

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

INFLUENCE DU TYPE DE SOL ET DE LA ZONATION VERTICALE SUR LES
COMMUNAUTÉS FONGIQUES DANS LES PINÈDES GRISES NATURELLES DES
ÉCOSYSTÈMES D'ESKERS

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
de la maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers

Par
Jonathan Cazabonne

Mai 2024

REMERCIEMENTS

Je tiens, en premier lieu, à exprimer ma gratitude envers mes deux directeurs de recherche, Miguel Montoro Girona et Annie DesRochers, qui m'ont offert l'opportunité de conduire ce projet de recherche de bout en bout. Je vous remercie, à vous deux, pour votre supervision, votre aide dans la réflexion scientifique et les préparatifs de terrain, vos conseils de rédaction, et vos encouragements. Vous m'avez ouvert les portes du monde de la recherche scientifique québécoise et m'avez accordé une liberté de pensée et d'action pour laquelle je vous suis sincèrement reconnaissant. Merci pour toutes les opportunités scientifiques et para-académiques que vous m'avez offertes, et de m'avoir laissé la liberté de mener des recherches en parallèle. À cet égard, je reconnais que je n'ai pas toujours été l'étudiant le plus facile à gérer. Merci, infiniment, d'avoir toujours cru en moi! Je tiens à remercier sincèrement la MRC d'Abitibi pour avoir rendu ce projet de recherche possible et la Direction des aires protégées du ministère de l'Environnement et de la lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs pour nous avoir autorisé à échantillonner un site d'intérêt au sein de la réserve écologique des Kettles-de-Berry.

Je souhaite également remercier sincèrement Christine Martineau et à l'ensemble de son laboratoire au Centre de Foresterie des Laurentides pour m'avoir accueilli et permis d'effectuer le travail de laboratoire moléculaire. Je remercie tout particulièrement Marie-Josée Morency et Marie-Josée Bergeron pour votre supervision et accompagnement lors des étapes d'extraction, d'amplification et de préparation des librairies. Un grand merci également à Patrick Gagnon pour le traitement bioinformatique de mes données et les quelques heures de formation à ce sujet! Merci aussi à Mélanie Roy pour avoir fait partie, avec Christine, du comité d'encadrement de ma maîtrise. Merci à vous deux pour vos conseils tout au long du projet.

Je souhaite maintenant remercier l'ensemble du corps professoral et étudiant pour leur soutien tout au long de cette aventure : Valentina et Juanita pour vos conseils en analyses statistiques, Maxence pour nos discussions autour des forêts naturelles, l'ensemble du département de l'Institut de recherche sur les forêts pour les réunions départementales régulières qui m'ont accompagné tout au long de ma maîtrise, et tous les étudiants et étudiantes à la maîtrise et au doctorat du Groupe de recherche en écologie de la MRC Abitibi, ainsi que Dany Charron et Hélène Lavoie, pour les nombreuses discussions dans les couloirs, les escaliers ou bien la salle

à manger. Je remercie également tous les stagiaires qui m'ont aidé durant la sélection des sites, les multiples prospections de terrain, l'échantillonnage et le travail de laboratoire: Julie Marchal, Élea Jaskolski, Jade Lessard, Mylène Gosselin, Justin Gagnon, Marilou Cournoyer, Cristiano Vieira, Lola Nault, Rafael Rodriguez, Manuel Jésus Diaz Marquez, Antoine Villeneuve, Vito Remy et Chloé Bouchard. Merci à vous tous pour toutes nos discussions autour des champignons forestiers. Une mention spéciale pour toi, Julie, qui a rendu ces nombreuses heures de terrain et de laboratoire des souvenirs désormais inoubliables! Je suis aussi extrêmement reconnaissant à Jonathan Veillette et Martine Hardy pour leur aide respective sur le terrain et en laboratoire.

