

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFETS À LONG TERME DES COUPES PARTIELLES SUR LES MÉCANISMES DE TRANSFERT DE
CARBONE VERS LE SOL MINÉRAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

PAR
BÉATRICE DUBÉ

OCTOBRE 2023

REMERCIEMENTS

Le monde fascinant des champignons, les vieilles forêts et leur protection me sont chers. Je tiens à remercier mon directeur de recherche Sylvain Delagrangé pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser ce merveilleux projet de recherche ainsi qu'à son savoir et son ouverture. Je remercie également mon codirecteur Pierre-Luc Chagnon pour le partage de son expertise sur les champignons, les sols, et l'analyse statistique.

Merci également à mes collègues de terrain Ariane Veilleux-Levasseur et Nikolas Viens qui m'ont permis d'apprécier chaque instant et avec qui j'ai créé des liens d'amitié. Merci aux forêts du Mont Kaaikop, aux membres de la coalition, spécialement au président Claude Samson, et à l'intervalle. Merci à mon conjoint Philippe Boily pour son support, sa curiosité et son écoute. Merci Ripon.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	i
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	v
RÉSUMÉ	vi
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 État des connaissances.....	3
1.2.1 Mécanismes de transfert de C des arbres au sol.....	3
1.2.1.1 Effet de la physico-chimie du sol sur le COS.....	5
1.2.2 Rôle des champignons dans la dynamique du C forestier.....	5
1.2.2.1.1 Saprotrophes.....	6
1.2.2.1.2 Champignons mycorhiziens.....	6
1.2.2.2 Relation entre les mycorhizes et les décomposeurs	7
1.2.2.3 Fractionnement du COS	8
1.2.2.4 Non-linéarité dans la formation du COS.....	9
1.2.2.5 Aménagement forestier et empreinte sur le COS	10
1.3 Hypothèses de travail.....	13
CHAPITRE 2 LONG LASTING EFFECTS OF PARTIAL CUTTING SHAPES MINERAL SOILS THROUGH TREE COMPOSITION ALTERATION	14
Mise en contexte	15
Abstract	16
2.1 Introduction.....	17
2.2 Materials and Methods	19
2.2.1 Study sites, experimental design and vegetation data collection	19
2.2.2 Soil physico-chemical analyses.....	21
2.2.3 Molecular methods and bioinformatics	21
2.2.4 Quality control.....	22
2.2.5 Statistical analysis.....	22
2.3 Results	24
2.3.1 Long term impact of management on vegetation.....	24
2.3.2 Long term impact of management on stand characteristics and soil	29
2.3.3 Effect of forest variables on fungal community	31
2.3.4 Effect of forest variables on SOC.....	32
2.4 Discussion	33

2.4.1	Long-term impact of management	33
2.4.1.1	Differences in vegetation and fungi composition	34
2.4.2	Variables governing fungal community.....	35
2.4.3	How fungal community influence SOC.....	36
2.4.4	Variables forming SOC.....	36
2.4.4.1	<i>Fagus grandifolia</i> repercussions.....	36
2.4.5	Conclusion	37
2.4.5.1	Species selection in partial cuts.....	37
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE.....		38
ANNEXE A CORRELATION BETWEEN PROPORTION OF <i>F. GRANDIFOLIA</i> IN CANOPY AND PH		39
ANNEXE B PCA OF ENVIRONMENTAL VARIABLES WITH SITES A AND B AS ELLIPSES		41
ANNEXE C RDA OF THE ENVIRONMENTAL DATA INFLUENCING FUNGAL COMMUNITY		42
ANNEXE D BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR <i>F. GRANDIFOLIA</i> DBH CLASSES		43
ANNEXE E BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR <i>A. SACCHARUM</i> DBH CLASSES		44
ANNEXE F BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR <i>B. ALLEGHANIENSIS</i> DBH CLASSES		45
BIBLIOGRAPHIE		47

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Le peuplement forestier influence à la fois la communauté fongique et la physico-chimie du sol. La physico-chimie modifie à son tour les champignons, et ces deux variables ont un effet sur la séquestration de C	2
Figure 2.1 Plot illustration (900 m ²). Orange circles are the shrub micro-plots, which are 30 m ² and 5 m from the plot center. Red circles are the herbaceous micro-plots, which are 5 m ² and 1.5 m from shrub micro-plots centers. Dashed ellipses show from which shrub micro-plot the herbaceous plots are measured	20
Figure 2.2 Plot basal area in managed and unmanaged forests for the more abundant species	25
Figure 2.3 PCA of shrub composition (A) and trees by DBH classes (B) for managed and unmanaged forests. To ease visualization, PCA (A) was scaled while PCA (B) wasn't	26
Figure 2.4 PCA of the environmental variables. Only the top 10 contributing variables are shown, and the data are scaled	32
Figure 2.5 Correlation between pH and SOC ($R^2 = 0.375$, $P < 0.001$).....	33

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 Mean values of alpha diversity indexes for vegetation composition with standard error between managed and unmanaged plots with the p-value (significant values in bold).....	28
Table 2.2 Mean values of beta diversity (Bray-Curtis) index for vegetation and fungal compositions between managed and unmanaged plots	29
Table 2.3 Mean values and standard error for environmental variables between managed and unmanaged plots with the p-value (significant values in bold and close to being significant in italics)	30
Table 2.4 Mean values and standard error for thickness of the first 4 soil horizons (cm): litter (L), humus (H), organic (O) and topsoil (A) between managed and unmanaged plots with the p-value (significant values in bold)	30

RÉSUMÉ

La clé pour lutter contre les changements climatiques pourrait résider sous nos pieds. La séquestration de carbone (C) dans le sol demeure relativement mal connue, même si ce puits est plus abondant et plus stable que les autres puits atmosphériques. Grâce à la photosynthèse, les arbres des forêts permettent un apport massif de C dans le sol via la matière morte et la rhizodéposition, incluant l'allocation de C à des champignons mycorhiziens. Les champignons jouent un rôle crucial dans la détermination du taux de formation et de dégradation du C organique du sol. D'une part, ils peuvent promouvoir l'accumulation de C organique dans le sol par la formation d'une biomasse récalcitrante se dégradant lentement lorsque morte, mais d'autre part, certains champignons vont attaquer la matière organique et donc causer le relâchement de C minéralisé vers l'atmosphère. Or, le C dans les sols forestiers ne dépend pas seulement des communautés fongiques, mais aussi de la composition du couvert et surtout de la physico-chimie du sol, qui gouverne les processus d'adsorption du C sur les particules minérales, son transport par infiltration et ruissellement, et l'activité des micro-organismes facilitant sa minéralisation.

L'objectif général de ce projet de maîtrise est de mieux comprendre l'impact de l'aménagement forestier sur la stabilisation du C organique dans le sol via son influence sur la communauté fongique et la physico-chimie du sol. En effet, il est reconnu que l'aménagement forestier peut modifier des caractéristiques du peuplement et du sol qui sont impliquées dans le transfert de C vers le sol. Le projet, se déployant au Mont Kaaikop, comprend 30 parcelles de forêt aménagées il y a 30 ans et 30 parcelles de forêt non aménagées dans lesquelles la surface terrière, la composition forestière, les débris ligneux et la diversité des plantes de sous-bois ont été inventoriés. Des échantillons de sol ont été récoltés dans l'horizon A pour en caractériser la structure des communautés fongiques et la physico-chimie.

Les résultats démontrent qu'après 30 ans, il existe bien encore des différences significatives entre les forêts aménagées et non aménagées en ce qui a trait à (1) la biodiversité et la structure des peuplements, et (2) certaines propriétés du sol. Les communautés fongiques diffèrent également entre les sols des forêts aménagées et non aménagées, et expliquent 15% de la variation du C organique dans l'horizon A. Finalement, les résultats démontrent que l'aménagement forestier a accéléré la succession vers une dominance de *Fagus grandifolia*, ce qui a provoqué une acidification des sols et une stabilisation du C dans la litière, mais une diminution de 8% du C séquestré dans l'horizon A sous-jacent. Bien que modeste, cette diminution suggère qu'en forêts tempérées, les coupes partielles peuvent avoir une certaine influence sur le transfert du C et son accumulation dans les horizons minéraux.

Mots-clés: séquestration de carbone organique dans le sol, aménagement forestier, communauté fongique, physico-chimie, *Fagus grandifolia*

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Dans un contexte de changements climatiques, les forêts nous offrent deux options pour atteindre la neutralité carbone des activités humaines (Cotrufo et al., 2019; Taeroe et al., 2017). La première option est d'appliquer une sylviculture intensive pour maximiser la production de bois et réduire les émissions de gaz à effets de serre (GES) en substituant des matériaux à forte empreinte écologique par des matériaux de bois. Les matériaux de bois peuvent avoir une longue durée de vie et ainsi avoir une faible empreinte écologique, comme la construction de bâtiments en bois. Or, certains matériaux de bois peuvent se dégrader rapidement et ainsi devenir des matériaux à forte empreinte écologique, comme pour la production de pâte et papier (Taeroe et al., 2017). La deuxième option est de préserver et augmenter le carbone (C) séquestré à long terme dans les écosystèmes (Cotrufo et al., 2019; Taeroe et al., 2017). Les forêts constituent des puits de C naturels importants via l'incorporation de CO₂ dans la biomasse et le transfert du CO₂ atmosphérique vers les couches profondes du sol. Le puits de C forestier probablement le plus étudié et reconnu se trouve dans les arbres et fait objet de séquestration à relativement court terme (Pan et al., 2011). La productivité primaire nette la plus importante peut se trouver dans les vieilles forêts, dépendamment des essences forestières et de l'âge du peuplement (Pretzsch, 2020). Les jeunes forêts peuvent être par moments émettrices de C (Pretzsch, 2020; Taeroe et al., 2017; Watson et al., 2018).

Malgré la grande attention portée au puits de C constitué par les arbres eux-mêmes, des quantités encore plus considérables de C sont stockées dans les sols forestiers (Achat et al., 2015). En effet, la productivité primaire offre entre 25 et 63% des flux de C dans le sol via la litière et la rhizodéposition (Litton et al., 2007). Il importe donc de bien comprendre les mécanismes gouvernant sa formation et sa déstabilisation si nous souhaitons faire des projections futures de séquestration de C, ou adopter de bonnes pratiques de gestion écosystémiques (e.g., en foresterie) pour maximiser le stockage du C organique dans le sol (COS).

L'aménagement forestier induit une modification de l'âge moyen du peuplement forestier, de la composition et de la surface terrière (Paillet et al., 2010; Purahong et al., 2014) pouvant impacter la rhizodéposition (Gorzalak et al., 2017) et la quantité et la qualité des débris ligneux (Angers et al., 2005).

Ceci peut modifier les propriétés physico-chimiques et les communautés fongiques du sol (Goldmann et al., 2015).

Plusieurs paramètres physico-chimiques modifient la séquestration de COS. Parmi eux, on retrouve le taux d'humidité du sol, le pH, la température, les nutriments et l'épaisseur des horizons (Basile-Doelsch et al., 2020). Les paramètres physico-chimiques du sol façonnent les communautés fongiques, qui ont aussi un rôle important à jouer dans la séquestration du C (Basile-Doelsch et al., 2020). En effet, les champignons mycorhiziens peuvent contribuer à la formation du COS. En dégradant la matière organique, ils peuvent toutefois contribuer à l'émission de C dans l'atmosphère (figure 1.1).

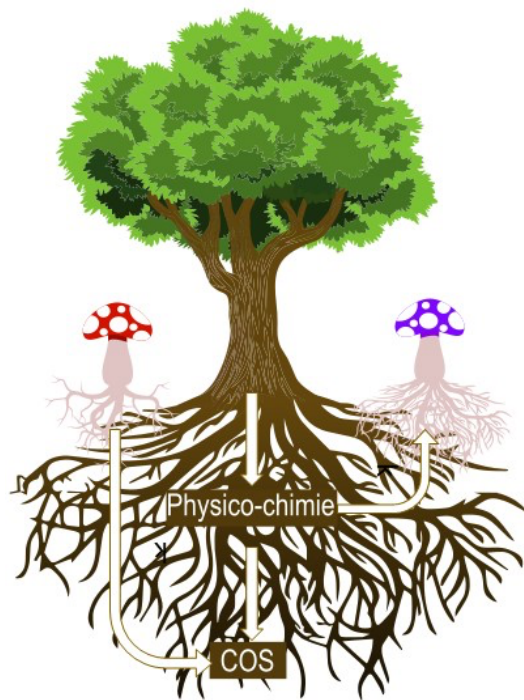


Figure 1.1 Le peuplement forestier influence à la fois la communauté fongique et la physico-chimie du sol. La physico-chimie modifie à son tour les champignons, et ces deux variables ont un effet sur la séquestration de C

Les études mettant en relation les mécanismes de séquestration de C et l'aménagement forestier sont encore fragmentaires. La question de l'hétérogénéité dans les classes d'âge des arbres a largement été laissée de côté, alors qu'il est connu que les très vieux arbres pourraient accroître de manière distincte les apports en C vers les champignons du sol (Gorzalak et al., 2017; Odriozola et al., 2020). De plus,

l'aménagement forestier peut influencer la croissance et la composition des arbres (Gendreau-Berthiaume et al., 2012; Pamerleau-Couture et al., 2015). Les études du COS en milieu forestier se sont davantage focalisées dans la couche organique et moins dans l'horizon A, qui peut pourtant contenir de fortes quantités de C (Wiesmeier et al., 2013).

L'objectif de ce projet est donc d'approfondir nos connaissances quant aux mécanismes de séquestration de COS dans un contexte d'aménagement forestier. Il vise dans un premier temps à déterminer si des différences perdurent 30 ans après aménagement dans les caractéristiques du peuplement et du sol et, dans un deuxième temps, à comparer les communautés fongiques dans des parcelles forestières aménagées ou non, et de comprendre si la variation de ces communautés fongiques peut être reliée aux stocks de C organique, à la composition et la structure du peuplement et à diverses variables environnementales susceptibles d'être influencées par l'aménagement, incluant les propriétés chimiques du sol et la présence de débris ligneux. L'étude est effectuée au Mont Kaaikop, situé à Sainte-Lucie-Des-Laurentides (Québec) où des parcelles de coupes partielles (30%) effectuées il y a 30 ans et des parcelles de forêts non aménagées ont été caractérisées.

1.2 État des connaissances

1.2.1 Mécanismes de transfert de C des arbres au sol

Bien qu'une grande partie du C se trouve au-dessus du sol, le C organique du sol (COS) est deux fois plus élevé que le C atmosphérique et trois fois plus élevé que le C dans la végétation (Lal, 2018). La séquestration de C dans les jeunes forêts se retrouve davantage dans les tiges des arbres et se transfère graduellement vers le sol avec le vieillissement de la forêt, autour de 100 ans (Farrar & Jones, 2000). Les forêts natives peuvent accumuler jusqu'au double (223 Mg C ha^{-1}) de C organique stocké dans d'autres types de forêts, comme les plantations de peupliers hybrides (110 Mg C ha^{-1}) ou des prairies avec d'épais chernozems riches en matière organique (121 Mg C ha^{-1}) (Arevalo et al., 2009). Il est donc impératif de s'attarder aux mécanismes qui influencent l'accumulation de C dans les sols forestiers afin d'alimenter les modèles globaux du système terrestre.

Les arbres fixent le CO_2 atmosphérique par la photosynthèse et qu'ils transfèrent grande partie vers le sol (Clemmensen et al., 2013; College of Agricultural Sciences, 2023) par deux principaux mécanismes impliquant les champignons:

Matière morte (litière). La litière produite par les arbres (autant aérienne que souterraine) est un substrat important pour les champignons saprotrophes du sol, qui sont les principaux organismes décomposeurs des sols forestiers (Coleman et al., 2017). Une fraction importante du C réduit contenu dans la litière est utilisée par les champignons saprotrophes comme source d'énergie et sera ultimement transformée en C minéralisé (CO₂ gazeux retourné à l'atmosphère). La quantité de CO₂ ainsi minéralisé sera dépendante de la quantité, et de la qualité chimique de la litière produite par les arbres. En effet, une litière de mauvaise qualité chimique mène à un rendement de production énergétique moins élevé pour les saprotrophes, ce qui force à dégrader davantage de substrat et mène à plus faible rendement en biomasse (Basile-Doelsch et al., 2020). Les champignons saprotrophes sont particulièrement influencés par la structure des peuplements forestiers (Purahong et al., 2019), de telle sorte que les communautés fongiques sont généralement localement adaptées pour dégrader plus efficacement la litière des espèces végétales qui dominent le peuplement (donc les intrants en litière) (Ayres et al., 2009).

