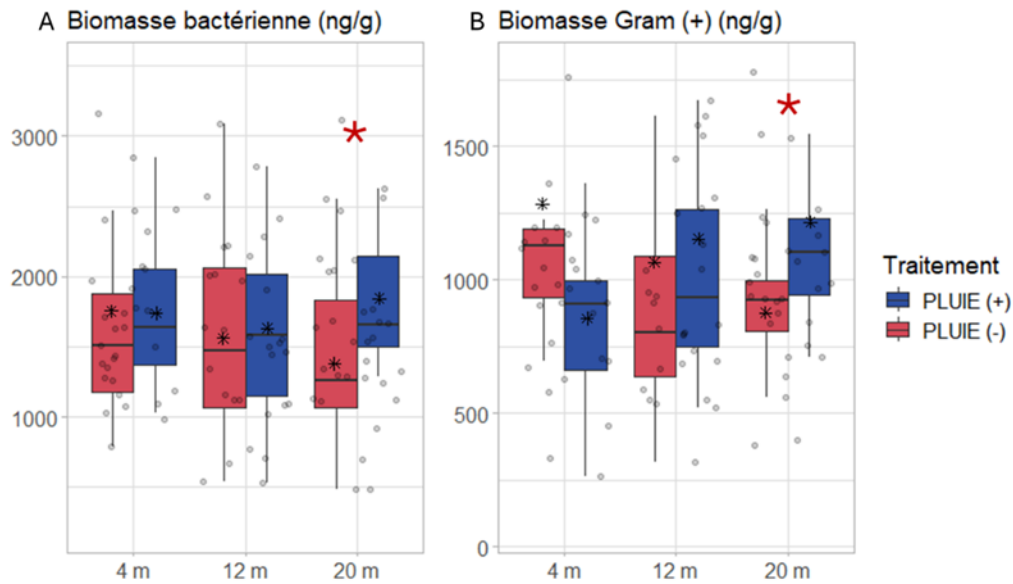


Figure 3.5 Effet du traitement d'interception de la pluie à trois distances de la rangée d'arbres sur la biomasse bactérienne (A) et la biomasse de Gram (+) (B). Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Des étoiles indiquent les distances pour lesquelles il y a une différence significative entre les deux traitements PLUIE (test de Tukey, $P < 0,05$).

3.4 Discussion

3.4.1 *Effets de la distance de la rangée d'arbres, du cernage et de l'interception de la pluie sur l'humidité du sol*

L'humidité du sol variait significativement en fonction du traitement PLUIE, mais seulement à l'une des deux dates d'échantillonnage. Le dispositif mis en place semble avoir induit un déficit hydrique intermittent, permettant ainsi la réhydratation partielle des plants entre les événements pluvieux. Cette variabilité peut s'expliquer par les limites de notre système d'exclusion de la pluie, qui a généré un stress modéré et non constant, possiblement en raison d'une redistribution partielle de l'eau dans le sol. Ce phénomène pourrait être attribuable, entre autres, aux précipitations interceptées par le couvert végétal du soya et ruisselant le long des tiges jusqu'au sol. Dans un contexte de diminution réelle et prolongée de la pluie, il est raisonnable de s'attendre à des impacts plus marqués sur les cultures. Bien que les analyses n'aient révélé aucune interaction significative entre le traitement PLUIE et le cernage ou la distance à la rangée d'arbres en ce qui concerne l'humidité du sol, des interactions significatives ont néanmoins été observées entre le traitement PLUIE et ces deux facteurs pour plusieurs traits racinaires et différentes variables liées aux communautés microbiennes du sol. Le fait que l'humidité du sol ait été mesurée à un nombre limité de dates et seulement à la surface du sol, plutôt que de manière continue et à différentes profondeurs, constitue une limite importante. Cela restreint le potentiel de cette approche comme indicateur intégratif des dynamiques hydriques du sol et limite sa capacité à expliquer pleinement les réponses biotiques observées en fonction des différentes combinaisons de traitements.

3.4.2 *Effets de la distance de la rangée d'arbres, du cernage et de l'interception de la pluie sur les traits racinaires du soya*

Dans le SAI, les plants de soya ont modulé leurs traits racinaires en fonction de la distance à la rangée d'arbres et des traitements de cernage racinaire et d'interception de la pluie. Nous avons prédit un effet accru du cernage racinaire sur les traits racinaires du soya à 4 m des rangées d'arbres et sous le traitement PLUIE (-). Cette prédiction a été partiellement confirmée, puisque nous avons observé, à 4 m et dans l'intervalle de profondeur de 20-30 cm, une différence significative dans la production de racines fines entre les parcelles cernées (1426 mm) et non cernées (742 mm). Toutefois, les effets étaient similaires dans les deux traitements d'interception de la pluie. La production accrue de racines fines à 4 m suite au cernage, bien que très localisée verticalement dans le sol, pourrait s'expliquer par une réduction de la compétition racinaire entre les arbres et les cultures dans une zone du SAI où le chevauchement des systèmes racinaires interspécifiques est généralement particulièrement marqué (Bouttier *et al.*, 2014 ; Plante *et al.*, 2014 ; Sun *et al.*, 2018). L'augmentation générale de la longueur de racines fines dans les parcelles cernées,

indépendamment de la distance de la rangée d'arbres, suggère une intensification de l'acquisition des ressources suite à l'application de ce traitement (Bayala & Prieto, 2020). Dans les parcelles cernées, nous avons observé une augmentation du taux de mycorhization. La colonisation racinaire par les mycorhizes est associée à une augmentation de la biomasse racinaire, en particulier par une production accrue de racines latérales, souvent de diamètre jusqu'à deux fois plus petit que celui des racines non colonisées (Chen *et al.*, 2021). La mycorhization agit comme une extension du système racinaire et favorise l'absorption des éléments nutritifs. Cependant, malgré cet ajustement racinaire et la colonisation racinaire mycorhizienne accrue visant à optimiser la captation de l'eau et des nutriments dans les parcelles cernées, un effet négatif du cernage sur le rendement en grains de soya a été observé à toutes les distances (Gagné *et al.*, 2022). Il est possible que le développement accru des racines fines dans les parcelles cernées ait mobilisé une partie de l'énergie et des assimilats qui auraient autrement été investis dans la croissance aérienne, la floraison et la production de grains (Noh *et al.*, 2022 ; Zhang *et al.*, 2022). En situation de compétition avec d'autres espèces végétales, le soya ne tend pas à développer un système racinaire plus étendu (Lv *et al.*, 2024 ; Zhang *et al.*, 2023). Lorsqu'il est cultivé en association avec des arbres, il présente même une densité racinaire réduite à proximité de la rangée d'arbres (Zheng *et al.*, 2021). Par contre, en contexte de compétition, le soya semble compenser en augmentant son taux de mycorhization (Fialho *et al.*, 2016).

Le traitement d'interception de la pluie a permis de diminuer la disponibilité de l'eau dans le sol provoquant un stress hydrique modéré pour les plants de soya qui s'est reflété par une diminution de 15 % du rendement (Gagné *et al.*, 2022) et une modification des traits racinaires. Dans les 0-10 cm, une diminution de la longueur de grosses racines, du volume racinaire et du nombre de nodules a été observée. Ces résultats concordent avec d'autres études ayant démontré l'effet négatif du stress hydrique, même modéré, sur les traits racinaires du soya (Chun *et al.*, 2021). Nasielski *et al.*, (2015) avaient d'ailleurs observé une accumulation plus importante de biomasse de nodules en profondeur en conditions de précipitations limitées. En revanche, aucune différence significative n'a été observée pour la longueur de grosses racines, le volume racinaire et le nombre de nodules dans les deux autres intervalles de profondeur (10-20 cm et 20-30 cm). Il est possible que la redistribution de l'eau par capillarité ait favorisé l'humidification du sol à ces profondeurs, atténuant le déficit hydrique. Le taux de mycorhization plus élevé dans les parcelles PLUIE (-) peut avoir contribué à diminuer le stress hydrique des plantes. De plus, notre dispositif d'interception de la pluie, positionné près du sol, a pu créer un microclimat local, notamment la formation d'ombre, ce qui pourrait également avoir influencé la disponibilité de l'eau.

3.4.3 Effet du cernage racinaire, de la distance et de l'interception de la pluie sur les communautés microbiennes

Nous avons prédit que le cernage racinaire augmenterait la biomasse des communautés microbiennes et modifierait leur structure, en particulier proche de la rangée d'arbres et sous condition d'interception de la pluie. Toutefois, cette prédiction n'a pas été confirmée. Au contraire, nous avons observé qu'à toutes les distances de la rangée d'arbres et indépendamment du traitement d'interception de la pluie, le cernage racinaire était associé à une réduction marginalement significative de différentes biomasses microbiennes, incluant la biomasse bactérienne GRAM (+), des actinomycètes ($P = 0,0503$) et des champignons saprophytes. Dans les parcelles avec cernage racinaire, le rendement en grains du soya était plus faible (Gagné *et al.*, 2022), tandis que la production racinaire des plants était plus élevée, avec une augmentation de la longueur des racines de racines fines et moyennes, du volume racinaire et de la masse des racines. Parallèlement, les sols de ces parcelles cernées présentaient une biomasse GRAM (+), d'actinobactéries et de champignons saprophytes plus faibles, indépendamment de la distance à la rangée d'arbres. Dans les SAI, les racines des arbres peuvent croître et cohabiter avec celles des cultures sur une distance atteignant jusqu'à quatre fois la projection de leur hauteur (Bouttier *et al.*, 2014 ; Moreno *et al.*, 2005 ; Mulia & Dupraz, 2006). L'augmentation de la densité racinaire et la diminution de rendement observées dans les parcelles cernées suggèrent une réduction de la disponibilité des ressources du sol. À l'inverse, dans les parcelles non cernées, la présence probable de racines d'arbres vivantes a pu améliorer la disponibilité de l'eau et des éléments nutritifs. Le réseau racinaire des arbres peut en effet contribuer à remonter l'eau des horizons profonds vers la surface, un phénomène connu sous le nom d'ascenseur hydraulique (Bayala & Prieto, 2019). De plus, les exsudats racinaires des arbres peuvent stimuler la croissance bactérienne, favorisant ainsi une meilleure disponibilité des éléments nutritifs pour les plants de soya (Igiehon & Babalola, 2018). Enfin, dans les parcelles cernées, l'abondance accrue des racines de soya a possiblement entraîné une compétition plus intense pour les ressources du sol, réduisant ainsi la disponibilité des nutriments pour les microorganismes et limitant leur croissance (Hartman & Tringe, 2019).

Concernant la variation des biomasses microbiennes en fonction du traitement d'interception de la pluie, notre prédiction a été partiellement confirmée. Ce traitement n'a influencé que certaines communautés microbiennes à des distances spécifiques : à 20 m, la biomasse bactérienne et la biomasse de Gram (+) étaient plus faibles dans les parcelles PLUIE (-). De manière générale, la sécheresse a un effet négatif sur la biomasse et la diversité des communautés bactériennes et fongiques du sol (Fadl & Gebauer, 2005 ; Preece *et al.*, 2018). Toutefois, cette réponse globale masque des dynamiques plus nuancées, car les effets de la sécheresse varient selon les groupes microbiens. En effet, chaque groupe réagit différemment aux contraintes associées à la sécheresse, telles que la dessiccation et à la diminution de la disponibilité des

éléments nutritifs (Preece *et al.*, 2018). En particulier, les champignons sont plus résistants au stress hydrique que les bactéries (Rasmussen *et al.*, 2019). Parmi les bactéries, les Gram (+), incluant les actinomycètes, tolèrent mieux la dessiccation que les Gram (-) en raison de la structure de leur paroi cellulaire (Hartman & Tringe, 2019). Dans notre étude, l'absence de variation significative des biomasses des Gram (-) pourrait être attribuable à leurs interactions avec les racines du soya. Ces bactéries réagissent positivement aux exsudats racinaires, ce qui favorise leur abondance relative dans le sol (Patterson *et al.*, 2007). Le soya est d'ailleurs reconnu pour sa capacité à moduler les communautés microbiennes du sol en favorisant les organismes qui maximisent sa croissance (Igiehon & Babalola, 2018) et renforcent ainsi sa résistance au stress (Naylor & Coleman-Derr, 2018). Enfin, les effets significatifs limités à certaines distances pourraient résulter d'interactions complexes entre différents facteurs influençant la disponibilité de l'eau et des éléments nutritifs pour les communautés microbiennes (Beule *et al.*, 2020 ; Beule & Karlovsky, 2021 ; Cornell *et al.*, 2022 ; Igiehon & Babalola, 2018).

3.5 Conclusion

Cette recherche, menée dans un SAI de 7 ans intégrant des peupliers hybrides et différentes espèces de feuillus à bois dur, visait à déterminer les effets du cernage racinaire des arbres, de l'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur les traits racinaires du soya et sur les communautés microbiennes du sol. Le cernage racinaire, utilisé pour limiter la compétition entre les racines des arbres et celles des cultures, a provoqué une augmentation de la production racinaire du soya, accompagnée d'une diminution marquée de la biomasse bactérienne du sol, et ce, jusqu'au centre des allées cultivées (20 m) dans le SAI. Le traitement d'interception de la pluie a entraîné une réduction significative de la biomasse microbienne et de la production racinaire du soya à surface du sol (0-10 cm), ainsi qu'une augmentation du taux de colonisation des racines par les champignons mycorhiziens. Des ajustements des traits racinaires ont également été observés à proximité de la rangée d'arbres, ce qui suggère une plasticité des traits racinaires du soya face à la présence des arbres et aux modifications de la disponibilité des ressources à proximité de la rangée d'arbres. Nos résultats montrent que le cernage racinaire des arbres et la disponibilité en eau influencent à la fois les traits racinaires du soya et la structure des communautés microbiennes du sol, mettant en évidence le rôle central des dynamiques biotiques souterraines dans le fonctionnement et la résilience des SAI. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour caractériser plus finement les interactions fonctionnelles entre les racines des cultures et les communautés microbiennes du sol en contexte de déficit hydrique, notamment à l'aide d'approches métagénomiques, afin d'évaluer leur contribution réelle à la productivité et à la résilience des cultures. Il apparaît aussi important de mieux comprendre le rôle des traits racinaires des arbres, ainsi que leur variabilité spatiale et interspécifique, dans la structuration des communautés microbiennes et l'ajustement des traits racinaires des cultures.

3.6 Références

- Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M.R., & Salimi, G. (2006). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. *Biologia*, 61(Suppl 19), S324–S328.
- Bardgett, R.D., & van der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.
- Bayala, J., & Prieto, I. (2020). Water acquisition, sharing and redistribution by roots: applications to agroforestry systems. *Plant & Soil*, 453(1–2), 17–28.
- Beule, L., Lehtsaar, E., Corre, M.D., Schmidt, M., Veldkamp, E., & Karlovsky, P. (2020). Poplar rows in temperate agroforestry croplands promote bacteria, fungi, and denitrification genes in soils. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3108.
- Beule, L., & Karlovsky, P. (2021b). Early response of soil fungal communities to the conversion of monoculture cropland to a temperate agroforestry system. *PeerJ*, 9: e12236.
- Bouttier, L., Paquette, A., Messier, C., Rivest, D., Olivier, A., & Cogliastro, A. (2014). Vertical root separation and light interception in a temperate tree-based intercropping system of Eastern Canada. *Agroforestry Systems*, 88(4), 693–706.
- Cardinael, R., Mao, Z., Chenu, C., & Hinsinger, P. (2020). Belowground functioning of agroforestry systems: recent advances and perspectives. *Plant & Soil*, 453, 1–13.
- Chagnon, P.-L., Bradley, R.L., Lafond, J., Paré, M.C., & Penaud, V. (2022). Trait-based and phylogenetic filtering of arbuscular mycorrhizal fungal communities under long-term agricultural practices. *Plant & Soil*, 471, 273–287.
- Challinor, A.J., Watson, J., Lobell, D.B., Howden, S.M., Smith, D.R., & Chhetri, N. (2014). A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Climate Change*, 4(4), 287–291.
- Chen, W., Te, Y., Sun, Q., Niu, T., & Zhang, J. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungus alters root system architecture in *Camellia sinensis* L. as revealed by RNA-Seq analysis. *Frontiers in Plant Science*, 12, 777357.
- Chun, H.C., Lee, S., Choi, Y.D., Gong, D.H., & Jung, K.Y. (2021). Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(10), 2639–2651.
- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F., & Dierig, D.A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–16.
- Comité d'experts sur la prospection pédologique. 1998. Le Système canadien de classification des sols (troisième édition). Agriculture Canada. Publication 1646, 187 p.
- Cornell, C.R., Zhang, Y., Ning, D., Wu, L., Wagle, P., Steiner, J.L., Xiao, X., & Zhou, J. (2022). Temporal dynamics of bacterial communities along a gradient of disturbance in a U.S. Southern Plains agroecosystem. *mBio*, 13(3), e03829-21.

- Duan, Z., Gan, Y., Wang, B., Hao, X., Xu, W., Zhang, W., & Li, L. (2019). Interspecific interaction alters root morphology in young walnut/wheat agroforestry systems in northwest China. *Agroforestry Systems*, 93(2), 419–434.
- D’Hervilly, C., Marsden, C., Capowiez, Y., Béral, C., Delapré-Cosset, L., & Bertrand, I. (2021). Trees and herbaceous vegetation strips both contribute to changes in soil fertility and soil organism communities in an agroforestry system. *Plant & Soil*, 463(1–2), 537–553.
- Eck, H.V., Mathers, A.C., & Musick, J.T. (1987). Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crops Research*, 17(1), 1–16.
- Fadl, K.E.F., & Gebauer, J. (2005). Growth and yield of groundnut, millet, and sesame alley-cropped with *Acacia senegal* in North and South Kordofan, Sudan. *Tropical Agriculture*, 82(3), 225–229.
- Fenta, B.A., Beebe, S.E., Kunert, K.J., Burrridge, J.D., Barlow, K.M., Lynch, J.P., & Foyer, C.H. (2014). Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. *Agronomy*, 4(3), 418–435.
- Fialho, C.M.T., Silva, G.S. da., Faustino, L.A., Carvalho, F.P. de, Costa, M.D., & Silva, A.A. da. (2016). Mycorrhizal association in soybean and weeds in competition. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 38(2), 171–178.
- Franco, J.A., Bañón, S., Vicente, M.J., Miralles, J., & Martínez-Sánchez, J.J. (2011). Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions – a review. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 86(6), 543–556.
- Gagné, G., Lorenzetti, F., Cogliastro, A., & Rivest, D. (2022). Soybean performance under moisture limitation in a temperate tree-based intercropping system. *Agricultural Systems*, 201.
- Graves, A.R., Burgess, P.J., Palma, J.H.N., Herzog, F., Moreno, G., Bertomeu, M., ..., & Van den Briel, J.P. (2007). Development and application of bio-economic modelling to compare silvoarable, arable, and forestry systems in three European countries. *Ecological Engineering*, 29(4), 434–449.
- Gr mberg, B.C., Urcelay, C., Shroeder, M.A., Vargas-Gil, S., & Luna, C. (2015). The role of inoculum identity in drought stress mitigation by arbuscular mycorrhizal fungi in soybean. *Biology & Fertility Soils*, 51, 1–10.
- Guillot, E., Bertrand, I., Rumpel, C., Gomez, C., Arnal, D., Abadie, J., & Hinsinger, P. (2021). Spatial heterogeneity of soil quality within a Mediterranean alley cropping agroforestry system: Comparison with a monocropping system. *European Journal of Soil Biology*, 105, 103330.
- Hamel, C., Hanson, K., Selles, F., Cruz, A.F., Lemke, R., McConkey, B., & Zentner, R. (2006). Seasonal and long-term resource-related variations in soil microbial communities in wheat-based rotations of the Canadian prairie. *Soil Biology & Biochemistry*, 38(8), 2104–2116.
- Hansson, A-H., & Andrén, O. (1986) Below-ground plant production in a perennial grass ley (*Festuca pratensis* Huds.) assessed with different methods. *Journal of Applied Ecology*, 23(2), 657–666.
- Hartman, K., & Tringe, S.G. (2019). Interactions between plants and soil shaping the root microbiome under abiotic stress. *Biochemical Journal*, 476, 2705–2724.

- Igiehon, N.O. & Babalola, O.O. (2018). Below-ground-above-ground plant-microbial interactions: Focusing on soybean, rhizobacteria, and mycorrhizal fungi. *The Open Microbiology Journal*, 12, 261–279.
- Jacobs, S.R., Webber, H., Niether, W., Grahmann, K., tschwager, D., Schwartz, C., ..., & Bellingrath-Kimura, S. D. (2022). Modification of the microclimate and water balance through the integration of trees into temperate cropping systems. *Agricultural & Forest Meteorology*, 323, 109065.
- Kanzler, M., Böhm, C., Mirck, J., Schmitt, D., & Veste, M. (2019). Microclimate effects on evaporation and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield within a temperate agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93(5), 1821–1841.
- Kunert, K.J., Vorster, B.J., Fenta, B.A., Kibido, T., Dionisio, G., & Foyer, C.H. (2016). Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science* 12, 1015.
- Laplanche, L., & Choinière, L. 1954. Étude pédologique des sols du comté d'Yamaska.
- Liu, B., Gao, P., & Zhang, S. (2022). Photosynthesis and fine root growth dynamics of soybean in walnut-soybean agroforestry system. *Computational Intelligence & Neuroscience*, 2022.
- Lv, Q., Dai, J., Ding, K., He, N., Li, Z., Zhang, D., Xu, S., Li, C., Chi, B., Zhang, Y., & Dong, H. (2024). Managing interspecific competition to enhance productivity through selection of soybean varieties and sowing dates in a cotton-soybean intercropping system. *Field Crops Research*, 316.
- Majaura, M., Böhm, C., & Freese, D. (2024). The influence of trees on crop yields in temperate zone alley cropping systems: A review. *Sustainability*, 16(8), 3301.
- Marinković, J., Bjelić, D., Đorđević, V., Balević-Tubić, S., Jozić, D., & Vucelić-Radović, B. (2019). Performance of different *Bradyrhizobium* strains in root nodule symbiosis under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41, 37.
- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L., & Swan, J.A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115(3), 495–501.
- Miller, A.W., & Pallardy, S.G. (2001). Resource competition across the crop-tree interface in a maize-silver maple temperate alley cropping stand in Missouri. *Agroforestry Systems*, 53(3), 247–259.
- Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E., & Dupraz, C. (2005). Fine root distribution in Dehesas of central-western Spain. *Plant & Soil*, 277, 153–162.
- Mulia, R., & Dupraz, C. (2006). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant & Soil*, 281(1–2), 71–85.
- Müller, M., Schneider, J.R., Klein, V.A., da Silva, E., da Silva Junior, J.P., Mendonça Souza, A., & Chavarria, G. (2021). Soybean root growth in response to chemical, physical, and biological soil variations. *Frontiers in Plant Science*, 23, 602569.
- Nader, A.A., Hauka, F.I.A., Afify, A.H., & El-Sawah, A.M. (2024). Drought-tolerant bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi mitigate the detrimental effects of drought stress induced by withholding irrigation at critical growth stages of soybean (*Glycine max* L.). *Microorganisms*, 12(6), 1123.