Je tiens également à remercier Patrick Poitras, et le club des mycologues amateurs de l'Abitibi-Témiscamingue, pour les sorties mycologiques auxquelles j'ai eu le plaisir de participer, et les nombreuses discussions autour des champignons. Mes amitiés mycologiques, Patrick! Je remercie aussi tous les acteurs de la région qui m'ont permis de poursuivre mes activités de vulgarisation et de sensibilisation au monde fascinant mais souvent méconnu des champignons, notamment la municipalité Saint-Mathieu-d'Harricana et l'Association Forestière de l'Abitibi-Témiscamingue. Je tiens à remercier tous les membres du projet « Réécrire la forêt boréale » pour avoir nourri ma curiosité intellectuelle et mon ouverture d'esprit tout au long de ma maîtrise. Je remercie aussi tout particulièrement Danny Haelewaters pour sa présence, son accompagnement, ses conseils et toutes les opportunités qu'il a pu m'offrir depuis ma deuxième année de licence. Ik ben je enorm dankbaar, Danny, voor alles. Je te remercie du fond du cœur, Milva, pour ton soutien, ta présence et ton aide précieuse qui m'ont permis de mener à bien cette thèse de maîtrise.

Pour conclure, je remercie toutes les personnes qui ont directement ou indirectement contribué au succès de ce travail, et toutes celles que j'aurai oublié de mentionner ci-dessus.

DÉDICACE

À ces organismes, aussi essentiels qu'insaisissables, qui habitent des écosystèmes qui disparaissent plus rapidement que notre capacité à les comprendre et à les connaître.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est divisé en trois chapitres. Le premier chapitre délivre une introduction générale permettant de contextualiser la problématique de recherche, ainsi qu'une revue de littérature et enfin les objectifs du projet. Le chapitre II se présente sous la forme d'un article scientifique, avec pour auteur.e.s « Jonathan Cazabonne, Annie DesRochers, Mélanie Roy, Christine Martineau et Miguel Montoro Girona », qui sera soumis dans la revue scientifique *FEMS Microbiology Ecology*. Le troisième chapitre contient une conclusion générale, avec les limitations, et les implications pour l'aménagement forestier durable des écosystèmes d'eskers et la conservation de la biodiversité de leurs sols. Le mémoire se termine par une liste d'annexes qui comprend des données sous forme de figures ou de tableaux permettant d'appuyer les propos et les résultats présentés dans le texte.

Quelques mois avant le début de ma maîtrise, les prémices d'un projet portant sur les champignons des écosystèmes d'eskers ont été initiés par Miguel Montoro Girona et Annie DesRochers. Cette première réflexion scientifique a ensuite permis la mise en place d'un projet de maîtrise. La conceptualisation du projet de recherche, incluant le design expérimental, le plan d'échantillonnage, la méthodologie, ainsi que la sélection des sites ont été conjointement mis en place par Miguel Montoro Girona et Annie DesRochers et moi-même, avec la consultation et l'aide avisée de Christine Martineau (Centre de foresterie des Laurentides, Ressources naturelles Canada) et Mélanie Roy (Laboratoire Évolution et Diversité Biologique – UMR 5174; Instituto Franco-Argentino para el Estudio del Clima y sus Impactos), toutes deux membres de mon comité d'encadrement de ma maîtrise. Une équipe de stagiaires recrutés par Miguel Montoro Girona et Annie DesRochers lors des étés 2022 et 2023 ont aidé à la prospection et à la caractérisation des sites, ainsi qu'à la récolte des échantillons de sols à des fins d'analyses moléculaires et physicochimiques. Durant ma maîtrise, j'ai eu la pleine responsabilité des analyses statistiques des données acquises, ainsi que de la rédaction de l'article et du mémoire qui en ont découlé. Mes directeurs et mon comité d'encadrement m'ont aiguillé dans la validation statistique, la présentation et l'interprétation des résultats, et ont, de manière critique et constructive, révisé le contenu de mes écrits. L'ensemble du projet, incluant ma bourse d'étude, a été financé par des fonds de recherche provenant de la MRC d'Abitibi obtenus par Miguel Montoro Girona et Annie DesRochers.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	II
DÉDICACE	IV
AVANT-PROPOS	V
TABLE DES MATIÈRES	VI
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS.....	X
RÉSUMÉ	XI
ABSTRACT.....	XII
INTRODUCTION	1
1. VERTICAL ZONATION CONTRIBUTES TO THE HIGH DIVERSITY OF FUNGAL COMMUNITIES ASSOCIATED WITH NATURAL JACK PINE FORESTS.....	28
1.1 Abstract.....	28
1.2 Résumé	29
1.3 Introduction	30
1.4 Material and Methods.....	34
1.4.1 Study area.....	34
1.4.2 Site selection	36
1.4.3 Soil sampling	36
1.4.4 Soil physicochemical analyses.....	37
1.4.5 DNA extraction, amplification and library preparation	38
1.4.6 Bioinformatic and sequence analyses	38
1.4.7 Statistical analyses	39
1.5 Results	41
1.5.1 Fungal diversity metrics.....	41
1.5.2 Driving factors of fungal community composition.....	46
1.5.3 Fungal taxonomic profiles and indicator groups.....	50
1.6 Discussion.....	54
1.6.1 Guild dominance across horizons differs between soil types	55