Rhizodéposition. Cette fraction englobe ici (1) le C organique relâché dans la rhizosphère par sécrétion active (e.g., exsudats, mucilage) et passive (lysats), et (2) le C investi dans des symbiotes microbiens comme les champignons mycorhiziens. D'une part, le C labile relâché dans le sol par rhizodéposition peut directement aller interagir de façon abiotique avec différentes composantes du sol (particules minérales, oxydes de fer et d'aluminium), ce qui peut influencer sa stabilisation et la mobilisation de C organique déjà présent dans le sol (Jansen et al., 2005). D'autre part, ce pool de molécules carbonées simples constitue aussi un substrat important pour les microorganismes du sol, dont plusieurs champignons. Ils peuvent donc être rapidement intégrés dans de la biomasse récalcitrante (See et al., 2022) et ainsi intégrer un pool relativement stable de C du sol. Par contre, ce C labile pourrait aussi exercer un effet d'amorçage stimulant la dégradation de molécules récalcitrantes, contribuant plutôt à déstabiliser le C organique du sol (Huo et al., 2017). Les symbioses mycorhiziennes, quant à elles, ont aussi un impact potentiellement complexe sur le cyclage du C du sol (Hawkins et al., 2023; voir section 1.2.2 ci-dessous). D'une part, certains champignons mycorhiziens contribuent à la minéralisation de composés organiques, et d'autre part, ils forment une biomasse récalcitrante se dégradant lentement, et peuvent même nuire à l'activité des champignons saprotrophes (Clemmensen et al., 2013; Clemmensen et al., 2015; Fernandez & Kennedy, 2016). Comme la totalité des espèces d'arbres en forêts tempérées sont associées aux champignons mycorhiziens (Brundrett & Tedersoo, 2018), leur impact sur le cyclage du C du sol doit être impérativement pris en compte dans notre appréciation du rôle de l'aménagement sur la séquestration du C dans le sol.

1.2.1.1 Effet de la physico-chimie du sol sur le COS

La séquestration de COS est complexe et comprend une multitude de mécanismes qui sont importants à comprendre. Ainsi, l'aménagement forestier pourrait influencer le stockage de C dans le sol à la fois via des mécanismes biotiques impliquant entre autres les champignons (mycorrhiziens, saprotrophes et autres), mais aussi via des mécanismes purement abiotiques (e.g., variations de pH ou autres conditions physico-chimiques affectant les mouvements ou la solubilité de la matière organique dans le sol). Ici, nous introduisons brièvement certains paramètres physico-chimiques du sol influençant la dynamique du C organique.

pH. En podzols sableux, le pH chute relativement rapidement durant la pédogenèse, particulièrement sur les dépôts géologiques où les réserves en cations alcalins sont limitées (Ouimet & Duchesne, 2005). Cette acidité peut favoriser la formation de surfaces minérales réactives par météorisation, susceptible d'agir comme sites d'adsorption du C organique (Kleber et al., 2015). Le pH est en corrélation négative avec le C, l'azote et le ratio C/N (Zhou et al., 2019). Les racines et la décomposition par les microbes fournissent des acides organiques qui diminuent le pH et servent de médiateurs dans la dissolution des minéraux (Kleber et al., 2015).

Nutriments. Les nutriments du sol tels que C et N sont essentiels pour les micro-organismes. Le substrat labile au sol stimule l'activité de décomposition microbienne, et ces décomposeurs se compétitionnent pour les nutriments. Cet effet d'amorçage stimule le rendement en biomasse des microorganismes et leur investissement dans des enzymes hydrolytiques (Huo et al., 2017).

La physico-chimie du sol est un facteur important à prendre en compte non seulement dans l'étude du COS, mais elle modèle aussi les communautés fongiques.

1.2.2 Rôle des champignons dans la dynamique du C forestier

L'importance des champignons dans la séquestration du C dans le sol n'est plus un phénomène contesté (See et al., 2022). Toutefois, la diversité de modes trophiques chez les champignons, et les interactions entre ces différents groupes (Nguyen et al., 2016) font en sorte qu'il est impossible de dégager un "portrait général" de l'influence des champignons sur le cyclage du C en sols forestiers. Il est donc primordial de s'attarder à différents groupes fongiques séparément pour mieux comprendre comment les pratiques en aménagement forestier, via leur impact sur les communautés fongiques du sol, risquent d'influencer la

dynamique du C organique du sol. Ici, nous nous attarderons spécifiquement à deux groupes/guildes clés de champignons forestiers, à savoir (1) les saprotrophes et (2) les champignons mycorhiziens.

1.2.2.1.1 Saprotrophes

Les saprotrophes (SAP) ont un rôle évident dans le cycle du C, car ils contribuent à la minéralisation de la matière organique, et donc à une émission nette de CO₂ (Schroll et al., 2020). Or, les cordons mycéliens de certains basidiomycètes SAP peuvent constituer une biomasse récalcitrante et hydrophobe se dégradant lentement dans le sol (Balsler et al., 2005). Ils obtiennent la majorité de leur C par la dégradation hydrolytique et oxydative de la matière organique récalcitrante comme différentes sources de C réduit (e.g., sucres, protéines, lipides, groupements phénoliques) provenant principalement de la litière et du bois mort (Tomao et al., 2020). Cette guilda comprend une majorité de taxons basidiomycètes et ascomycètes qui décomposent les biopolymères de parois cellulaires végétales (Baldrian, 2017). Le couvert forestier influence aussi les décomposeurs dû au changement des conditions du microclimat, comme la température et l'humidité (Bässler et al., 2010). La richesse et l'abondance des SAP décomposeurs de bois morts sont corrélées positivement avec les quantités de bois mort (Tomao et al., 2020). On pourrait ainsi penser que l'aménagement forestier, en diminuant les quantités de bois mort au sol, va nuire à cette guilda fongique forestière.

1.2.2.1.2 Champignons mycorhiziens

Les champignons mycorhiziens vivent en association symbiotique avec la vaste majorité des plantes terrestres. En milieu forestier, la totalité des arbres, et la quasi-totalité du sous-bois (herbacées et arbustes) forment des associations mycorhiziens (Smith & Read, 2008). Cette symbiose est basée sur un échange réciproque de ressources limitantes: la plante fournit au champignon du C réduit, en échange de nutriments sous forme inorganique (principalement N et P). Les arbres des différentes classes d'âges sont reliés entre eux par le réseau de mycélium, et les arbres matures sont davantage reliés aux jeunes arbres (Gorzalak et al., 2017). La connectivité des arbres est accrue avec leur âge (Gorzalak et al., 2017). L'âge du peuplement forestier influence donc les communautés fongiques et les propriétés physico-chimiques du sol au travers du processus de croissance des arbres, de la disponibilité en carbohydrates du système racinaire et de l'ouverture de la canopée (Kyaschenko et al., 2017; Tomao et al., 2020). La surface terrière a un effet positif sur la quantité de C des arbres alloués aux champignons par la rhizodéposition (Spake et al., 2016). La surface terrière est également corrélée positivement à la diversité et la richesse fongique, et plus particulièrement avec les mycorhizes (Tomao et al., 2020). Parmi les champignons mycorhiziens en

forêts tempérées, on retrouve les mycorhizes arbusculaires (MA), les champignons ectomycorhiziens (ECM) et les mycorhizes éricoïdes (ERM). Les mycorhizes sont intéressantes en termes de fixation de C puisqu'elles produisent du mycélium composé de C persistant avec lesquelles elles explorent le sol et accèdent à certains nutriments (Clemmensen et al., 2013). Les arbres des forêts tempérées peuvent être en association avec les MA ou les ECM. L'érable à sucre par exemple est associé exclusivement aux MA, tandis que le bouleau jaune et le hêtre à grandes feuilles sont associés aux ECM (Brundrett, 1991). Les ERM sont associés aux arbustes éricacées, comme le rhododendron (Ward et al., 2021).

1.2.2.2 Relation entre les mycorhizes et les décomposeurs

L'emprise des différents guides de mycorhizes, qui sont réputées pour favoriser l'accumulation de COS, sur les SAP, qui sont plutôt réputés pour nuire au COS, est variable (Fernandez & Kennedy, 2016).

Les MA pourraient d'une part accélérer la minéralisation du C en favorisant la dégradation de matière organique récalcitrante par les SAP (Paterson et al., 2016), mais d'autre part leurs hyphes pourraient stabiliser le C organique dans le sol, via des composés récalcitrants comme la glomaline et/ou la protection physique à l'intérieur d'agrégats stables (Zhu & Miller, 2003). La forte demande en azote et en phosphore des plantes associées aux MA réduit la disponibilité en azote du sol, pouvant également limiter les SAP et leur activité de décomposition.

Les ECM sont une guildes particulièrement importante dans la formation du COS, car bien qu'elle agit à titre de décomposeur de matière organique dans le sol pour accéder à l'azote contenu dans des composés récalcitrants, elle ralentit généralement l'activité des SAP (Fernandez & Kennedy, 2016; Gadgil et al., 1971). Les ECM et les SAP peuvent être en compétition selon "l'effet Gadgil": Les champignons sont des organismes hétérotrophes et sont limités principalement par le C et l'azote (Fernandez & Kennedy, 2016). Puisque les ECM puisent majoritairement leur C dans les racines des arbres, ils sont moins limités par le C et produisent des enzymes lytiques qui dégradent l'azote organique pris dans le COS (Cotrufo et al., 2019). L'augmentation de la dégradation de l'azote organique par les ECM augmente le ratio C/N du sol et limite la croissance des SAP, car ils deviennent encore plus limités par l'azote (Fernandez & Kennedy, 2016). Cette accessibilité au C permet aux ECM de produire davantage de composés secondaires, comme des antibiotiques et des composés organiques volatils, ce qui contribue à nuire aux SAP (Fernandez & Kennedy, 2016).

Les ECM diminuent le taux de respiration du C du sol, car la limitation d'azote peut limiter les flux de C et d'azote, et ainsi augmenter la séquestration de C (Averill & Hawkes, 2016). Inversement, les exsudats des mycorhizes peuvent stimuler l'activité des décomposeurs qui stimulent à leur tour les mycorhizes (Fernandez & Kennedy, 2016). Les mécanismes de cet effet d'amorçage (« priming effect ») sont complexes et peuvent améliorer la minéralisation du C, ou en d'autres mots stimuler la décomposition du COS (Huo et al., 2017). La compétition entre les guildes aide à la résilience de l'écosystème en maintenant une réserve substantielle de nutriments (Basile-Doelsch et al., 2020; Manzoni et al., 2012).

1.2.2.3 Fractionnement du COS

Il convient maintenant d'aller plus en profondeur dans les caractéristiques du C. Le C est divisé entre les puits de matières organiques associés aux minéraux (MAOM) et particulaires (POM), ce qui a une incidence sur la distribution des stocks de C et d'azote (Cotrufo et al., 2019). Les différentes réserves de C sont influencées par la capacité d'accumulation de C du sol, soit le type de sol, et la disponibilité en azote de l'écosystème (Cotrufo et al., 2019).

Fraction minérale (<53 μm). La MAOM est largement formée à partir de molécules labiles d'origine microbienne plus riches en azote (Cotrufo et al., 2019). Elles ne sont pas minéralisées de par leurs interactions rapprochées avec les particules minérales dans le sol. Elle persiste donc dans le sol via des liaisons chimiques aux minéraux et une protection physique à l'intérieur de microagrégats qui la rend peu susceptible d'être dégradée par des enzymes hydrolytiques, et donc inaccessible pour les décomposeurs (Cotrufo et al., 2019). La composition forestière joue un rôle dans les fractions du C. La MAOM est plus importante dans les forêts dominées par les MA, car les MA ont une plus forte demande en azote et comprennent un ratio C/N plus faible (Cotrufo et al., 2019). Ceci est en phase avec la meilleure qualité chimique (azote et phosphore) de la litière des plantes MA, qui se dégrade d'ailleurs plus rapidement que les autres (Cornelissen et al., 2001). Elle tend à se saturer rapidement selon la texture du sol : plus le sol est à texture grossière, moins il y a de surfaces disponibles autour des particules de sol pour interagir avec le C organique (Cotrufo et al., 2019).

Fraction particulaire (53–2,000 μm). La séquestration de C de la POM est dépendante de la MAOM. Quand la MAOM est saturée, la séquestration de C est effectuée par la POM uniquement (Cotrufo et al., 2019). La fraction POM est formée par l'agrégation de composés récalcitrants et de grosses molécules qui sont difficiles à dégrader dans les conditions où elles s'accumulent (Cotrufo et al., 2019). Elle comprend

plusieurs composés structuraux de C avec une faible teneur en azote et il persiste dans le sol au travers des particules récalcitrantes, de la protection physique des agrégats et de l'inhibition microbienne (Cotrufo et al., 2019). Cette fraction forme un réservoir "transitoire" de C dans le sol, car ce C organique est susceptible d'être dégradé par des enzymes hydrolytiques si les conditions deviennent favorables à sa dégradation (Cotrufo et al., 2019).

La simple abondance relative d'arbres MA vs ECM pourrait influencer drastiquement les réservoirs de C organiques dans le sol (Cotrufo et al., 2019). Les forêts à dominance ECM ont un ratio C/N plus élevé, ce qui fait en sorte que la MAOM se sature rapidement et le C est séquestré davantage dans la POM (Cotrufo et al., 2019). La POM n'est jamais limitée par la disponibilité de surface de particules minérales (Cotrufo et al., 2019). Elle est plus vulnérable aux perturbations, mais a une plus faible demande en azote et peut potentiellement s'accumuler indéfiniment si l'environnement est stable (i.e., perturbation ou changement majeur dans la température ou le potentiel oxydoréducteur). Les perturbations causées par l'aménagement forestier pourraient donc avoir un effet négatif sur la persistance de la POM (Cotrufo et al., 2019).

Il importe donc, dans nos bilans de C stocké en milieu forestier, de bien tenir en compte l'abondance relative des arbres à MA et à ECM, et le ratio C/N du sol, qui est un reflet de la qualité chimique de la litière et de la propension du sol à accumuler du C sous les fractions POM et MAOM.

1.2.2.4 Non-linéarité dans la formation du COS

La fractionation du COS ne prend de sens que dans les horizons minéraux. De même, la répartition des guildes fongiques dépend de la profondeur du sol (Carteron, 2020; Lindahl et al., 2007). Les études effectuées jusqu'à présent sur la séquestration de C dans le sol forestier se sont surtout articulées autour de l'épaississement de la couche organique, et rarement sur les mécanismes qui mènent à la stabilisation du C dans l'horizon A sous-jacent, qui est très riche en C organique surtout dans les brunisols et les podzols (Clemmensen et al., 2015; Wiesmeier et al., 2013). Les podzols sableux sont moins susceptibles d'accumuler du C dans la MAOM à cause de leur faible superficie minérale pour retenir les petites particules de C, ainsi la stabilisation matricielle et la protection physique dans les agrégats est moins importante dans ce type de sol (Angst et al., 2023). L'accumulation de C se fait plutôt dans la POM en raison de la récalcitrance des intrants, de l'activité des décomposeurs et la physique des sols (e.g., pente, drainage du C dissous, pH, végétation) qui jouent sur la réaction du C et ainsi sur leur dégradation par les

enzymes (Angst et al., 2023; Cotrufo & Lavalley, 2022). Le podzol est un type de sol sablonneux provenant de la roche ignée à pH typiquement acide à cause de la composition minéralogique des sédiments (Sanborn et al., 2011). La partie supérieure du sol contenant l'horizon A forme une zone de percolation des minéraux primaires. Les ions sont relâchés dans la solution et forment des complexes avec le C organique (chélates) qui sont lessivés dans les horizons plus profonds, formant dans la couche superficielle une zone d'éluviation (Sanborn et al., 2011).

1.2.2.5 Aménagement forestier et empreinte sur le COS

Les voies de fixation du COS impliquent à la fois une diversité de guildes fongiques et une multitude de mécanismes physico-chimiques. L'ensemble de ces facteurs contribuant à la séquestration du C ont le potentiel d'être altérés par nos pratiques d'aménagement forestier. D'un autre côté, les vieilles forêts pourraient avoir une plus grande capacité de séquestrer davantage de C que les forêts aménagées (Leuschner et al., 2022). Ici, nous aborderons l'impact de l'aménagement forestier sur i) la composition forestière, ii) la matière morte et iii) l'âge et la structure du peuplement, qui influencent les propriétés physico-chimiques et les communautés fongiques du sol.

i) Les arbres forment des associations symbiotiques avec les MA et les ECM. La diversité des mycorhizes et des arbres est corrélée positivement. (Anthony et al., 2022). La diversité des décomposeurs est davantage reliée aux débris ligneux (Vašutová et al., 2017). Puisque les SAP se spécialisent localement, la litière se dégrade plus rapidement sous les plantes d'où elles proviennent que sous différentes espèces, et ce phénomène se nomme "home field advantage" (Ayres et al., 2009). La récolte préférentielle de certaines essences peut nuire à la composition forestière, et ainsi modifier les fractions de C.

ii) La décomposition des débris ligneux dépend de l'essence, la dureté, la morphologie, le ratio C/N et les composés hydrosolubles (Augusto et al., 2002). Les débris ligneux contribuent à la communauté végétale, la productivité de l'écosystème, la diversité des microhabitats, la rétention d'eau, le contrôle de l'érosion, le cyclage des nutriments et des minéraux, la formation du sol, la lumière au sol et la régulation de la température du sol (Cotrufo et al., 2019; Forsch et al., 2021). L'aménagement forestier peut induire une diminution de l'abondance de l'hétérogénéité des débris ligneux suite au retrait d'arbres, ce qui affecte les décomposeurs, spécialement ceux qui sont le plus vulnérables, même 100 ans après une coupe mineure (Josefsson et al., 2010; Siitonen,

2001). Les débris ligneux sont un paramètre important pour la communauté fongique: le diamètre, l'hétérogénéité dans les diamètres et la composition des arbres morts sont corrélés positivement à la diversité fongique (Lindner et al., 2017; Tomao et al., 2020).

iii) De façon générale, les coupes forestières ont un effet négatif sur les ECM, car le retrait d'arbres hôtes réduit la surface terrière, l'âge du peuplement et la rhizodéposition, et réduit ainsi les populations de mycorhizes (Dighton et al., 1985; Kyaschenko et al., 2017; Lindner et al., 2017; Spake et al., 2016; Tomao et al., 2020). En diminuant la surface terrière, l'aménagement forestier crée des ouvertures dans la canopée et augmente l'exposition à la lumière, ce qui a tendance à diminuer la diversité et la richesse fongique (Bässler et al., 2010; Tomao et al., 2020). La diversité fongique est augmentée au moment où la canopée se referme, et elle se maintient ensuite (Tomao et al., 2020). Le retrait des arbres hôtes peut ainsi réduire les intrants de C labile et les communautés microbiennes du sol. Un changement des communautés mycorhiziennes liées à la mobilisation des nutriments dans les plus vieilles successions vers des communautés spécialisées dans la décomposition de la matière organique dans les jeunes successions est observé (Tomao et al., 2020), et les mycorhizes sont associées à une meilleure séquestration de C que les décomposeurs.