- Nasielski, J., Furze, J.R., Tan, J., Bargaz, A., Thevathasan, N.V., & Isaac, M.E. (2015). Agroforestry promotes soybean yield stability and N₂-fixation under water stress. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1541–1549.
- Naylor, D., & Coleman-Derr, D. (2018). Drought stress and root-associated bacterial communities. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2223.
- Noh, E., Fallen, B., Payero, J., & Narayanan, S. (2022). Parsimonious root systems and better root distribution can improve biomass production and yield of soybean. *PLoS ONE*, 17(6), e0270109.
- Oram, N.J., Brennan, F., Praeg, N., Bardgett, R.D., Illmer, P., Ingrisch, J., & Bahn, M. (2025). Plant community composition and traits modulate the impacts of drought intensity on soil microbial community composition and function. *Soil Biology & Biochemistry*, 200.
- Paterson, E., Gebbing, T., Abel, C., Sim, A., & Telfer, G. (2007). Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil. *New Phytologist*, 173(3), 600-610.
- Plante, P.-M., Rivest, D., Vézina, A., & Vanasse, A. (2014). Root distribution of different mature tree species growing on contrasting textured soils in temperate windbreaks. *Plant & Soil*, 380(1/2), 429-439.
- Preece, C.C., Verbruggen, E., Liu, L., Weedon, J.T. & Peñuelas, J. (2019). Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities, *Soil Biology & Biochemistry*, 131, 28-39.
- Qu Q, Wang Z, Gan Q, Liu R, & Xu H. (2024). Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity. *Frontiers in Plant Science*, 25(14).
- Rasmussen, P.U., Bennett, A.E., & Tack, A.J.M. (2020). The impact of elevated temperature and drought on the ecology and evolution of plant–soil microbe interactions. *Journal of Ecology*, 108, 337-352.
- Ray, D.K., Gerber, J.S., MacDonald, G.K., & West, P.C. (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6, 5989.
- Reynolds, P.E., Simpson, J.A., Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2007). Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological Engineering*, 29(4), 362–371.
- Rivest, D., Cogliastro, A., Vanasse, A., & Olivier, A. (2009b). Production of soybean associated with different hybrid poplar clones in a tree-based intercropping system in southwestern Québec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1–2), 51–60.
- Rivest, D., & Martin-Guay, M-O. (2024). Nitrogen leaching and soil nutrient supply vary spatially within a temperate tree-based intercropping system. *Nutrient Cycling Agroecosystems* 128, 217–231.
- Rolo, V., Rivest, D., Maillard, É., & Moreno, G. (2023). Agroforestry potential for adaptation to climate change: A soil-based perspective. *Soil Use & Management*, 39(3), 1006-1032.
- Seiter, S., Ingham, E.R., & William, R.D. (1999). Dynamics of soil fungal and bacterial biomass in a temperate climate alley cropping system. *Applied Soil Ecology*, 12, 139–147.
- Sun, B., Gao, Y., & Lynch, J. (2018). Large crown root number improves topsoil foraging and phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 177: 90–104.

Swieter, A., Langhof, M., & Lamerre, J. (2022). Competition, stress and benefits: Trees and crops in the transition zone of a temperate short rotation alley cropping agroforestry system. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 208(2), 209–224.

Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2004). Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 257–268.

Thornton, P.K., Ericksen, P.J., Herrero, M., & Challinor, A.J. (2014). Climate variability and vulnerability to climate change: A review. *Global Change Biology*, 20(11), 3313–3328.

Tufekcioglu, A., Raich, J.W., Isenhardt, T.M & Schultz, R.C. (1999). Fine root dynamics, 4 coarse root biomass, root distribution, and soil respiration in a multi species 5 riparian buffer in Central Iowa, USA. *Agroforestry Systems*, 44, 163–174.

Unger, I.M., Goyne, K.W., Kremer, R.J., & Kennedy, A.C. (2013). Microbial community diversity in agroforestry and grass vegetative filter strips. *Agroforestry Systems*, 87(2), 395–402.

Valdivia, C., Barbieri, C., & Gold, M.A. (2012). Between forestry and farming: Policy and environmental implications of the barriers to agroforestry adoption. *Canadian Journal of Agricultural Economics*, 60(2), 155–175.

Van Noordwijk, M., Bizard, V., Wangpakapattanawong, P., Tata, H.L., Villamor, G.B., & Leimona, B. (2014). Tree cover transitions and food security in Southeast Asia. *Global Food Security*, 3(3–4), 200–208.

Van Noordwijk, M., & Purnomosidhi, P. (1996). Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 30, 161–173.

Veldkamp, E., Schmidt, M., Markwitz, C., Beule, L., Beuschel, R., Biertümpfel, A., ..., & Corre, M.D. (2023). Multifunctionality of temperate alley-cropping agroforestry outperforms open cropland and grassland. *Communications Earth & Environment*, 4(1), 20.

Wang, B.J., Zhang, W., Ahanbieke, P., Gan, Y. W., Xu, W. L., Li, L. H., ..., & Li, L. (2014). Interspecific interactions alter root length density, root diameter and specific root length in jujube/wheat agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 88(5), 835–850.

Wolz, K.J., & DeLucia, E.H. (2018). Alley cropping: Global patterns of species composition and function. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 252, 61–68.

Xie, J., Dawwam, G.E., Sehim, A.E., Li. X., Wu, J., Chen, S., & Zhang, D. (2021). Drought stress triggers shifts in the root microbial community and alters functional categories in the microbial gene pool. *Frontiers in Microbiology*, 21(12):744897.

Xu, L., Naylor, D., Dong, Z., Simmons, T., Pierroz, G., Hixson, K. K., Kim, Y.-M., Zink, E. M., Engbrecht, K. M., Wang, Y., Gao, C., DeGraaf, S., Madera, M. A., Sievert, J. A., Hollingsworth, J., Birdseye, D., Scheller, H. V., Hutmacher, R., Dahlberg, J., ... & Coleman-Derr, D. (2018). Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 115(18), E4284–E4293.

Zhang, Y., Sun, Z., Su, Z., Du, G., Bai, W., Wang, Q., ..., & Zhang, L. (2022). Root plasticity and interspecific complementarity improve yields and water use efficiency of maize/soybean intercropping in a water-limited condition. *Field Crops Research*, 282, 108523.

Zhang, W.-P., Li, Z.-X., Gao, S.-N., Yang, H., Xu, H.-S., Yang, X., Fan, H.-X., Su, Y., Surigaoge, Weiner, J., Fornara, D., & Li, L. (2023). Resistance vs. surrender: Different responses of functional traits of soybean and peanut to intercropping with maize. *Field Crops Research*, 291, 108779.

Zheng, C., Wang, R., Zhou, X., Li, C., & Dou, X. (2021). Effects of mulch and irrigation regimes on water distribution and root competition in an apple-soybean intercropping system in Loess Plateau, China. *Agricultural Water Management*, 246, 106656.

3.7 Matériel supplémentaire 1

Tableau S3.1 Effets de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur la longueur des racines (par classes de diamètre), sur le volume et le poids sec des racines, ainsi que sur le nombre de nodules, à trois profondeurs (0–10 cm, 10–20 cm et 20–30 cm) dans un système agroforestier intercalaire. Le tableau présente les moyennes des parcelles avec cernage racinaire. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

Traits racinaires		AVEC cernage racinaire								
		PLUIE (+)								
		4 m			12 m			20 m		
Profondeur (cm)		0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Longueur racines (mm)	0 à 0.5 mm	1450,6 (699)	1336,3 (587)	1323,6 (622)	1449,1 (806)	1230,5 (323)	1147,0 (483)	1377,0 (773)	1392,4 (630)	1244,6 (673)
	0.5 à 1 mm	51,0 (35)	25,8 (18)	30,5 (32)	56,0 (32)	17,0 (10)	18,2 (12)	61,1 (47)	32,7 (22)	46,1 (49)
	> 1 mm	11,5 (11)	2,9 (4)	2,8 (4)	11,2 (9)	1,2 (0,80)	0,5 (0,27)	15,2 (17)	4,9 (5,2)	3,8 (3,5)
Volume racines (mm ³)		970,2 (732)	485,1 (251)	508,2 (356)	1061,1 (772)	413,7 (152)	372,1 (148)	1111,3 (1025)	577,0 (309)	619,7 (524)
Nodules (nb)		21,4 (17)	8,6 (6,4)	5,2 (5,6)	21,9 (18)	5,3 (3,4)	2,1 (3)	19,7 (20)	10,6 (7)	9,0 (6)
Poids sec (mg)		138,7 (67)	83,6 (33)	76,1 (36)	137,1 (71)	79,4 (30)	66,0 (23)	141,9 (90)	81,6 (36)	80,3 (51)
		PLUIE (-)								
		4 m			12 m			20 m		
Profondeur (cm)		0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Longueur racines (mm)	0 à 0.5 mm	1462,5 (345)	1470,0 (358)	1527,4 (522)	1862,6 (894)	1394,6 (599)	1058,2 (520)	1240,3 (286)	1158,3 (619)	1233,9 (928)
	0.5 à 1 mm	41,7 (17)	23,6 (11)	23,4 (17)	60,9 (49)	24,0 (18)	14,4 (6,5)	31,3 (20)	32,3 (20)	29,1 (18)
	> 1 mm	4,50 (4)	1,33 (0,9)	2,89 (2,7)	7,16 (5,9)	1,86 (1,7)	1,68 (1,9)	4,73 (4,3)	3,54 (4,3)	2,00 (2)
Volume racines (mm ³)		651,8 (180)	458,2 (173)	481,9 (182)	873,9 (531)	472,2 (267)	350,7 (151)	583,5 (235)	491,4 (290)	466,6 (260)
Nodules (nb)		9,00 (9)	3,70 (3)	4,29 (4)	20,70 (14)	9,14 (4,9)	3,86 (8,9)	5,71 (2)	3,71 (3,2)	1,43 (1,6)
Poids sec (mg)		117,6 (32)	79,7 (22)	80,4 (25)	159,9 (97)	90,1 (36)	59,3 (37)	92,0 (22)	77,9 (39)	71,7 (34)

Tableau S3.2 Effets de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur la longueur des racines (par classes de diamètre), sur le volume et le poids sec des racines, ainsi que sur le nombre de nodules, à trois profondeurs (0–10 cm, 10–20 cm et 20–30 cm) dans un système agroforestier intercalaire. Le tableau présente les moyennes des parcelles sans cernage racinaire. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

Traits racinaires		SANS cernage racinaire								
		PLUIE (+)								
		4 m			12 m			20 m		
Profondeur (cm)		0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Longueur racines (mm)	0 à 0.5 mm	1374,3 (703)	926,1 (519)	771,5 (485)	1142,0 (497)	770,8 (493)	535,9 (295)	1387,1 (480)	1240,5 (735)	1060,5 (581)
	0.5 à 1 mm	40,3 (21)	21,5 (17)	14,5 (13)	35,5 (29)	9,7 (8,4)	7,6 (5,2)	41,6 (24)	22,2 (13)	13,7 (9)
	> 1 mm	8,16 (4,9)	4,07 (4,0)	0,88 (1)	6,20 (6,5)	1,09 (0,65)	0,40 (0,5)	16,31 (23)	4,53 (4,6)	1,28 (1,5)
Volume racines (mm ³)		970,2 (732)	843,1 (778)	360,0 (203)	231,3 (123)	597,9 (391)	216,1 (130)	146,9 (50)	775,5 (335)	410,0 (230)
Nodules (nb)		21,40 (17)	17,90 (8,5)	7,90 (7,5)	3,43 (4,1)	20,10 (13,9)	5,43 (4,9)	0,86 (1,5)	24,00 (15)	15,29 (15)
Poids sec (mg)		138,7 (67)	114,0 (51)	70,1 (53)	45,6 (26)	107,3 (95)	33,2 (22)	26,3 (13)	149,6 (62)	65,4 (35)
		PLUIE (-)								
		4 m			12 m			20 m		
Profondeur (cm)		0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Longueur racines par diamètre (mm)	0 à 0.5mm	1267,3 (576)	1031,1 (480)	711,7 (396)	1049,3 (640)	927,3 (514)	1009,0 (566)	1056,5 (670)	676,8 (359)	566,3 (318)
	0.5 à 1mm	40,8 (32)	26,4 (24)	16,2 (12)	24,7 (22)	14,5 (14)	14,4 (17)	27,1 (18)	16,5 (12)	11,7 (13)
	> 1 mm	7,02 (6)	1,97 (1,7)	4,14 (6,3)	4,29 (4,1)	2,25 (1,8)	1,65 (2,0)	5,71 (6,3)	3,20 (2,9)	1,12 (1,3)
Volume racines (mm ³)		651,8 (180)	625,3 (355)	376,1 (229)	404,5 (347)	461,4 (342)	312,9 (174)	314,6 (222)	501,5 (316)	285,1 (133)
Nodules (nb)		9,00 (9)	14,00 (18)	8,14 (7,8)	5,70 (11)	17,30 (17)	8,28 (8)	4,29 (6,4)	16,57 (14)	7,00 (3,7)
Poids sec (mg)		117,6 (32)	97,0 (35)	66,9 (28)	65,0 (56)	80,4 (55)	51,3 (19)	53,0 (29)	118,3 (63)	60,6 (29)

Tableau S3.3 Effets de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur les biomasses des communautés microbiennes du sol analysées par PFLA pour les parcelles sans cernage racinaires. Le tableau présente les moyennes des parcelles. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

	Sans cernage des racines					
	Sans interception de la pluie			Avec interception de la pluie		
	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m
Biomasse microbienne (ng/g)	4336 (955)	4102 (799)	4688 (1316)	4541 (1168)	3784 (1602)	3200 (1431)
Biomasse bactérienne (ng/g)	1954 (495)	1836 (457)	2056 (616)	2205 (757)	1744 (854)	1479 (770)
Biomasse actinomycète (ng/g)	387 (118)	378 (93)	406 (134)	423 (117)	362 (187)	302 (169)
Biomasse Gram (+) (ng/g)	1094 (253)	1073 (231)	1163 (306)	1263 (427)	1006 (453)	842 (405)
Biomasse Gram (-) (ng/g)	861 (276)	763 (242)	893 (338)	942 (340)	738 (418)	637 (372)
Biomasse fongique (F) (ng/g)	394 (274)	343 (161)	435 (284)	384 (123)	351 (233)	263 (188)
Biomasse CMA (ng/g)	121 (104)	117 (60)	130 (77)	140 (47)	120 (81)	86 (59)
Ratio biomasse fongique sur biomasse bactérienne	0,17 (0,08)	0,18 (0,07)	0,20 (0,08)	0,18 (0,04)	0,18 (0,08)	0,16 (0,06)

CMA = Champignon mycorhizien arbusculaire

Tableau S3.4 Effets de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur les biomasses des communautés microbiennes du sol analysées par PFLA pour les parcelles avec cernage racinaires. Le tableau présente les moyennes des parcelles. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

	Avec cernage des racines					
	Sans interception de la pluie			Avec interception de la pluie		
	4 m	12 m	20 m	4 m	12 m	20 m
Biomasse microbienne (ng/g)	3538 (1059)	3251 (1441)	3699 (914)	3101 (1065)	3328 (1118)	3143 (1016)
Biomasse bactérienne (ng/g)	1525 (481)	1425 (718)	1631 (422)	1307 (512)	1378 (555)	1280 (441)
Biomasse actinomycète (ng/g)	305 (64)	282 (109)	311 (52)	242 (58)	267 (99)	228 (76)
Biomasse Gram (+) (ng/g)	875 (189)	785 (279)	965 (180)	752 (199)	766 (252)	697 (246)
Biomasse Gram (-) (ng/g)	650 (324)	640 (463)	666 (270)	555 (323)	612 (321)	583 (213)
Biomasse fongique (F) (ng/g)	313 (224)	285 (252)	249 (138)	216 (149)	265 (188)	261 (126)
Biomasse CMA (ng/g)	117 (82)	108 (92)	90 (51)	83 (66)	89 (68)	89 (41)
Ratio biomasse fongique sur biomasse bactérienne	0,19 (0,08)	0,18 (0,08)	0,15 (0,08)	0,15 (0,06)	0,17 (0,09)	0,2 (0,09)

CHAPITRE 4

Dynamique spatiale des pucerons du soya et de leurs ennemis naturels dans un système agroforestier intercalaire soumis à une réduction des précipitations

Auteurs : Gagné, G., Lorenzetti, F., Rivest, D.

L'agriculture est particulièrement vulnérable aux effets des changements climatiques, qui modifient déjà la croissance des cultures, la dynamique des populations de ravageurs et de leurs ennemis naturels, ainsi que les interactions complexes au sein des agroécosystèmes. Face à ces pressions, l'adoption de pratiques agricoles durables, comme les systèmes agroforestiers intercalaires (SAI), représente une solution prometteuse. L'objectif de cette étude était d'évaluer les effets d'une interception partielle des précipitations, couvrant 50 % de la surface du sol et induisant un stress hydrique modéré au soya, sur la dynamique des populations de pucerons du soya (*Aphis glycines* Matsumura) et de leurs ennemis naturels. L'étude a été menée dans un système agroforestier intercalaire (SAI) (50 arbres ha⁻¹ âgés de 6 à 8 ans, espacés de 5 × 40 m), à différentes distances de la rangée d'arbres (4 m, 12 m, 20 m) et dans une culture témoin sans arbres. Deux hypothèses principales sont testées. La première posait que le déficit hydrique induit par l'exclusion partielle de la pluie entraînerait des modifications physiologiques des plants, telles qu'une réduction de la teneur en chlorophylle et en eau foliaire, susceptibles d'affecter le développement des colonies de pucerons en fonction de la distance à la rangée d'arbres. Une observation clé est que l'interception des précipitations a systématiquement réduit l'abondance des pucerons, en particulier durant l'année plus sèche de 2018. Cette même année, l'indice *SPAD*, utilisé comme indicateur indirect de la teneur en chlorophylle, était significativement plus faible dans les parcelles soumises à la restriction de pluie, et globalement plus faible qu'en 2019, ce qui concorde avec l'hypothèse d'un stress hydrique plus marqué. En lien avec cela, les pucerons étaient également plus petits sous déficit hydrique, ce qui suggère une limitation de leur développement probablement liée à la qualité de l'hôte. L'interception de la pluie a réduit l'abondance des pucerons et des ennemis naturels dans les deux années. En revanche, la distance à la rangée d'arbres n'a influencé que les pucerons, et seulement en 2019, année moins sèche, où leur abondance était plus faible près des arbres. La teneur relative en eau (TRE) est demeurée stable entre traitements, et l'effet du *SPAD* sur les pucerons, bien que présent en 2018, n'était ni constant ni significatif, suggérant l'intervention de mécanismes physiologiques non mesurés, pouvant aussi expliquer la résilience de la TRE. La seconde hypothèse posait que les variations dans la structure du peuplement (présence des arbres, distance à la rangée d'arbres) pourraient influencer la distribution des pucerons et de leurs ennemis naturels. Les résultats montrent que la distance à la rangée d'arbres a influencé la composition et l'abondance des ennemis naturels, et que leur activité tendait à suivre celle des pucerons. Cela pourrait refléter une dynamique trophique de type bottom-up, bien que les mécanismes précis, tels que la réponse agrégative ou la pression de prédation, n'aient pas été mesurés directement.

Mots-clés : agroforesterie, sécheresse, pucerons, ennemis naturels

4.1 Introduction

L'agriculture est particulièrement vulnérable aux effets des changements climatiques, lesquels modifient déjà, et continueront de modifier, la productivité des cultures, la dynamique des populations de ravageurs et de leurs ennemis naturels, ainsi que les interactions complexes qui structurent l'agroécosystème (Bale *et al.*, 2002 ; Huss *et al.*, 2022). Les plantes cultivées seront exposées à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse, ainsi qu'à une intensification des dommages causés par les ravageurs, engendrant des modifications physiologiques et anatomiques des plantes cultivées (Huberty & Denno, 2004 ; Jamieson *et al.*, 2012). Le réchauffement climatique favorisera notamment une augmentation des densités des populations de ravageurs, une hausse du nombre de générations annuelles, une expansion de leur aire de distribution et une amélioration de leur survie hivernale (Huss *et al.*, 2022 ; Jamieson *et al.*, 2012 ; Schmitz *et al.*, 2014). Face à cette pression croissante, l'adoption de pratiques agricoles durables, telles que les systèmes agroforestiers intercalaires (SAI), représente une voie d'adaptation des agroécosystèmes (Girma, 2000 ; Huss *et al.*, 2022 ; Kletty *et al.*, 2023). Bien que les SAI présentent des avantages par rapport à l'agriculture conventionnelle en matière de stabilité des rendements en contexte de sécheresse (voir chapitre 2), il est essentiel d'examiner les interactions à trois niveaux trophiques pour déterminer si les effets combinés bottom-up et top-down se traduisent potentiellement par un gain net ou une perte de rendement.

Le puceron du soya, *Aphis glycines* (Matsumara), est un ravageur qui cause des pertes économiques importantes dans les cultures de soya (Beckendorf *et al.*, 2008 ; Hartman *et al.*, 2011 ; Macedo *et al.*, 2003 ; Ragsdale *et al.*, 2004, 2007). Les effets du stress hydrique sur les populations de ce ravageur sont complexes, car ils dépendent de plusieurs facteurs et de leurs interactions. Par exemple, le stress hydrique modifie la composition chimique de la sève des plantes (Guo *et al.*, 2016 ; Nachappa *et al.*, 2016) ainsi que sa disponibilité pour les ravageurs des cultures qui s'en nourrissent tels que les pucerons (Huberty & Denno, 2004). Or, il y a peu d'information disponible sur la relation spécifique entre le puceron du soya et les plants de soya en situation de stress hydrique. En laboratoire, certaines études ont montré que le stress hydrique n'entraîne pas nécessairement une augmentation de la taille des colonies de pucerons (Nachappa, *et al.*, 2016). Par contre, des observations au champ ont démontré que le stress hydrique peut au contraire favoriser leur développement (Labrie, 2009 ; MAAARO, 2017). Ces effets contradictoires s'expliqueraient en partie par l'accessibilité de la sève. Les pucerons se nourrissent de la sève du phloème, qui est habituellement sous haute pression (Douglas, 2003). En période de stress hydrique, la turgescence des tissus foliaires diminue, ce qui rend l'accès à la sève plus difficile (Huberty & Denno, 2004). Cependant, ce même stress entraîne une augmentation de la concentration en acides aminés dans la sève, la rendant plus nutritive (Bernays & Chapman, 1994 ; Hale, 2003). Lorsqu'un apport d'eau rétablit la turgescence, les pucerons peuvent alors

bénéficier de cette sève enrichie. Ainsi, selon les conditions environnementales, les effets du stress hydrique sur les populations de pucerons peuvent varier considérablement. Certaines études rapportent une augmentation des populations (Khan *et al.*, 2010 ; Mewis, 2012), tandis que d'autres constatent une diminution (McVean & Dixon, 2001 ; Nachappa, 2016 ; Nguyen, 2007).

La présence de rangées d'arbres dans les SAI présente un potentiel positif pour augmenter l'abondance d'ennemis naturels des cultures. Par exemple, l'absence de travail du sol sous les rangées d'arbres favorise l'établissement d'une végétation herbacée qui, combinée au couvert arboré, accroît la diversité structurelle et floristique et fournit un habitat d'hivernage à de nombreux ennemis naturels des ravageurs, renforçant ainsi leur rôle dans la régulation biologique (Altieri, 2004 ; Kletty *et al.*, 2023 ; Pumariño *et al.*, 2015). Cette végétation pourrait également favoriser la dispersion de ces ennemis vers les allées cultivées (Boinot *et al.*, 2019 ; Richard *et al.*, 2020). Cependant, cette influence ne devrait pas être uniforme à travers l'allée ; on s'attend à ce que les effets de la rangée d'arbres s'atténuent avec la distance, créant un gradient dans la structure de l'habitat et les conditions microclimatiques. Par exemple, les facteurs biotiques près des arbres pourraient favoriser la rétention d'ennemis naturels comme *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847), une cécidomyie prédatrice de pucerons (Boulanger *et al.*, 2018). Malgré cela, la répartition spatiale précise des ravageurs et de leurs ennemis naturels le long de ce gradient demeure encore mal connue (Kletty *et al.*, 2023). Également, les microclimats réduisent certains stress climatiques sur les cultures, notamment en régulant la température et le bilan hydrique du sol (Jacobs *et al.*, 2022), ce qui influence de façon indirecte les ravageurs.