1.6.2	Soil type influences fungal group abundance and guild diversity	56
1.6.3	Horizons, after soil type, mainly shape fungal communities	58
1.6.4	EcM and saprotrophic fungi show clear vertical partitioning.....	59
1.6.5	A large amount of unknown fungal diversity revealed by eDNA metabarcoding in natural jack pine forests.....	61
1.7	Conclusion.....	62
CONCLUSION GÉNÉRALE.....		65
ANNEXE A		77
ANNEXE B		79
ANNEXE C		81
ANNEXE D		85
ANNEXE E		86
ANNEXE F		87
ANNEXE G		88
ANNEXE H		89
ANNEXE I		90
ANNEXE J		91
ANNEXE K		92
ANNEXE L		93
ANNEXE M		94
ANNEXE N		96
ANNEXE O		97
ANNEXE P		98
ANNEXE Q		108
LISTE DE RÉFÉRENCES		113

LISTE DES FIGURES

Figure i Peuplement naturel mature de pin gris sur l’esker traversant la municipalité de Saint- Mathieu-d’Harricana	4
Figure ii Représentation schématique et simplifiée de la formation des eskers et de la ceinture argileuse	8
Figure iii Peuplement de pin gris sur sol sableux d’esker et sur sol argileux	10
Figure iv Macro-champignons comestibles des forêts de pin gris sur esker.....	13
Figure v Macro-champignons abondants et communs des forêts de pin gris sur esker	16
Figure vi Photographies en coupe d’un podzol humo-ferrique.....	18
Figure vii Carte de distribution des ordres et des grands groupes de sols, respectivement au Canada et au Québec et dans l’est de l’Ontario	20
Figure viii Représentation schématique d’un exemple d’approche par metabarcoding de l’ADN environnemental (ADNe) des sols forestiers, de l’échantillonnage jusqu’aux analyses statistiques	26
Figure ix Schématisation synthétique des principaux résultats de la présente étude	68
Figure 1.1 Location of the study area and selected sites within eastern Canada and the Abitibi regional county municipality	34
Figure 1.2 Schematic representation of the experimental design and soil sampling plan.....	35
Figure 1.3 Principal Coordinate Analysis (PCoa) plots representing the similarity of global, ectomycorrhizal and saprotrophic communities based on ASVs and Bray-Curtis dissimilarities, for all soil sample types.	45
Figure 1.4 Redundancy analysis (RDA) for the global, ectomycorrhizal and saprotrophic communities across soil sample types	49
Figure 1.5 Relative abundance (%) of ASVs assigned to fungal phyla and classes for the global fungal community, and families for ectomycorrhizal and saprotrophic communities. 52	52
Figure 1.6 Relative abundance (%) of ASVs assigned to fungal guilds, ectomycorrhizal and saprotrophic phyla	54

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 Comparison of diversity indices (observed richness, estimated Chao, Shannon, Simpson) between soil types and horizons for the global, ectomycorrhizal and saprotrophic communities.....	42
Tableau 1.2 Effects of soil types and horizons on global, ectomycorrhizal and saprotrophic community composition (perMANOVA).....	43
Tableau 1.3 Comparison of chemical variables between soil types and horizons	47
Tableau 1.4 Mantel test correlations with soil chemical variables and distance matrix for the global, ectomycorrhizal and saprotrophic communities	48