La pratique de l'aménagement forestier peut également nuire à certaines propriétés physiques du sol, comme la densité apparente et la stabilité des agrégats, qui sont importantes dans le cycle des nutriments (Siebers & Kruse, 2019; X. Zhou et al., 2015). Les racines augmentent la porosité du sol, mais inversement, la machinerie lourde employée dans l'aménagement forestier et le débardage augmentent la compaction du sol, ce qui diminue la porosité et rend l'enracinement des arbres et des herbacés plus difficile (Bodner et al., 2014; Elliot et al., 1999; Godefroid & Koedam, 2004). La compaction du sol peut altérer les échanges gazeux, augmenter le lessivage des cations, acidifier les sols au travers de la nitrification, nuire à l'absorption de nutriments par les plantes et nuire à la communauté d'herbacés (Ballard, 2000; Fujii et al., 2022; Godefroid & Koedam, 2004; Jaeger et al., 2022; Roy et al., 2021; Tremblay et al., 2009).

L'aménagement forestier peut induire des modifications dans la composition forestière, les débris ligneux, la surface terrière et l'âge du peuplement, et les propriétés du sol, ce qui peut influencer les différentes guildes fongiques et ainsi impacter la séquestration de C dans le sol, mais ces mécanismes restent encore bien mal connus.

1.3 Hypothèses de travail

L'objectif général de ce projet est d'approfondir nos connaissances sur l'impact de l'aménagement forestier sur la stabilisation du C organique dans le sol via son influence sur la composition du peuplement, les communautés fongiques et la physico-chimie du sol dans l'horizon A. Le premier objectif spécifique est de valider s'il existe des effets à long terme (30 ans) dans la (i) composition forestière suite à un aménagement inéquienne. Le deuxième objectif spécifique est d'établir si l'application d'un aménagement inéquienne peut avoir un impact sur ii) la physico-chimie et les communautés fongiques dans le sol forestier et iii) ainsi modifier les stocks de C dans le sol.

L'hypothèse de travail de ce projet est que l'aménagement forestier réduit le stockage de C organique dans le sol puisqu'il affecte durablement des caractéristiques du peuplement qui définissent les communautés fongiques du sol. Les prédictions associées à cette hypothèse sont:

- i) Même après 30 ans, il existera des différences significatives dans la composition entre les forêts aménagées et non aménagées;
- ii) À cause de caractéristiques de peuplement différentes, les propriétés du sol et les communautés fongiques seront distinctes entre les forêts aménagées et non aménagées. On peut s'attendre à ce que les guildes des SAP et des ECM soient impactés négativement en forêt aménagées;
- iii) Les forêts non aménagées auront un COS plus élevé que les forêts aménagées en raison des différences dans les propriétés du sol et les communautés fongiques.

CHAPITRE 2

LONG LASTING EFFECTS OF PARTIAL CUTTING SHAPES MINERAL SOILS THROUGH TREE COMPOSITION ALTERATION

Authors

Béatrice Dubé¹, Pierre-Luc Chagnon², Sylvain delagrangé¹

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée, Université du Québec en Outaouais, Ripon, QC, Canada

² Agriculture et Agroalimentaire Canada, QC, Canada

Mise en contexte

La clé pour lutter contre les changements climatiques pourrait résider sous nos pieds, car de grandes quantités de C résident dans le sol. Toutefois, ces réserves sont susceptibles d'être perturbées par l'aménagement forestier au travers des modifications du peuplement, qui ont le potentiel de changer à la fois les communautés fongiques et la physico-chimie du sol. Les champignons ont un rôle crucial dans la détermination du taux de formation et de dégradation du C, tandis que la physico-chimie du sol gouverne les processus d'adsorption du C sur les particules minérales, son transport par le ruissellement et l'activité des micro-organismes facilitant sa minéralisation. Or, l'importance de ces mécanismes demeure largement incertaine. L'objectif général de ce projet de maîtrise est de mieux comprendre l'impact de l'aménagement forestier sur la stabilisation du C dans le sol via son influence sur la communauté fongique et la physico-chimie du sol. Le projet, se déployant au Mont Kaaikop, compare 30 parcelles de forêt aménagées il y a 30 ans et 30 parcelles de forêt non aménagées dans lesquelles nous avons effectué des inventaires forestiers et récolté des échantillons de sol dans l'horizon A. Les résultats suggèrent que même après 30 ans, il est possible de mesurer une empreinte de l'aménagement forestier par coupes partielles sur plusieurs caractéristiques du peuplement, dont la diversité et la structure des arbres. Notamment, l'aménagement a accéléré la succession de *Fagus grandifolia*, menant à l'acidification des sols et provoquant une tendance à la diminution de la séquestration de C dans l'horizon A. Même si modeste, cette baisse de 8% du C dans les sols forestiers aménagés atteint des mécanismes lents et complexes qui pourraient être difficiles à restaurer. De même, on peut craindre une accentuation de la perte de C à plus long terme lors des 2e et 3e rotations de coupes partielles.

Mots-clés: séquestration de carbone organique dans le sol, aménagement forestier, communauté fongique, physico-chimie, *Fagus grandifolia*

Abstract

The key to fighting climate change could lie beneath our feet. Copious amounts of C reside in the soil and are likely to be disturbed by partial cuts through stand modifications, which have the potential to influence both fungal communities and soil physico-chemistry. Soil fungi have a crucial role in determining the rate of formation and degradation of C, while physico-chemistry governs the adsorption processes of C on mineral particles, its transport by runoff and the activity of microorganisms facilitating its mineralization. However, importance of these mechanisms and the repercussions of partial cuts on them remain largely uncertain. The general objective of this project is to better understand the impact of partial cuts on the stabilization of C in the soil via its influence on the fungal community and the physico-chemistry of the soil. The project, taking place in Mont Kaaikop, compares 30 plots of forest managed 30 years ago and 30 plots of unmanaged forest in which basal area, forest composition, coarse wood debris and herbaceous plants diversity were inventoried. Soil samplings were collected in A horizon for fungal community structure and physico-chemical characterization. The results show that significant differences still exist between managed and unmanaged forests regarding (1) biodiversity and forest structure and (2) certain soil properties. Likewise, the fungal community differ between treatments and explain 15% of variance in soil C of the A horizon. Finally, partial cuts have accelerated the regeneration of *Fagus grandifolia*, leading to soil acidification, which stabilise more C in litter and modestly reduce C sequestration in the underlying horizon. This 8% C reduction in managed forest soils assumes that the long-term negative tendency of partial cutting persist in temperate forest, which could increase with the succession of rotation cycles.

Keywords: Soil carbon sequestration, partial cuts, fungal community, physico-chemistry, *Fagus grandifolia*

2.1 Introduction

Forest soils play a key role in organic carbon (C) storage (Achat et al., 2015). Between 25 and 63% of net primary production is allocated to belowground pools (Litton et al., 2007), which has strong implications for climate change mitigation. This is especially true for old-growth forests, which proportionally store more C in soils as compared to recently disturbed sites (Leuschner et al., 2022). Trees regulate nutrient cycling by increasing soil nitrogen and C fixation (Rhoades, 1996). There is thus a strong incentive to better understand the mechanisms underpinning soil C stabilization in forests, which is essential to feed earth system models (Agriculture Victoria, 2022). There are complex physico-chemical properties that shape soil C (Basile-Doelsch et al., 2020). For instance, canopy opening, ground cover and soil porosity influences soil temperature, which is positively correlated with decomposition, negatively correlated with soil moisture and overall negatively correlated with SOC sequestration (Basile-Doelsch et al., 2020; Kleber et al., 2015; Zhao et al., 2017). Soil moisture slows C dissolution, plants and microorganisms growth, and is negatively correlated with pH (Kleber et al., 2015). Higher pH is associated with more SOC sequestration (X. Zhou et al., 2015). Some of these physico-chemical properties can be modified by forest management and need to be included when studying the soil organic carbon (SOC) stabilization mechanisms (Ballard, 2000; Bodner et al., 2014; Fujii et al., 2022; Godefroid & Koedam, 2004; Jaeger et al., 2022; Roy et al., 2021; Siebers & Kruse, 2019; Tremblay et al., 2009; X. Zhou et al., 2015).

As well, soil fungal communities have a key role to play in SOC sequestration (Clemmensen et al., 2015). Rhizodeposition and CWD offer C supply that drive fungal communities (Basile-Doelsch et al., 2020; Jones et al., 2004), which shape SOC through different mechanisms. Mycorrhizal fungal communities, particularly ectomycorrhizae (ECM), contribute to the C sink by slowing down cycling, while saprotrophs (SAP) are rather emitting more C into the atmosphere by consuming soil organic matter (Clemmensen et al., 2015; Cotrufo et al., 2019). The mycorrhizae are interacting with SOC with i) physical protection in aggregates, ii) chemical protection by the release of recalcitrant molecules and iii) mineralization of organic matter (Fernandez & Kennedy, 2016; UVED, 2021; Zhu & Miller, 2003). Fungi are mostly limited by C and N (Fernandez & Kennedy, 2016). ECM receive C from mycorrhizal associations with trees comparatively to SAP which does not have these associations, which make SAP more limited by C than ECM (Cotrufo et al., 2019). Moreover, ECM produce enzymes that degrade organic N, which limit N accessibility for SAP (Fernandez & Kennedy, 2016). Through the “Gadgil effect”, ECM generally reduces C respiration, which increases even more C stabilization (Averill & Hawkes, 2016; Fernandez & Kennedy,

2016). We should therefore integrate the fungal guilds in the studies of SOC sequestration because of their different effects on C.

Studies must incorporate not only quantity, but the quality of SOC. In mineral soil layers, the C is divided in particular (POM, 53–2 000 μm) and mineral (MAOM, $<53\mu\text{M}$) fractions, which shape C and N stocks distribution (Cotrufo et al., 2019). MAOM is made of microbial products with lower C/N ratio (Cotrufo et al., 2019). This fraction persists through soil with chemical bonding to minerals and physical protection in small aggregates, which make it inaccessible by decomposers (Cotrufo et al., 2019). MAOM tends to saturate quickly depending on the soil texture. For instance, coarse textures like sandy podzols have less available surface to interact with C, which saturates them quickly (Cotrufo et al., 2019). Because of the higher N demand, forests associated with a dominance of arbuscular mycorrhizal, like *Acer saccharum*, stabilize more C in MAOM (Brundrett, 1991; Cotrufo et al., 2019). When MAOM is saturated, C stabilisation is only performed in POM, which is more vulnerable to perturbations but has a low N demand and can potentially accumulate C indefinitely (Cotrufo et al., 2019). Particular fraction comes mainly from plants and contains a high C/N ratio. It persists through inherent biochemical recalcitrance, physical protection in aggregates and microbial inhibition (Cotrufo et al., 2019). Forests associated with a dominance of ECM, like stands dominated by *B. alleghaniensis* and *F. grandifolia*, have a higher C/N ratio, so MAOM is quickly saturated and C is further stabilized in POM (Brundrett, 1991; Cotrufo et al., 2019). Thus, we need to take in account trees composition and C/N ratio, which is an indicator of litter quality and of propensity to accumulate C on POM and MAOM fractions.

Likewise, fungal community repartition depends on soil depth, as well as the SOC (Basile-Doelsch et al., 2020; Oades, 1988). However, studies so far are mainly focused on the organic horizon and rarely on the mechanisms stabilizing C in the underlying mineral horizons, which are rich in organic C, especially in podzols (Wiesmeier et al., 2013).

SOC stabilization is complex and is governed by mechanisms involving fungal community and soil physio-chemistry, which have the potential to be shifted by partial cuts (Goldmann et al., 2015; Josefsson et al., 2010; Roy et al., 2021). In deciduous forests of eastern North America, partial cutting is the most applied silvicultural treatment because it can supposedly simulate the most frequent natural disturbance of these forests. Despite low canopy removal (i.e. about 30% of the canopy) and a rotation time of about 25 to 30 years, forests managed with partial cutting can report significant aboveground differences in stand age,

tree and herbaceous diversity, basal area, canopy exposure and CWD, even decades after treatment application (Chazdon & Fetcher, 1984; Jaeger et al., 2022; Roy et al., 2021). Belowground, partial cuts can lead to a reduction in soil moisture, soil porosity, aggregate stability, organic C, C/N ratio, thus disrupting nutrient cycling (Siebers & Kruse, 2019; Zhou et al., 2015). Most, if not all, of these variables have already been associated with changes in the fungal community (A'Bear et al., 2014; Glassman et al., 2017; Goldmann et al., 2015; Harris et al., 2003; Molope, 1987). Because it can modify forest composition, biodiversity and physical soil conditions, we thus suspect that partial cuts can alter the fungal community and ultimately impact the SOC sequestration.

The main objective of this study was to investigate the long-term impact of partial cuts in hardwood forest on SOC accumulation. Thus, we tested the hypothesis that partial cuts can decrease the SOC, even 30 years after management, by the durable modification of forest characteristics and the alteration of the fungal community, two especially important components in the C transfer from atmosphere to soils. To do so, we selected 60 plots distributed equally in managed and unmanaged forests and determined i) stand composition, and ii) soil properties and soil fungal communities. Besides, we measured iii) SOC to establish if partial cuts can impact soil C accumulation and through which mechanism.

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Study sites, experimental design and vegetation data collection

The uneven-aged managed forests were harvested by partial cuts 30 years ago with 30% basal area removed, which is standard for partial cuts in Quebec (MFFP, 2018). Unmanaged forest had no sign of any past harvesting.

Plots were distributed within two sites. The sites were chosen with similar characteristics such as vegetation composition and slope orientation (N-E). In each site, 15 managed and 15 unmanaged circular plots (900 m²) were semi-randomly selected, where plots with more than 1% conifers were removed, for a total of 60 plots. Sites were located in Mont Kaaikop, Sainte-Lucie-des-Laurentides, Quebec (Canada) located in the sugar maple-yellow birch bioclimatic domain in temperate deciduous forest (MFFP, 2022). Soil is classified in this study area as a podzol with a sandy loam texture (Agriculture Canada, 1998; Gagné, 2016; IRDA, 2021; Sanborn et al., 2011). We studied A horizon specifically. The pH was ranging between 3.95 and 5.40. To limit bias due to changes in geographic and climatic conditions, the two sites were close

to each other (6.7 km), and all the managed plots were less than one km away from an unmanaged plot (Purahong et al., 2014) (figure s.7).