Afin d'évaluer l'importance relative des facteurs influençant les colonies de pucerons par l'intermédiaire de la plante (effets bottom-up) ou par l'action des ennemis naturels (effets top-down), l'analyse de la composition des individus au sein des colonies constitue une approche informative. Par exemple, la taille des individus a été positivement associée à la croissance des colonies de différentes espèces de pucerons (Nevo & Coll, 2001 ; Tamaki & Allen, 1969), ce qui suggère des conditions favorables d'alimentation et, par conséquent, des effets bottom-up positifs. Par ailleurs, une augmentation de la proportion d'individus ailés peut indiquer une réponse à la densité de la colonie. Toutefois, des proportions particulièrement élevées d'individus ailés peuvent aussi refléter un stress nutritionnel ou des conditions défavorables au sein de la plante hôte, traduisant alors des effets bottom-up négatifs (Rios Martinez & Costamagna, 2018). Des mesures telles que la taille des pucerons ou la proportion d'individus ailés permettent une interprétation plus poussée que les simples densités de pucerons puisque celles-ci sont sous l'influence de l'action des ennemis naturels.

L'objectif de cette étude est d'évaluer les effets d'une interception partielle des précipitations (50 % de la surface du sol induisant un stress hydrique modéré au soya (Gagné *et al.*, 2022) sur la dynamique des populations de pucerons du soya et de leurs ennemis naturels, dans un SAI (50 arbres ha⁻¹ de 6 à 8 ans; espacement de 5 × 40 m), à différentes distances de la rangée d'arbres (4 m, 12 m, 20 m et un témoin en culture sans arbres). Deux hypothèses principales sont testées. Premièrement, nous posons que le déficit hydrique induit par l'exclusion partielle de la pluie entraînera des modifications physiologiques des plants. La teneur en chlorophylle foliaire, estimée de façon non destructive à l'aide d'un chlorophyllomètre *SPAD*, servira d'indicateur indirect pour la teneur en azote, en raison de leur forte corrélation (Ahmed *et al.*, 2010 ; Xiong *et al.*, 2015). L'état hydrique des feuilles sera quant à lui évalué par la teneur relative en eau (TRE). Un stress hydrique (à 4 m des arbres ou dans le traitement d'interception de la pluie) devrait réduire à la fois la TRE et la teneur en chlorophylle, diminuant ainsi la qualité nutritionnelle de la sève et la capacité d'alimentation des pucerons (Dong *et al.*, 2019). Deuxièmement, nous supposons que la présence de rangées d'arbres dans le SAI modifie le microclimat et la structure de l'habitat, et qu'en interaction avec la distance à ces rangées et l'interception de la pluie, elle influence les interactions trophiques potentielles entre les pucerons et leurs ennemis naturels. Nous prédisons également que la distance à la rangée d'arbres modulera la distribution spatiale des ennemis naturels dans les allées cultivées.

4.2 Méthodologie

4.2.1 Dispositif expérimental

Le site d'étude est situé dans la municipalité de Baie-du-Febvre, dans l'écovégétation des basses-terres du fleuve Saint-Laurent, au Canada (46°08'N, 72°40'O, 30 m d'élévation). Le sol est un loam sablo-argileux (66 % de sable, 11 % d'argile), avec un pH à l'eau de 6,4 et classé dans l'ordre des gleysols (Comité d'experts sur la prospection pédologique. 1998). Le climat régional se caractérise par une température annuelle moyenne de 5,3 °C et des précipitations moyennes annuelles de 924 mm (Environnement et Changement climatique Canada, 2024).

Le SAI a été établi en mai 2012. Il comprend trois rangées simples d'arbres orientées nord-ouest – sud-est, chacune de 400 m de longueur. Les rangées sont composées de peupliers hybrides (*Populus deltoides* × *P. nigra*) plantés en alternance avec des feuillus à bois dur (érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall), noyer noir (*Juglans nigra* L.), chêne rouge (*Quercus rubra* L.), chêne bicolor (*Quercus bicolor* Willd), chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa* Michaux) et caryer ovale (*Carya ovata* [Mill.] K. Koch)), répartis aléatoirement. À l'automne 2019, la hauteur moyenne des peupliers était de 12,5 m et celle des feuillus durs de 5,5 m. Depuis leur plantation, les arbres ont fait l'objet d'un entretien annuel sous forme de taille de formation et d'élague, limitées à moins d'un tiers de la hauteur des arbres. Sous les rangées d'arbres, des

bandes (ca. 2 m de largeur) non cultivées et non fauchées ont été maintenues. Ces bandes enherbées étaient majoritairement composées de luzerne (*Medicago sativa* L.), de verge d'or (*Solidago canadenses* L.), d'asclépiade (*Asclepias syriaca* L.) et de bardane (*Arctium lappa* L.). Le soya a été semé en semis direct (à entre-rangs de 38 cm) dans ce champ en 2018 (variété Hydra R2 à 2550 UTM, semis le 20 mai) et 2019 (variété Katonda R2 à 2775 UTM, semis le 30 mai). Le champ n'a reçu aucune fertilisation durant les deux années. Une application de glyphosate (Roundup®) a été réalisée en post-levée à la mi-juin.

Le dispositif expérimental a été conçu pour diviser, dans huit blocs, quatre parcelles principales (15 m de longueur x 1,5 m de largeur) correspondant à une distance par rapport à la rangée d'arbres: 4, 12 et 20 m (centre des allées) ainsi que le témoin agricole (mêmes régimes et historique de culture que ceux de la culture dans les allées) situé à plus de 30 m de l'arbre le plus proche. Chaque parcelle principale a été subdivisée en deux sous-parcelles (3 m longueur x 1,5 m largeur) correspondant à deux traitements d'interception de la pluie : l'un sans interception (nommé ci-après PLUIE (+)) et l'autre avec interception artificielle de la pluie sur environ 50 % de la surface du sol (nommé ci-après PLUIE (-)). Cela a donné un total de 64 unités expérimentales. Le traitement PLUIE (-) a été mis en place à l'aide d'un ensemble de gouttières de 3 m de long et 10 cm de large, disposées dans les entre-rangs de soya, à environ 10 cm au-dessus du sol, et légèrement inclinées vers des fosses de drainage de 30 cm creusées manuellement. Pour les deux années, dans chaque sous-parcelle, deux gouttières ont été installées côte à côte dans un entre-rang, réparties sur trois entre-rangs consécutifs après l'application de l'herbicide en post-levée, soit lorsque les plants de soya avaient 3 à 4 feuilles déployées, et ce, jusqu'au stade R7. Le soya est particulièrement sensible au stress hydrique durant la période R1 à R7, soit de la floraison au remplissage des grains (Eck *et al.*, 1987).

4.2.2 Variables mesurées

4.2.2.1 Nombre de pucerons et d'ennemis naturels

Les populations de pucerons et d'ennemis naturels ont été inventoriées à deux reprises en 2018 (les 6 et 14 août) et en 2019 (les 26 août et 8 septembre). Lors de chaque relevé, le nombre de pucerons (adultes et ailés) et d'ennemis naturels a été compté sur cinq plants de soya sélectionnés aléatoirement dans chaque unité expérimentale. Les ennemis naturels ont été identifiés à l'espèce ou à l'ordre. Les ennemis naturels recensés sont les coccinelles (*Harmonia axyridis* Pallas, *Coleomegilla maculata* DeGeer), les cécidomyies (*Aphidoletes aphidimyza* Rodani), les punaises (*Anthocoridae*, *Nabidae*), les syrphes (*Syrphidae*), les guêpes parasitoïdes (*Hymenoptera*) observée à partir de la présence de momies, ainsi que les champignons entomopathogènes observés à partir de la présence de pucerons infectés.

4.2.2.2 Longueur des tibias de pucerons

Dans les unités expérimentales où les populations comptaient plus de 20 pucerons adultes, cinq individus ont été prélevés et conservés dans de l'alcool isopropylique à 70 %. Les tibias de ces individus ont été observés au microscope, photographiés, puis mesurés à l'aide du logiciel ImageJ. Pour chaque tibia, deux mesures ont été prises, et leur moyenne a été utilisée dans les analyses statistiques.

4.2.2.3 Traits foliaires du soya

La teneur en chlorophylle des feuilles de soya a été mesurée à l'aide d'un chlorophyllomètre *SPAD* (indice *SPAD*, Minolta chlorophyll meter SPAD-502, Spectrum Technologies, Inc., Aurora, IL, USA) qui évalue la transmittance des feuilles aux longueurs d'onde de 650 et 940 nm (Markwell *et al.*, 1995). Les lectures ont été effectuées sur les dernières feuilles pleinement déployées. Deux mesures par feuille ont été prises sur cinq plants par unité expérimentale, à deux reprises au cours des saisons de croissance 2018 (les 6 et 21 août) et 2019 (les 26 août et 8 septembre). Le 21 août est la seule date différente de la prise de données de pucerons, car la donnée n'avait pas pu être prise le 14 août. La teneur relative en eau (TRE) a été mesurée sur cinq feuilles par unité expérimentale, également à deux reprises pour chaque année (25 juillet et 31 juillet 2018, et le 14 août et le 25 août). La TRE a été mesurée selon le protocole de Garnier *et al.* (2001), tel que décrit dans Gagné *et al.* (2022).

4.2.2.4 Analyses statistiques

Les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel R version 4.4.2 pour Windows (<https://cran.r-project.org>). Des analyses de variance (ANOVA de type III, librairie CAR) sur des modèles mixtes généraux ont été utilisées pour évaluer les variations des variables dépendantes (nombre de pucerons, indice *SPAD*, TRE, présence d'ennemis naturels). Les variables indépendantes de nos modèles étaient la date, le traitement d'interception de la pluie et la distance à la rangée d'arbres (incluant le témoin). Pour l'analyse du nombre de pucerons, nous avons utilisé la fonction `glm.nb` de la librairie Mass, adaptée aux distributions binomiales négatives, couramment rencontrées dans les données de comptage d'espèces. L'analyse de l'indice *SPAD* a été réalisée avec la fonction `glm` de la librairie lme4. Pour modéliser la probabilité de présence d'ennemis naturels, nous avons créé une variable binaire (présence/absence) pour chaque unité expérimentale à chaque date d'échantillonnage, et utilisé un modèle binomial avec la fonction `glm`.

Afin d'explorer les relations entre l'indice *SPAD* et certaines variables des pucerons, nous avons effectué des régressions simples en combinant les données de l'année 2019. Trois combinaisons de variables ont été analysées, indépendamment de la date, de la distance et du traitement : 1) longueur des tibias de pucerons

et indice *SPAD*, 2) nombre de pucerons et indice *SPAD*, et 3) longueur des tibias et nombre de pucerons. Ces analyses ont été effectuées à l'aide de la fonction *lm*.

Afin d'explorer visuellement les tendances d'abondance des pucerons et prédateurs par espèce selon la distance et le traitement d'interception de la pluie, des analyses factorielles mixtes ont été réalisées pour chaque date d'échantillonnage à l'aide des librairies *ggplot*, *FactoMineR*, *factoextra* et de l'interface *Factoshiny*.

4.3 Résultats

4.3.1 Effets de l'interception de la pluie sur les colonies de pucerons et la probabilité de présence d'ennemis naturels

En 2018 et 2019, le nombre de pucerons dans le traitement PLUIE (+) était significativement supérieur à celui dans le traitement PLUIE (-). Nous avons observé 133 %, 26 %, 166 % et 65 % plus de pucerons dans les parcelles PLUIE (+) que dans les parcelles PLUIE (-) pour le 6 août 2018, le 14 août 2018, le 26 août 2019 et le 8 septembre 2019 respectivement (Tableau 4.1, Figure 4.1). En 2019, le nombre de pucerons à 4 m de la rangée d'arbres était inférieur à celui aux autres distances, et comparable à celui du témoin (Tableau 4.1, Figure 4.1). La présence de prédateurs était également plus fréquente dans PLUIE (+) que dans PLUIE (-), et ce pour les deux années d'étude (Tableau 4.1, Figure 4.1). Nous avons observé une présence accrue de prédateurs dans les parcelles PLUIE (+), avec des augmentations de 28 %, 21% et 15% par rapport aux parcelles PLUIE (-) les 14 août 2018, 26 août 2019 et 8 septembre 2019, respectivement. En 2018, la distance à la rangée d'arbres expliquait partiellement la variation de la présence de prédateurs à l'une des dates d'échantillonnage, bien que les tests de comparaisons multiples n'aient révélé aucune différence significative (Tableau 4.1).

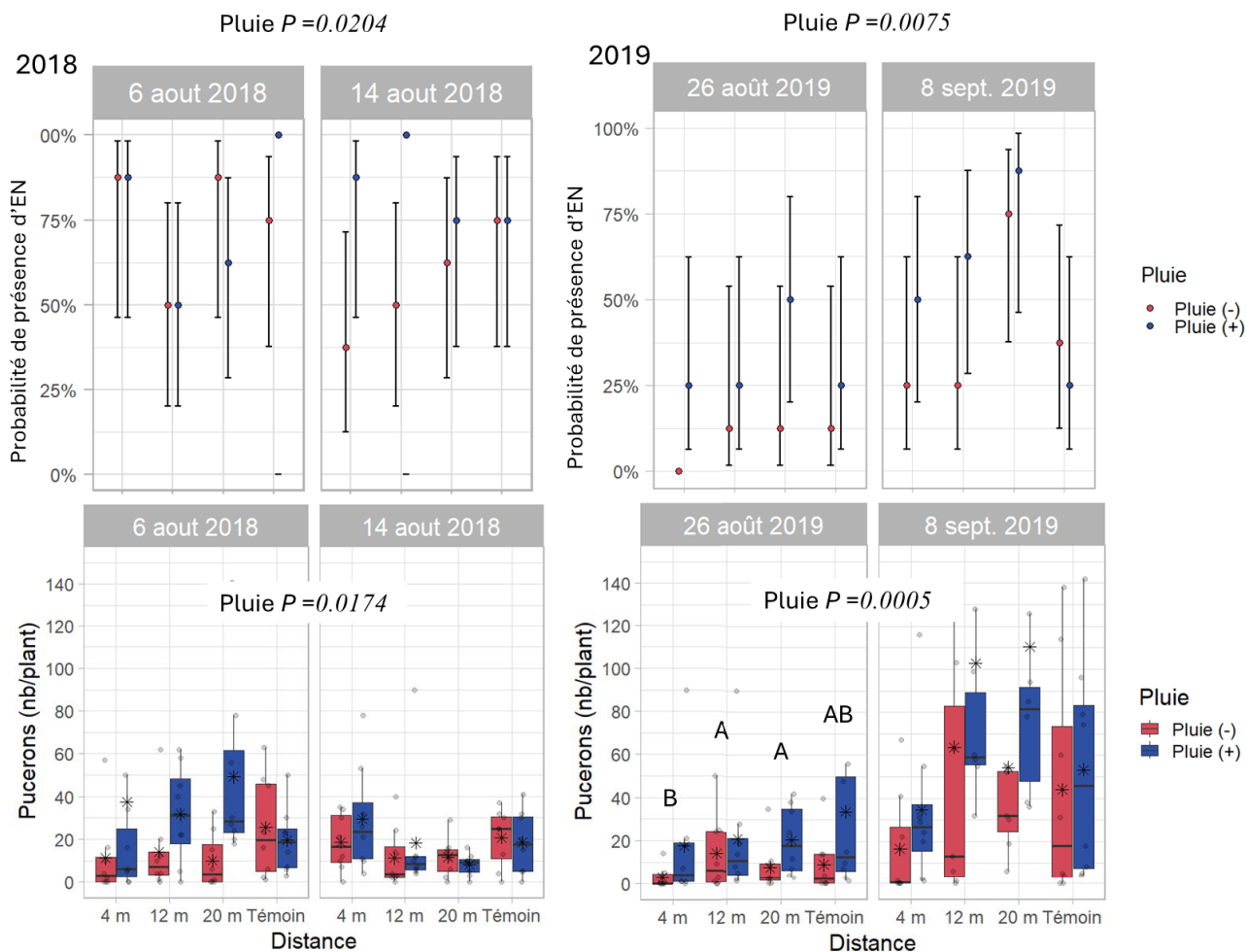


Figure 4.1 Effet du traitement d'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur le nombre de pucerons par plants (graphiques du bas) et la probabilité de présence d'ennemis naturels (EN) (graphiques du haut) pour deux dates en 2018 (graphiques de gauche) et 2019 (graphiques de droite). Dans les graphiques du haut, les barres d'erreur indiquent les écarts-types. Dans les graphiques du bas, les barres représentent les médianes et les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles. Les astérisques indiquent la moyenne. Les lettres différentes indiquent une différence significative ($P < 0,05$) entre les distances par date.

Tableau 4.1 Valeurs de *P* de l'ANOVA pour les effets de la date et de la distance à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur le nombre de pucerons, la présence de prédateurs, la teneur relative en eau (TRE) et l'indice du *SPAD* dans un système agroforestier intercalaire en 2018 et 2019.

	2018				2019			
	Pucerons (nb plant ⁻¹)	Présence d'ennemis naturels	TRE	Indice <i>SPAD</i>	Pucerons (nb plant ⁻¹)	Présence d'ennemis naturels	TRE	Indice <i>SPAD</i>
Date	0,1260	0,9999	0,4317	0,5503	<0,0001	0,0003	0,0832	0,5238
Interception (I)	0,0174	0,0204	0,4826	0,0190	0,0005	0,0074	0,9770	0,4321
Distance (D)	0,4769	0,6084	0,8412	0,0090	0,0171	0,0528	0,6960	0,5499
Date x I	0,0710	0,9997	0,2250	0,0004	0,2139	0,2522	0,8424	0,0967
Date x D	0,3657	0,0378	0,6200	0,0675	0,6472	0,4441	0,0012	0,2378
I x D	0,2727	0,1827	0,1285	0,7655	0,6645	0,4928	0,5606	0,9912
Date x D x I	0,2803	0,0741	0,9710	0,0822	0,7532	0,6727	0,1817	0,8866

4.3.2 Effets de la distance à la rangée d'arbres et de l'interception de la pluie sur les traits foliaires du soya

En 2018, l'indice *SPAD* a varié en fonction de la distance à la rangée d'arbres et du traitement PLUIE (Tableau 4.1, Figure 4.2). L'indice *SPAD* était le plus faible à 4 m de la rangée d'arbres. Il était plus faible dans PLUIE (-), en particulier lors de la dernière date d'échantillonnage (21 août). En 2019, une tendance similaire du traitement PLUIE a été observée à la dernière date d'échantillonnage ($P < 0,1$). La TRE des feuilles n'a pas présenté de variation significative en 2018 (Tableau 4.1). En revanche, en 2019, le 8 septembre, la TRE était plus élevée à 12 m qu'à 20 m et dans les témoins (Tableau S4.1).

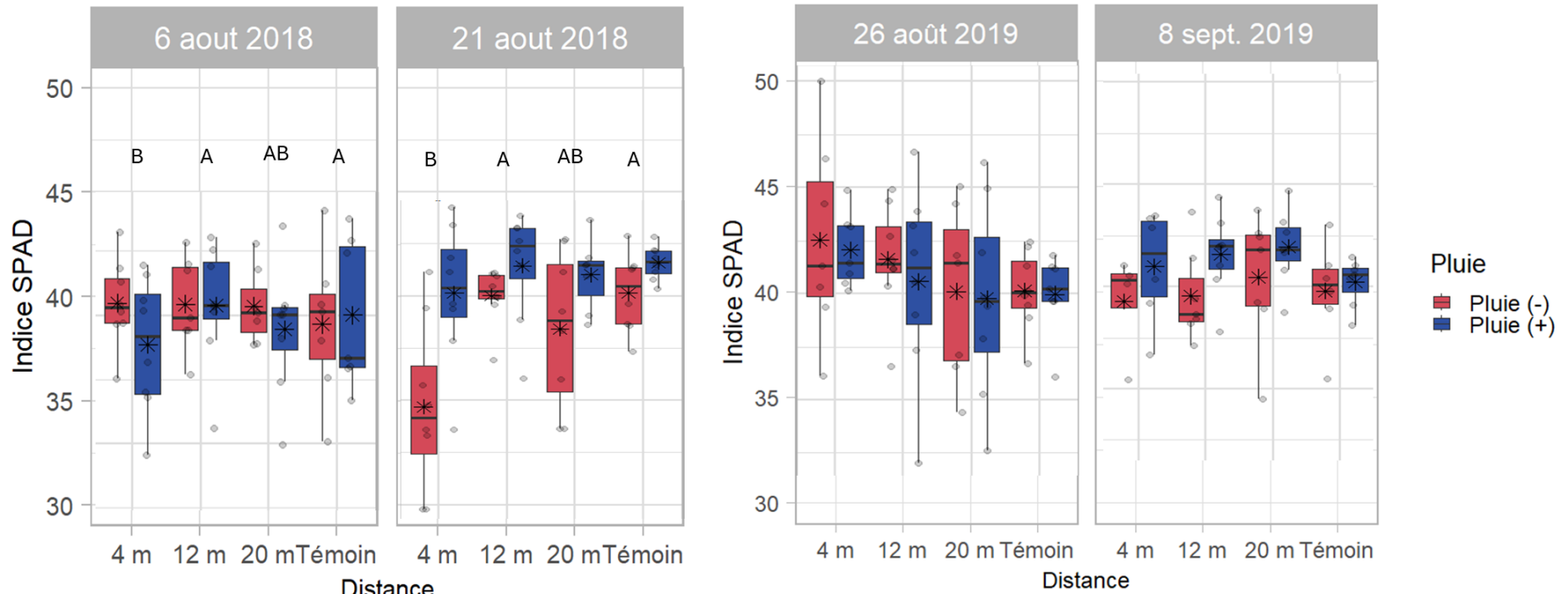


Figure 4.2 Effets du traitement d'interception de la pluie et de la distance à la rangée d'arbres sur l'indice *SPAD*. Les barres représentent les médianes, les boîtes les 1^{er} et 3^e quartiles, et les points les valeurs individuelles. Les astérisques indiquent la moyenne. Les lettres différentes indiquent une différence significative ($P < 0,05$) entre les distances.

4.3.3 Relations entre les traits foliaires et les populations de pucerons

Nous avons observé une corrélation négative entre la longueur des tibias des pucerons et l'indice *SPAD* (Tableau 4.2). À l'inverse, une corrélation positive a été détectée entre le nombre de pucerons et la longueur de leurs tibias. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre le nombre de pucerons et l'indice *SPAD*.

Tableau 4.2 Régressions simples expliquant la variation du nombre de pucerons en fonction de l'indice *SPAD* (modèle 1), la variation de la longueur des tibias en fonction de la valeur de l'indice *SPAD* (modèle 2) et la variation de la longueur des tibias en fonction du nombre de pucerons (modèle 3). L'indice *SPAD* est relié à la concentration de chlorophylle, elle-même reliée à la concentration en azote (~ *azote*).