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

ADNe : ADN environnemental

Ae : Horizon éluvial

ANOVA : Analysis of Variance

ASV : Amplicon Sequence Variant

B : Horizon illuvial

CPRS : Coupe de Protection de la Régénération et des Sols

dbRDA : Distance-based Redundancy Analysis

EcM : Ectomycorhizien

ITS : Internal Transcribed Spacer

L, F, H : Horizon de la litière, Fermentation, Humus

MDDELCC : Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques

MRC ou RCM: Municipalité Régionale des Comtés ou Regional County Municipality

O : Horizon organique

PCoA : Principal Coordinate Analysis

perMANOVA : Permutational multivariate analysis of variance

PHF : Podzol Humo-Ferrique

PFNL : Produit Forestier Non Ligneux

USD : United States Dollars

2A : Dépôt fluvioglaciaire

2AE : Dépôt d'esker

4GA : Dépôt glaciolacustre à faciès d'eau profonde

4GS : Dépôt glaciolacustre à faciès d'eau peu profond

RÉSUMÉ

Les surfaces occupées par les forêts naturelles de pin gris dans l'est du Canada sont en déclin dans les écosystèmes d'eskers, en raison de l'aménagement forestier actuel, soulevant des enjeux majeurs de conservation de la diversité fongique des sols. Cependant, nos connaissances sur la fonge des sols forestiers d'eskers, en particulier leur distribution selon les horizons du sol, restent limitées et se concentrent sur les macro-champignons, notamment les comestibles. De plus, il n'est pas encore établi si ces forêts abritent des communautés fongiques du sol différentes par rapport à des forêts similaires sur d'autres types de sols, ce qui justifierait un statut de protection plus élevé. L'objectif principal de notre étude était de déterminer si les forêts naturelles de pin gris dans les écosystèmes d'esker abritent des communautés fongiques du sol singulières. Grâce au metabarcoding de l'ADN environnemental, nous avons caractérisé les communautés fongiques présentes dans différents horizons du sol (litière, organique et minéral) au sein de douze forêts naturelles de pin gris sur eskers, et évalué leurs liens avec les propriétés chimiques des horizons. Nous avons ensuite comparé ces communautés fongiques et propriétés chimiques avec celles présentes dans six forêts naturelles de pin gris établies sur la plaine argileuse, afin d'évaluer les singularités fongiques entre les deux types de sol. Les pinèdes grise naturelles sur esker se distinguent des autres peuplements boréaux par leur substrat sableux, qui est plus acide et pauvre en nutriments. Ainsi, elles devraient être dominées en abondance par les ectomycorhiziens et favoriser l'abondance de groupes fongiques tolérants aux stress environnementaux. Cependant, nous nous attendions à observer plus de différences de communautés fongiques et de chimie entre les horizons qu'entre les types de sols, et que les différences entre les types de sols soient plus évidentes dans le minéral. Au total, nous avons identifié 4,148 variants de séquence d'amplicon fongique représentant 8 phyla. L'horizon minéral présentait le plus de différences de propriétés chimiques entre les types de sol, notamment un pH plus faible et une teneur plus faible en nutriments dans le minéral d'esker comparé à l'argile. Les ectomycorhiziens dominaient l'horizon organique et minéral sur eskers, tandis que les saprotrophes étaient la guildes la plus abondante dans les horizons des sols argileux. Les forêts naturelles de pin gris sur eskers hébergeaient des groupes fongiques tolérants aux stress environnementaux plus abondants que dans l'argile. La diversité alpha des ectomycorhiziens et des saprotrophes étaient particulièrement plus faibles dans le minéral d'eskers. Cependant, les horizons étaient le principal facteur, après le type de sol, influençant les communautés fongiques parmi nos échantillons, soulignant la contribution de la zonation verticale à la diversité fongique des sols des pinèdes grises naturelles. Notre étude contribue à combler les lacunes de connaissances sur la diversité fongique du sol des forêts naturelles d'eskers et encourage de futures recherches dans ces écosystèmes encore largement méconnus.

Mots-clés : ADN environnemental, champignons ectomycorhiziens, conservation biologique, diversité fongique, forêt boréale, horizons, *Pinus banksiana*, saprotrophes.