Vegetation data was collected between 6 June and 29 June 2022. The variables taken into account in this study to define the forest composition are tree species and basal area, so it includes the structure. We determined the tree diameters at breast high (DBH) > 9.1 cm for basal area measurement (m^2), the stems abundance and the species identity in the entire plot. We determined the shrubs and saplings' diameter classes (1-3, 3-5, 5-7, 7-9 cm of DBH), stems abundance and species identity in 4 micro-plots (N-S-E-O) of $30 m^2$. Abundance (cover rate) and species identity for the herbaceous were sampled in 8 micro-plots of $5 m^2$ (figure 2.1)

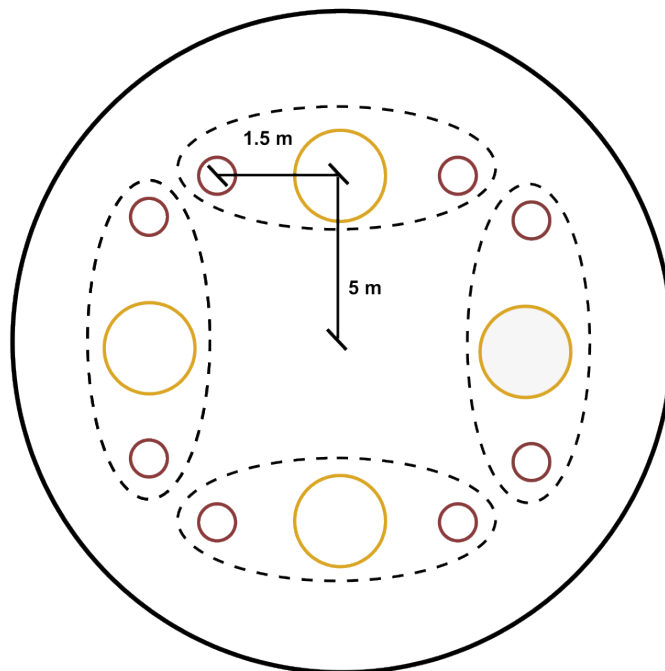


Figure 2.1 Plot illustration ($900 m^2$). Orange circles are the shrub micro-plots, which are $30 m^2$ and 5 m from the plot center. Red circles are the herbaceous micro-plots, which are $5 m^2$ and 1.5 m from shrub micro-plots centers. Dashed ellipses show from which shrub micro-plot the herbaceous plots are measured

Percentage of canopy opening was estimated using a spherical densitometer in the plot center, stoniness was estimated visually, and slope was determined with VERTEX instrument. CWD diameter and decay

class were collected in 4 linear transects of 20 meters each to obtain CWD volume (m³) (Wagner, 1968). All the data were converted to hectare (1 ha = 10 000 m²).

Soil sampling was conducted between July 11 and July 20. We collected the A horizon after carefully removing the forest floor (O_{L-F-H}). Eight soil cores were collected and mixed together to form one composite soil sample per plot. To avoid any cross-contamination, tools were rinsed with 10% Na-Hypochlorite and dried between plots. Soils were frozen (-20 °C) within 8 hours upon collection. Average thickness of horizons (O-A) was measured for each plot. At the center of each plot, an additional sample was taken to estimate the bulk density (dry soil mass per 100 cm³) of the A horizon.

2.2.2 Soil physico-chemical analyses

Gravimetric water content was determined by drying a subsample of fresh soil (10 g) at 105 °C. Bulk pH was measured by mixing 25 g of soil with 50 g of deionized water using SevenCompact pH Ion meter S220 instrument. Carbon and phosphorus concentrations were measured on a TruMac CNS analyzer (Leco, St. Joseph, MI, USA) by high-temperature combustion (1 450 °C). Total SOC was calculated from the C concentration, thickness and bulk density of horizon A (Ellert et al., 1995):

$$\text{Total SOC} = \text{conc} * \text{BD} * \text{T} * 10\,000 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} * 0.001 \text{ Mg kg}^{-1}$$

Were:

Total SOC = element mass per unit area (Mg ha⁻¹)
conc = C concentration (kg Mg⁻¹)
BD = field bulk density (Mg m⁻³)
T = thickness of soil layer (m)

2.2.3 Molecular methods and bioinformatics

Soil DNA was extracted using DNeasy PowerSoil Pro Kit (Qiagen Inc. Canada, Montreal, QC) following the manufacturer's instructions. Frozen soil was thawed 12 hours at 4 °C before nucleic acid extraction.

Fungal ITS1 fragment was PCR-amplified using the general fungal primers ITS1F (5' - CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA -3'), and ITS2 (5' -GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3') (Gardes & Bruns, 1993; White et al., 1990).

Amplicons were then employed for library preparation and sequenced using Illumina Miseq at the Génome Québec facilities (Montreal, QC, Canada).

Bioinformatic analyses were conducted in R using the package *dada2* (Callahan et al., 2016). Forward and reverse reads were first quality-filtered by removing reads with ambiguous bases or containing bases with quality scores as low as 2. We trimmed forward and reverse at 200 and 175 bases, respectively, upon visual inspection of the read quality profiles from 5 randomly selected samples in our dataset. Paired ends were then merged, after which potential chimeric sequences were removed from the dataset. We thus ended-up with a table depicting the number of reads of each exact sequence variant, or amplicon sequence variant (ASV) in each of our samples. We assigned a putative taxonomy to these sequence variants using the naive Bayesian classifier as implemented in the *assignTaxonomy* function of *dada2*, using UNITE v.9.0 (Abarenkov et al., 2010).

2.2.4 Quality control

We removed respectively ASVs with less than 10 reads, ASVs present in 2 plots or less, plots with less than 800 reads and ASVs out of the 10th quantile. Taxonomic assignment was performed with the ASVs table using the *otu_table* function, package *phyloseq*. Statistical analysis was performed on the ASVs table (1 752 ASVs) with the number of reads for each ASVs.

2.2.5 Statistical analysis

Trees by DBH were analysed with the species basal area per class (Class A = 9.1 to 19.9 DBH (cm); Class B = 20 to 29.9 DBH (cm); Class C = 30 to 39.9 DBH (cm); Class D = 40 to 49.9 DBH (cm); Class E = 50 DBH (cm) and over). We analysed trees structure with the stems' abundance and the basal area by species, shrubs with the stems' abundance by species, and herbaceous with species abundance.

The first axis of a principal component analysis (PCA) (*stats* package, function *prcomp*) was saved as a global vegetation composition index for trees by DBH, trees basal area, shrubs and herbaceous to have a single variable that includes all vegetation composition variables.

Alpha diversity was measured for trees by DBH, trees basal area, shrubs, herbaceous and fungi with *vegan* package. Species richness and Shannon index were performed with *specnumber* and *diversity* function, respectively. Species evenness index was calculated using Shannon index / log (species richness) (Oksanen,

2022). A PCA was then performed on the alpha diversity indexes for trees basal area, trees by DBH, shrubs and herbaceous where the first axe was saved for analysis as a single alpha diversity index. Beta diversity was performed with *vedgist* function using Bray method, which is another name for the Sørensen index (vegan documentation, 2022). The alpha diversity index and the beta diversity were used to analyse the biodiversity.

The shrubs and the tree by DBH were illustrated with PCAs to analyse visually the species variability between managed and unmanaged plots (*factoextra* package, function *fviz_pca*). We selected the top five of the trees by DBH to show only the ones that were varying the most, and we scaled shrubs because of the high variability in the stems' abundance.

The forest parameters were illustrated in a PCA where only the top 10 contributing variables are shown to ease visualization, and the data were scaled.

A PCA was performed on the fungal community with Hellinger transformation where the five first axes were saved for analysis as the fungal community indexes (PC1-5), which represents 70% of the fungal community. This allowed us to analyse the fungal composition without using the entire fungi matrix sequences, which contains a large proportion of the sequences that represent only a low abundance. Moreover, this dataset did not have enough taxonomic assignment to properly study the fungal guilds

For these reasons, a redundancy analysis (RDA) with backward selection (*vegan* package, function *ordistep*) was performed on the environmental variables (*vegan* package, function *rda*) influencing the fungal community. Hellinger transformation was made on the fungal community.

One-way ANOVAs (*stats* package, function *aov*) were performed to analyse correlation between partial cuts and basal areas, tree and sapling stems, *Fagus grandifolia* tree and sapling stems, canopy opening, herbaceous cover rate, SOC, soil moisture, pH, CWD, organic thickness and C/N ratio. One-way ANOVAs were also performed to analyse the correlation between pH and *Fagus grandifolia* and SOC.

Linear Mixed-Effects Models (LME) (*nlme* package, function *nlme*) were performed to analyse correlation between partial cuts and the same dependant variables from ANOVAs, with sites as random effect. ANOVAs and LME results were similar, so we treated the two sites as if they were part of the same

statistical population. A PCA of the environmental variables with sites as ellipses is shown in figure S.2 in annexe.

A general linear model (GLM) (*stats* package, function *glm*) with backward selection (*stats* package, function *step*) was performed on the forest variables (vegetation, soil and fungi) influencing the SOC. Scaled residuals were verified using *DHARMA* package, function *simulateResiduals*.

Variation partitioning (*vegan* package, function *varpart*) was performed to analyse the effect of vegetation and fungal community on SOC. This analysis combine RDA and partial RDA to divide the variation of the SOC among the vegetation and the fungal community data sets.

Environmental variables refer to tree basal area, tree and shrub stems, herbaceous cover rate, composition indexes, CWD and canopy opening, while soil variables are referring to SOC, organic thickness, pH, C/N ratio, humidity, slope and stoniness. Forest variables include all the environmental and soil variables

Rstudio (version 4.2.2) was used to perform statistical analysis. Statistical significance was declared at $P = 0.05$.

2.3 Results

2.3.1 Long term impact of management on vegetation

There were 9 different tree species in managed plots and 8 in unmanaged plots. Common tree species between managed and unmanaged plots were *Abies balsamea*, *Acer pensylvanicum*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Fagus grandifolia* and *Prunus pensylvanica*. Species found only in managed plots were *Juglans cinerea*, *Pinus glauca* and *Populus grandidentat*. Species found only in unmanaged plots were *Ostrya virginiana* and *P. glauca*. *J. cinereal* and *P. grandidentat* were not abundant. The most abundant species were *A. saccharum*, *B. alleghaniensis* and *F. grandifolia*.

For the shrub strata, managed plots had 10 species as compared to 9 for unmanaged plots. Common tree species between managed and unmanaged plots were *A. balsamea*, *A. pensylvanicum*, *A. saccharum*, *B. alleghaniensis*, *F. grandifolia* and *Viburnum alnifolium*. Species found only in managed plots were *Betula papyrifera*, *P. pensylvanica*, *Sambucus canadensis* and *J. cinerea*. Species found only in unmanaged plots

were *Corylus cornuta* and *acsp* (*Acer spicatum*). The most abundant species were *A. saccharum* and *F. grandifolia*.

For the herbaceous layer, managed plots had 40 species while unmanaged plots showed 65 species total.

Partial cuts had an effect on the tree composition index ($P = 0.050$). As shown in figure 2.2, tree basal area for managed plots was lower for *A. saccharum* ($P = 0.012$) and *B. alleghaniensis* ($P = 0.001$), but higher for *F. grandifolia* ($P < 0.01$) as compared to unmanaged plots.

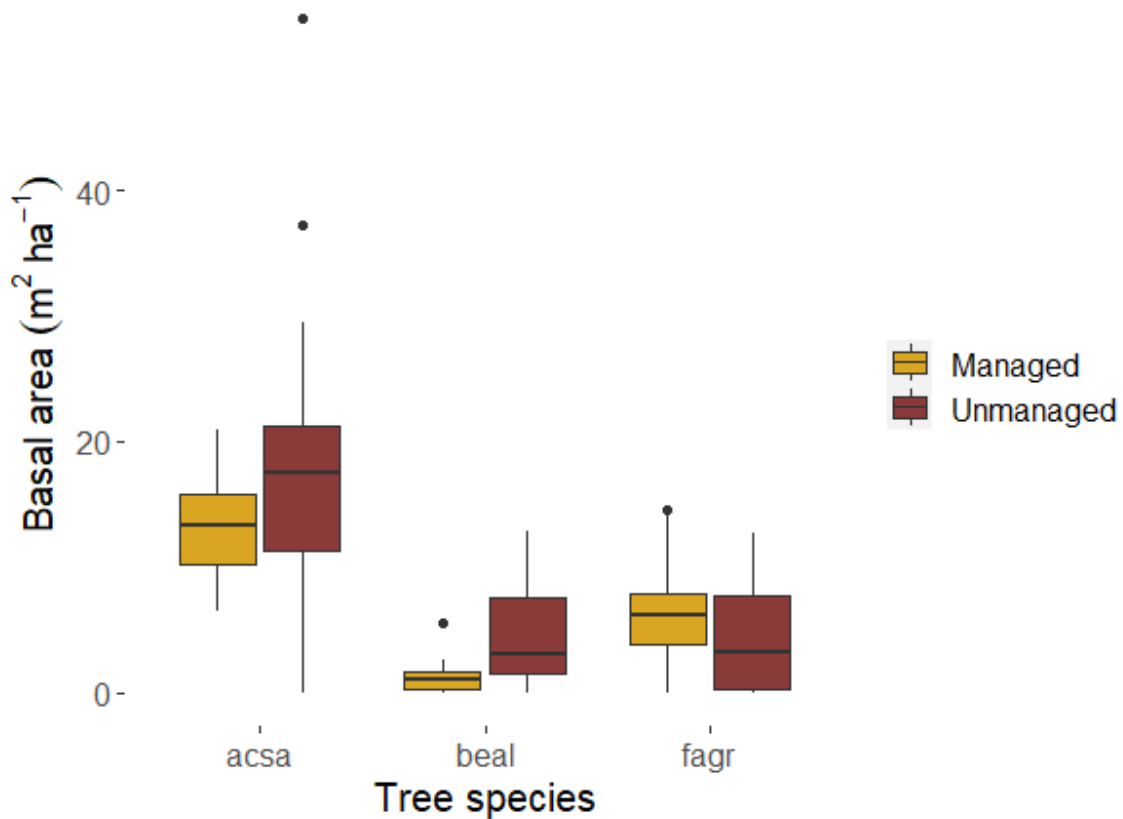


Figure 2.2 Plot basal area in managed and unmanaged forests for the more abundant species (acsa = *A. saccharum*)

As shown in the PCA (figure 2.3), tree composition is different between managed and unmanaged plots. Unmanaged plots showed a diverse but sometimes abundant regeneration in *F. grandifolia*, which was not considered invasive however (figure 2.3A).

Main differences between managed and unmanaged forests were observed i) for DBH classes over 40 cm where managed forest only have *F. grandifolia* but little to no *A. saccharum* or *B. alleghaniensis* individuals and unmanaged forests have more *A. saccharum* and *B. alleghaniensis* (figure 2.2 and 2.3B), particularly in bigger classes (D-E) (figure S.4-6), and ii) for the young mature tree class (DBH < 20 cm) where managed forests showed four times higher basal area of *F. grandifolia* and *B. alleghaniensis* as compared to unmanaged forests (figure 2.3B, S.4 and S6).

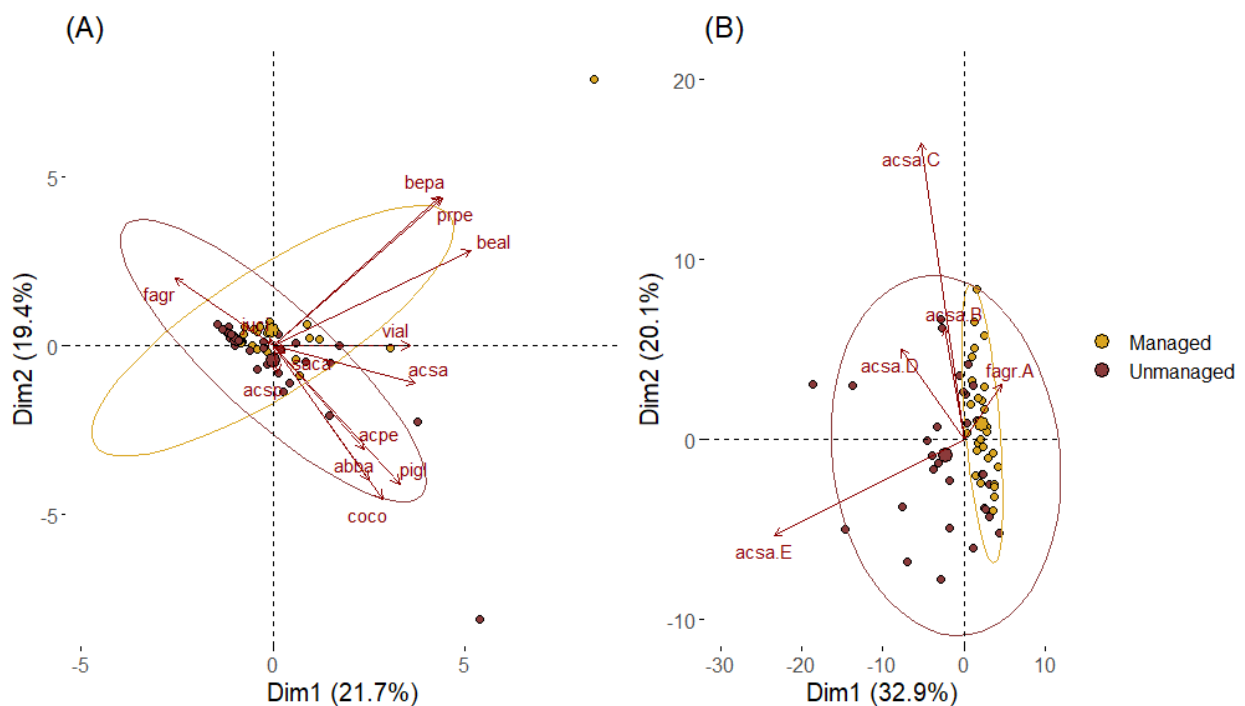


Figure 2.3 PCA of shrub composition (A) and trees by DBH classes (B) for managed and unmanaged forests. To ease visualization, data for shrub composition (A) were scaled

Alpha diversity indexes showed no significant differences in tree composition but were all different for the shrub layer. Despite low differences in the canopy, regeneration showed more stems and a higher diversity in unmanaged forest. The herbaceous shows a higher richness and a slightly lower evenness in unmanaged forest (table 2.1). The fungal community showed no differences in alpha diversity (table 2.1).