Modèles	Estimé ($\pm$ erreur-type)	Valeur de t	Valeur de P
Modèle 1 (~ <i>azote</i> – log(pucerons))			0,2671
<i>ordonnée à l'origine</i>	5,2704 ($\pm$ 1,3631)	Valeur ?	0,0002
<i>Indice Spad</i>	-0,0371 ($\pm$ 0,0331)	-1,118	0,2671
Modèle 2 (~ <i>azote</i> – tibia)			
<i>ordonnée à l'origine</i>	0,9220 ($\pm$ 0,1659)	5,555	<0,0001
<i>Indice spad</i>	-0,0082 ($\pm$ 0,0040)	-2,037	0,0452
Modèle 3 (tibia – log(pucerons))			
<i>ordonnée à l'origine</i>	0,4064 ($\pm$ 0,0495)	8,210	<0,0001
<i>tibia</i>	0,0409 ($\pm$ 0,0132)	3,101	0,0025

4.3.4 Les analyses factorielles de données mixtes

Les analyses factorielles de données mixtes réalisées par date permettent d'illustrer les relations entre les variables quantitatives (pucerons et ennemis naturels) et qualitatives (distance, traitement PLUIE) (Figures 4.3 ; 4.4 ; 4.5 et 4.6). En 2018 et 2019, une forte contribution du traitement PLUIE (sauf le 26 août 2019) et de la distance a été observée sur les dimensions 1 ou 2 de chaque analyse (Figures 4.3, 4.4, 4.5 et 4.6). Globalement, les parcelles PLUIE (-) présentent des caractéristiques opposées à celles des parcelles PLUIE (+). L'analyse factorielle des données mixtes (AFDM) pour le 6 août 2018 montre une association forte entre la distance et l'abondance d'*Aphis glycines* (AGLY) et de son morphotype ailé (AGLY_A). Les parcelles à 4 m dans les parcelles PLUIE (+) sont associées à une plus grande abondance d'*Aphis glycines* (AGLY) et de son ennemi naturel *Aphidoletes aphidimyza* (AAPH). Les pucerons ailés (AGLY_A) sont associés aux distances 12 et 20 m (Figure 3.3). Les résultats du 14 août 2018 mettent en évidence une répartition structurée des ennemis naturels en fonction de la distance. Les *Aphidoletes aphidimyza* (AAPH), les syrphes (SYR), et les punaises pentatomidés (ANT) sont associées à la distance de 20 m et sont opposés à la distance de 4 m qui est associée à l'abondance d'*Aphis glycines* (AGLY) et d'*Harmonia axyridis* (HAXY). La dimension 2 (13,3 %) montre une association entre les pucerons ailés (AGLY_A), la distance témoin et le traitement PLUIE (+) (Figure 4.4). Le 26 août 2019, les données montrent une structuration plus marquée selon l'axe principal (Dim1, 26,8 % de la variance), où les pucerons (AGLY, AGLY_A) et leurs ennemis naturels *Harmonia axyridis* (HAXY) et *Aphidoletes aphidimyza* (AAPH) sont associées. La dimension 2 (15,3 %) est surtout influencée par la distance. Les unités expérimentales à 4 m présentaient plus de pucerons ailés (AGLY_A), tandis que la présence globale de pucerons (AGLY) était davantage associée aux témoins (Figure 4.5). Les analyses de l'AFDM pour le 8 septembre 2019 démontrent que les parcelles à 12 m et le traitement PLUIE (+) hébergaient les densités les plus élevées d'ennemis naturels, en particulier *Harmonia axyridis* (HAXY), *Aphidoletes aphidimyza* (AAPH), les champignons entomopathogènes (CHAMP) et les guêpes parasitoïdes (HYM). Les parcelles à 20 m sont associées à l'abondance de pucerons (AGLY). Les effets du traitement PLUIE sont plus diffus à cette date, mais plusieurs groupes d'ennemis naturels, notamment les parasitoïdes, semblent favoriser les conditions plus humides des parcelles PLUIE (+) (Figure 3.6).

6 août 2018

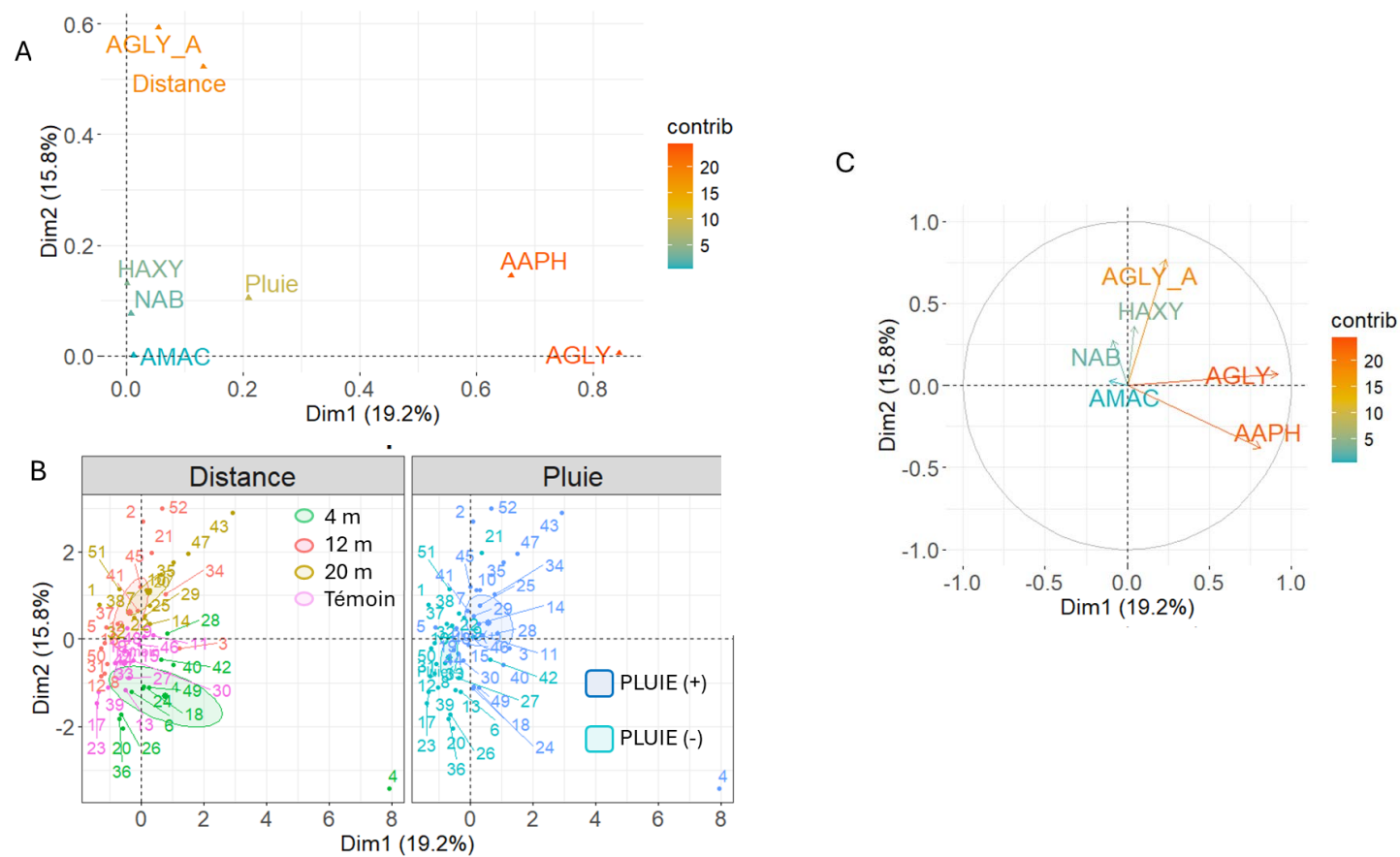


Figure 4.3 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 6 août 2018. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; MAC = *Coleomegilla maculata* ; NAB = Nabidés. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives.

14 août 2018

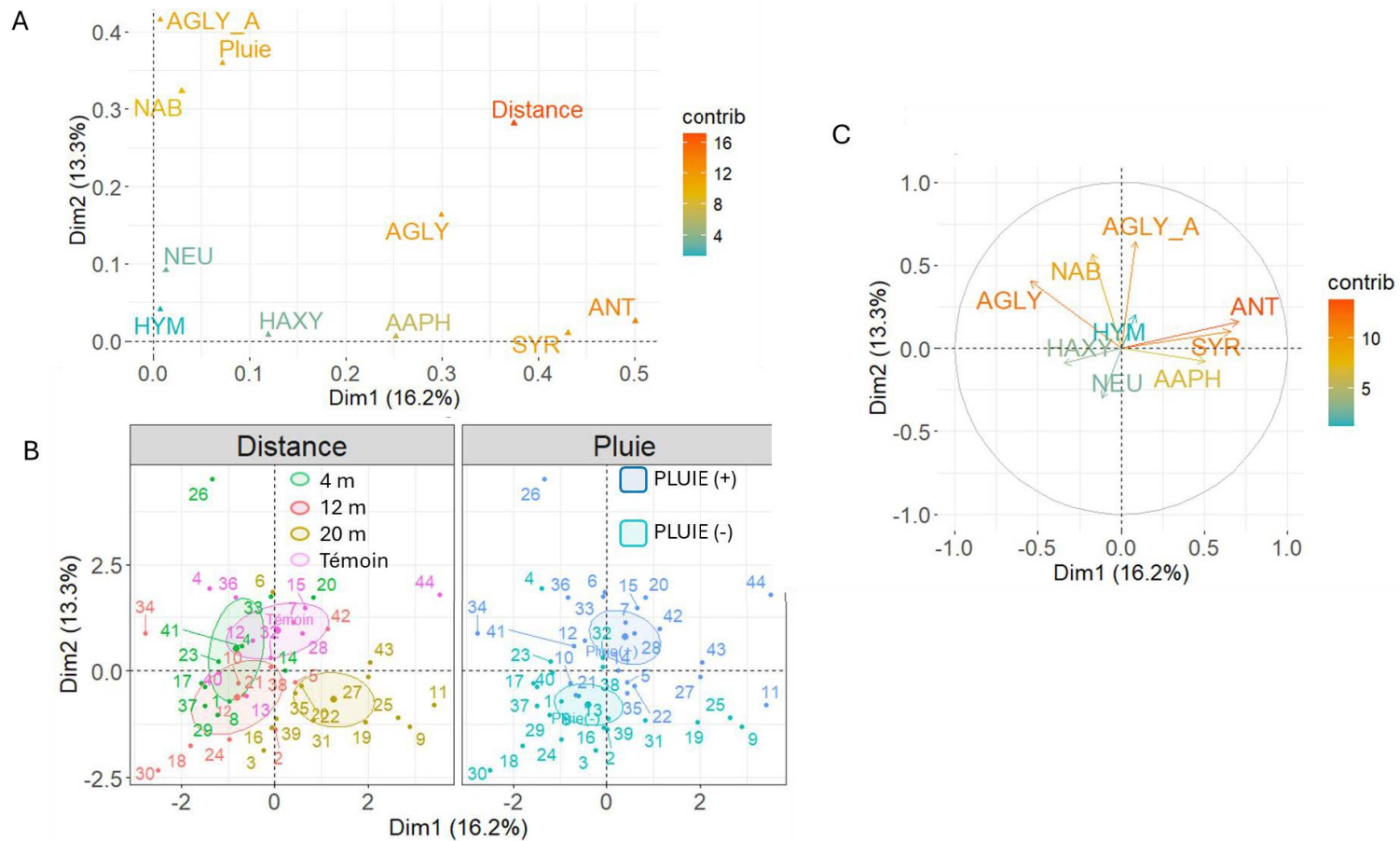


Figure 4.4 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 14 août 2018. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT= Anthocoridés ; NAB = Nabidés ; NEU = Neuroptères ; SYR = Syrphes ; HYM = Hyménoptères. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives.

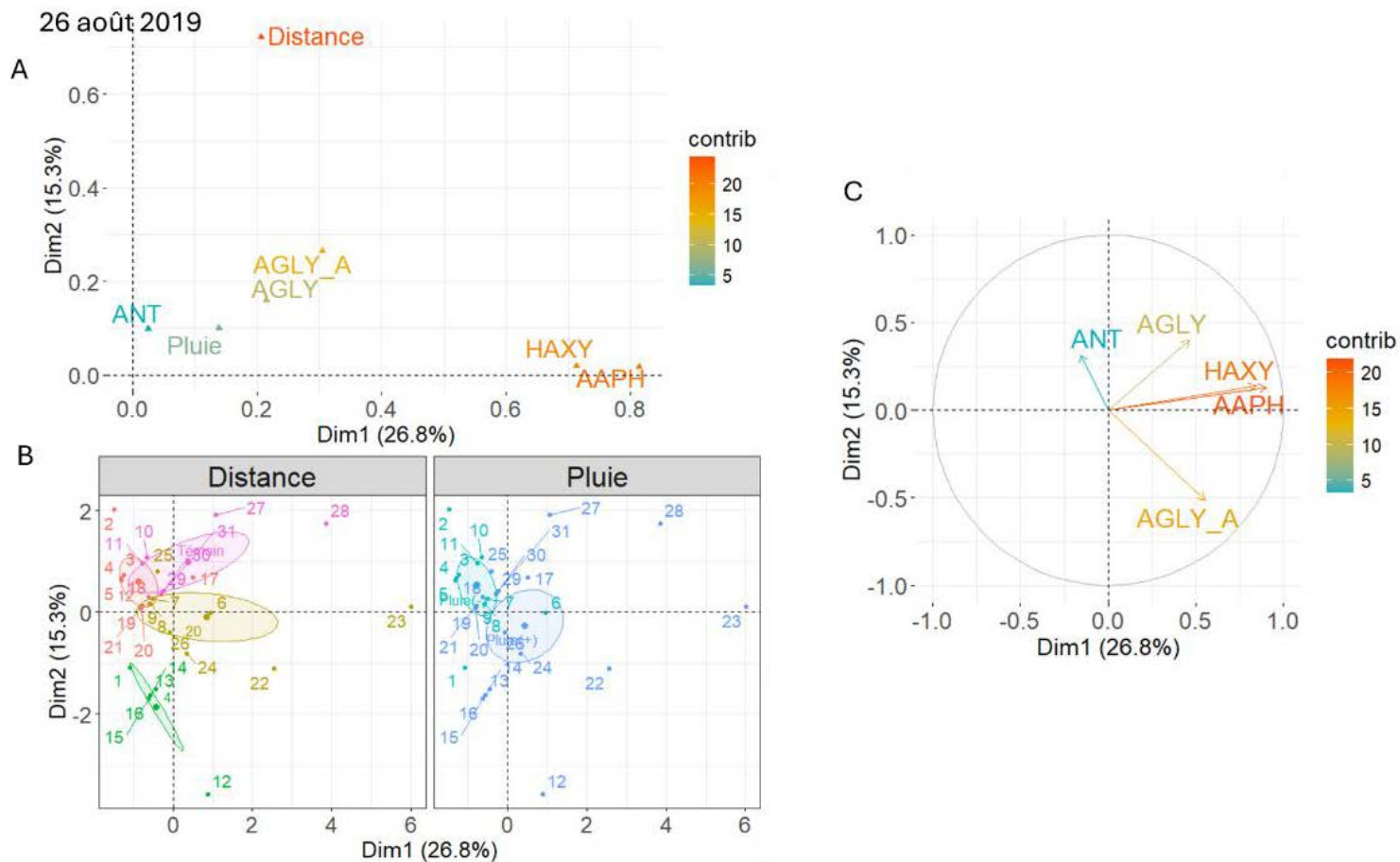


Figure 4.5 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 26 août 2019. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT = Anthocoridés. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives.

8 septembre 2019

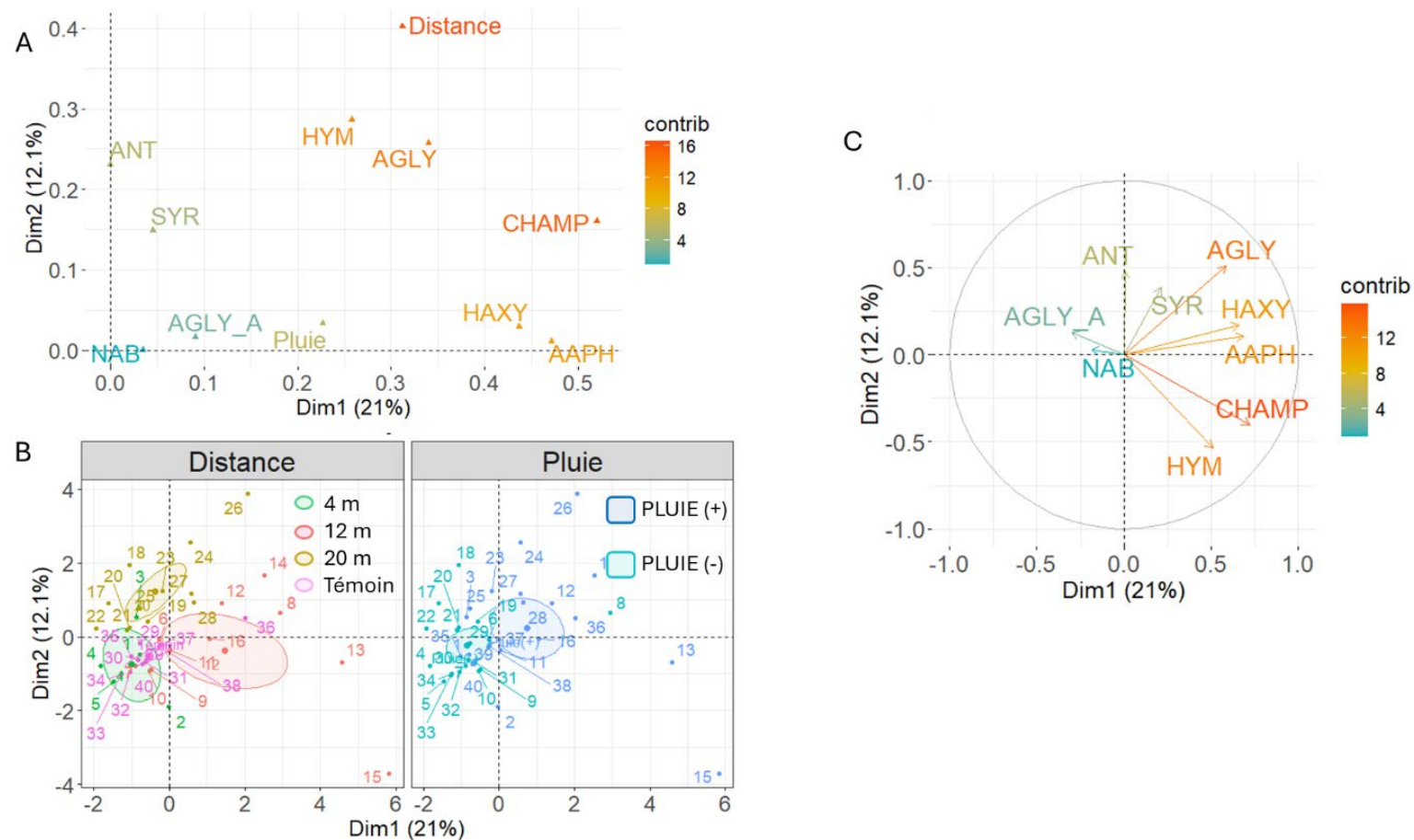


Figure 4.6 Analyse factorielle de données mixtes réalisée pour le 8 septembre 2019. Les variables quantitatives sont la distance et le traitement PLUIE et les variables catégoriques sont les taxons suivants : AGLY_A = *Aphis glycine* ailé ; AGLY = *Aphis glycine* ; HAXY = *Harmonia axyridis* ; AAPH = *Aphidoletes aphidimyza* ; ANT = Anthocoridés ; NAB = Nabis ; SYR = Syrphes ; HYM = Hyménoptères ; CHAMP = champignons entomopathogènes. A) Graphique de la contribution des variables quantitatives et qualitatives. B) Graphique des parcelles en fonction de l'AFDM colorées par distance et par traitement PLUIE. C) Cercle de corrélation des variables quantitatives.

4.4 Discussion

4.4.1 *Les effets bottom-up des traits foliaires du soya en contexte de restriction de la pluie sur la dynamique des populations de pucerons*

L'objectif de cette recherche était d'évaluer comment les SAI influencent la dynamique des populations de pucerons, et dans quelle mesure cette influence persiste sous une réduction expérimentale des précipitations, en lien avec les modifications physiologiques des plants de soya. Selon notre première hypothèse, un stress hydrique entraînerait une diminution de l'indice de chlorophylle (indice *SPAD*), ce qui serait défavorable à la croissance des colonies de pucerons. Conformément à cette hypothèse, le traitement PLUIE (-) a significativement réduit l'indice *SPAD* en 2018, et les populations de pucerons étaient également moins importantes dans ce traitement. En revanche, en 2019, aucun effet significatif du traitement PLUIE sur l'indice *SPAD* n'a été détecté. Toutefois, cette même année, nous avons observé une plus grande abondance de pucerons à 4 m de la rangée d'arbres. Ces résultats suggèrent que le déficit hydrique induit par la restriction de pluie a nui à la physiologie des plants en réduisant leur teneur en chlorophylle, du moins en 2018, ce qui pourrait expliquer la diminution du nombre de pucerons observée cette année-là. C'est une observation clé de notre étude : malgré la variabilité des réponses selon la distance à la rangée d'arbres, la direction des effets de l'interception de la pluie était constante, indépendamment de cette distance. Ce traitement a systématiquement réduit l'abondance des pucerons et tendait à diminuer la teneur en chlorophylle durant l'année sèche de 2018. La principale différence entre les années réside donc dans l'intensité de ces réponses observées.

En 2018, l'indice *SPAD* a montré une réponse nette au déficit hydrique, contrairement à la teneur relative en eau (TRE), qui n'a pas varié significativement, ni en fonction du traitement PLUIE ni de la distance à la rangée d'arbres. En 2019, aucun effet significatif du traitement PLUIE ou de la distance à la rangée d'arbres n'a été détecté sur l'indice *SPAD* ou la TRE, bien que des différences aient parfois été observées localement, notamment une TRE légèrement plus élevée à 12 m. En revanche, en 2018, la distance avait un effet significatif sur l'indice *SPAD*, avec des valeurs plus faibles à 4 m de la rangée d'arbres, ce qui suggère un stress accru à proximité des arbres. Ces observations suggèrent que la TRE tout comme l'indice *SPAD* sont sensibles aux conditions environnementales locales qui peuvent varier grandement dans le temps et dans l'espace dans les SAI (Ahmed *et al.*, 2010 ; Dong *et al.*, 2017 ; Padilla *et al.*, 2019). Par exemple, une réduction de la disponibilité de l'azote accentue la baisse de l'indice *SPAD* chez le soya en situation de stress hydrique (Basal & Szabo, 2020 ; Xiong *et al.*, 2015), tandis qu'un ombrage modéré peut stimuler la production de chlorophylle dans des conditions similaires (Zhang *et al.*, 2016). Dans un SAI, la distance à

la rangée d'arbres influence les interactions aériennes (ombrage, humidité) et souterraines (compétition ou facilitation pour l'eau), ce qui modifie localement la disponibilité des ressources.

Bien que nos résultats n'aient pas permis de mettre en évidence des effets systématiques du SAI sur les traits foliaires du soya, ils révèlent néanmoins un lien clair entre la restriction hydrique, la réduction de l'indice *SPAD* en 2018 et la diminution des populations de pucerons. Cette année-là, les parcelles PLUIE (-) présentaient non seulement un indice *SPAD* plus faible, mais également une abondance réduite de pucerons, dont les tibias étaient plus courts, suggérant des colonies avec un potentiel de développement diminué. De manière contre-intuitive, nous avons observé une corrélation négative entre l'indice *SPAD* et la longueur des tibias, alors que nous anticipions une relation positive si la teneur en chlorophylle était un bon indicateur de la qualité nutritionnelle. Une hypothèse possible serait que, dans les colonies les plus prospères (ayant un indice *SPAD* plus élevé), les individus les plus gros soient ciblés préférentiellement par les ennemis naturels (Kansman *et al.*, 2021), bien que cette explication demeure spéculative.