ABSTRACT

The areas occupied by natural jack pine forests in eastern Canada are declining in esker ecosystems due to current forest management, raising major conservation issues regarding soil fungal diversity. However, our knowledge of soil *Funga* in esker forests, especially their distribution across soil horizons, remains limited and is mainly focused on macrofungi, notably edible ones. Furthermore, it has not yet been established whether these forests harbor different soil fungal communities compared to similar forests on other soil types, which would warrant a higher protection status. The main objective of our study was therefore to determine whether natural jack pine forests in esker ecosystems harbor singular soil fungal communities. Using environmental DNA metabarcoding, we characterized fungal communities present in different soil horizons (litter, organic, and mineral) within twelve natural jack pine forests in eskers, and evaluated their links with horizon chemical properties. We also compared these fungal communities and chemical properties with those present in six natural jack pine forests established in the clay plain to evaluate fungal singularities between the two soil types. Natural jack pine forests in eskers distinguish themselves from other boreal stands by their sandy substrate, which is more acid and nutrient-limited. Thus, they should be dominated in abundance by ectomycorrhizal fungi and favor the abundance of fungal groups tolerant to environmental stress. Moreover, we expected to observe more differences in fungal communities and chemistry between horizons than between soil types, and that differences between soil types would be more evident in the mineral. In total, we identified 4,148 fungal amplicon sequence variants representing 8 phyla. The esker mineral showed the most differences in chemical properties between soil types, especially a lower pH and a lower nutrient content in esker than in clayey mineral. Ectomycorrhizal fungi dominated the organic and mineral horizons in esker soils, while saprotrophs were the most abundant guild in all horizons from clayey soils. Natural jack pine forests in eskers hosted more abundant environmental stress-tolerant fungal groups than in clayey soils. The alpha diversity of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi was particularly lower in the esker mineral than in clay. However, horizons were the main factor, after soil type, influencing fungal communities among our samples, underscoring the contribution of vertical zonation to the fungal diversity associated with natural jack pine forests. Our study contributes to filling knowledge gaps on the soil fungal diversity of natural esker forests and encourages future research in these still largely unknown ecosystems.

Keywords: Biological conservation, boreal forest, ectomycorrhizal fungi, environmental DNA, fungal diversity, horizons, *Pinus banksiana*, saprotrophs.

INTRODUCTION

Contexte de recherche. Le Canada abrite certaines des plus vastes étendues de forêts intactes restantes dans le monde, principalement situées dans le biome boréal (Venier et al. 2018; Gauthier et al. 2023). Ces forêts sont composées d'espèces d'arbres indigènes se régénérant naturellement sans influence anthropogénique directe (FAO 2015). Ces forêts boréales dites naturelles, en particulier celles matures et en fin de succession, sont d'importants réservoirs de biodiversité unique et de fonctions écologiques ayant des implications mondiales, comme le cycle du carbone (Kasischke 2000; Wirth et al. 2009; Girona et al. 2023a). Elles ont une valeur spirituelle, paysagère et récréative, et fournissent de nombreuses ressources aux populations humaines, principalement via l'approvisionnement en bois (Krieger 2001; Girona et al. 2023b). En outre, ces forêts naturelles abritent une diversité unique d'espèces et d'habitats, avec un grand nombre d'espèces qui dépendent des attributs des forêts âgées, tels que du bois mort en abondance et à différents stades de décomposition, la présence d'arbres vivants matures et dominants, et le vieillissement des différentes couches des sols (Watson et al. 2018). Ces attributs offrent des habitats privilégiés à diverses communautés de champignons qui remplissent des fonctions écologiques clés. Que ce soit en tant que décomposeurs de matière morte (i.e. saprotrophe) ou partenaires symbiotiques des arbres (i.e. mycorhizes), les champignons du sol contribuent au fonctionnement et à la pérennité des écosystèmes forestiers (Lonsdale et al. 2008; Dighton 2018; Hawkins et al. 2023). En particulier, les peuplements forestiers dépendent de leurs symbiontes fongiques pour s'établir dans des environnements caractérisés par des températures basses, une acidité élevée et une pauvreté en nutriments, comme ceux qui caractérisent la forêt boréale (Lindahl et Clemmensen 2016). Cependant, la diversité taxonomique et fonctionnelle de ces organismes reste largement méconnue, en particulier pour le compartiment souterrain des forêts (Anthony et al. 2023; Baldrian et al. 2023).