Beta diversity index was greater in unmanaged forest for trees, shrubs, herbaceous and fungi, which means the plots were more heterogeneous between each other (table 2.2).

Table 2.1 Mean values of alpha diversity indexes for vegetation composition with standard error between managed and unmanaged plots with the *P value* (significant values in bold)

Composition	Indexes	Managed	Unmanaged	<i>P value</i>
Tree	Sp richness	3.83 ± 0.27	3.47 ± 0.20	0.769
	Shannon	0.80 ± 0.05	0.71 ± 0.06	0.234
	Evenness	0.609 ± 0.03	0.585 ± 0.05	0.171
Shrub	Sp richness	2.50 ± 0.27	3.23 ± 0.31	< 0.001
	Shannon	0.42 ± 0.07	0.65 ± 0.09	< 0.001
	Evenness	0.39 ± 0.06	0.48 ± 0.06	< 0.001
Herbaceous	Sp richness	9.53 ± 0.35	14.20 ± 0.84	0.002
	Shannon	2.00 ± 0.04	2.26 ± 0.05	0.135
	Evenness	0.89 ± 0.01	0.87 ± 0.01	0.033
Fungi	Sp richness	221.33 ± 10.11	219.24 ± 11.89	0.370
	Shannon	3.96 ± 0.09	4.10 ± 0.10	0.069
	Evenness	0.74 ± 0.01	0.77 ± 0.02	0.071

Table 2.2 Mean values of beta diversity (Bray-Curtis) index for vegetation and fungal compositions between managed and unmanaged plots

Composition	Managed	Unmanaged
Tree	0.245	0.385
Shrub	0.503	0.563
Herbaceous	0.508	0.553
Fungi	0.790	0.823

2.3.2 Long term impact of management on stand characteristics and soil

Plots in managed forests showed lower tree basal area, canopy opening, herbaceous cover rate, soil moisture and pH, and higher tree stems and *Fagus grandifolia* stems. CDW was not affected by management despite lower mean values compared to unmanaged forests (table 2.3). Except for litter, unmanaged forests tend to have slightly thicker soil layers (table 2.4).

Table 2.3 Mean values and standard error for environmental variables between managed and unmanaged plots with the p-value (significant values in bold and close to being significant in italics)

Variables	Managed	Unmanaged	P value
Tree basal area (m ² ha ⁻¹)	21.09 ± 0.73	27.36 ± 1.67	0.001
Tree stems	523.67 ± 22.05	391 ± 15.35	< 0.001
Sapling stems	2 844.40 ± 296.71	3 011.07 ± 228.35	0.658
<i>F. grandifolia</i> tree stems	232.59 ± 21.70	70.74 ± 11.40	< 0.001
<i>F. grandifolia</i> sapling stems	1 556 ± 174	1 900 ± 290	0.313
Canopy opening (%)	5.82 ± 0.67	10.68 ± 0.96	< 0.001
Herbaceous cover rate (%)	33.00 ± 2.37	66.56 ± 6.50	< 0.001
Total C (Mg ha ⁻¹)	38.30 ± 4.82	41.66 ± 3.77	0.59
Soil moisture (%)	43.96 ± 4.83	56.76 ± 3.29	0.033
pH	4.50 ± 0.06	4.67 ± 0.08	<i>0.079</i>
CWD (m ³ ha ⁻¹)	54.74 ± 6.44	65.05 ± 10.12	0.393
Organic thickness (cm)	5.41 ± 0.28	5.81 ± 0.18	0.235
C/N ratio	15.05 ± 0.54	15.57 ± 0.49	0.477

Table 2.4 Mean values and standard error for thickness of the first 4 soil horizons (cm): litter (L), humus (H), organic (O) and topsoil (A) between managed and unmanaged plots with the p-value (significant values in bold)

Soil layer (cm)	Managed	Unmanaged	P value
L	2.01 ± 0.14	1.52 ± 0.08	0.003
H	3.40 ± 0.22	4.29 ± 0.15	< 0.001
O (L+H)	5.41 ± 0.28	5.81 ± 0.18	0.235
A	9.15 ± 0.65	10.51 ± 0.82	0.199

2.3.3 Effect of forest variables on fungal community

In the fungal community, 1 752 ASVs were conserved after filtering for low-abundance and chimeras. Of these, 1 292 were non-identified (only to fungi kingdom), 1 692 were assigned to phylum level, 1 059 to class level and 1 038 to order level or lower. There were 1 614 ASVs for managed plots and 1 624 ASVs for unmanaged plots. A small number of abundant fungal species and a large number of less abundant species were measured. In fact, around 50 ASVs (15% ASVs) account for 75% of total ASVs abundance. Moreover, a large proportion of assigned fungi sequences (i.e., 50% of the rarest ASVs) constituted 5% of total ASVs abundance. Only 20% of the fungal taxonomy was assigned and there were no arbuscular nor ericoid mycorrhizae in the database, so fungal community analysis was performed on ASVs instead of fungal guilds. Because 51 plots remained after filtering the fungal community, only these plots were used for fungal analysis.

RDA ($R^2 = 0.53$, $P = 0.001$) proposed that the fungal community was influenced by tree composition ($P = 0.001$), organic thickness ($P = 0.011$), pH ($P = 0.001$) and C/N ratio ($P = 0.001$) (figure S.3).

2.3.4 Effect of forest variables on SOC

Tree stems and tree composition tended to be more important in the distribution of SOC in managed forest, while pH and herbaceous layer seemed to be pulled toward unmanaged forest (figure 2.4).

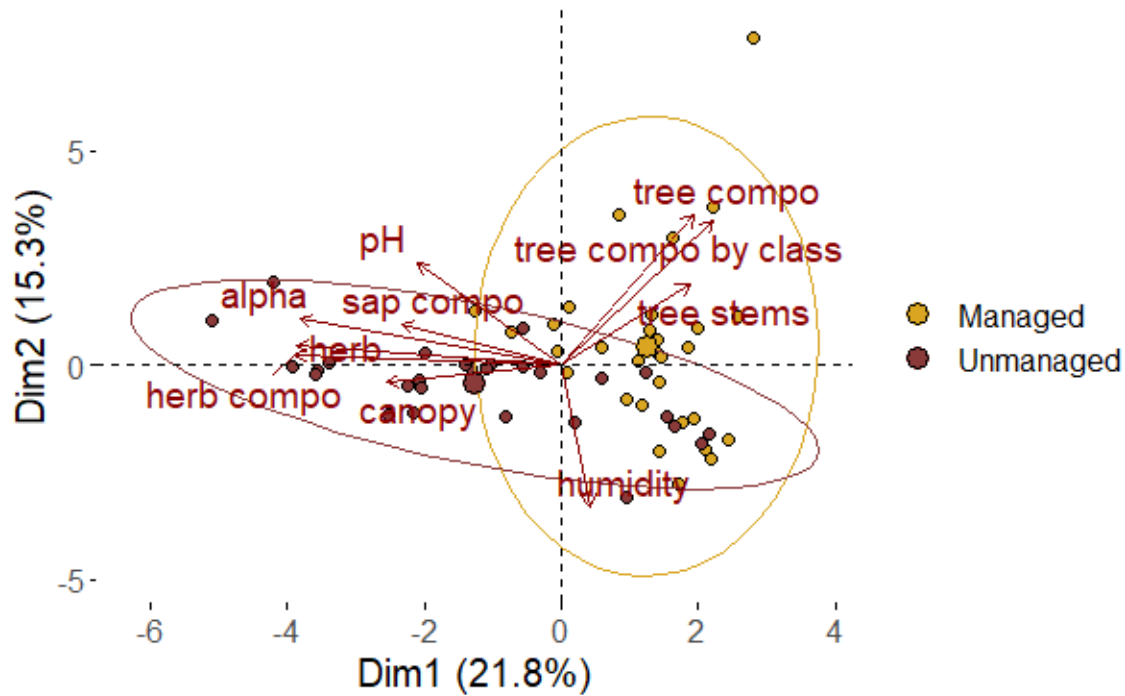


Figure 2.4 PCA of the environmental variables. Only the top 10 contributing variables are shown, and the data are scaled

In our studied sites, we found a negative correlation ($R^2 = 0.135$, $P = 0.004$) between *F. grandifolia* and pH (figure S.1), and a positive correlation between pH ($R^2 = 0.374$, $P < 0.001$) and SOC in the mineral horizon (figure 2.5).

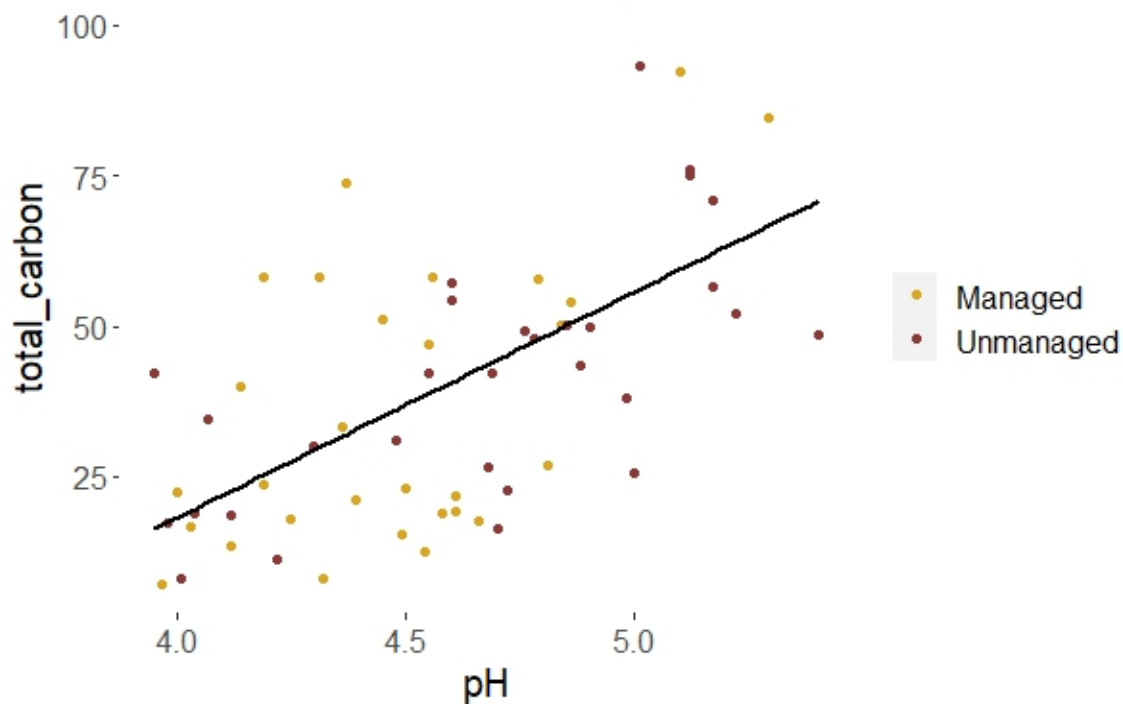


Figure 2.5 Correlation between pH and SOC ($R^2 = 0.375$, $P < 0.001$)

GLM ($R^2 = 0.644$, $P = 0.001$) shows that tree composition ($P = 0.036$), shrub composition ($P = 0.001$), organic thickness ($P = 0.011$), pH ($P < 0.001$), fungi PC1 ($P = 0.015$), fungi PC3 ($P = 0.021$) and PC4 ($P = 0.041$) significantly influences SOC.

According to the variation partitioning, environmental variables explain a lot of the variation in SOC. The environment alone explains 45.2% ($P = 0.005$) of the variation in SOC, while fungal community explains 15.2% ($P = 0.032$). Moreover, 57.2% of the variation was not explained by the variables we included in the model.

2.4 Discussion

2.4.1 Long-term impact of management

Even after 30 years, low intensity harvesting shows significant differences in multiple stand characteristics and soil variables as compared to closeby unmanaged stands. Management showed lower tree basal area, canopy opening, soil moisture, pH ($P = 0.079$), herbaceous diversity and cover rate, and increased tree

stem density, and *Fagus grandifolia* succession. Surprisingly, despite being lower, CWD was not significantly different with management as it was reported in other studies (Angers et al., 2005; McGee et al., 2007; Vanderwel et al., 2008). The principal hypothesis that partial cuts influences C through fungal community is, however, not confirmed in this study.

2.4.1.1 Differences in vegetation and fungi composition

Except for the canopy layer, species richness differed between managed and unmanaged plots. More importantly, we observed a gradient of impacts on vegetation diversity where evenness, and heterogeneity are increasingly altered as we look from the canopy to the forest floor. Indeed, the herbaceous layer was the most different, confirming that partial cuts can lead to important and long-lasting reduction and homogenisation in herbaceous biodiversity as observed in other studies (Jaeger et al., 2022; Roy et al., 2021). The shrub layer showed higher diversity and evenness in unmanaged plots, suggesting that succession will probably continue to evolve toward more different canopy composition in the future. Nevertheless, 30 years after treatment, canopy divergence between managed and unmanaged forests mainly lies on differences in abundance of some species in particular DHP classes. All together, these results concur with other studies that generally reported a higher diversity and variability of species abundance in unmanaged plots (Angers et al., 2005; Lafond et al., 2015, Jaeger et al., 2022; Roy et al., 2021). Fungal community Shannon and Evenness indexes differed (at $P = 0.1$) between managed and unmanaged forests with unmanaged forest showing more balanced diversity (i.e. lower occurrences of the dominance of one species), as seen in the current state of knowledge of Tomao et al., (2020). Beta diversity for fungal compositions was also higher in unmanaged forests, which means that, as for vegetation, there is a higher spatial species heterogeneity for fungi in unmanaged forests. These impacts on biodiversity related to partial cuts can come from numerous factors, such as canopy closure as seen in our results.

Regular canopy opening and biggest tree removal homogenizes the light environment and forest structure, which can reduce environmental variability (Roy et al. 2021). Perturbations synchronization brings all the stands back to the same stage and therefore places all the plots (after 30 years in our study) after the stem exclusion phase (young mature and poor regeneration) which reduces the light available for regeneration and herbaceous plants. Soil disturbance by machinery affects sensitive plants but can stimulate pioneer plants.

Despite less different, tree composition in managed forests differed in 3 important ways as compared to unmanaged forests. First, managed forest showed lower proportions of *A. saccharum* and *B. alleghaniensis*, but higher proportions of *F. grandifolia*. Second, managed forests showed very low to no individuals in the 2 bigger DBH classes for all 3 dominant species. Finally, the higher proportion in *F. grandifolia* in the canopy of managed forest was related to a particularly high recruitment of this species in the young mature tree DBH class. These composition changes can be directly related to the partial cuts that occurred 30 years ago. Indeed, such partial cut preferentially harvested bigger individuals of the 2 economically important species while not harvesting the low commercial value species *F. grandifolia*. Furthermore, as shown by the large proportion of *F. grandifolia* in the sapling stage of some plots of unmanaged forests, this region is undoubtedly affected by the phenomenon of *F. grandifolia* invasion in the understory, as it is observed in numerous *A. saccharum* dominated stands in the northeastern deciduous forest of North America (Duchesne et al., 2005; Nolet et al., 2008). However, it is now well known that partial cuts can enhance the recruitment of *F. grandifolia* (Bose et al., 2017; Duchesne et al., 2013; Pothier & Prévost, 2002; Roy & Nolet, 2018) and 30 years after treatment, *F. grandifolia* did dominate the young tree strata in many plots of managed forests, compared to a higher abundance of *F. grandifolia* saplings in unmanaged plots. Such change in canopy composition may appear trivial but *F. grandifolia* can be considered as an engineering species in these types of forests, since it can alter herbaceous diversity (Roy et al 2021), soil properties (Duchesne et al., 2005) and other tree regeneration (Nyland et al., 2006).

2.4.2 Variables governing fungal community

In our sites, we found that fungal community was shaped mostly by the soil, followed by the vegetation. Variables influencing significantly the fungal community are tree composition, organic thickness, pH and C/N ratio. Tree composition and pH seems altered by partial cuts, as seen in other studies (Paillet et al., 2010; Tremblay et al., 2009). Thus, the biodiversity differences and abundance repartition for the fungal community between managed and unmanaged forests could come from tree composition and pH alteration. In their study, Clemmensen et al. (2015) found clear differences between fungal communities within a wide range of disturbances, including fires. Here, with a more modest ecological gradient between our managed and unmanaged forests, we observe a similar discrepancy between communities that may be due to environment differences induces by partial cuts.

Eighty percent of the fungal database was unidentified. Although differences in fungal biodiversity can be seen, it is difficult to conclude on a direct effect on the C transfer function in soil.