Si l'indice *SPAD* ne prédit pas directement la taille ou la densité des pucerons, il reste à élucider comment le déficit hydrique affecte leur développement. Le fait que la TRE n'ait pas varié significativement entre les traitements, même en 2018, suggère que les plants ont pu maintenir une pression osmotique adéquate malgré la restriction d'eau. Une hypothèse plausible est que ce maintien ait été permis par une réallocation de l'azote sous forme d'acides aminés libres, qui contribuent à la pression osmotique tout en représentant une source nutritionnelle clé pour les pucerons (Huberty & Denno, 2004). Dans ce cas, l'indice *SPAD* ne capterait pas ces ajustements physiologiques internes, ce qui pourrait expliquer son absence de lien direct avec la performance des colonies. Ainsi, l'effet bottom-up observé sous traitement PLUIE (+) pourrait refléter une amélioration de la qualité de la sève, non mesurée ici, plutôt qu'une simple augmentation de l'azote total foliaire.

Par ailleurs, si la taille des colonies de pucerons peut être affectée à la fois par la qualité des ressources et par la pression exercée par les ennemis naturels, la taille corporelle individuelle, ici estimée par la longueur des tibias, constitue un indicateur plus direct de la performance physiologique des pucerons. Elle est moins influencée par les effets top-down et permet donc une lecture plus fiable des mécanismes bottom-up liés aux conditions foliaires. Le fait que les pucerons soient plus petits sous traitement PLUIE (-) suggère ainsi une limitation intrinsèque de leur croissance liée à la qualité de l'hôte, indépendamment de la prédation.

La réponse positive des ennemis naturels à l'abondance de pucerons observée dans cette étude suggère aussi que les caractéristiques nutritionnelles du feuillage de soya influencent indirectement les ennemis naturels,

en modulant la densité ou la qualité des pucerons dont ils se nourrissent. Par ailleurs, des colonies de pucerons plus prospères, avec des individus de plus grande taille, représentent une source de nourriture de meilleure qualité pour ces ennemis, notamment pour les parasitoïdes (Kansman *et al.*, 2021), ce qui favorise leur développement. Il serait pertinent, dans de futurs travaux, de mesurer plus directement des variables telles que la pression osmotique, la concentration et le profil en acides aminés dans la sève, ou encore le taux de croissance du soya, afin de mieux comprendre les mécanismes physiologiques qui relient les effets bottom-up aux dynamiques top-down.

Cela n'exclut toutefois pas une interaction entre la répartition des pucerons et celle des ennemis naturels, ces derniers pouvant répondre localement à la densité de leurs proies ou, inversement, moduler leur répartition.

4.4.2 Dynamique des colonies de pucerons et de leurs ennemis naturels selon la distance à la rangée d'arbres (effet top-down) sous traitement de restriction de la pluie

Nous avons émis l'hypothèse que la distance à la rangée d'arbres et le traitement PLUIE créent des microclimats et microhabitats modulant l'activité des ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes et champignons entomopathogènes). De manière générale, la probabilité de présence des ennemis naturels varie en fonction de l'abondance des pucerons. Les analyses factorielles mixtes réalisées pour chaque date ont permis de visualiser l'impact conjoint de la distance à la rangée d'arbres et du traitement PLUIE sur les populations de pucerons et leurs ennemis naturels. Ces deux facteurs illustrent, au travers de ces analyses factorielles, une part importante de la dynamique observée. Ces regroupements multivariés confirment notamment que les traitements PLUIE (+) sont associés aux colonies de pucerons plus denses et à la présence accrue d'ennemis naturels.

En 2018, le 6 août, lorsque les pucerons commencent à coloniser les parcelles, les cécidomyies apparaissent comme les ennemis naturels les plus étroitement associés à ces colonies. Ces insectes pondent leurs œufs à proximité des infestations, leurs larves trouvant leur première proie dans une aire restreinte (Boulanger *et al.*, 2018). Le 14 août, cécidomyies, syrphes et punaises pentatomidés sont davantage présentes à 20 m, tandis que les pucerons et les coccinelles asiatiques s'opposent à cette tendance. Cette ségrégation spatiale est un exemple de partition de la niche écologique, un mécanisme par lequel différentes espèces de prédateurs limitent la compétition, notamment en utilisant des indices visuels comme la couleur de la plante pour choisir leur habitat (Lorenzetti *et al.*, 1997). Dans notre cas, une des explications de cette distribution opposée pourrait être la prédation intragilde, car les coccinelles asiatiques sont connues pour être prédatrices d'autres ennemis naturels (Lucas & Brodeur, 1999).

En 2019, le 26 août, les cécidomyies cohabitent avec les coccinelles asiatiques, et le 8 septembre, les ennemis naturels se concentrent à 12 m, en opposition aux parcelles témoins. Les microclimats créés par les SAI peuvent avoir contribué à cette rétention des ennemis naturels dans l'agroécosystème, notamment en ralentissant leurs déplacements grâce à la réduction des flux d'air (Boulanger *et al.*, 2019). Ces résultats suggèrent une influence spatiale persistante du SAI sur la structuration des communautés d'ennemis naturels, avec une répartition qui varie selon les groupes taxonomiques et le stade de la colonisation.

Ainsi, sur ces deux années d'observations, nos résultats indiquent que la présence d'arbres augmente la diversité des niches écologiques et des sources alternatives de nourriture pour les ennemis naturels, favorisant leur installation rapide. Ces résultats sont en accord avec les observations de Sagolla *et al.* (2025), Matevski *et al.* (2024) et Staton *et al.* (2021), qui démontrent que la végétation arborée joue un rôle structurant sur les communautés d'ennemis naturels. Par ailleurs, les SAI offrent une zone refuge qui contribue à la conservation et à la rétention des ennemis naturels dans la parcelle (Jose *et al.*, 2009 ; Rusch *et al.*, 2010 ; Thies *et al.*, 2019). Cette interprétation est également soutenue par les analyses statistiques, qui montrent une probabilité de présence significativement plus élevée des ennemis naturels dans les traitements PLUIE (+), ce qui reflète leur attraction pour les colonies plus développées de pucerons.

4.5 Conclusion

Cette étude visait à mieux comprendre les dynamiques entre les colonies de pucerons du soja et leurs ennemis naturels dans un SAI en situation de diminution partielle de la pluie. Les résultats confirment en partie notre hypothèse : en 2018, le déficit hydrique induit par la restriction de pluie a bien réduit l'indice *SPAD* et la densité de pucerons. En revanche, l'hypothèse selon laquelle un stress modéré favoriserait la teneur en chlorophylle et les colonies de pucerons n'a pas été vérifiée. La présence des ennemis naturels variait en fonction de l'abondance des pucerons et semblait se concentrer davantage dans les allées cultivées bénéficiant d'un effet de protection microclimatique, possiblement lié à la structure du SAI. Ces observations suggèrent que les SAI peuvent avoir un effet favorable sur l'activité des ennemis naturels du puceron du soja, notamment en créant des conditions propices à leur maintien dans l'agroécosystème. Des recherches futures devraient explorer plus finement les mécanismes sous-jacents à ces effets, notamment en isolant le rôle des variables microclimatiques (humidité, température, turbulence de l'air) induites par les arbres sur le comportement et la performance des ennemis naturels. Il serait également pertinent d'examiner la contribution des arbres eux-mêmes, ainsi que de la végétation herbacée présente sous les rangées, à la persistance des populations d'ennemis naturels tout au long de la saison. Parallèlement, pour mieux élucider les mécanismes bottom-up, de futures études pourraient mesurer des variables plus directement liées à la qualité de la sève pour les pucerons, telles que le profil en acides aminés ou la pression osmotique des plants.

La distribution des coccinelles en 2018, où elles se concentraient sur les plants les plus stressés, contraste fortement avec le patron observé en 2019. Néanmoins, la ségrégation spatiale entre les différents groupes de prédateurs (partage de niche) est un phénomène observé au cours des deux années. Cette plasticité dans la stratégie de recherche de nourriture d'une espèce dominante, combinée à une partition de niche stable entre les groupes fonctionnels, souligne la grande complexité des interactions écologiques au sein du SAI. Les recherches futures pourraient ainsi chercher à déterminer si, malgré la variabilité comportementale des espèces individuelles, les effets top-down assurés par l'ensemble de la communauté de prédateurs demeurent constants, et dans quelle mesure cette régulation est modulée par la présence des arbres en situation de sécheresse.

4.6 Références

- Ahmed, S.U., Senge, M., Ito, K., & Adomako, J.T. (2010). Effects of water stress on Soil Plant Analytical Development (SPAD) chlorophyll meter reading and its relationship to nitrogen status and grain yield of soybean under different soil types. *Journal of Rainwater Catchment Systems*, 15(2), 33–38.
- Altieri, M.A., & Nicholls, C.I. (2004). Effects of agroforestry systems on the ecology and management of insect pest populations. In: Gurr, G., Wratten, S.D., Altieri, M.A. (eds) *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. CSIRO, Collingwood. pp. 143–155.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., ... & Whittaker, J.B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16.
- Basal, O., & Szabó, A. (2020a). The combined effect of drought stress and nitrogen fertilization on soybean. *Agronomy*, 10(3), 384.
- Basal, O., & Szabó, A. (2020b). Physiomorphology of soybean as affected by drought stress and nitrogen application. *Scientifica*, 2020(1), 6093836.
- Beckendorf, E.A., Catangui, M.A., & Riedell, W.E. (2008). Soybean aphid feeding injury and soybean yield, yield components, and seed composition. *Agronomy. Journal*, 100, 237–246.
- Bernays E.A., & Chapman, R.E. (1994). *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. 1st edition. London: Chapman & Hall.
- Boinot, S., Poulmarc'h, J., Mézière, D., Lauri, P.E., & Sarthou, J.P. (2019). Distribution of overwintering invertebrates in temperate agroforestry systems: Implications for biodiversity conservation and biological control of crop pests. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106630.
- Boulanger, F.-X., Jandricic, S., Bolckmans, K., Wäckers, F.L., & Pekas, A. (2019). Optimizing aphid biocontrol with the predator *Aphidoletes aphidimyza*, based on biology and ecology. *Pest Management Science*, 75(6), 1479–1493.
- Dong, S., Jiang, Y., Dong, Y., Wang, L., Wang, W., Ma, Z., ..., & Liu, L. (2019). A study on soybean responses to drought stress and rehydration. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(8), 2006–2017.
- Douglas, A.E. (2003). Nutritional physiology of aphids. *Advances in Insect Physiology* 31, 73–140.
- Eck, H.V., Mathers, A.C., & Musick, J.T. (1987). Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crops Research*, 17(1), 1–16. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(87\)90077-3](https://doi.org/10.1016/0378-4290(87)90077-3)
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695.

Girma, H., Rao, M.R., & Sithanantham, S. (2000). Insect pests and beneficial arthropod populations under different hedgerow intercropping systems in semiarid Kenya. *Agroforestry Systems*, 50, 279-292.

Guo, H., Sun, Y., Peng, X., Wang, Q., Harris, M., & Ge, F. (2016). Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 67(3), 681–693.

Hale, B.K., Bale, J.S., Pritchard, J., Masters, G.J., & Brown, V.K. (2003). Effects of host plant drought stress on the performance of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.): a mechanistic analysis. *Ecological Entomology*, 28(6), 666–677.

Hartman, G.L., Domier, L.L., Wax, L.M., Helm, C.G., Onstad, D.W., Shaw J.T., Solter, L.F., Voegtlin D., D'Arcy, C.J., Gray, M.E., Steffey, K.L., Isard, S.A., & Orwick, P.L. (2001) Occurrence and distribution of *Aphis glycines* on soybeans in Illinois in 2000 and its potential control. *Plant Health Progress*, 2(1), 17.

Huberty, A.F., & Denno, R.F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85, 1383–1398.

Huss, C.P., Holmes, K.D., & Blubaugh, C.K. (2022). Benefits and risks of intercropping for crop resilience and pest management. *Journal of Economic Entomology*, 115(5), 1350-1362.

Jacobs, S.R., Webber, H., Niether, W., Grahmann, K., tschwager, D., Schwartz, C., ..., & Bellingrath-Kimura, S. D. (2022). Modification of the microclimate and water balance through the integration of trees into temperate cropping systems. *Agricultural & Forest Meteorology*, 323, 109065.

Jamieson, M.A., Trowbridge, A.M., Raffa, K.F., & Lindroth, R.L. (2012). Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant–insect and multitrophic interactions. *Plant Physiology*, 160, 1719–1727.

Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1-10.

Kansman, J. T., Ward, M., LaFond, H., & Finke, D. L. (2021). Effects of plant stress on aphid–parasitoid interactions: drought improves aphid suppression. *Environmental Entomology*, 50(3), 713-718.

Khan, M.A.M., Ulrichs, C., & Mewis, I. (2010) Influence of water stress on the glucosinolate profile of *Brassica oleracea* var. *Italica* and the performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(3), 229–236.

Kletty, F., Rozan, A., & Habol, C. (2023). Biodiversity in temperate silvoarable systems: A systematic review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 31, 108480.

Labrie, G. (2010). Synthèse des informations scientifiques sur la biologie du puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura. CÉROM, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Stratégie Phytosanitaire.

https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/Synthese%20litterature%20pucsoya_Labrie_Final.pdf

Lorenzetti, F., Arnason, J.T., Philogène, B.J.R., & Hamilton, R.I. (1997). Evidence for spatial niche partitioning in predaceous aphidophaga: Use of plant colour as a cue. *BioControl*, 42, 49–56.

Lucas, E., & Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622–627.

Macedo, T.B., Bastos, C.S., Higley, L.G., Ostlie, K.R., & Madhavan, S. (2003). Photosynthetic responses of soybean to soybean aphid (Homoptera: Aphididae) injury. *Journal of Economic Entomology*, 96(1), 188–193.

Markwell, J., Osterman, J.C., & Mitchell, J.L. (1995). Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthetic Research*, 46, 467–472.

Matevski, D., Sagolla, V., Beule, L., & Schuldt, A. (2024). Temperate alley-cropping agroforestry improves pest control potential by promoting spider abundance and functional diversity. *Journal of Applied Ecology*, 61(12), 3079–3091.

McVean, R.I.K., & Dixon, A.F.G. (2001). The effect of plant drought stress on populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, 26, 440–443.

Mewis, I., Khan, M.A., Glawischnig, E., Schreiner, M. & Ulrichs, C. (2012). Water stress and aphid feeding differentially influence metabolite composition in *Arabidopsis thaliana* (L.). *PLoS ONE*, 7, e48661.

Nachappa, P., Culkin, C.T., Saya II, P.M., & Nalam, V.J. (2016). Water stress modulates soybean aphid performance, feeding behavior, and virus transmission in soybean. *Frontiers in Plant Science*, 7, 552.

Nader, A.A., Hauka, F.I.A., Afify, A.H., & El-Sawah, A.M. (2024). Drought-tolerant bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi mitigate the detrimental effects of drought stress induced by withholding irrigation at critical growth stages of soybean (*Glycine max* L.). *Microorganisms*, 12(6).

Nevo, E., & Coll, M. (2001). Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae): Variation in size, color, and reproduction, *Journal of Economic Entomology*, 94, 27–32.

Nguyen, T.T.A., Michaud, D., & Cloutier, C. (2007). Proteomic profiling of aphid *Macrosiphum euphorbiae* responses to host-plant-mediated stress induced by defoliation and water deficit. *Journal of Insect Physiology*, 53, 601–611.

Padilla, F.M., de Souza, R., Peña-Fleitas, M.T., Grasso, R., Gallardo, M., & Thompson, R.B. (2019). Influence of time of day on measurement with chlorophyll meters and canopy reflectance sensors of different crop N status. *Precision Agriculture*, 20, 1087–1106.

Pumariño, L., Sileshi, G. W., Gripenberg, S., Kaartinen, R., Barrios, E., Muchane, M. N., ..., & Jonsson, M. (2015). Effects of agroforestry on pest, disease and weed control: A meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 16(7), 573–582.

Ragsdale, D.W., McCornack, B.P., Venette, R.C., Potter, B., Macrae, I.V., Hodgson, E.W., O'Neal, M.E., Johnson, K.D., O'Neil, R.J., Difonzo, C.D., Hunt, T.E., Glogoza, P.A., & Cullen, E.M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* 100: 1258–1267.

Ragsdale, D.W., Voegtlin, D., & O'Neil, R.J. (2004) Soybean aphid biology in North America. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 204-208.

Richard, R., Cahon, T., Llandres, A.L., Le Levier, L., Proudhom, G., & Casas, J. (2020). Alley cropping agroforestry mediates carabid beetle distribution at a micro-habitat scale. *Agroforestry Systems*, 94, 309–317.

Ríos Martínez, A.F., & Costamagna, A.C. (2018). Effects of crowding and host plant quality on morph determination in the soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 53-62.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., & Roger-Estrade, J. (2010). Integrating crop and landscape management into new crop protection strategies to enhance biological control of oilseed rape insect pests (Chapter 17). In: William, L.H. (ed), Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests, Springer Science+Business Media B.V. p. 415-448.

Sagolla, V., Beule, L., & Schuldt, A. (2025). Spatio-temporal patterns and potential trade-offs in the promotion of aphid and seed predation in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 99(4), 72.

Schmitz, O.J. & B.T. Barton, B.T. (2014). Climate change effects on behavioral and physiological ecology of predator-prey interactions: Implications for conservation biological control. *Biological Control*, 75, 87-96.

Staton, T., Walters, R.J., Smith, J., & Girling, R.D. (2019). Evaluating the effects of integrating trees into temperate arable systems on pest control and pollination. *Agricultural Systems*, 176, 102676.

Tamaki, G., & Allen, W.W. (1969). Competition and other factors influencing the population dynamics of *Aphis gossypii* and *Macrosiphoniella sanborni* on greenhouse chrysanthemums. *Hilgardia*, 39, 447–505.

Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 191, 18– 25.

Xiong, D., Chen, J., Yu, T., Gao, W., Ling, X., Li, Y., Peng, S., & Huang, J. (2015). SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Scientific Reports*, 5(1), 13389.

Zhang, J., Liu, J., Yang, C., Du, S., & Yang, W. (2016). Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. *South African Journal of Botany*, 105, 279–287.

4.7 Matériel supplémentaire

Tableau S4.1 Effets de la distance par rapport à la rangée d'arbres et du traitement d'interception de la pluie sur la teneur relative en eau (TRE) et sur l'indice *SPAD* pour deux dates en 2018 et en 2019 dans un système agroforestier intercalaire. Le tableau présente les moyennes des parcelles. Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types.

	Sans interception de la pluie				Avec interception de la pluie			
	4 m	12 m	20 m	Témoin	4 m	12 m	20 m	Témoin
2018								
TRE (%) (25/07)	79,5 (3,9)	77,6 (5,1)	77,3 (4,5)	77,5 (5,1)	77,3 (3,1)	78,9 (3,2)	76,0 (6,1)	77,7 (4,6)
TRE (%) (31/07)	80,1 (4,4)	82,1 (3,2)	81,4 (4,1)	76,7 (2,9)	76,1 (8,7)	80,3 (4,4)	80,0 (4,4)	78,6 (4,1)
Indice <i>SPAD</i> (6/08)	38,86 (2,6)	40,38 (2,4)	39,45 (2,5)	40,02 (0,9)	40,49 (1,7)	40,43 (1,3)	40,37 (2,3)	39,75 (1,8)
Indice <i>SPAD</i> (21/08)	40,14 (3,4)	41,45 (2,7)	41,02 (1,2)	41,60 (0,8)	34,70 (4,1)	40,01 (1,4)	38,43 (3,7)	40,14 (1,9)
2019								
TRE (%) (14/08)	78,5 (5,2)	79,3 (5,7)	81,3 (20,0)	79,5 (4,2)	78,4 (7,6)	79,6 (5,1)	77,4 (4,4)	79,8 (3,7)
TRE (%) (25/08)	82,0 (3,8)	82,8 (4,2)	81,0 (3,2)	84,3 (3,9)	82,1 (5,9)	84,4 (5,0)	82,0 (4,5)	84,2 (3,2)
Indice <i>SPAD</i> (26/08)	42,06 (1,7)	40,57 (4,5)	39,77 (4,6)	39,99 (1,9)	42,53 (4,7)	41,62 (2,6)	40,10 (4,1)	40,15 (1,9)
Indice <i>SPAD</i> (08/09)	40,99 (2,7)	41,59 (1,9)	41,95 (1,9)	40,22 (1,2)	39,29 (2,6)	39,55 (2,3)	40,47 (3,2)	39,79 (2,5)

CHAPITRE 5

Conclusion générale

Les changements climatiques représentent une menace croissante pour la productivité agricole en climat tempéré, en raison notamment de l'intensification des épisodes de sécheresse, de l'augmentation des températures extrêmes et de la variabilité accrue des régimes de précipitations (Lobell & Di Tommaso, 2025 ; Zhu & Troy, 2018). Ces perturbations compromettent à la fois la stabilité des rendements et la sécurité alimentaire mondiale (Vogel *et al.*, 2019). Les changements climatiques imposent une ainsi une reconfiguration profonde des systèmes de production agricole en climat tempéré. La performance agronomique ne peut plus être évaluée uniquement sur la base de la maximisation ponctuelle des rendements, mais doit désormais être appréhendée à travers la capacité des agroécosystèmes à maintenir des rendements stables et fonctionnels malgré des perturbations climatiques récurrentes (Lin, 2011 ; Ray *et al.*, 2015). Dans ce contexte, les systèmes agroforestiers intercalaires (SAI) émergent comme une stratégie agroécologique prometteuse pour accroître la résilience des cultures face aux aléas climatiques (Jacobs *et al.*, 2022 ; Rolo *et al.*, 2023). Cette thèse aborde la résilience comme un ensemble de mécanismes agronomiques, physiologiques et écologiques qui conditionnent la stabilité de la production dans un climat de plus en plus incertain. Le choix du soya comme culture intercalaire s'est avéré particulièrement pertinent pour analyser la résilience des SAI. Le soya est une légumineuse sensible au déficit hydrique et fortement dépendant d'interactions symbiotiques avec les microorganismes du sol, ce qui en fait une culture capable de révéler les mécanismes souterrains et physiologiques mobilisés en contexte de stress hydrique. De plus, l'intégration de la dynamique du puceron du soya et de ses ennemis naturels a permis d'élargir l'analyse de la résilience au-delà de la plante cultivée, en considérant les réseaux trophiques et les services de contrôle biologique.

L'objectif principal de cette thèse de doctorat était de recueillir des données de terrain permettant de mieux comprendre comment les SAI peuvent contribuer à cette résilience dans un climat en transformation. Nous avons cherché à répondre à la question suivante : en climat tempéré, les SAI peuvent-ils améliorer la résilience des cultures, notamment en assurant la stabilité des rendements face aux stress agronomiques induits par les changements climatiques et par les changements induits au niveau des dynamiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels ? Pour y répondre, nous avons mis en place des dispositifs expérimentaux dans un SAI situé dans le sud du Québec. Afin de simuler des conditions de sécheresse, un système d'exclusion de la pluie a été installé à l'aide de gouttières positionnées près du sol. De plus, pour contrôler la compétition racinaire entre les arbres et les cultures, un cernage racinaire a été effectué à l'aide d'une dent de sous-soleuse.