Les forêts naturelles canadiennes sont menacées par l'exploitation forestière et l'application à large échelle des coupes totales. L'augmentation de la demande en bois est le principal facteur d'impact sur le paysage forestier boréal, entraînant une altération rapide de la structure, de la composition des espèces et de la dynamique des écosystèmes forestiers (Rosenvald et Löhmus 2008; Gustafsson et al. 2010; Girona et al. 2023b; Raymond et al. 2023). Les champignons,

particulièrement sensibles aux effets de l'aménagement forestier, sont affectés par les traitements sylvicoles qui réduisent la complexité structurale des peuplements et modifient les attributs des forêts âgées. Les coupes totales affectent la diversité et la composition des communautés fongiques du sol, ainsi que les processus écologiques qu'elles remplissent (Tomaio et al. 2020; Kim et al. 2021). Compte tenu du rôle écologique fondamental des champignons dans les forêts naturelles, il est crucial de bien comprendre la structure et la composition de leurs communautés pour mieux comprendre et protéger les processus écologiques à l'échelle de l'écosystème forestier. Cela est particulièrement important dans les écosystèmes soumis à une forte pression de coupe et où les connaissances sur les communautés biologiques du sol sont limitées, comme c'est le cas pour les eskers. À ce jour, aucun inventaire global de la biodiversité associée aux sols typiques des eskers n'a été réalisé au Canada.

Formés lors de la dernière période glaciaire par l'inlandsis laurentidien, les eskers du Canada sont des écosystèmes uniques sur les plans géologique et biologique. Ils sont constitués de sédiments grossiers, appelés fluvioglaciaires (composés principalement de sable et de gravier), déposés par les eaux de fonte des rivières sous-glaciaires (Dewald et al. 2021). Ces dépôts forment aujourd'hui des sillons à l'échelle du paysage et fournissent de nombreux services écosystémiques aux populations humaines. C'est le cas dans la plaine argileuse laissée par le lac proglaciaire Barlow-Ojibway, dans la région administrative de l'Abitibi-Témiscamingue, au Québec, Canada (Hasan et al. 2023). Les eskers facilitent la construction de routes, offrent des potentiels aquifères, assurent la qualité de l'eau potable et présentent un attrait touristique, récréatif et économique grâce au couvert forestier présent. Ils sont donc des piliers de l'économie régionale, notamment dans la Municipalité Régionale des Comté (MRC) d'Abitibi (Cloutier et al. 2007; Nadeau et al. 2011). Le pin gris (*Pinus banksiana* Lambert) est l'essence la plus répandue sur les substrats sableux des eskers (Rowe 1972; Benzie 1977; Sims 1990) (Figure i.A), notamment en Abitibi-Témiscamingue (Cloutier et al. 2016). Cette espèce se régénère naturellement après feu en libérant ses graines de cônes sérotineux et se développe généralement sur des substrats limités en nutriments ou très secs (Heinselman 1981; Briand et al. 2015). Dans une région principalement recouverte d'argile comme la MRC d'Abitibi, le pin gris se retrouve également, mais de manière moins importante, sur des sols plus argileux et calcaires (Rudolph et Laidly 1990).

Dans l'est du Canada, les peuplements de pin gris sur sable, riches en champignons comestibles, sont prisés pour la cueillette récréative (Miron 1994). Le pin gris, une espèce fortement ectomycorhizée (Visser 1995), est également apprécié par les industries forestières. Ces dernières exploitent activement ces peuplements le long des eskers de la MRC d'Abitibi, en y pratiquant principalement une foresterie équienne ayant pour finalité la coupe totale (Figure i.B; i.C). Ces activités modifient considérablement le paysage forestier abitibien (Molina et al. 2022), altèrent les sols et menacent les habitats clés pour la biodiversité souterraine et ses fonctions au sein des forêts naturelles de pin gris situées sur les eskers. Bien que les forêts d'eskers soient exploitées pour leur ressource ligneuse, les connaissances fondamentales sur leur diversité écologique et biologique en champignons des sols sont manquantes.

Les champignons forestiers, qu'ils soient saprotrophes, symbiotrophes ou pathotrophes, jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement et la dynamique naturelle des forêts (Ostry et Laflamme 2008). Les espèces mycorhiziennes sont notamment cruciales pour la croissance des pins gris dans les eskers, tout comme dans des sols plus calcaires (Rudolph et Laidly 1990). Cependant, l'étude des champignons du sol est complexe. Environ 90% des espèces de champignons auraient une partie de leur cycle de vie associée au sol (Anthony et al. 2023), avec le sol et la litière les compartiments les plus riches en espèces de champignons dans les écosystèmes forestiers (Baldrian et al. 2022). Or, ces derniers sont généralement sous forme filamenteuse (i.e. mycélium composé d'hyphes) ou unicellulaire, sans production systématique de structures de reproduction macroscopiques (i.e. sporocarpe). Ils sont donc difficilement observables à l'œil nu du fait de leur nature microscopique et de leur existence « cachée » (Bridge et Spooner 2001).