2.4.3 How fungal community influence SOC

The fungal community is notably modified by pH and tree composition which may result from partial cuts. We were able to see that the fungal community has a role to play in C sequestration, although our knowledge was too limited to delve further into the underlying mechanisms. Fungal guilds must be considered to understand the underlying mechanisms.

2.4.4 Variables forming SOC

Results show that SOC is mostly shaped by the environment, followed by the fungal community. Among the most important environmental variables we found trees and shrubs composition, organic thickness and pH (Devi, 2021; Van Straaten et al., 2023). Except for organic thickness, all these variables are modified by partial cuts, which could explain the light SOC reduction of 8% in managed forests.

2.4.4.1 *Fagus grandifolia* repercussions

As living in association with ECM, *F. grandifolia* can, on the one hand, promote C stabilization in the particular fraction. On the other hand, *F. grandifolia* is detrimental for the SOC because of his i) recalcitrant litter, his ii) acidifying effect and his iii) unhealthy state:

i) Its recalcitrant litter slows its decomposition, which will increase litter thickness but lower C accumulation in deeper layers. Furthermore, in litter, SAP predominate, while ECM are almost absent (Carteron et al., 2021)

ii) Its acid litter acidifies soils (Ouimet & Duchesne, 2005). Lower pH is correlated with lower SOC in A horizon, because a part is stabilized in the litter, while another percolates in the B horizon

iii) Beech bark disease attacks mature trees of this species (Roy & Nolet, 2018). Diseases trees have probably less C to offer to ECM, limiting C transfer to the ground compared to young and healthy individuals

For these reasons, we tend to think that *F. grandifolia* has a negative effect on SOC sequestration. The higher proportions of *F. grandifolia* in managed forest compared to unmanaged forest is related to a lower pH and SOC in our results.

The canopy closure occurring now, 30 years after management, dramatically reduced shrub stems abundance, which may impacted SOC through a reduction of C transferred to mycorrhizae by this vegetation strata. Unmanaged forests also have a higher abundance of *F. grandifolia* saplings, which forms associations with ECM known as C sequesterators which may help since the impact of *F. grandifolia* litter didn't trigger before they reach and "dominate" the canopy. Since partial cuts accelerated *F. grandifolia* succession, the negative impact of this species on soil did occur in these stands which are experiencing soil acidification and slowing C degradation and C transfer toward the deeper mineral soil layer.

2.4.5 Conclusion

2.4.5.1 Species selection in partial cuts

Even after 30 years, partial cuts still affect multiple forest variables aboveground and belowground which might have an impact on SOC stabilization. Lower layer vegetation diversity was importantly altered by management but with little consequences on soils properties and on SOC accumulation in mineral layers. However, tree biodiversity and structure were modified by management, which has accelerated *F. grandifolia* succession. When in canopy, and despite its ECM association for C sequestration, this species brings soil acidification, regeneration diversity and density losses and stagnation of C in the litter layer. Moreover, through its abundant and recalcitrant litter, *F. grandifolia* reshapes soil physico-chemistry, and thus reduces SOC accumulation in deeper soil horizons. As C accumulation in litter is less durable, because more susceptible to return in the atmosphere due to forest perturbations such as cuttings or wildfires, maintaining a higher tree diversity and structure to maintain the transfer of C deeper into the soil is crucial. Finally, a small decrease of 8% SOC in A horizon in managed forest may become significant with the occurrence of the next rotations which are scheduled around 25-30 years while forest have obviously not yet recovered all their characteristics as compared to unmanaged forests. More studies need to be done in other environmental conditions to discern if analogous patterns emerge.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette étude était de comparer les stocks de C des parcelles de forêts non aménagées et aménagées par la coupe partielle il y a 30 ans, ainsi d'étudier le mécanisme de transfert de C vers les couches minérales, plus profondes et plus durables pour la séquestration de C.

Bien qu'on ait déjà étudié l'impact à court terme des coupes forestières sur le COS, peu ou pas d'études ont analysé cet impact à long terme et ces mécanismes, encore moins en forêt décidue. De plus, les études se sont focalisées sur la séquestration de C dans l'horizon organique et moins sur les horizons sous-jacents, qui peuvent toutefois contenir de fortes quantités de C. Dans cette étude, un regard particulier était aussi porté vers la communauté fongique vue son importance reconnue dans les processus de minéralisation du C.

Cette étude amène de nouvelles connaissances sur l'impact de l'aménagement forestier à long terme sur le COS de l'horizon A et ses mécanismes. Nous avons été en mesure de constater que la communauté fongique a un rôle à jouer dans la séquestration de C, malgré que nos connaissances sur les espèces de champignons, et particulièrement sur leur rôle dans l'écosystème, étaient trop limitées pour approfondir sur les mécanismes sous-jacents. Bien que nous nous attendions à ce que ce soit majoritairement les champignons qui façonnent le COS, la séquestration semble passer davantage par d'autres mécanismes associés aux propriétés des sols et de ce qui peut les influencer. Les forêts à l'étude étaient composées principalement de *A. saccharum*, *B. alleghaniensis* et *F. grandifolia*. La coupe forestière, il y a 30 ans, a accéléré la régénération de *F. grandifolia*, qui sont aujourd'hui de jeunes arbres adultes comparativement aux forêts non aménagées où l'abondance de cette espèce est moins fréquente et encore cantonnée au stade de gaules. Une fois dans la canopée, cette essence est connue pour acidifier les sols, altérer l'abondance et la diversité des herbacés et changer la composition forestière. Par sa litière abondante et récalcitrante, cette espèce remodèle la physico-chimie du sol et réduit ainsi l'accumulation de C dans l'horizon A. Puisque l'accumulation de C dans la litière est plus susceptible aux perturbations, comme les feux de forêt, une attention particulière doit être mise sur ce qui peut bloquer les flux de C entre les réservoirs et le maintenir en surface. La modeste diminution de 8% du COS 30 ans après l'aménagement forestier pourrait augmenter de façon significative avec la récurrence des coupes partielles sur le même territoire.

Cette étude ayant été réalisée dans un type de peuplement, constitué majoritairement d' *A. saccharum*, *F. grandifolia* et *B. alleghaniensis*, et dans une zone géographique particulière, il est difficile d'extrapoler les résultats dans d'autres écosystèmes. De ce fait, des études similaires doivent être effectuées dans divers écosystèmes pour observer si des patrons analogues se dessinent.

Certaines thématiques doivent être explorées plus en profondeur pour améliorer notre compréhension de l'effet de l'aménagement forestier sur le transfert de C dans l'horizon minéral à travers les champignons. Plusieurs variables, comme la composition forestière, la communauté fongique, le type de sol et ses caractéristiques façonnent les réservoirs de COS. Les racines des arbres et leur type d'association ne vont pas nécessairement modifier la quantité de COS, mais plutôt la qualité en modifiant la chimie du C associé aux minéraux (Neurath et al., 2021). Les arbres associés aux MA séquestrent davantage de C dans la fraction minérale, tandis que les arbres associés aux ECM contribuent davantage à la fraction particulaire. La fraction minérale tend à se saturer rapidement, particulièrement dans les forêts à dominance ECM, tandis que la fraction particulaire est plus vulnérable aux perturbations, mais peut potentiellement s'accumuler indéfiniment si l'environnement est stable (Cotrufo et al., 2019). Les perturbations causées par l'aménagement forestier pourraient avoir un effet négatif sur la persistance de la fraction particulaire (Cotrufo et al., 2019).

Les stratégies mycorhiziennes vont elle aussi façonner le COS, il est donc essentiel d'intégrer les guildes fongiques dans les études sur le sujet. Les MA peuvent accélérer la minéralisation du C en favorisant la dégradation de matière organique récalcitrante par les SAP (Paterson et al., 2016), mais leurs hyphes pourraient stabiliser le C organique dans le sol (Zhu & Miller, 2003). Les ECM ralentissent généralement la décomposition par les SAP (Fernandez & Kennedy, 2016; Gadgil et al., 1971). La quantité et la qualité des hyphes des ECM leur donne le potentiel de séquestrer plus de C que les MA (Cotrufo et al., 2019; Fernandez & Kennedy, 2016; Phillips et al., 2013).

Pour finir, la profondeur du sol agit considérablement sur la répartition des guildes fongiques et le COS. Les forêts associées aux MA séquestrent davantage de C en profondeur, tandis que la séquestration de C dans les forêts associées aux ECM est plus importante dans les horizons superficiels du sol (Craig et al., 2018). Par conséquent, il est nécessaire de considérer ces différentes variables pour avoir un portrait plus complet sur le COS.

ANNEXE A

CORRELATION BETWEEN PROPORTION OF *F. GRANDIFOLIA* IN CANOPY AND PH

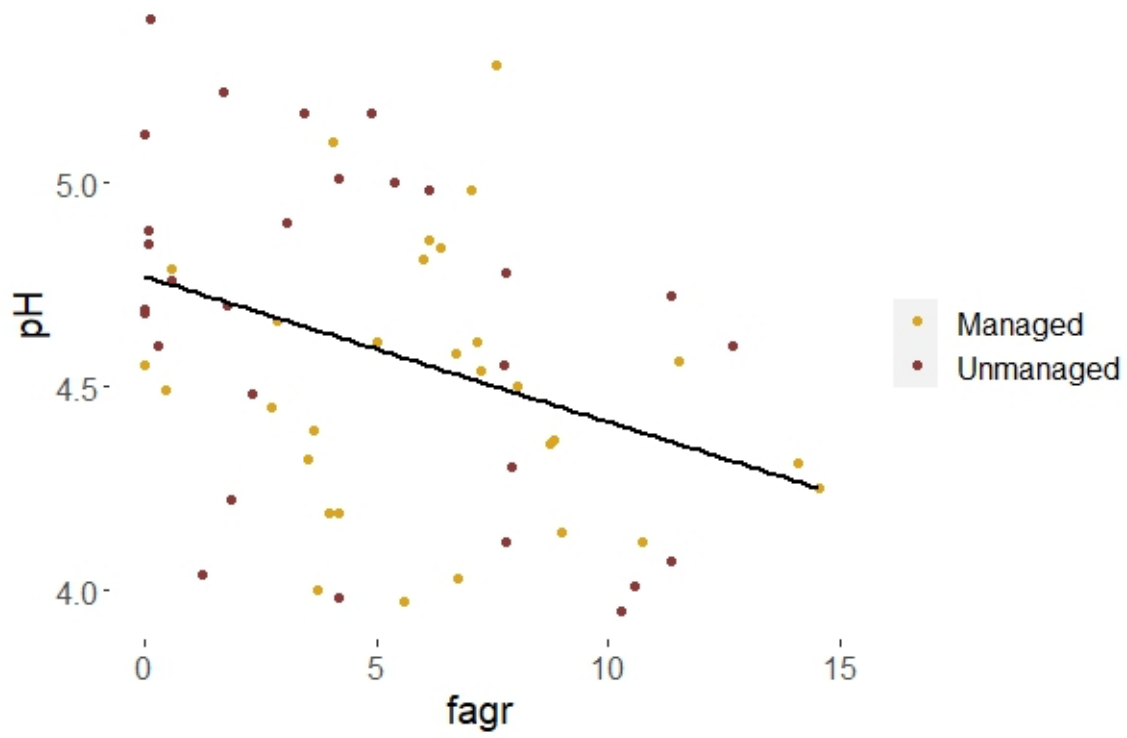


Figure S.1 Correlation between *F. grandifolia* (fagr) and pH ($R^2 = 0.135$, $P = 0.004$)

ANNEXE B

PCA OF ENVIRONMENTAL VARIABLES WITH SITES A AND B AS ELLIPSES

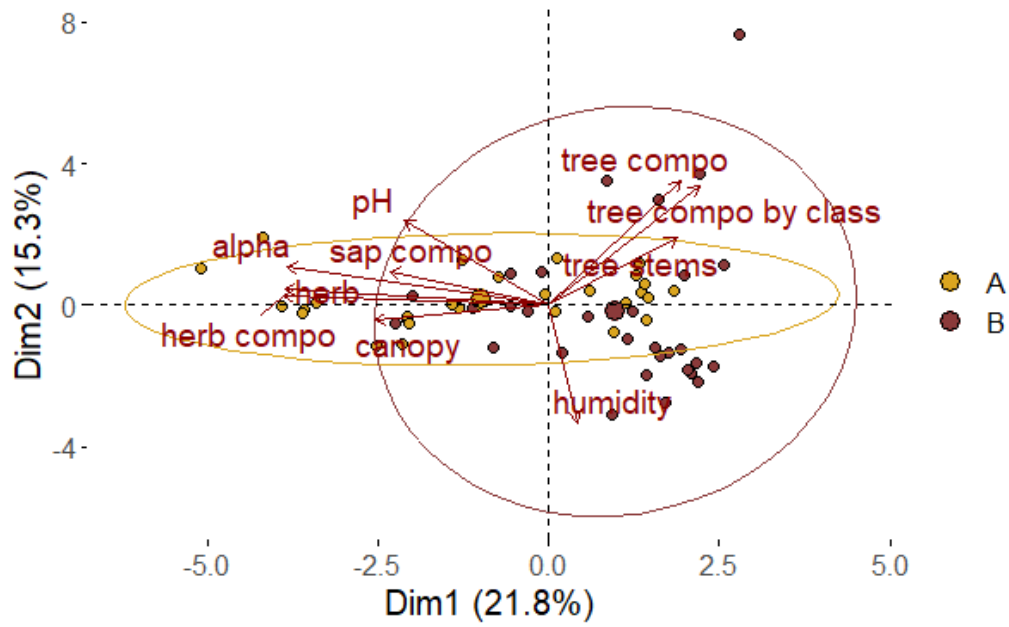


Figure S.2 PCA of environmental variables with sites A and B as ellipses

ANNEXE C

RDA OF THE ENVIRONMENTAL DATA INFLUENCING FUNGAL COMMUNITY

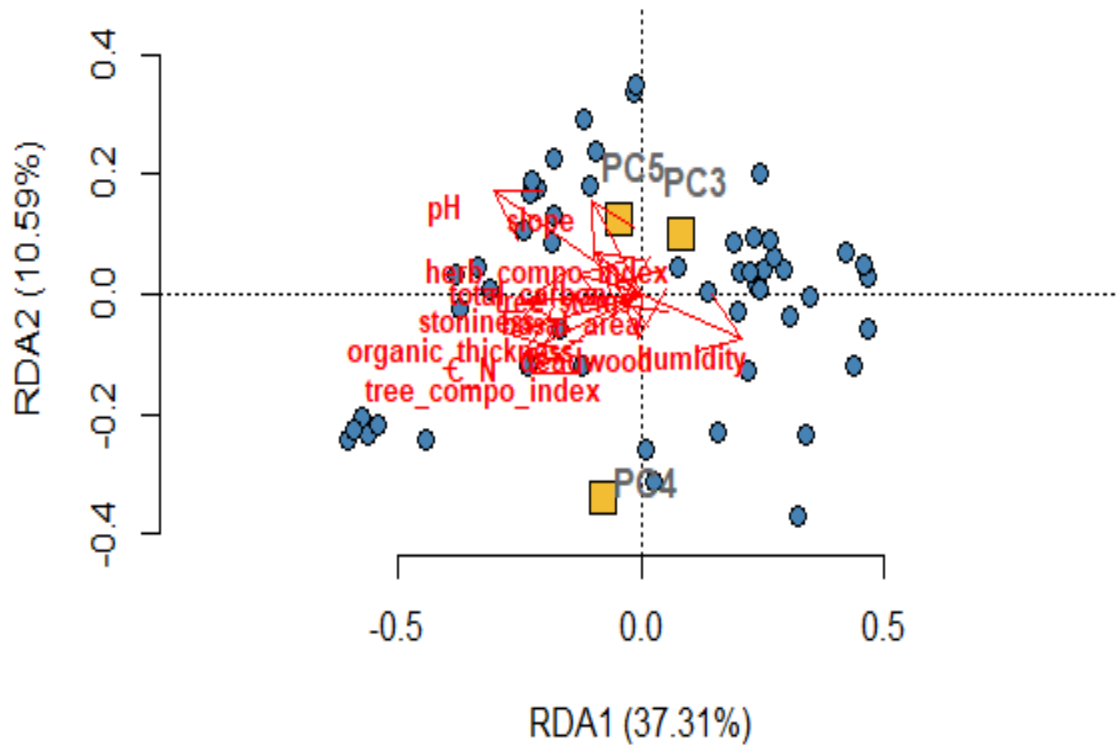


Figure S.3 RDA of the environmental data influencing fungal community (yellow squares)

ANNEXE D

BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR *F. GRANDIFOLIA* DBH CLASSES