5.1 Principaux résultats

Les résultats issus des trois chapitres de cette thèse mettent en évidence que les SAI modifient profondément le fonctionnement agronomique des parcelles cultivées, en agissant simultanément sur le microclimat, les processus souterrains et les dynamiques trophiques. Les trois chapitres de cette thèse sont complémentaires et, une fois réunis, ils permettent une compréhension intégrée des interactions complexes à l'œuvre dans un SAI soumis à deux traitements : la réduction de la pluie et le cernage racinaire des arbres (Figure 5.1).

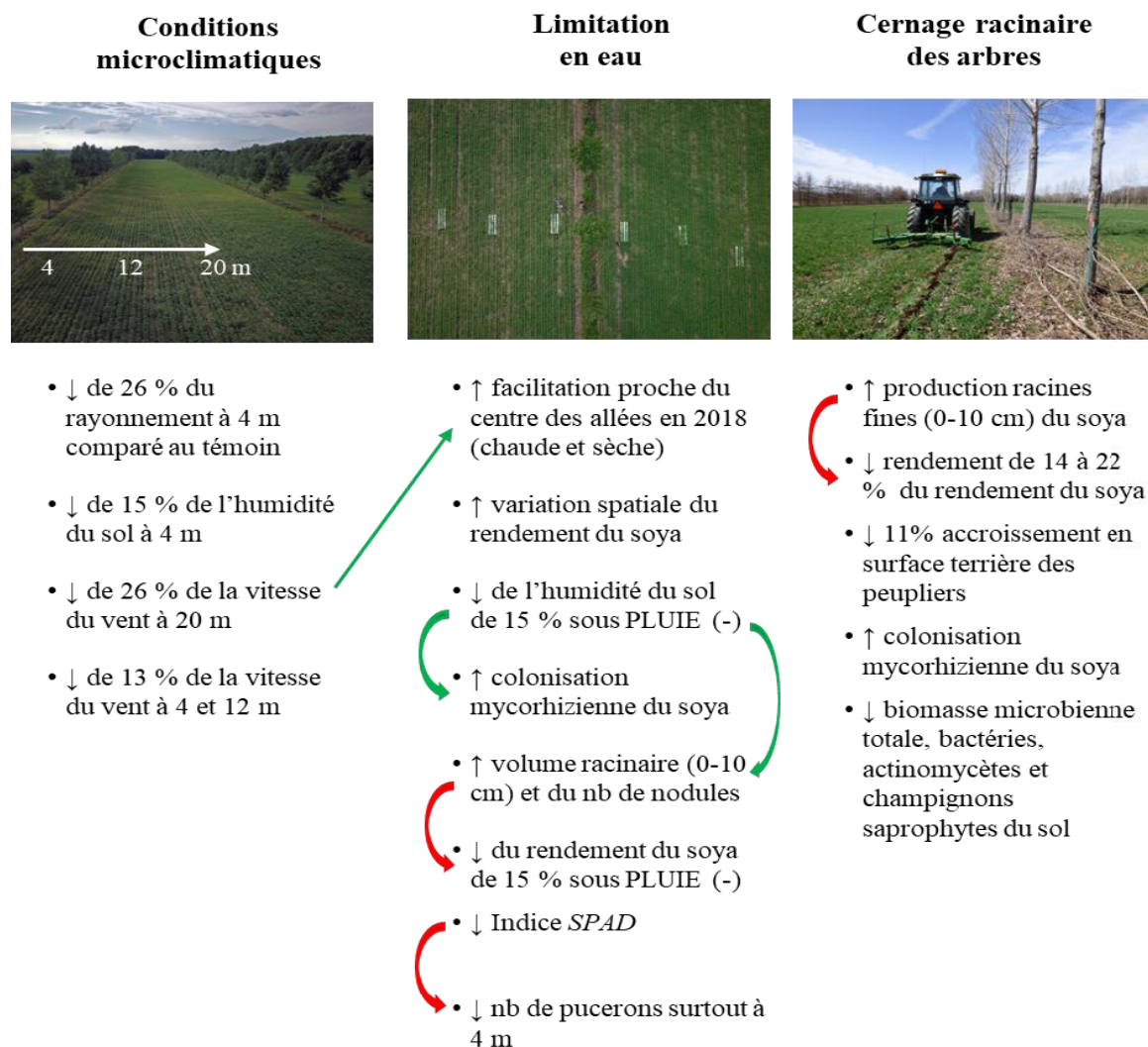


Figure 5.1 Schéma synthèse des principaux résultats issus des trois chapitres de la thèse. Les flèches indiquent le sens des relations entre les variables mesurées. La couleur verte indique un effet positif, tandis qu'une flèche rouge signale un effet négatif sur la variable cible.

Nos résultats montrent que les conditions microclimatiques varient en fonction de la distance à la rangée d'arbres. À 4 m de la rangée, nous avons observé une diminution de la disponibilité de la lumière et de l'eau. Toutefois, cette diminution de ressources n'a pas entraîné ni de baisse de rendement ni de modification importante des traits foliaires du soya comparativement aux témoins agricoles dépourvus d'arbres (Chapitre 2). En 2018, une saison anormalement chaude et sèche, le rendement du soya proche du centre des allées était supérieur à celui observé près de la rangée d'arbres et avait tendance à dépasser celui des parcelles témoin, possiblement en raison d'une diminution importante de la vitesse du vent et de l'évapotranspiration. En revanche, en 2019, une année aux précipitations et températures normales, les rendements à l'intérieur des allées étaient homogènes entre les distances mesurées et comparables à ceux des témoins. Ces résultats originaux soulignent que les effets de facilitation microclimatiques des SAI sur le rendement des cultures tendent à être plus marqués lors des années chaudes et sèches, alors qu'ils demeurent généralement neutres lors des années aux conditions climatiques normales. Ainsi, les SAI peuvent être envisagés comme une stratégie efficace pour stabiliser les rendements dans un contexte de changements climatiques. Ces résultats illustrent que les SAI ne doivent pas être évalués selon une logique binaire de gains ou de pertes de rendement, mais comme des systèmes reposant sur des compromis spatiaux et fonctionnels. L'enjeu agronomique n'est donc pas de supprimer toute compétition, mais de concevoir des systèmes dans lesquels les effets de facilitation compensent, voire dépassent, les effets de compétition, en particulier lors des années climatiquement défavorables.

La mise en place d'un dispositif de restriction de la pluie a permis de distinguer clairement les effets d'un déficit hydrique du sol de ceux du stress hydrique subi par la culture. Le traitement de restriction de la pluie a induit un déficit hydrique modéré, qui s'est traduit par une diminution des rendements (chapitre 2), une modification des traits racinaires, ainsi qu'une réduction significative de la biomasse microbienne et de la production racinaire du soya dans la couche superficielle du sol (0–10 cm) (chapitre 3). Ce déficit hydrique a aussi entraîné une restructuration de la communauté microbienne, favorisant les espèces tolérantes à la dessiccation (Oram *et al.*, 2025). Fait intéressant, nous avons aussi observé une augmentation du taux de colonisation racinaire par les champignons mycorhiziens (chapitre 3), dont le rôle bénéfique pour la tolérance au stress hydrique est bien documenté (Marinkovic *et al.*, 2019 ; Nader *et al.*, 2024) Ces symbioses jouent un rôle clé dans l'acquisition de l'eau et des nutriments, particulièrement en conditions limitantes. Ainsi, la résilience observée dans les SAI repose en partie sur la capacité des cultures à mobiliser des réseaux biologiques souterrains qui amortissent les effets des déficits hydriques. Ces résultats renforcent l'idée que la résilience agronomique ne peut être comprise uniquement à partir des bilans hydriques ou des rendements, mais nécessite une approche intégrée combinant physiologie végétale, écologie du sol et interactions biotiques (Bardgett & van der Putten, 2014 ; Rolo *et al.*, 2023).

Fait notable, le cernage racinaire a eu un effet négatif sur le rendement du soya dans les allées cultivées (chapitre 2), tout en entraînant une augmentation de la production racinaire du soya (chapitre 3). Ces deux réactions inattendues, observées dans l'ensemble des distances mesurées dans les allées, suggèrent une possible redistribution des ressources induite par le cernage, avec des effets différenciés selon les compartiments de la plante. Nos résultats indiquent non seulement l'absence de compétition souterraine marquée entre les arbres et le soya, mais également la présence de mécanismes d'ajustement racinaire, suggérant que le soya module sa croissance racinaire en réponse aux contraintes environnementales et à la présence des arbres, possiblement pour optimiser l'exploitation des ressources du sol. Ces résultats confirment que la disponibilité en eau demeure un facteur structurant de la performance des cultures, même dans des systèmes diversifiés. Le traitement de cernage racinaire a permis d'isoler les effets de la compétition souterraine entre arbres et cultures, révélant des compromis complexes entre compétition et facilitation. La proximité des arbres peut induire une compétition pour l'eau et les nutriments, mais elle est également associée à des bénéfices indirects liés aux modifications microclimatiques et aux associations biologiques.

Enfin, le quatrième chapitre révèle que l'abondance des ennemis naturels du puceron du soya variait en fonction de celle des pucerons eux-mêmes, et que ces auxiliaires semblaient se concentrer plus fréquemment dans les allées bénéficiant d'un microclimat protecteur, possiblement influencé par la configuration structurale particulière du SAI. Ces résultats suggèrent que les SAI peuvent créer des conditions favorables au maintien des ennemis naturels, renforçant ainsi le contrôle biologique et contribuant indirectement à la résilience des cultures. Dans leur ensemble, les résultats de cette thèse indiquent que les SAI constituent un outil efficace de gestion du risque climatique. D'un point de vue agronomique, ils agissent principalement comme des systèmes de stabilisation de la production, capables d'atténuer les pertes de rendement lors d'événements climatiques défavorables, tout en maintenant une productivité comparable en conditions normales. Cette capacité à réduire l'amplitude des variations interannuelles du rendement constitue un levier majeur de résilience agricole. En modifiant simultanément des mécanismes microclimatiques, biologiques et trophiques, les SAI offrent une voie prometteuse vers une agriculture capable de faire face aux incertitudes climatiques futures, tout en préservant les fonctions écologiques essentielles à la durabilité des systèmes de production. En réduisant l'exposition des cultures aux extrêmes thermiques et hydriques, et en mobilisant des processus biologiques stabilisateurs, les SAI permettent de renforcer la résilience des agroécosystèmes tempérés. L'appréciation du potentiel des SAI implique toutefois de repenser les critères d'évaluation des systèmes de production. La stabilité interannuelle des rendements, l'efficacité d'utilisation de l'eau et la capacité à maintenir des fonctions écologiques clés devraient être considérées comme des indicateurs centraux de performance, au même titre que le rendement moyen.

5.2 Limites de l'étude

5.2.1 Le système de restriction de la pluie

Le système de restriction de la pluie utilisé dans cette thèse a permis de créer des conditions plus sèches dans le sol, avec des effets mesurables sur les rendements ainsi que sur les traits racinaires et foliaires du soya. Toutefois, l'intensité du déficit hydrique généré s'est révélée inférieure à celle anticipée. En effet, le système n'éliminait pas complètement l'apport d'eau, permettant possiblement une redistribution par capillarité au sein du sol (Bayala & Prieto, 2020). Par ailleurs, la canopée du soya recouvrait partiellement les gouttières, interceptant une partie de l'eau de pluie et la redirigeant vers la base des plants, ce qui a pu diminuer l'efficacité du traitement. Il convient également de souligner que les arbres n'étaient pas soumis à la restriction de pluie, ce qui implique que, dans un contexte de sécheresse réelle, les interactions hydriques entre arbres et cultures pourraient être plus marquées.

5.2.2 Le design expérimental

Dans cette thèse, nous avons établi des parcelles expérimentales à trois distances de la rangée d'arbres (4 m, 12 m et 20 m). Pour certaines variables, comme les analyses de PLFA (acides gras phospholipidiques), un échantillonnage directement sous la rangée d'arbres aurait permis de mieux détecter un éventuel gradient de modification biologique du sol, tel que rapporté dans d'autres études (Beule *et al.*, 2021a ; Guillot *et al.*, 2021 ; D'Herville *et al.*, 2021 ; Unger *et al.*, 2013).

Il aurait également été souhaitable de prélever des échantillons de sol avant et pendant les traitements, ce qui aurait permis une analyse comparative temporelle plus robuste des effets observés. Par ailleurs, l'échantillonnage des plants à un stade plus précoce de développement aurait été préférable pour évaluer plus précisément le taux de mycorhization, qui tend à diminuer avec l'avancée du cycle de culture.

Enfin, dans le cadre du chapitre 3, bien que nous ayons examiné l'abondance des pucerons en fonction de la distance à la rangée d'arbres, de la réduction des précipitations et de l'activité des ennemis naturels, la localisation des parcelles témoins à proximité de zones boisées pourrait avoir favorisé la présence d'ennemis naturels. Cette proximité pourrait ainsi biaiser les comparaisons avec des contextes agricoles plus isolés.

5.3 Recherches futures

Les SAI jouent un rôle central dans le renforcement de la résilience des agroécosystèmes. Pour optimiser leur conception et leur gestion, il est essentiel de mieux comprendre les interactions écologiques complexes qu'ils induisent. Dans cette thèse, nous avons utilisé le cernage racinaire comme méthode d'exclusion de la

compétition souterraine entre les arbres et les cultures. Il serait pertinent de poursuivre les recherches sur les effets à long terme de cette pratique, notamment sur les propriétés biologiques et chimiques du sol. L'apport de matière organique résultant du cernage pourrait en effet entraîner des modifications notables du microbiome du sol, des effets qui méritent d'être mieux documentés avant d'intégrer cette pratique dans les stratégies de gestion agroforestière (Rolo *et al.*, 2023).

Par ailleurs, une meilleure caractérisation des interactions fonctionnelles entre les racines des cultures et les communautés microbiennes s'impose, en particulier sous conditions de stress hydrique. Le rôle des traits racinaires des arbres, incluant leur variabilité spatiale et interspécifique, dans la structuration des communautés microbiennes, ainsi que leur influence sur l'ajustement des traits racinaires des cultures mérite d'être davantage exploré, notamment dans un contexte de précipitations réduites.

Le contrôle biologique constitue un service écosystémique essentiel, puisqu'il contribue à la stabilisation des rendements sans recours aux pesticides. De futures recherches devraient explorer les mécanismes physiologiques régissant l'alimentation des pucerons, notamment en conditions de stress hydrique, en s'intéressant par exemple aux modifications de la composition de la sève et à la réponse des plantes. Il serait également pertinent d'examiner le rôle structurant joué par les arbres et la végétation herbacée présente sous les rangées dans la persistance des ennemis naturels tout au long de la saison. Ces recherches pourraient notamment chercher à déterminer si les effets « top-down » assurés par la communauté de prédateurs présentent une certaine constance malgré la variabilité comportementale des espèces, et comment cette constance est modulée par la présence des arbres, en particulier en situation de sécheresse accrue.

Enfin, des travaux interdisciplinaires intégrant économie agricole et sciences sociales seraient nécessaires pour évaluer l'adoption des SAI par les producteurs au Québec, en tenant compte de la réduction du risque, de la variabilité des rendements et des services écosystémiques fournis.

5.4 Références

- Bardgett, R.D., & van der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.
- Bayala, J., & Prieto, I. (2020). Water acquisition, sharing and redistribution by roots: applications to agroforestry systems. *Plant and Soil*, 453(1–2), 17–28.
- Beule, L., Lehtsaar, E., Corre, M. D., Schmidt, M., Veldkamp, E., & Karlovsky, P. (2020). Poplar rows in temperate agroforestry croplands promote bacteria, fungi, and denitrification genes in soils. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3108.
- D’Hervilly, C., Marsden, C., Capowicz, Y., Béral, C., Delapré-Cosset, L., & Bertrand, I. (2021). Trees and herbaceous vegetation strips both contribute to changes in soil fertility and soil organism communities in an agroforestry system. *Plant and Soil*, 463(1–2), 537–553.
- Guillot, E., Bertrand, I., Rumpel, C., Gomez, C., Arnal, D., Abadie, J., & Hinsinger, P. (2021). Spatial heterogeneity of soil quality within a Mediterranean alley cropping agroforestry system: Comparison with a monocropping system. *European Journal of Soil Biology*, 105, 103330.
- Jacobs, S. R., Webber, H., Niether, W., Grahmann, K., Schwager, D., Schwartz, C., ... Bellingrath-Kimura, S. D. (2022, August 15). Modification of the microclimate and water balance through the integration of trees into temperate cropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology*. Elsevier B.V.
- Lin, B.B. (2011). Resilience in agriculture through crop diversification: adaptive management for environmental change. *BioScience*, 61(3), 183–193.
- Lobell, D. B., & Di Tommaso, S. (2025). A half-century of climate change in major agricultural regions: Trends, impacts, and surprises. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(20), e2502789122.
- Marinković, J., Bjelić, D., Đorđević, V., Balević-Tubić, S., Jozić, D. & Vucelić-Radović, B. (2019). Performance of different Bradyrhizobium strains in root nodule symbiosis under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 41, 37.
- Nader, A. A., Hauka, F. I. A., Afify, A. H., & El-Sawah, A. M. (2024). Drought-Tolerant Bacteria and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Mitigate the Detrimental Effects of Drought Stress Induced by Withholding Irrigation at Critical Growth Stages of Soybean (*Glycine max*, L.). *Microorganisms*, 12(6).
- Oram, N. J., Brennan, F., Praeg, N., Bardgett, R. D., Illmer, P., Ingrisch, J. & Bahn, M. (2025). Plant community composition and traits modulate the impacts of drought intensity on soil microbial community composition and function. *Soil Biology and Biochemistry*, 200.
- Ray, D.K., Gerber, J.S., MacDonald, G.K., & West, P.C. (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6, 5989.

Rolo, V., Rivest, D., Maillard, É., & Moreno, G. (2023). Agroforestry potential for adaptation to climate change: A soil-based perspective. *Soil Use and Management*, 39(3), 1006-1032.

Unger, I. M., Goyne, K. W., Kremer, R. J., & Kennedy, A. C. (2013). Microbial community diversity in agroforestry and grass vegetative filter strips. *Agroforestry Systems*, 87(2), 395–402.

Vogel, E., Donat, M. G., Alexander, L. V., Meinshausen, M., Ray, D. K., Karoly, D., ... & Frieler, K. (2019). The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environmental Research Letters*, 14(5), 054010.jo

Zhu, X., & Troy, T. J. (2018). Agriculturally relevant climate extremes and their trends in the world's major growing regions. *Earth's Future*, 6(4), 656-672.

BIBLIOGRAPHIE

- Achim, E., Manea, G., Vijulie, I., & Cocoş, O. (2012). Ecological reconstruction of the plain areas prone to climate aridity through forest protection belts. Case study: Dăbuleni town, Oltenia Plain, Romania. *Procedia Environmental Sciences*, 14, 154-163.
- Ahmed, S.U., Senge, M., Ito, K., & Adomako, J.T. (2010). Effects of water stress on Soil Plant Analytical Development (SPAD) chlorophyll meter reading and its relationship to nitrogen status and grain yield of soybean under different soil types. *Journal of Rainwater Catchment Systems*, 15(2), 33-38.
- Aliasgharzad, N., Neyshabouri, M.R., & Salimi, G. (2006). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. *Biologia*, 61(Suppl 19), S324-S328.
- Allen, S., Jose, S., Nair, P.K.R., Brecke, B., Nair, V., Graetz, D., & Ramsey, C. (2004). Nitrogen mineralization in a pecan (*Carya illinoensis* K.Koch)-cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Biology & Fertility of Soils*, 41, 28-37.
- Almeida, G.M., Costa, A.C., Batista, P.F., Junqueira, V.B., Rodrigues, A.A., Santos, E.C.D., ..., & Silva, A.A. (2021). Can light intensity modulate the physiological, anatomical, and reproductive responses of soybean plants to water deficit? *Physiologia Plantarum*, 172, 1301-1320.
- Altieri, M.A. (1995) *Agroecology: The scientific basis of alternative agriculture*. West View Press, Boulder.
- Altieri, M.A., & Nicholls, C.I. (2004). Effects of agroforestry systems on the ecology and management of insect pest populations. In: Gurr, G., Wratten, S.D., Altieri, M.A. (eds) *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. CSIRO, Collingwood. pp. 143-155.
- Arenas-Corraliza, M.G., López-Díaz, M.L., & Moreno, G. (2018). Winter cereal production in a Mediterranean silvoarable walnut system in the face of climate change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 264, 111-118.
- Artru, S., Garré, S., Dupraz, C., Hiel, M.P., Blitz-Frayret, C., & Lassois, L. (2017). Impact of spatio-temporal shade dynamics on wheat growth and yield, perspectives for temperate agroforestry. *European Journal of Agronomy*, 82, 60-70.
- Bachakdjian, L., Blanchet, G., Gosme, M., Bourdoncle, J-F., & Dupraz, C. (2024). Drought field experiments: how to adapt rainout shelters to agroforestry *Agroforestry Systems*, 98, 3287-3301.
- Bainard, L.D., Koch, A.M., Gordon, A.M., & Klironomos, J.N. (2012). Temporal and compositional differences of arbuscular mycorrhizal fungal communities in conventional monocropping and tree-based intercropping systems. *Soil Biology & Biochemistry*, 45, 172-180.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., ... & Whittaker, J.B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16.

Bardgett, R.D., & van der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511.

Basal, O., & Szabó, A. (2020a). The combined effect of drought stress and nitrogen fertilization on soybean. *Agronomy*, 10(3), 384.

Basal, O., & Szabó, A. (2020b). Physiomorphology of soybean as affected by drought stress and nitrogen application. *Scientifica*, 2020(1), 6093836.

Basu, S., & Sauchyn, D. (2023). Winter storm activity across Canada at the end of the century: A CMIP5 multi-model projection. *Atmosphere-Ocean* 62(2), 183–191.

Baumhardt, R.L., Stewart, B.A., & Sainju, U.M. (2015). North American soil degradation: Processes, practices, and mitigating strategies. *Sustainability* 7(3), 2936–2960.

Bayala, J., & Prieto, I. (2020). Water acquisition, sharing and redistribution by roots: applications to agroforestry systems. *Plant & Soil*, 453(1–2), 17–28.

Beckendorf, E.A., Catangui, M.A., & Riedell, W.E. (2008). Soybean aphid feeding injury and soybean yield, yield components, and seed composition. *Agronomy. Journal*, 100, 237–246.

Bernays E.A., & Chapman, R.E. (1994). Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. 1st edition. London: Chapman & Hall.

Bertness, M., & Callaway, R.M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.

Beule, L., & Karlovsky, P. (2021b). Early response of soil fungal communities to the conversion of monoculture cropland to a temperate agroforestry system. *PeerJ*, 9, e12236.

Beule, L., Arndt, M., & Karlovsky, P. (2021a). Relative abundances of species or sequence variants can be misleading: Soil fungal communities as an example. *Microorganisms*, 9(3), 1–18.

Beule, L., Lehtsaar, E., Corre, M. D., Schmidt, M., Veldkamp, E., & Karlovsky, P. (2020). Poplar rows in temperate agroforestry croplands promote bacteria, fungi, and denitrification genes in soils. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3108.

Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of Royal Society B*, 273, 1715–17.

Blanchet, G., Barkaoui, K., Bradley, M., Dupraz, C., & Gosme, M. (2021). Interactions between drought and shade on the productivity of winter pea grown in a 25-year-old walnut-based alley cropping system. *Journal of Agronomy & Crop Science*.

Böhm, C., Kanzler, M., & Freese, D. (2014). Wind speed reductions as influenced by woody hedgerows grown for biomass in short rotation alley cropping systems in Germany. *Agroforestry Systems*, 88, 579–591.