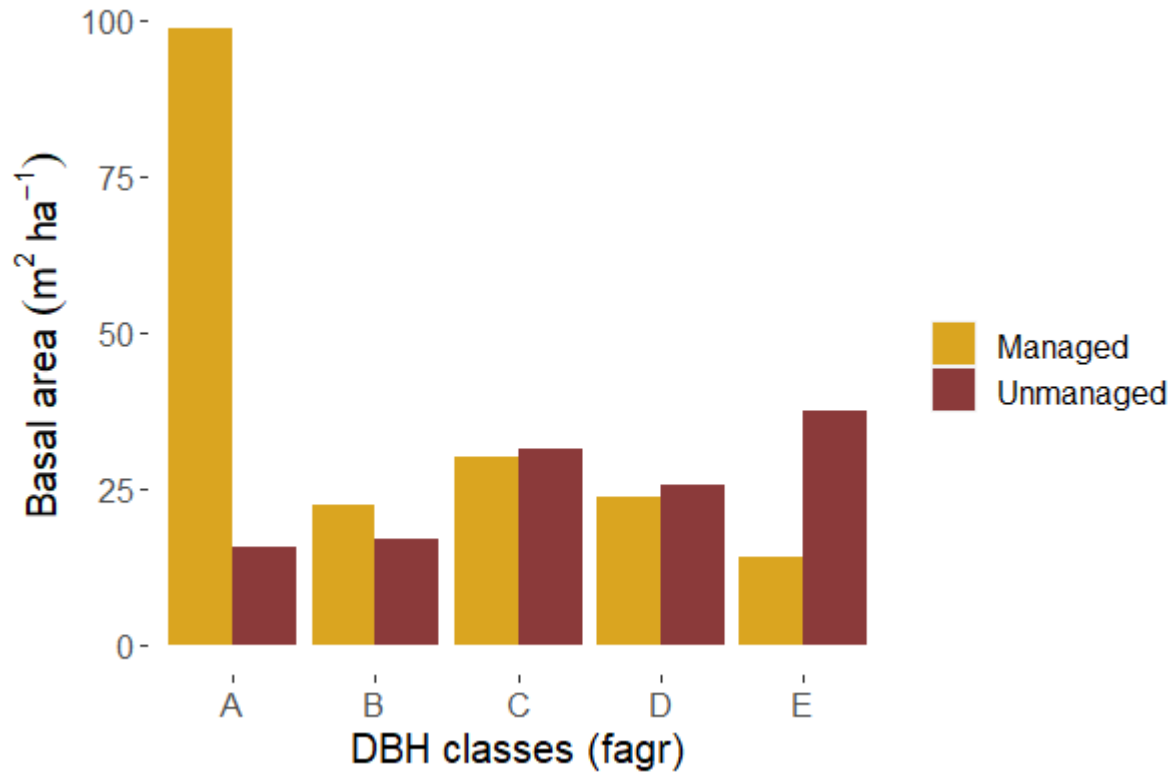


Figure S.4 Basal area (m^2ha^{-1}) for *F. grandifolia* (fagr) DBH classes (Class A = 9.1 to 19.9 DBH (cm); Class B = 20 to 29.9 DBH (cm); Class C = 30 to 39.9 DBH (cm); Class D = 40 to 49.9 DBH (cm); Class E = 50 DBH (cm) and over)

ANNEXE E

BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR *A. SACCHARUM* DBH CLASSES

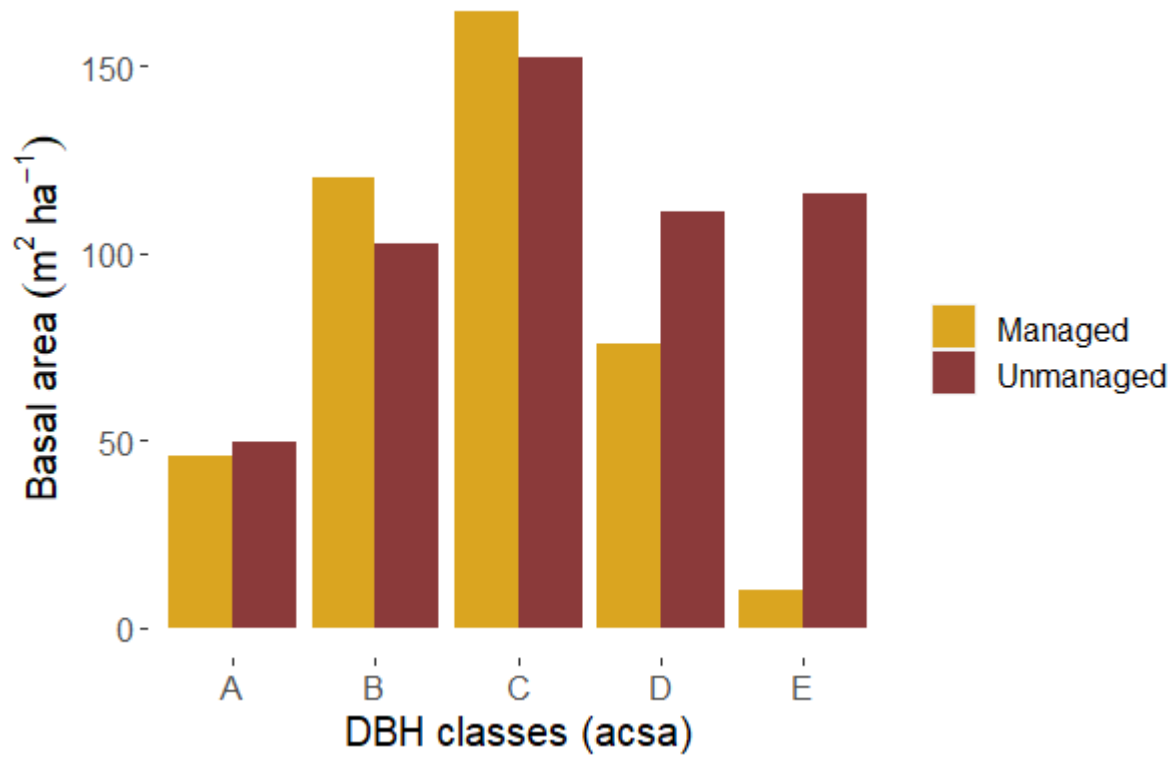


Figure S.5 Basal area ($m^2 ha^{-1}$) for *A. saccharum* (acsa) DBH classes (Class A = 9.1 to 19.9 DBH (cm); Class B = 20 to 29.9 DBH (cm); Class C = 30 to 39.9 DBH (cm); Class D = 40 to 49.9 DBH (cm); Class E = 50 DBH (cm) and over)

ANNEXE F

BASAL AREA (M^2HA^{-1}) FOR *B. ALLEGHANIENSIS* DBH CLASSES

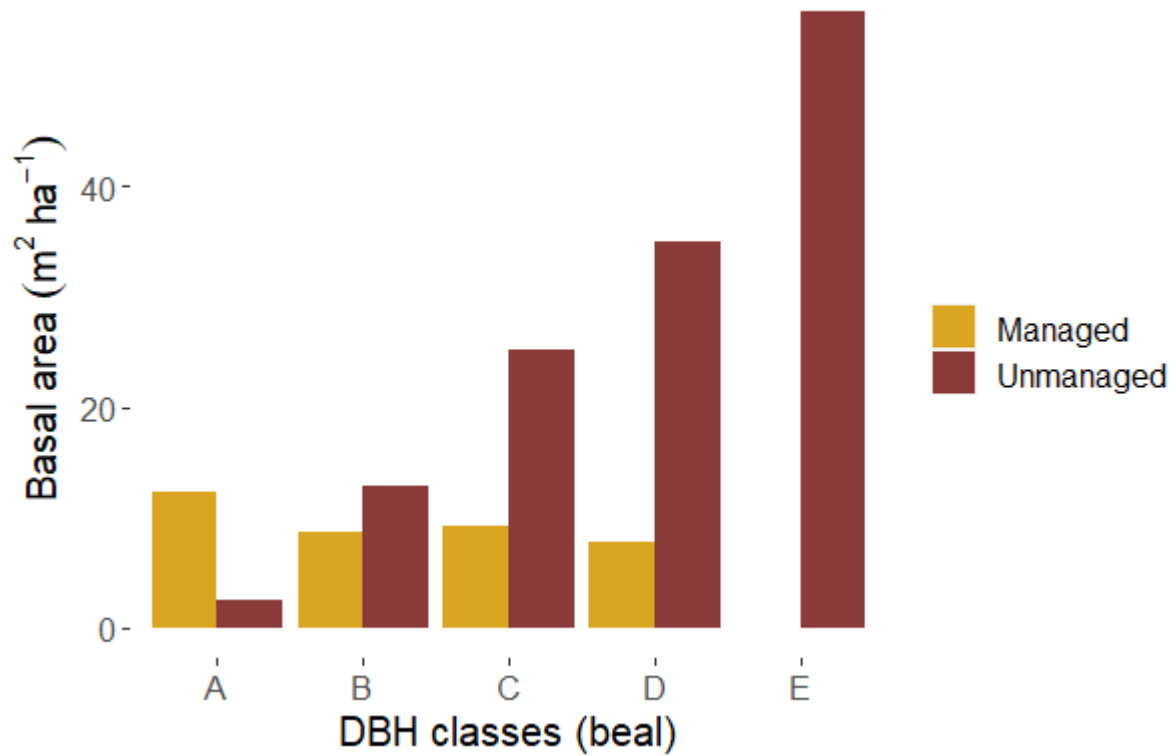


Figure S.6 Basal area (m^2ha^{-1}) for *B. alleghaniensis* (beal) DBH classes (Class A = 9.1 to 19.9 DBH (cm); Class B = 20 to 29.9 DBH (cm); Class C = 30 to 39.9 DBH (cm); Class D = 40 to 49.9 DBH (cm); Class E = 50 DBH (cm) and over)

ANNEXE G

MAP OF THE 2 SITES (60 PLOTS) AT MONT KAAIKOP, SAINTE-LUCIE-DES-LAURENTIDES



Figure S.7 Map of the 2 sites in which each have 15 managed and 15 unmanaged plots

BIBLIOGRAPHIE

- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K. H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., Høiland, K., Kjølner, R., Larsson, E., Pennanen, T., Sen, R., Taylor, A. F. S., Tedersoo, L., Ursing, B. M., Vrålstad, T., Liimatainen, K., Peintner, U., & Kõljalg, U. (2010). The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytologist*, *186*(2), 281–285.
<https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2009.03160.X>
- A'Bear, A. D., Jones, T. H., Kandeler, E., & Boddy, L. (2014). Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, *70*, 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.017>
- Achat, D. L., Fortin, M., Landmann, G., Ringeval, B., & Augusto, L. (2015). Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports*, *5*. <https://doi.org/10.1038/srep15991>
- Agriculture Canada. (1998). The Canadian system of soil classification. 2nd ed. *Agriculture Canada Expert Committee on Soil Survey*, *2*(1646), 1–164.
- Agriculture Victoria. (2022). *Soils and carbon for reduced emissions | Understanding carbon and emissions | Climate and weather*. <https://agriculture.vic.gov.au/climate-and-weather/understanding-carbon-and-emissions/soils-and-carbon-for-reduced-emissions>
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M., & Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, *217*(2–3), 275–293.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2005.06.008>
- Angst, G., Mueller, K. E., Castellano, M. J., Vogel, C., Wiesmeier, M., & Mueller, C. W. (2023). Unlocking complex soil systems as carbon sinks: multi-pool management as the key. *Nature Communications* *2023 14:1*, *14*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38700-5>
- Anthony, M. A., Crowther, T. W., van der Linde, S., Suz, L. M., Bidartondo, M. I., Cox, F., Schaub, M., Rautio, P., Ferretti, M., Vesterdal, L., De Vos, B., Dettwiler, M., Eickenscheidt, N., Schmitz, A.,

- Meesenburg, H., Andreae, H., Jacob, F., Dietrich, H. P., Waldner, P., ... Averill, C. (2022). Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe. *The ISME Journal* 2021 16:5, 16(5), 1327–1336. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-01159-7>
- Arevalo, C. B. M., Bhatti, J. S., Chang, S. X., & Sidders, D. (2009). Ecosystem carbon stocks and distribution under different land-uses in north central Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1776–1785. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.01.034>
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., & Rothe, A. (2002). ²L. Augusto et al. *Impact of tree species on soil fertility Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility.* <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>
- Averill, C., & Hawkes, C. V. (2016). Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters*, 19(8), 937–947. <https://doi.org/10.1111/ele.12631>
- Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B. L., Simpson, R. T., Steinweg, J. M., Wallenstein, M. D., Mellor, N., Parton, W. J., Moore, J. C., & Wall, D. H. (2009). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(3), 606–610. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2008.12.022>
- Ballard, T. M. (2000). Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133(1–2), 37–42. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00296-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00296-0)
- Basile-Doelsch, I., Balesdent, J., & Pellerin, S. (2020). Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences*, 17(21), 5223–5242. <https://doi.org/10.5194/BG-17-5223-2020>
- Bässler, C., Müller, J., Dziöck, F., & Brandl, R. (2010). Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology*, 98(4), 822–832. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2745.2010.01669.X>
- Bodner, G., Leitner, D., & Kaul, H. P. (2014). Coarse and fine root plants affect pore size distributions differently. *Plant and Soil*, 380(1), 133. <https://doi.org/10.1007/S11104-014-2079-8>

- Bose, A. K., Weiskittel, A., & Wagner, R. G. (2017). Occurrence, pattern of change, and factors associated with American beech-dominance in stands of the northeastern USA forest. *Forest Ecology and Management*, 392, 202–212. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.003>
- Brundrett. (1991). Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21(C), 171–313. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/NPH.14976>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A., & Holmes, S. P. (2016). DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13(7), 581–583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Carteron, A. (2020). *La dominance mycorrhizienne en tant que facteur local déterminant des processus écologiques forestiers*. <https://papyrus.bib.umontreal.ca/xmlui/handle/1866/25266>
- Carteron, A., Beigas, M., Joly, S., Turner, B. L., & Laliberté, E. (2021). Temperate Forests Dominated by Arbuscular or Ectomycorrhizal Fungi Are Characterized by Strong Shifts from Saprotrophic to Mycorrhizal Fungi with Increasing Soil Depth. *Microbial Ecology* 2020 82:2, 82(2), 377–390. <https://doi.org/10.1007/S00248-020-01540-7>
- Chazdon, R. L., & Fetcher, N. (1984). Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 72(2), 553. <https://doi.org/10.2307/2260066>
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science (New York, N.Y.)*, 339(6127), 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1231923>
- Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 205(4), 1525–1536. <https://doi.org/10.1111/nph.13208>

Coleman, D. C., Callaham, M. A., & Crossley Jr., D. A. (2017). *Fundamentals of Soil Ecology - David C. Coleman, Mac A. Callaham, D. A. Crossley Jr.* - Google Livres.

<https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=tgRQCwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Coleman+et+al.,+2017+fundamentals+of+soil+ecology&ots=OpMBgUPnwM&sig=qXFHcoqvpe0V92VPe342XhQu67c#v=onepage&q=Coleman%20et%20al.%2C%202017%20fundamentals%20of%20soil%20ecology&f=false>

College of Agricultural Sciences. (2023). *How Forests Store Carbon*. <https://extension.psu.edu/how-forests-store-carbon>

Cornelissen, J., Aerts, R., Cerabolini, B., Oecologia, M. W.-, & 2001, undefined. (2001). Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Springer*.

<https://doi.org/10.1007/s004420100752>

Cotrufo, M. F., & Lavellee, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. In *Advances in Agronomy* (Vol. 172). <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2021.11.002>

Cotrufo, M. F., Ranalli, M. G., Haddix, M. L., Six, J., & Lugato, E. (2019). Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience* 2019 12:12, 12(12), 989–994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>

Craig, M. E., Turner, B. L., Liang, C., Clay, K., Johnson, D. J., & Phillips, R. P. (2018). Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil organic matter. *Global Change Biology*, 24(8), 3317–3330. <https://doi.org/10.1111/GCB.14132>

Devi, A. S. (2021). Influence of trees and associated variables on soil organic carbon: a review. *Journal of Ecology and Environment*, 45(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/S41610-021-00180-3/TABLES/4>

Dighton, J., fungi, P. M.-D. biology of higher, & 1985, undefined. (1985). Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *Books.Google.Com*.