Boinot, S., Poulmarc'h, J., Mézière, D., Lauri, P.E., & Sarthou, J.P. (2019). Distribution of overwintering invertebrates in temperate agroforestry systems: Implications for biodiversity conservation and biological control of crop pests. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106630.

Boulanger, F.-X., Jandricic, S., Bolckmans, K., Wäckers, F.L., & Pekas, A. (2019). Optimizing aphid biocontrol with the predator *Aphidoletes aphidimyza*, based on biology and ecology. *Pest Management Science*, 75(6), 1479–1493.

Bouttier, L., Paquette, A., Messier, C., Rivest, D., Olivier, A., & Cogliastro, A. (2014). Vertical root separation and light interception in a temperate tree-based intercropping system of Eastern Canada. *Agroforestry Systems*, 88(4), 693–706.

Boyer, J.S. (1996). Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*, 56, 187–218.

Brandle, J.R., Hodges, L., & Zhou, W.H. (2004). Windbreaks in North American agricultural systems. *Agroforestry Systems* 61, 65–78.

Brévault, T., & Clouvel, P. (2019). Pest management: Reconciling farming practices and natural regulations. *Crop Protection*, 115, 1–6.

Brevik, E.C. (2022). Agricultural land degradation in the United States of America. In: Pereira, P., Muñoz-Rojas, M., Bogunovic, I. and Zhao, W. (eds), *Impact of Agriculture on Soil Degradation I: Perspectives from Africa, Asia, America and Oceania*. Cham: Springer International Publishing. pp. 363–391.

Brooker, R.W., Karley, A.J., Newton, A.C., Pakeman, R.J., & Schöb, C. (2016). Facilitation and sustainable agriculture: A mechanistic approach to reconciling crop production and conservation. *Functional Ecology*, 30(1), 98–107.

Buezo, J., Sanz-Saez, Á., Moran, J.F., Soba, D., Aranjuelo, I., & Esteban, R. (2019). Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. *Physiologia Plantarum*, 166(1), 88–104.

Burel, F., & Baudry, J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Éditions Tec & Doc. 360 p. ISBN 978-2-7430-0305-0.

Burgess, S.S.O., Adams, M.A., Turner, N.C., White, D.A., & Ong, C.K. (2001). Tree roots: Conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia*, 126(2), 158–165.

Callo-Concha, D., & Denich, M. (2014). A participatory framework to assess multifunctional land-use systems with multicriteria and multivariate analyses: A case study on agrobiodiversity of agroforestry systems in Tomé Açú Brazil. *Change Adaptation Socioecol. Syst.* 1, 40–50.

- Calzadilla, A., Rehdanz, K., Betts, R., Falloon, P., Wiltshire, A., & Tol, R.S.J. (2013). Climate change impacts on global agriculture. *Climatic Change*, 120, 357–374.
- Cardinael, R., Mao, Z., Prieto, I., Stokes, A., Dupraz, C., Kim, J.H., & Jourdan, C. (2015). Competition with winter crops induces deeper rooting of walnut trees in a Mediterranean alley cropping agroforestry system. *Plant & Soil*, 391(1), 219–235.
- Cardinael, R., Cadisch, G., Gosme, M., Oelbermann, M., & Van Noordwijk, M. (2021). Climate change mitigation and adaptation in agriculture: Why agroforestry should be part of the solution. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107555.
- Cardinael, R., Mao, Z., Chenu, C., & Hinsinger, P. (2020). Belowground functioning of agroforestry systems: recent advances and perspectives. *Plant & Soil*, 453, 1–13.
- Carrier, M., Rhéaume Gonzalez, F.-A., Cogliastro, A., Olivier, A., Vanasse, A., & Rivest, D. (2019). Light availability, weed cover and crop yields in second generation of temperate tree-based intercropping systems. *Field Crops Research*, 239, 30–37.
- Chagnon, P.-L., Bradley, R.L., Lafond, J., Paré, M.C., & Penaud, V. (2022). Trait-based and phylogenetic filtering of arbuscular mycorrhizal fungal communities under long-term agricultural practices. *Plant & Soil*, 471, 273–287.
- Challinor, A.J., Watson, J., Lobell, D.B., Howden, S.M., Smith, D.R., & Chhetri, N. (2014). A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation. *Nature Climate Change*, 4(4), 287–291.
- Chen, W., Te, Y., Sun, Q., Niu, T., & Zhang, J. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungus alters root system architecture in *Camellia sinensis* L. as revealed by RNA-Seq analysis. *Frontiers in Plant Science*, 12.
- Chun, H.C., Lee, S., Choi, Y.D., Gong, D.H., & Jung, K.Y. (2021). Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(10), 2639–2651.
- Cleugh, H.A. (1998). Effects of windbreaks on airflow, microclimates and crop yields. *Agroforestry Systems*, 41, 55–84.
- Clinch, R.L., Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Volk, T.A., & Sidders, D. (2009). Biophysical interactions in a short rotation willow intercropping system in southern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1-2), 61–69.
- Clivot, H., Petitjean, C., Marron, N., Dallé, E., Genestier, J., Blaszczyk, N., Satenoise, P., Laflotte, A., & Piutti, S. (2020). Early effects of temperate agroforestry practices on soil organic matter and microbial enzyme activity. *Plant & Soil*, 453, 189–207.
- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F., & Dierig, D.A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1–16.
- Comité d'experts sur la prospection pédologique. 1998. Le Système canadien de classification des sols (troisième édition). Agriculture Canada. Publication 1646, 187 p.

- Cornell, C.R., Zhang, Y., Ning, D., Wu, L., Wagle, P., Steiner, J.L., Xiao, X., & Zhou, J. (2022). Temporal dynamics of bacterial communities along a gradient of disturbance in a U.S. Southern Plains agroecosystem. *mBio*, 13(3), e03829-21.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260.
- Cui, Y., Jiang, S., Juliang, J., Ning, S., & Feng, P. (2019). Quantitative assessment of soybean drought loss sensitivity at different stages based on S-shaped damage curve. *Agricultural Water Management*, 213, 821–832.
- D'Hervilly, C., Marsden, C., Capowiez, Y., Béral, C., Delapré-Cosset, L., and Bertrand, I. (2021). Trees and herbaceous vegetation strips both contribute to changes in soil fertility and soil organism communities in an agroforestry system. *Plant & Soil*, 463(1–2), 537–553.
- Davis, J.E., & Norman, J.M. (1988). 22. Effects of shelter on plant water use. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 22–23, 393–402.
- Dierks, J., Blaser-Hart, W.J., Gamper, H.A., & Six, J. (2022). Mycorrhizal fungi-mediated uptake of tree-derived nitrogen by maize in smallholder farms. *Nature Sustainability*, 5, 64–70.
- Dong, S., Jiang, Y., Dong, Y., Wang, L., Wang, W., Ma, Z., ... and Liu, L. (2019). A study on soybean responses to drought stress and rehydration. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(8), 2006–2017.
- Douglas, A.E. (2003). Nutritional physiology of aphids. *Advances in Insect Physiology* 31, 73–140.
- Duan, Z., Gan, Y., Wang, B., Hao, X., Xu, W., Zhang, W., & Li, L. (2019). Interspecific interaction alters root morphology in young walnut/wheat agroforestry systems in northwest China. *Agroforestry Systems*, 93(2), 419-434.
- Dufour, L. (2019). Tree planting and management in agroforestry. In *Agroforestry for sustainable agriculture* (pp. 239-272). Burleigh Dodds Science Publishing.
- Dupraz, C., Blitz-Frayret, C., Lecomte, I., Molto, Q., Reyes, F., & Gosme, M. (2018). Influence of latitude on the light availability for intercrops in an agroforestry alley-cropping system. *Agroforestry Systems*, 92, 1019–1033.
- Eck, H.V., Mathers, A.C., & Musick, J.T. (1987). Plant water stress at various growth stages and growth and yield of soybeans. *Field Crops Research*, 17(1), 1–16.
- Eekhout, J.P., & de Vente, J. (2022). Global impact of climate change on soil erosion and potential for adaptation through soil conservation. *Earth-Science Reviews*, 226, 103921.
- Eisenhauer, N., Lanoue, A., Strecker, T., Scheu, S., Steinauer, K., Thakur, M.P., & Mommer, L. (2017). Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass. *Scientific Reports*, 7(1), 1-8.

- El Chami, D., Daccache, A., & El Moujabber, M. (2020). How can sustainable agriculture increase climate resilience? A systematic review. *Sustainability*, 12(8), 3119.
- Evans, S.D., Lindstrom, M.J., Voorhees, W.B., Moncrief, J.F., & Nelson, G.A. (1996). Effect of subsoiling and subsequent tillage on soil bulk density, soil moisture, and corn yield. *Soil & Tillage Research*, 38, 35–46.
- Fadl, K.E.F., & Gebauer, J. (2005). Growth and yield of groundnut, millet, and sesame alley-cropped with *Acacia senegal* in North and South Kordofan, Sudan. (225). *Tropical Agriculture*, 82(3), 225–229.
- Fagerholm, N., Torralba, M., Burgess, P.J., & Plieninger, T. (2016). A systematic map of ecosystem services assessments around European agroforestry. *Ecological Indicators* 62, 47–65.
- Feliciano, D., Ledo, A., Hillier, J., & Nayak, D.R. (2018). Which agroforestry options give the greatest soil and above ground carbon benefits in different world regions? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254, 117–129.
- Feng, X., Tian, H., Cong, J., & Zhao, C. (2023). A method review of the climate change impact on crop yield. *Frontiers in Forests & Global Change*, 6, 1198186.
- Fenta, B.A., Beebe, S.E., Kunert, K.J., Burrridge, J.D., Barlow, K.M., Lynch, J.P., & Foyer, C.H. (2014). Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. *Agronomy*, 4(3), 418–435.
- Fialho, C.M.T., Silva, G.S. da., Faustino, L.A., Carvalho, F.P. de, Costa, M.D., & Silva, A.A. da. (2016). Mycorrhizal association in soybean and weeds in competition. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 38(2), 171–178.
- Franco, J.A., Bañón, S., Vicente, M.J., Miralles, J., & Martínez-Sánchez, J.J. (2011). Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions – a review. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 86(6), 543–556.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gagné, G., Lorenzetti, F., Cogliastro, A., & Rivest, D. (2022). Soybean performance under moisture limitation in a temperate tree-based intercropping system. *Agricultural Systems*, 201.
- Gagnon, A.È., Heimpel, G.E., & Brodeur, J. (2011). The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PLoS ONE*, 6(11), e28061.
- Gameda, S., Qian, B., Campbell, C.A., & Desjardins, R.L. (2007). Climatic trends associated with summerfallow in the Canadian Prairies. *Agricultural & Forest Meteorology*, 142(2–4), 170–185.
- Gao, X., Liu, Z., Zhao, X., Ling, Q., Huo, G., & Wu, P. (2018). Extreme natural drought enhances interspecific facilitation in semiarid agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 265, 444–453.

Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., ... & Heimpel, G.E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143–154.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695.

Garrett, H.E., Wolz, K.J., Walter, W.D., Godsey, L.D., & McGraw, R.L. (2021). Alley cropping practices. In: Garrett, H.E, Jose, S., and Gold, M.A. (eds). North American agroforestry, 3rd edition. American Society of Agronomy, Madison, WI. pp.163–204.

Ghassemi-Golezani, K., Bakhshy, J., Zehtab-Salmasi, S., & Moghaddam, M. (2013). Changes in leaf characteristics and grain yield of soybean (*Glycine max* L.) in response to shading and water stress. *International Journal of Biosciences*, 3(2), 71–79.

Girma, H., Rao, M.R., & Sithanantham, S. (2000). Insect pests and beneficial arthropod populations under different hedgerow intercropping systems in semiarid Kenya. *Agroforestry Systems*, 50, 279-292.

Gonçalves, B., Morais, M.C., Pereira, S., Mosquera-Losada, M.R., & Santos, M. (2021). Tree–crop ecological and physiological interactions within climate change contexts: A mini-review. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 9. 710.

Gordon, A.M., Newman, S.M., Coleman, B.R.W., & Thevathasan, N.V. (2018). Temperate agroforestry: an overview. In: Gordon, A.M., Newman, S.M., and Coleman, B.R.W. (eds), Temperate Agroforestry Systems, 2nd Edition, CABI, Wallingford, UK. pp. 1-6.

Graves, A.R., Burgess, P.J., Palma, J.H.N., Herzog, F., Moreno, G., Bertomeu, M., ..., & van den Briel, J.P. (2007). Development and application of bio-economic modelling to compare silvoarable, arable, and forestry systems in three European countries. *Ecological Engineering*, 29(4), 434–449.

Grigorieva, E., Livenets, A., & Stelmakh, E. (2023). Adaptation of agriculture to climate change: A scoping review. *Climate*, 11(10), 202.

Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology. *Oecologia*, 109(3), 323–334.

Grimberg, B.C., Urcelay, C., Shroeder, M.A., Vargas-Gil, S., & Luna, C. (2015). The role of inoculum identity in drought stress mitigation by arbuscular mycorrhizal fungi in soybean. *Biology & Fertility Soils*, 51, 1–10.

Guillot, E., Bertrand, I., Rumpel, C., Gomez, C., Arnal, D., Abadie, J., & Hinsinger, P. (2021). Spatial heterogeneity of soil quality within a Mediterranean alley cropping agroforestry system: Comparison with a monocropping system. *European Journal of Soil Biology*, 105, 103330.

- Guo, H., Sun, Y., Peng, X., Wang, Q., Harris, M., & Ge, F. (2016). Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress. *Journal of Experimental Botany* 67(3): 681–693.
- Hale, B.K., Bale, J.S., Pritchard, J., Masters, G.J., & Brown, V.K. (2003). Effects of host plant drought stress on the performance of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.): a mechanistic analysis. *Ecological Entomology*, 28(6), 666–677.
- Hamel, C., Hanson, K., Selles, F., Cruz, A.F., Lemke, R., McConkey, B., & Zentner, R. (2006). Seasonal and long-term resource-related variations in soil microbial communities in wheat-based rotations of the Canadian prairie. *Soil Biology & Biochemistry*, 38(8), 2104–2116.
- Hansson, A.-H., & Andrén, O. (1986) Below-ground plant production in a perennial grass ley (*Festuca pratensis* Huds.) assessed with different methods. *Journal of Applied Ecology*, 23(2), 657–666.
- Hartman, G.L., Domier, L.L., Wax, L.M., Helm, C.G., Onstad, D.W., Shaw J.T., Solter, L.F., Voegtlin D., D'Arcy, C.J., Gray, M.E., Steffey, K.L., Isard, S.A., & Orwick, P.L. (2001). Occurrence and distribution of *Aphis glycines* on soybeans in Illinois in 2000 and its potential control. *Plant Health Progress*, 2(1).
- Hatfield, J.L. (2011). Changing climate in North America: Implications for crops [Chapter 3.2]. In: Yadav, S.S., Redden, R.J., Hatfield, J.L., Lotze-Campen, H., Hall, A.E. (eds), *Crop Adaptation to Climate Change*. John Wiley & Sons.
- Hawkins, E., Fricker, T.E., Challinor, A.J., Ferro, C.A., Ho, C.K., & Osborne, T.M. (2013). Increasing influence of heat stress on French maize yields from the 1960s to the 2030s. *Global Change Biology*, 19(3), 937–947.
- Heinz, M., Galetti, V., & Holzkämper, A. (2024). How to find alternative crops for climate-resilient regional food production. *Agricultural Systems*, 213, 103793.
- Hodgson, D., McDonald, J. L., & Hosken, D. J. (2015). What do you mean, ‘resilient’?. *Trends in ecology & evolution*, 30(9), 503–506.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 4, 1–23.
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J. L., & Valladares, F. (2012). Non-linear effects of drought under shade: Reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, 169(2), 293–305.
- Hotelier-Rous, N., Laroche, G., Durocher, È., Rivest, D., Olivier, A., Liagre, F., & Cogliastro, A. (2020). Temperate agroforestry development: The case of Quebec and of France. *Sustainability*, 12(17). 7227.
- Huberty, A.F., & Denno, R.F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85, 1383–1398.

- Huo, G., Gosme, M., Gao, X., Dupraz, C., Yang, J., & Zhao, X. (2021). Dynamics of interspecific water relationship in vertical and horizontal dimensions under a dryland apple-*Brassica* intercropping system: Quantifying by experiments and the 3D Hi-sAFe model. *Agricultural & Forest Meteorology*, 310, 108620.
- Huss, C.P., Holmes, K.D., & Blubaugh, C.K. (2022). Benefits and risks of intercropping for crop resilience and pest management. *Journal of Economic Entomology*, 115(5), 1350-1362.
- Igiehon, N.O. & Babalola, O.O. (2018). Below-ground-above-ground plant-microbial interactions: Focusing on soybean, rhizobacteria, and mycorrhizal fungi. *The Open Microbiology Journal*, 12, 261–279.
- Inurreta-Aguirre, H.D., Lauri, P.É., Dupraz, C., & Gosme, M. (2018). Yield components and phenology of durum wheat in a Mediterranean alley-cropping system. *Agroforestry Systems*, 92(4), 961–974.
- Isaac, M.E., & Borden, K.A. (2019). Nutrient acquisition strategies in agroforestry systems. *Plant & Soil*, 444, 1-19.
- Izumi, Y., Yoshida, T., & Iijima, M. (2009). Effects of subsoiling to the non-tilled field of wheat-soybean rotation on the root system development, water uptake, and yield. *Plant Production Science*, 12, 327–335.
- Jacobs, S. R., Webber, H., Niether, W., Grahmann, K., schwager, D., Schwartz, C., ... Bellingrath-Kimura, S. D. (2022, August 15). Modification of the microclimate and water balance through the integration of trees into temperate cropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology*. Elsevier B.V.
- Jamieson, M.A., Trowbridge, A.M., Raffa, K.F., & Lindroth, R.L. (2012). Consequences of climate warming and altered precipitation patterns for plant–insect and multitrophic interactions. *Plant Physiology*, 160, 1719–1727.
- Jégo, G., Pattey, E., Bourgeois, G., Morrison, M.J., Drury, C.F., Tremblay, N., & Tremblay, G. (2010). Calibration and performance evaluation of soybean and spring wheat cultivars using the STICS crop model in Eastern Canada. *Field Crops Research*, 117, 183–196.
- Jing, D-W., Liu, F-C., Wang, M-Y., Ma, H-L., Du, Z-Y., Ma, B-Y., & Dong, Y-F. (2017). Effects of root pruning on the physicochemical properties and microbial activities of poplar rhizosphere soil. *PLoS ONE*, 12(11), e0187685.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1-10.
- Jose, S., Gillespie, A.R., & Pallardy, S.G. (2004). Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 237–255.
- Jose, S., Gillespie, A.R., Seifert, J.R., & Biehle, D.J. (2000). Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the midwestern USA: 2. Competition for water. *Agroforestry Systems*, 48(1), 41–59.

Kansman, J. T., Ward, M., LaFond, H., & Finke, D. L. (2021). Effects of plant stress on aphid–parasitoid interactions: drought improves aphid suppression. *Environmental Entomology*, 50(3), 713–718.

Kanzler, M., Böhm, C., Mirck, J., Schmitt, D., & Veste, M. (2019). Microclimate effects on evaporation and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield within a temperate agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93(5), 1821–1841.

Khan, M.A.M., Ulrichs, C., & Mewis, I. (2010) Influence of water stress on the glucosinolate profile of *Brassica oleracea* var. *Italica* and the performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(3), 229–236.

Kletty, F., Rozan, A., & Habold, C. (2023). Biodiversity in temperate silvoarable systems: A systematic review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 31. 108480.

Koch, O., Moore, J., Hörl, J., Corman, M., ..., & Schweiger, A.H. (2025). Sheltered by trees: long-term yield dynamics in temperate alley cropping agroforestry with changing water availability. *Agronomy for Sustainable Development* 45(3), 27.

Kumar, A., & Sharma, K.D. (2009). Physiological responses and dry matter partitioning of summer mungbean (*Vigna radiata* L.) genotypes subjected to drought conditions. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 195(4), 270–277.

Kunert, K.J., Vorster, B.J., Fenta, B.A., Kibido, T., Dionisio, G., & Foyer, C.H. (2016). Drought stress responses in soybean roots and nodules. *Frontiers in Plant Science* 12, 1015.

Labrie, G. (2010). Synthèse des informations scientifiques sur la biologie du puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura. CÉROM, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Stratégie Phytosanitaire. 54 p.
https://www.agrireseau.net/grandescultures/documents/Synthese%20litterature%20pucsoya_Labrie_Final.pdf

Lacombe, S., Bradley, R.L., Hamel, C., & Beaulieu, C. (2009). Do tree-based intercropping systems increase the diversity and stability of soil microbial communities? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(1-2), 25–31.

Lal, R. (2020). Soil organic matter and water retention. *Agronomy Journal*, 112(5), 3265–3277.

Lamerre, J., Schwarz, K.U., Langhof, M., von Wühlisch, G., & Greef, J.M. (2015). Productivity of poplar short rotation coppice in an alley-cropping agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 89(5), 933–942.

Landis, D.A., Wratten, S.D., & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests. *Annual Review of Entomology* 45, 175–201.

Langhof, M., & Schmiedgen, A. (2023). 13 years of biomass production from three poplar clones in a temperate short-rotation alley cropping agroforestry system. *Biomass & Bioenergy*, 175.

- Laplane, L., & Choinière, L. 1954. Étude pédologique des sols du comté d'Yamaska.
- Laroche, G., Domon, G., & Olivier, A. (2020). Exploring the social coherence of rural landscapes featuring agroforestry intercropping systems using locals' visual assessments and perceptions. *Sustainability Science*, 15(5), 1337–1355.
- Lawson, G., Dupraz, C., & Watté, J. (2019). Can silvoarable systems maintain yield, resilience, and diversity in the face of changing environments? (Chapter 9) In Lemaire, G., Carvalho, P.C. de F., Kronberg, S., Recous, S. (eds), *Agroecosystem Diversity: Reconciling Contemporary Agriculture and Environmental Quality*. Academic Press. pp. 145–168.
- Lesk, C., Rowhani, P., & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529(7584), 84–87.
- Lin, B.B. (2011). Resilience in agriculture through crop diversification: adaptive management for environmental change. *BioScience*, 61(3), 183–193.
- Liu, B., Gao, P., & Zhang, S. (2022). Photosynthesis and fine root growth dynamics of soybean in walnut-soybean agroforestry system. *Computational Intelligence & Neuroscience*, 2022.
- Liu, W., Yao, S., Wang, J., & Liu, M. (2019). Trends and features of agroforestry research based on bibliometric analysis. *Sustainability*, 11(12), 3473.
- Liu, X., Rahman, T., Song, C., Su, B., Yang, F., Yong, T., ..., & Yang, W. (2017). Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems. *Field Crops Research*, 200, 38–46.
- Lobell, D. B., & Di Tommaso, S. (2025). A half-century of climate change in major agricultural regions: Trends, impacts, and surprises. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(20), e2502789122.
- Lorenzetti, F., Arnason, J.T., Philogène, B.J.R., & Hamilton, R.I. (1997). Evidence for spatial niche partitioning in predaceous aphidophaga: Use of plant colour as a cue. *BioControl*, 42, 49–56.
- Lovell, S.T., Dupraz, C., Gold, M., Jose, S., Revord, R., Stanek, E., & Wolz, K.J. (2018). Temperate agroforestry research: considering multifunctional woody polycultures and the design of long-term field trials. *Agroforestry Systems*, 92, 1397-1415.
- Lucas, E., & Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622–627.
- Lv, Q., Dai, J., Ding, K., He, N., Li, Z., Zhang, D., Xu, S., Li, C., Chi, B., Zhang, Y., & Dong, H. (2024). Managing interspecific competition to enhance productivity through selection of soybean varieties and sowing dates in a cotton-soybean intercropping system. *Field Crops Research*, 316.
- Macedo, T.B., Bastos, C.S., Higley, L.G., Ostlie, K.R., & Madhavan, S. (2003). Photosynthetic responses of soybean to soybean aphid (Homoptera: Aphididae) injury. *Journal of Economic Entomology*, 96(1), 188–193.

Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., & Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199–205.

Majaura, M., Böhm, C., & Freese, D. (2024). The influence of trees on crop yields in temperate zone alley cropping systems: A review. *Sustainability*, 16(8), 3301.

Mantino, A., Volpi, I., Micci, M., Pecchioni, G., Bosco, S., Dragoni, F., ..., & Ragaglini, G. (2020). Effect of tree presence and soil characteristics on soybean yield and quality in an innovative alley-cropping system. *Agronomy*, 10(1), 52.

Marinković, J., Bjelić, D., Đorđević, V., Balević-Tubić, S., Jozić, D. & Vucelić-Radović, B. (2019). Performance of different Bradyrhizobium strains in root nodule symbiosis under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 41, 37.

Markwell, J., Osterman, J.C., & Mitchell, J.L. (1995). Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthetic Research*, 46, 467–472.

Matevski, D., Sagolla, V., Beule, L., & Schuldt, A. (2024). Temperate alley-cropping agroforestry improves pest control potential by promoting spider abundance and functional diversity. *Journal of Applied Ecology*, 61(12), 3079–3091.

Mazzi, D., & Dorn, S. (2012). Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, 160(2), 97–113.

McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L., & Swan, J.A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115(3), 495–501.

McNaughton, K.G. (1983). The direct effect of shelter on evaporation rates: Theory and an experimental test. *Agricultural Meteorology*, 29, 125–136.

McVean, R.I.K., & Dixon, A.F.G. (2001). The effect of plant drought stress on populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, 26, 440–443.

Mewis, I., Khan, M.A., Glawischnig, E., Schreiner, M. & Ulrichs, C. (2012). Water stress and aphid feeding differentially influence metabolite composition in *Arabidopsis thaliana* (L.). *PLoS ONE*, 7, e48661.

Miller, A.W., & Pallardy, S.G. (2001). Resource competition across the crop-tree interface in a maize-silver maple temperate alley cropping stand in Missouri. *Agroforestry Systems*, 53(3), 247–259.

Montagnini, F., & Nair, P.K.R. (2004). Carbon sequestration: an underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 61, 281–295.

Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E., & Dupraz, C. (2005). Fine root distribution in Dehesas of central-western Spain. *Plant & Soil*, 277, 153–162.

Mulia, R., & Dupraz, C. (2006). Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant & Soil*, 281(1–2), 71–85.

Müller, M., Schneider, J.R., Klein, V.A., da Silva, E., da Silva Junior, J.P., Mendonça Souza, A., & Chavarria, G. (2021). Soybean root growth in response to chemical, physical, and biological soil variations. *Frontiers in Plant Science*, 23.

Nachappa, P., Culkin, C.T., Saya II, P.M., & Nalam, V.J. (2016). Water stress modulates soybean aphid performance, feeding behavior, and virus transmission in soybean. *Frontiers in Plant Science*, 7, 552.

Nader, A. A., Hauka, F. I. A., Afify, A. H., & El-Sawah, A. M. (2024). Drought-tolerant bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi mitigate the detrimental effects of drought stress induced by withholding irrigation at critical growth stages of Soybean (*Glycine max*, L.). *Microorganisms*, 12(6).

Nair, P.K.R. (2011). Agroforestry systems and environmental quality: introduction. *Journal of Environmental Quality*, 40(3), 784–790.

Nasielski, J., Furze, J.R., Tan, J., Bargaz, A., Thevathasan, N.V., & Isaac, M.E. (2015). Agroforestry promotes soybean yield stability and N₂-fixation under water stress. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1541–1549.

Naylor, D., & Coleman-Derr, D. (2018). Drought stress and root-associated bacterial communities. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2223.

Nevo, E., & Coll, M. (2001). Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* (Homoptera: *Aphididae*): Variation in size, color, and reproduction, *Journal of Economic Entomology*, 94, 27–32.

Nguyen, T.T.A., Michaud, D., & Cloutier, C. (2007). Proteomic profiling of aphid *Macrosiphum euphorbiae* responses to host-plant-mediated stress induced by defoliation and water deficit. *Journal of Insect Physiology*, 53, 601–611.

NOAA. 2018. NOAA archive, retrieved 3 March 2018, <http://windhistory.com/about.html>

Noh, E., Fallen, B., Payero, J., & Narayanan, S. (2022). Parsimonious root systems and better root distribution can improve biomass production and yield of soybean. *PLoS ONE*, 17(6), e0270109.

Ntawuruhunga, D., Ngowi, E.E., Mangi, H.O., Salanga, R.J., & Shikuku, K.M. (2023). Climate-smart agroforestry systems and practices: A systematic review of what works, what doesn't work, and why. *Forest Policy & Economics*, 150, 102937.

Nuberg, I.K. (1998). Effect of shelter on temperate crops: a review to define research for Australian conditions. *Agroforestry Systems*, 41: 3–34.

Oram, N. J., Brennan, F., Praeg, N., Bardgett, R. D., Illmer, P., Ingrisch, J. & Bahn, M. (2025). Plant community composition and traits modulate the impacts of drought intensity on soil microbial community composition and function. *Soil Biology and Biochemistry*, 200.

Ouranos (2015). Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec. Edition 2015. Montréal, Québec, Ouranos. 415 p.

Padilla, F.M., de Souza, R., Peña-Fleitas, M.T., Grasso, R., Gallardo, M., & Thompson, R.B. (2019). Influence of time of day on measurement with chlorophyll meters and canopy reflectance sensors of different crop N status. *Precision Agriculture*, 20, 1087-1106.

Pardon, P., Reubens, B., Mertens, J., Verheyen, K., De Frenne, P., De Smet, G., Van Waes, C., & Reheul, D. (2018). Effects of temperate agroforestry on yield and quality of different arable intercrops. *Agricultural Systems*, 166, 135–151.

Pardon, P., Reubens, B., Reheul, D., Mertens, J., de Frenne, P., Coussement, T., Janssens, P., & Verheyen, K. (2017). Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 247, 98–111.

Paterson, E., Gebbing, T., Abel, C., Sim, A., & Telfer, G. (2007). Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil. *New Phytologist*, 173(3), 600-610.

Patterson, R.P., & Hudak, C.M. (1996). Drought-avoidant soybean germplasm maintains nitrogen-fixation capacity under water stress. *Plant & Soil*, 186, 39–43.

Pedersen, P., Kumudini, S., Board, J., & Conley, S. (2004). ISU Extension publication Soybean Growth and Development (PM 1945). Ames, IA: Iowa State University,

Peng, X., Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Mohammed, I., & Gao, P. (2015). Photosynthetic response of soybean to microclimate in 26-year-old tree-based intercropping systems in southern Ontario, Canada. *PLoS ONE*, 10(6).

Pimm, S.L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.

Plante, P.-M., Rivest, D., Vézina, A., & Vanasse, A. (2014). Root distribution of different mature tree species growing on contrasting textured soils in temperate windbreaks. *Plant & Soil*, 380(1/2), 429-439.

Porter, J.R., L. Xie, A.J. Challinor, K. Cochrane, S.M. Howden, M.M. Iqbal, D.B. Lobell, & M.I. Travasso, 2014: Food security and food production systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 4.

Preece, C.C., Verbruggen, E., Liu, L., Weedon, J.T. & Peñuelas, J. (2019). Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities, *Soil Biology & Biochemistry*, 131, 28-39.

Pretty, J., Sutherland, W.J., Ashby, J., Auburn, J., Baulcombe, D., Bell, M., ..., & Pilgrim, S. (2010). The top 100 questions of importance to the future of global agriculture. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 8(4), 219–236.

Pumariño, L., Sileshi, G. W., Gripenberg, S., Kaartinen, R., Barrios, E., Muchane, M. N., ..., & Jonsson, M. (2015). Effects of agroforestry on pest, disease and weed control: A meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 16(7), 573–582.

Qu Q, Wang Z, Gan Q, Liu R, & Xu H. (2024). Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity. *Frontiers in Plant Science*, 25(14).

Ragsdale, D.W., McCornack, B.P., Venette, R.C., Potter, B., Macrae, I.V., Hodgson, E.W., O'Neal, M.E., Johnson, K.D., O'Neil, R.J., Difonzo, C.D., Hunt, T.E., Glogoza, P.A., & Cullen, E.M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* 100: 1258–1267.

Ragsdale, D.W., McCornack, B.P., Venette, R.C., Potter, B., Macrae, I.V., Hodgson, E.W., O'Neal, M.E., Johnson, K.D., O'Neil, R.J., Difonzo, C.D., Hunt, T.E., Glogoza, P.A., & Cullen, E.M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* 100: 1258–1267.

Ragsdale, D.W., Voegtlin, D., & O'Neil, R.J. (2004) Soybean aphid biology in North America. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 204-208.

Rasmussen, P.U., Bennett, A.E., & Tack, A.J.M. (2020). The impact of elevated temperature and drought on the ecology and evolution of plant–soil microbe interactions. *Journal of Ecology*, 108, 337-352.

Ray, D.K., Gerber, J.S., MacDonald, G.K., & West, P.C. (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6, 5989.

Reyes, F., Gosme, M., Wolz, K.J., Lecomte, I., & Dupraz, C. (2021). Alley cropping mitigates the impacts of climate change on a wheat crop in a Mediterranean environment: A biophysical model-based assessment. *Agriculture*, 11(4), 356.

Reynolds, P.E., Simpson, J.A., Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2007). Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological Engineering*, 29(4), 362–371.

RGCQ. 2019. Guide des réseaux des grandes cultures du Québec. Réseau Grandes Cultures du Québec (RGSQ). https://cerom.qc.ca/assets/content/docs/guides/Guide_RGCQ_2019.pdf

Richard, R., Cahon, T., Llandres, A.L., Le Levier, L., Proudhom, G., & Casas, J. (2020). Alley cropping agroforestry mediates carabid beetle distribution at a micro-habitat scale. *Agroforestry Systems*, 94, 309–317.

Ríos Martínez, A.F., & Costamagna, A.C. (2018). Effects of crowding and host plant quality on morph determination in the soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 53-62.

Rivest, D., & Martin-Guay, M-O. (2024). Nitrogen leaching and soil nutrient supply vary spatially within a temperate tree-based intercropping system. *Nutrient Cycling Agroecosystems* 128, 217–231.

Rivest, D., Cogliastro, A., & Olivier, A. (2009a). Tree-based intercropping systems increase growth and nutrient status of hybrid poplar: A case study from two Northeastern American experiments. *Journal of Environmental Management*, 91(2), 432–440.

Rivest, D., Cogliastro, A., Bradley, R.L., & Olivier, A. (2010). Intercropping hybrid poplar with soybean increases soil microbial biomass, mineral N supply and tree growth. *Agroforestry Systems*, 80, 33–40.

Rivest, D., Cogliastro, A., Vanasse, A., & Olivier, A. (2009b). Production of soybean associated with different hybrid poplar clones in a tree-based intercropping system in southwestern Québec, Canada. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131, 51–60.

Rivest, D., Lorente, M., Olivier, A. & Messier, C. (2013). Soil biochemical properties and microbial resilience in agroforestry systems: effects on wheat growth under controlled drought and flooding conditions. *Science of the Total Environment* 463-464, 51–60.

Rivest, D., Rolo, V., López-Díaz, L., & Moreno, G. (2011). Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(3–4), 447–454.

Rolo, V., Rivest, D., Maillard, É., & Moreno, G. (2023). Agroforestry potential for adaptation to climate change: A soil-based perspective. *Soil Use & Management*, 39(3), 1006–1032.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., & Roger-Estrade, J. (2010). Integrating crop and landscape management into new crop protection strategies to enhance biological control of oilseed rape insect pests (Chapter 17). In: William, L.H. (ed), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*, Springer Science+Business Media B.V. p. 415-448.

Sagolla, V., Beule, L., & Schuldt, A. (2025). Spatio-temporal patterns and potential trade-offs in the promotion of aphid and seed predation in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 99(4), 72.

Sahoo, U., Malik, G.C., Maitra, S., Banerjee, M., Masina, S., Nath, S., & Suvadra, J.S. (2023). Intercropping system: A climate-smart approach for sustaining food security. *Journal of Applied Biology & Biotechnology* 12(4), 30-36.

Schmitz, O.J. & B.T. Barton, B.T. (2014). Climate change effects on behavioral and physiological ecology of predator-prey interactions: Implications for conservation biological control. *Biological Control*, 75, 87-96.

Schonbeck, M.W., Hsu, F.C., & Carlsen, T.M. (1986). Effect of pod number on dry matter and nitrogen accumulation and distribution in soybean. *Crop Science*, 26, 783–788.

Seiter, S., Ingham, E.R., & William, R.D. (1999). Dynamics of soil fungal and bacterial biomass in a temperate climate alley cropping system. *Applied Soil Ecology*, 12, 139–147.

Sereke, F., Graves, A.R., Dux, D., Palma, J.H.N., & Herzog, F. (2015). Innovative agroecosystem goods and services: key profitability drivers in Swiss agroforestry. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), 759–770.

Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T. G., Kunin, W.E., Simon, G., Biesmeijer, J.C., & Sait, S.M. (2013). Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, 88(4), 1002–1021.

Shi, L., Feng, W., Xu, J., & Kuzyakov, Y. (2018). Agroforestry systems: Meta-analysis of soil carbon stocks, sequestration processes, and future potentials. *Land Degradation & Development*, 29(11), 3886–3897.

Sionit, N., & Kramer, P.J. (1977). Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agronomy Journal* 69, 274–278.

Siriri, D., Wilson, J., Coe, R., Tenywa, M.M., Bekunda, M.A., Ong, C.K. & Black, C.R. (2012). Trees improve water storage and reduce soil evaporation in agroforestry systems on bench terraces in SW Uganda. *Agroforestry Systems* 87(1), 45–58.

Staton, T., Walters, R.J., Smith, J., & Girling, R.D. (2019). Evaluating the effects of integrating trees into temperate arable systems on pest control and pollination. *Agricultural Systems*, 176, 102676.

Sultan, B., Ahmed, A.I., Faye, B., & Trambly, Y. (2023). Less negative impacts of climate change on crop yields in West Africa in the new CMIP6 climate simulations ensemble. *PLoS Climate*, 2(12), e0000263.

Sun, B., Gao, Y., & Lynch, J. (2018). Large crown root number improves topsoil foraging and phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 177: 90–104.

Swieter, A., Langhof, M., & Lamerre, J. (2022). Competition, stress and benefits: Trees and crops in the transition zone of a temperate short rotation alley cropping agroforestry system. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 208(2), 209–224.

Swieter, A., Langhof, M., Lamerre, J., & Greef, J.M. (2019). Long-term yields of oilseed rape and winter wheat in a short rotation alley cropping agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 93, 1853–1864.

Tamaki, G., & Allen, W.W. (1969). Competition and other factors influencing the population dynamics of *Aphis gossypii* and *Macrosiphoniella sanborni* on greenhouse chrysanthemums. *Hilgardia*, 39, 447–505.

Thevathasan, N.V., & Gordon, A.M. (2004). Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 61–62(1–3), 257–268.

Thevathasan, N.V., Gordon, A.M., Bradley, R., Cogliastro, A., Folkard, P., Grant, R., & Zabek, L. (2012). Agroforestry research and development in Canada: The way forward. In: *Agroforestry – The Future of Global Land Use*. Springer, Dordrecht. pp. 247–283.

Thies, C., & Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285(5429), 893–896.

Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 191, 18– 25.

Thornton, P.K., Ericksen, P.J., Herrero, M., & Challinor, A.J. (2014). Climate variability and vulnerability to climate change: A review. *Global Change Biology*, 20(11), 3313–3328.

Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., ... & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43, 294–309.

Tsonkova, P., Quinkenstein, A., Böhm, C., Freese, D., & Schaller, E. (2014). Ecosystem services assessment tool for agroforestry (ESAT-A): An approach to assess selected ecosystem services provided by alley cropping systems. *Ecological Indicators*, 45, 285–299.

Tufekcioglu, A., Raich, J.W., Isenhardt, T.M & Schultz, R.C. (1999). Fine root dynamics, 4 coarse root biomass, root distribution, and soil respiration in a multi species 5 riparian buffer in Central Iowa, USA. *Agroforestry Systems*, 44, 163-174.

Udawatta, R.P., Gantzer, C.J., & Jose, S. (2017). Chapter 14 – Agroforestry practices and soil ecosystem Services. pp. 305–333. In: Al-Kaisi, M.M., and Lowery, B. (eds.) Soil Health and Intensification of Agroecosystems. Academic Press.

Unger, I. M., Goyne, K. W., Kremer, R. J., & Kennedy, A. C. (2013). Microbial community diversity in agroforestry and grass vegetative filter strips. *Agroforestry Systems*, 87(2), 395–402.

Urban, D.W., Sheffield, J., & Lobell, D.B. (2012). The impacts of future climate variability on maize yields in the United States. *Environmental Research Letters*, 7(4), 044032.

Valdivia, C., Barbieri, C., & Gold, M.A. (2012). Between forestry and farming: Policy and environmental implications of the barriers to agroforestry adoption. *Canadian Journal of Agricultural Economics*, 60(2), 155–175.

Van Noordwijk, M., & Purnomosidhi, P. (1996). Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry. Systems*, 30, 161–173.

Van Noordwijk, M., Bizard, V., Wangpakapattanawong, P., Tata, H.L., Villamor, G.B., & Leimona, B. (2014). Tree cover transitions and food security in Southeast Asia. *Global Food Security*, 3(3-4), 200–208.

Van Noordwijk, M., Lawson, G., Hairiah, K., & Wilson, J. (2015). Root distribution of trees and crops: competition and/or complementarity (Chapter 8). In: Ong, C.K., Black, C.R. and Wilson, J. (eds), Tree-Crop Interactions: Agroforestry in a Changing Climate. Wallingford UK: CABI International. pp. 221–257.

Van Vooren, L., Reubens, B., Broekx, S., De Frenne, P., Nelissen, V., Pardon, P., & Verheyen, K. (2017). Ecosystem service delivery of agri-environment measures: A synthesis for hedgerows and grass strips on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 244, 32–51.

Veldkamp, E., Schmidt, M., Markwitz, C., Beule, L., Beuschel, R., Biertümpfel, A., ..., & Corre, M.D. (2023). Multifunctionality of temperate alley-cropping agroforestry outperforms open cropland and grassland. *Communications Earth & Environment*, 4(1), 20.

Vogel, E., Donat, M. G., Alexander, L. V., Meinshausen, M., Ray, D. K., Karoly, D., ... & Frieler, K. (2019). The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environmental Research Letters*, 14(5), 054010.jo

von Kiparski, G.R., & Gillespie, A.R. (2008). Agroforestry management effects on plant productivity vectors within a humid-temperate hardwood alley-cropping system. In *Toward Agroforestry Design*. Springer, Dordrecht. pp. 149–173.

Wajja-Musukwe, T.N., Wilson, J., Sprent, J.I., Ong, C.K., Deans, J.D., & Okorio, J. (2008). Tree growth and management in Ugandan agroforestry systems: effects of root pruning on tree growth and crop yield. *Tree Physiology*, 28, 233–242.

Walker, B., C. S. Holling, S. R. Carpenter, & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society* 9(2): 5. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>

Wang, B.J., Zhang, W., Ahanbieke, P., Gan, Y.W., Xu, W.L., Li, L.H., Christie, P., & Li, L. (2014). Interspecific interactions alter root length density, root diameter and specific root length in jujube/wheat agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 88(5), 835–850.

Wang, X., Zhao, C., Müller, C., Wang, C., Ciais, P., Janssens, I., ... & Piao, S. (2020). Emergent constraint on crop yield response to warmer temperature from field experiments. *Nature Sustainability*, 3(11), 908–916.

Wanvestraut, R.H., Jose, S., Nair, P.K.R., & Brecke, B.J. (2004). Competition for water in a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)–cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Agroforestry Systems*, 60(2), 167–179.

Wolz, K.J., & DeLucia, E.H. (2018). Alley cropping: Global patterns of species composition and function. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 252, 61–68.

Wolz, K.J., & DeLucia, E.H. (2019). Black walnut alley cropping is economically competitive with row crops in the Midwest USA. *Ecological Applications*, 29(1), e01829.

Wolz, K.J., Lovell, S.T., Branham, B.E., Eddy, W.C., Keeley, K., Revord, R.S., ... & DeLucia, E.H. (2018). Frontiers in alley cropping: Transformative solutions for temperate agriculture. *Global Change Biology*, 24(3), 883–894.

Xie, J., Dawwam, G.E., Sehim, A.E., Li. X., Wu, J., Chen, S., & Zhang, D. (2021). Drought stress triggers shifts in the root microbial community and alters functional categories in the microbial gene pool. *Frontiers in Microbiology*, 21(12):744897.

Xiong, D., Chen, J., Yu, T., Gao, W., Ling, X., Li, Y., Peng, S., & Huang, J. (2015). SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Scientific Reports*, 5(1), 13389.

Xu, L., Naylor, D., Dong, Z., Simmons, T., Pierroz, G., Hixson, K. K., Kim, Y.-M., Zink, E. M., Engbrecht, K. M., Wang, Y., Gao, C., DeGraaf, S., Madera, M. A., Sievert, J. A., Hollingsworth, J., Birdseye, D., Scheller, H. V., Huttmacher, R., Dahlberg, J., ... & Coleman-Derr, D. (2018). Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 115(18), E4284-E4293.

Zampieri, M., Grizzetti, B., Toreti, A., de Palma, P., & Collalti, A. (2021). Rise and fall of vegetation annual primary production resilience to climate variability projected by a large ensemble of Earth System Models' simulations. *Environmental Research Letters*, 16(10), 105001.

Zhang, J., Liu, J., Yang, C., Du, S., & Yang, W. (2016). Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. *South African Journal of Botany*, 105, 279–287.

Zhang, W.-P., Li, Z.-X., Gao, S.-N., Yang, H., Xu, H.-S., Yang, X., Fan, H.-X., Su, Y., Surigaoge, Weiner, J., Fornara, D., & Li, L. (2023). Resistance vs. surrender: Different responses of functional traits of soybean and peanut to intercropping with maize. *Field Crops Research*, 291, 108779.

Zhang, Y., Sun, Z., Su, Z., Du, G., Bai, W., Wang, Q., ..., & Zhang, L. (2022). Root plasticity and interspecific complementarity improve yields and water use efficiency of maize/soybean intercropping in a water-limited condition. *Field Crops Research*, 282, 108523.

Zhao, J., Liu, Z., Lv, S., Lin, X., Li, T., & Yang, X. (2023). Changing maize hybrids helps adapt to climate change in Northeast China: revealed by field experiment and crop modelling. *Agricultural & Forest Meteorology*, 342, 109693.

Zheng, C., Wang, R., Zhou, X., Li, C., & Dou, X. (2021). Effects of mulch and irrigation regimes on water distribution and root competition in an apple-soybean intercropping system in Loess Plateau, China. *Agricultural Water Management*, 246.

Zhu, X., & Troy, T. J. (2018). Agriculturally relevant climate extremes and their trends in the world's major growing regions. *Earth's Future*, 6(4), 656-672.