<https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=vYeZVwpb8t4C&oi=fnd&pg=PA117&ots=J5oS4L9cQD&sig=YLU38ao-ok58hzn7-d6ybewxmTQ>

- Duchesne, L., Moore, J.-D., & Ouimet, R. (2013). Partitioning the Effect of Release and Liming on Growth of Sugar Maple and American Beech Saplings. *Northern Journal of Applied Forestry*, 30(1), 28–36. <https://doi.org/10.5849/njaf.12-012>
- Duchesne, L., Ouimet, R., Moore, J. D., & Paquin, R. (2005). Changes in structure and composition of maple–beech stands following sugar maple decline in Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 208(1–3), 223–236. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2004.12.003>
- Ellert, B. H., Bettany, J. R., & And Bettany, B. H. (1995). *Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes*. files/773/full-text.pdf
- Elliot, W. J., Page-Dumroese, D., & Robichaud, P. R. (1999). The Effects of Forest Management on Erosion and Soil Productivity. In R. Lal (Ed.), *Soil Quality and Soil Erosion* (1st ed., pp. 195–208). CRC Press. <https://www.taylorfrancis.com/books/9781351415736/chapters/10.1201/9780203739266-12>
- Farrar, J. F., & Jones, D. L. (2000). The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 147(1), 43–53. <https://doi.org/10.1046/J.1469-8137.2000.00688.X>
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2016). Revisiting the “Gadgil effect”: Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, 209(4). <https://doi.org/10.1111/nph.13648>
- Forsch, K. B. C., Dhar, A., & Naeth, M. A. (2021). Effects of woody debris and cover soil types on soil properties and vegetation 4–5 years after oil sands reclamation. *Restoration Ecology*, 29(7), e13420. <https://doi.org/10.1111/REC.13420>
- Fujii, K., Funakawa, S., & Kosaki, T. (2022). Effects of forest management on soil acidification in cedar plantation. *Geoderma*, 424, 115967. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2022.115967>
- Gadgil, R., Nature, P. G.-, & 1971, undefined. (1971). Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature.Com*. <https://www.nature.com/articles/233133a0>

- Gagné, G. (2016). *L'analyse de sol et ses compléments pour une meilleure fertilisation des champs*.
files/474/full-text.pdf
- Gardes, M., & Bruns, T. D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2(2), 113–118.
<https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.1993.TB00005.X>
- Gendreau-Berthiaume, B., Kneeshaw, D. D., & Harvey, B. D. (2012). Effects of partial cutting and partial disturbance by wind and insects on stand composition, structure and growth in boreal mixedwoods. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 85(4), 551–565.
<https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPS051>
- Glassman, S. I., Wang, I. J., & Bruns, T. D. (2017). Environmental filtering by pH and soil nutrients drives community assembly in fungi at fine spatial scales. *Molecular Ecology*, 26(24), 6960–6973.
<https://doi.org/10.1111/mec.14414>
- Godefroid, S., & Koedam, N. (2004). Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation*, 119(2), 207–217.
<https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2003.11.009>
- Goldmann, K., Schöning, I., Buscot, F., & Wubet, T. (2015). Forest Management Type Influences Diversity and Community Composition of Soil Fungi across Temperate Forest Ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 0(NOV), 1300. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2015.01300>
- Gorzalak, M. A., Pickles, B. J., & Hart, M. M. (2017). Exploring the symbiont diversity of ancient western redcedars: arbuscular mycorrhizal fungi of long-lived hosts. *Molecular Ecology*, 26(6), 1586–1597.
<https://doi.org/10.1111/MEC.14023>
- Harris, K., Young, I. M., Gilligan, C. A., Otten, W., & Ritz, K. (2003). Effect of bulk density on the spatial organisation of the fungus *Rhizoctonia solani* in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 44(1), 45–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01089.x>

- Hawkins, H. J., Cargill, R. I. M., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., Soudzilovskaia, N. A., & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. In *Current Biology* (Vol. 33, Issue 11). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
- Huo, C., Luo, Y., & Cheng, W. (2017). Rhizosphere priming effect: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 111, 78–84. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2017.04.003>
- IRDA. (2021). *Études pédologiques - IRDA*. <https://www.irda.qc.ca/fr/services/protection-ressources/sante-sols/information-sols/etudes-pedologiques/>
- Jaeger, R., Delagrangé, S., Aubin, I., Joannis, G., Raymond, P., & Rivest, D. (2022). Increasing the intensity of regeneration treatments decreased beta diversity of temperate hardwood forest understory 20 years after disturbance. *Annals of Forest Science*, 79(1). <https://doi.org/10.1186/S13595-022-01152-W>
- Jansen, B., Nierop, K. G. J., & Verstraten, J. M. (2005). Mechanisms controlling the mobility of dissolved organic matter, aluminium and iron in podzol B horizons. *European Journal of Soil Science*, 56(4), 537–550. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2389.2004.00686.X>
- Jones, D. L., Hodge, A., & Kuzyakov, Y. (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, 163(3), 459–480. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2004.01130.X>
- Josefsson, T., Olsson, J., & Östlund, L. (2010). Linking forest history and conservation efforts: Long-term impact of low-intensity timber harvest on forest structure and wood-inhabiting fungi in northern Sweden. *Biological Conservation*, 143(7), 1803–1811. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2010.04.035>
- Kleber, M., Eusterhues, K., Keiluweit, M., Mikutta, C., Mikutta, R., & Nico, P. S. (2015). Mineral–Organic Associations: Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. *Advances in Agronomy*, 130, 1–140. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2014.10.005>

- Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Karlton, E., & Lindahl, B. D. (2017). Below-ground organic matter accumulation along a boreal forest fertility gradient relates to guild interaction within fungal communities. *Ecology Letters*, *20*(12), 1546–1555. <https://doi.org/10.1111/ele.12862>
- Lafond, V., Cordonnier, T., & Courbaud, B. (2015). Reconciling Biodiversity Conservation and Timber Production in Mixed Uneven-Aged Mountain Forests: Identification of Ecological Intensification Pathways. *Environmental Management*, *56*(5), 1118–1133. <https://doi.org/10.1007/S00267-015-0557-2/FIGURES/3>
- Lal, R. (2018). Digging deeper: A holistic perspective of factors affecting soil organic carbon sequestration in agroecosystems. *Global Change Biology*, *24*(8), 3285–3301. <https://doi.org/10.1111/GCB.14054>
- Leuschner, C., Feldmann, E., Pichler, V., Glatthorn, J., & Hertel, D. (2022). Forest management impact on soil organic carbon: A paired-plot study in primeval and managed European beech forests. *Forest Ecology and Management*, *512*, 120163. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120163>
- Lindahl, B. D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S. E., Högberg, P., Stenlid, J., & Finlay, R. D. (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, *173*(3), 611–620. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01936.x>
- Lindner, D. L., Jr., H. H. B., & Stanosz, G. R. (2017). Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories. [Http://Dx.Doi.Org/10.1080/15572536.2006.11832692](http://dx.doi.org/10.1080/15572536.2006.11832692), *98*(2), 195–217. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832692>
- Litton, C. M., Raich, J. W., & Ryan, M. G. (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, *13*(10), 2089–2109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x>
- Manzoni, S., Taylor, P., Richter, A., Porporato, A., & Ågren, G. I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, *196*(1), 79–91. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2012.04225.X>

- McGee, G. G., Mitchell, M. J., Leopold, D. J., Raynal, D. J., & Mbila, M. (2007). Relationships among Forest Age, Composition and Elemental Dynamics of Adirondack Northern Hardwood Forests. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 134(2), 253–268. <https://www.jstor.org/stable/20063915>
- MFFP. (2018). *Travaux forestiers : définitions et illustrations*. <https://mffp.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/Travaux-forestiers-version-en-ligne-Estrie-2018.pdf>
- MFFP. (2022). *Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec - Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs*. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/zones-vegetation-domaines-bioclimatiques/>
- Molope, M. B. (1987). Soil aggregate stability: The contribution of biological and physical processes. *South African Journal of Plant and Soil*, 4(3), 121–126. <https://doi.org/10.1080/02571862.1987.10634957>
- Neurath, R. A., Pett-Ridge, J., Chu-Jacoby, I., Herman, D., Whitman, T., Nico, P. S., Lipton, A. S., Kyle, J., Tfaily, M. M., Thompson, A., & Firestone, M. K. (2021). Root Carbon Interaction with Soil Minerals Is Dynamic, Leaving a Legacy of Microbially Derived Residues. *Environmental Science and Technology*, 55(19), 13345–13355. https://doi.org/10.1021/ACS.EST.1C00300/SUPPL_FILE/ES1C00300_SI_001.PDF
- Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J. S., & Kennedy, P. G. (2016). FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 20, 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>
- Nolet, P., Bouffard, D., Doyon, F., & Delagrange, S. (2008). Relationship between canopy disturbance history and current sapling density of *Fagus grandifolia* and *Acer saccharum* in a northern hardwood landscape. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(2), 216–225. <https://doi.org/10.1139/X07-160>
- Nyland, R. D., Bashant, A. L., Bohn, K. K., & Verostek, J. M. (2006). Interference to Hardwood Regeneration in Northeastern North America: Controlling Effects of American Beech, Striped

- Maple, and Hobblebush. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(2), 122–132.
<https://doi.org/10.1093/NJAF/23.2.122>
- Oades, J. M. (1988). The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry*, 5(1), 35–70.
<https://doi.org/10.1007/BF02180317>
- Odrizola, I., Martinovic, T., Bahnmann, B. D., Ryšánek, D., Mašínová, T., Sedlák, P., Merunková, K., Kohout, P., Tomšovský, M., & Baldrian, P. (2020). Stand age affects fungal community composition in a Central European temperate forest. *Fungal Ecology*, 48, 100985.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.100985>
- Oksanen, J. (2022). *Vegan: ecological diversity*. files/702/Oksanen - Vegan ecological diversity.pdf
- Quimet, R., & Duchesne, L. (2005). Base cation mineral weathering and total release rates from soils in three calibrated forest watersheds on the Canadian Boreal Shield. *https://doi.org/10.4141/S04-061*, 85(2), 245–260. <https://doi.org/10.4141/S04-061>
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R. J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., SebastiÀ, M. T., Schmidt, W., Standovár, T., ... Virtanen, R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. In *Conservation Biology* (Vol. 24, Issue 1). <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Pamerleau-Couture, É., Krause, C., Pothier, D., & Weiskittel, A. (2015). Effect of three partial cutting practices on stand structure and growth of residual black spruce trees in north-eastern Quebec. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 88(4), 471–483.
<https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPV017>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1201609>

- Paterson, E., Sim, A., Davidson, J., & Daniell, T. J. (2016). Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralisation. *Plant and Soil*, *408*(1–2), 243–254.
<https://doi.org/10.1007/s11104-016-2928-8>
- Phillips, R. P., Brzostek, E., & Midgley, M. G. (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. In *New Phytologist* (Vol. 199, Issue 1, pp. 41–51). <https://doi.org/10.1111/nph.12221>
- Pothier, D., & Prévost, M. (2002). Photosynthetic light response and growth analysis of competitive regeneration after partial cutting in a boreal mixed stand. *Trees - Structure and Function*, *16*(4–5), 365–373. <https://doi.org/10.1007/S00468-001-0158-Y/METRICS>
- Pretzsch, H. (2020). Forest Ecology and Management Density and growth of forest stands revisited . Effect of the temporal scale of observation , site quality , and thinning. *Forest Ecology and Management*, *460*(September 2019), 117879. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117879>
- Purahong, W., Kahl, T., Krüger, D., Buscot, F., & Hoppe, B. (2019). Home-Field Advantage in Wood Decomposition Is Mainly Mediated by Fungal Community Shifts at “Home” Versus “Away.” *Microbial Ecology*, *78*(3), 725–736. <https://doi.org/10.1007/S00248-019-01334-6/FIGURES/5>
- Purahong, W., Kahl, T., Schloter, M., Bauhus, J., Buscot, F., & Krüger, D. (2014). Comparing fungal richness and community composition in coarse woody debris in Central European beech forests under three types of management. *Mycological Progress*, *13*(3), 959–964.
<https://doi.org/10.1007/s11557-013-0954-y>
- Rhoades, C. C. (1996). Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* *1997* *35:1*, *35*(1), 71–94.
<https://doi.org/10.1007/BF02345330>
- Roy, M. È., & Nolet, P. (2018). Early-stage of invasion by beech bark disease does not necessarily trigger American beech root sucker establishment in hardwood stands. *Biological Invasions*, *20*(11), 3245–3254. <https://doi.org/10.1007/S10530-018-1771-7/FIGURES/4>

- Roy, M. È., Surget-Groba, Y., Delagrangé, S., & Rivest, D. (2021). Legacies of forest harvesting on soil properties along a chronosequence in a hardwood temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119437>
- Sanborn, P., Lamontagne, L., & Hendershot, W. (2011). Podzolic soils of Canada: Genesis, distribution, and classification. *Canadian Journal of Soil Science*, 91(5), 843–880. <https://doi.org/10.4141/CJSS10024>
- See, C. R., Keller, A. B., Hobbie, S. E., Kennedy, P. G., Weber, P. K., & Pett-Ridge, J. (2022). Hyphae move matter and microbes to mineral microsites: Integrating the hyphosphere into conceptual models of soil organic matter stabilization. *Global Change Biology*, 28(8), 2527–2540. <https://doi.org/10.1111/GCB.16073>
- Siebers, N., & Kruse, J. (2019). Short-term impacts of forest clear-cut on soil structure and consequences for organic matter composition and nutrient speciation: A case study. *PLOS ONE*, 14(8), e0220476. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0220476>
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49(49).
- Smith, S., & Read, D. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=qLciOJaG0C4C&oi=fnd&pg=PP1&dq=Smith+%26+Read++Mycorrhizal+Symbiosis&ots=zrvSf_XGoN&sig=js8-T3Gk6chkKtoi50DUSe7uQOI
- Spake, R., van der Linde, S., Newton, A. C., Suz, L. M., Bidartondo, M. I., & Doncaster, C. P. (2016). Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and ancient old-growth broadleaved forests. *Biological Conservation*, 194, 71–79. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2015.12.003>
- Taerøe, A., Mustapha, W., & ... I. S.-J. of environmental, 2017. (2017). Do forests best mitigate CO₂ emissions to the atmosphere by setting them aside for maximization of carbon storage or by management for fossil fuel. *Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479717302669>

- Tomao, A., Antonio Bonet, J., Castaño, C., & de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management*, 457, 117678. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2019.117678>
- Tremblay, Y., Rousseau, A. N., Plamondon, A. P., Lévesque, D., & Prévost, M. (2009). Changes in stream water quality due to logging of the boreal forest in the Montmorency Forest, Québec. *Hydrological Processes*, 23(5). <https://doi.org/10.1002/hyp.7175>
- UVED. (2021). *Processus écologiques - Séquestration du carbone*. <https://www.supagro.fr/ress-pepites/processusecologiques/co/RegSequestrationC.html>
- Vanderwel, M. C., Thorpe, H. C., Shuter, J. L., Caspersen, J. P., & Thomas, S. C. (2008). Contrasting downed woody debris dynamics in managed and unmanaged northern hardwood stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(11), 2850–2861. <https://doi.org/10.1139/X08-130>
- Van Straaten, O., Kulp, L., Martinson, G. O., Zederer, D. P., & Talkner, U. (2023). Forest liming in the face of climate change: the implications of restorative liming for soil organic carbon in mature German forests. *SOIL*, 9(1). <https://doi.org/10.5194/SOIL-9-39-2023>
- Vašutová, M., Edwards-Jonášová, M., Ecology, P. B.-F., & 2017, undefined. (2017). Distinct environmental variables drive the community composition of mycorrhizal and saprotrophic fungi at the alpine treeline ecotone. *Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1754504816300915>
- vegan documentation. (2022). *vegdist: Dissimilarity Indices for Community Ecologists in vegan: Community Ecology Package*. <https://rdr.io/cran/vegan/man/vegdist.html>
- Wagner, C. E. Van. (1968). *PRACTICAL ASPECTS OF THE LINE INTERSECT METHOD*. files/676/Wagner - PRACTICAL ASPECTS OF THE LINE INTERSECT METHOD.pdf
- Ward, E. B., Duguid, M. C., Kuebbing, S. E., Lendemer, J. C., Warren, R. J., & Bradford, M. A. (2021). Ericoid mycorrhizal shrubs alter the relationship between tree mycorrhizal dominance and soil

carbon and nitrogen. *Journal of Ecology*, 109(10), 3524–3540. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13734>

Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., ... Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology and Evolution*, 2(4), 599–610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>

White, Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J. (1990). *White, T. J., T. D. Bruns, S. B. Lee, and J. W. Taylor. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA Genes for phylogenetics* (pp. 315–322). files/696/White et al. - 1990 - White, T. J., T. D. Bruns, S. B. Lee, and J. W. Ta.pdf

Wiesmeier, M., Prietzel, J., Barthold, F., ... P. S.-F. ecology and, & 2013, undefined. (2013). Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria)—Implications for carbon sequestration. *Elsevier*. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112713000698>

Zhao, Y., Ding, Y., Hou, X., Li, F. Y., Han, W., & Yun, X. (2017). Effects of temperature and grazing on soil organic carbon storage in grasslands along the Eurasian steppe eastern transect. *PLoS ONE*, 12(10). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0186980>

Zhou, W., Han, G., Liu, M., & Li, X. (2019). Effects of soil pH and texture on soil carbon and nitrogen in soil profiles under different land uses in Mun River Basin, Northeast Thailand. *PeerJ*, 2019(10). <https://doi.org/10.7717/PEERJ.7880/SUPP-1>

Zhou, X., Zhou, Y., Zhou, C., Wu, Z., Zheng, L., Hu, X., Chen, H., & Gan, J. (2015). Effects of Cutting Intensity on Soil Physical and Chemical Properties in a Mixed Natural Forest in Southeastern China. *Forests 2015, Vol. 6, Pages 4495-4509*, 6(12), 4495–4509. <https://doi.org/10.3390/F6124383>

Zhu, Y. G., & Miller, R. M. (2003). Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil–plant systems. *Trends in Plant Science*, 8(9), 407–409. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00184-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00184-5)