Les nouvelles techniques de metabarcoding de l'ADN environnemental (ADNe) présent dans les sols ont permis de rendre accessible la diversité cryptique des écosystèmes terrestres, se révélant prometteuses à des fins de conservation (Beng et Corlett 2020). L'usage du séquençage à haut débit de l'ADNe a offert une nouvelle vision de la diversité fongique globale des sols et de leur répartition (voir Tedersoo et al. 2014; Baldrian et al. 2022). Malgré cela, nos connaissances actuelles de la taxonomie et de l'échantillonnage environnemental des champignons restent incomplètes face à la complexité de la diversité fongique (Bass et

Richards 2011). En considérant les meilleures pratiques du metabarcoding (Tedersoo et al. 2022), l'ADNe constitue une approche prometteuse pour appréhender les patrons de la biodiversité fongique souterraine dans des écosystèmes aussi méconnus et menacés que les forêts de pin gris sur les eskers.

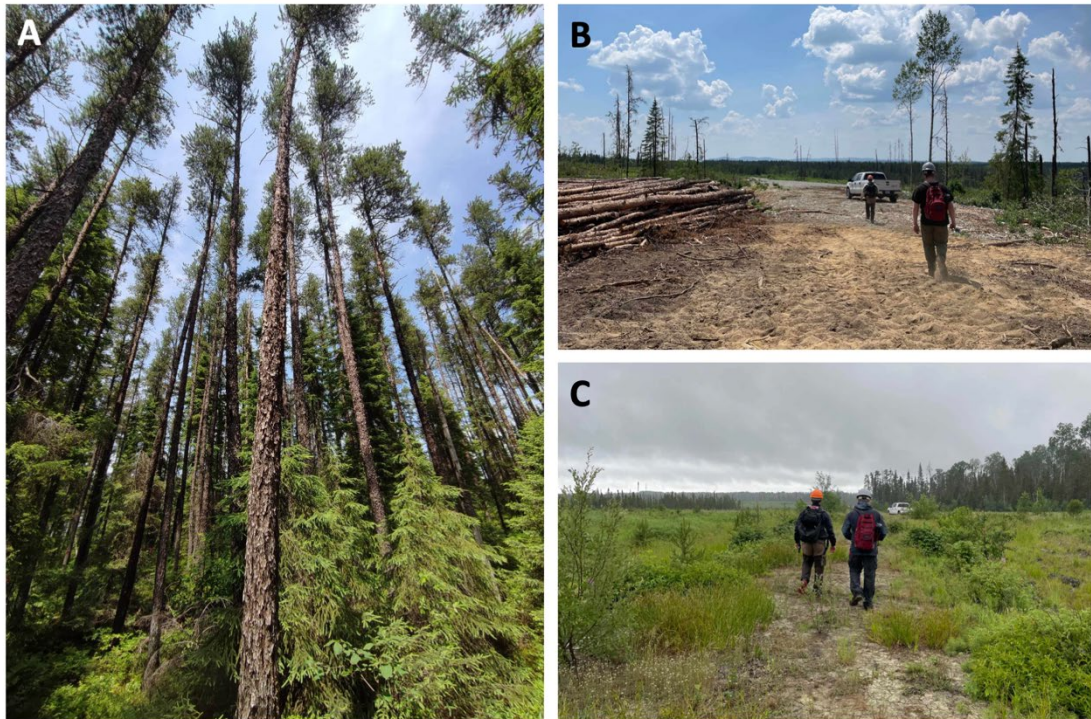


Figure i

A. Peuplement naturel mature de pin gris sur l'esker traversant la municipalité de Saint-Mathieu-d'Harricana. B et C. Paysage de coupe de protection de la régénération et des sols (CPRS) sur l'esker au sud de Barraute. Crédits photographiques : Jonathan Cazabonne (A) et Chloé Bouchard (B et C), 2022.

Problématique de recherche. Les forêts naturelles sur eskers, particulièrement vulnérables à la pression des coupes forestières (voir Hasan et al. 2023) à cause de l'abondance du bois de pin gris et la facilité de construire des chemins forestiers, abritent des communautés fongiques du sol dont la diversité, la structure et la composition sont peu connues. L'aménagement forestier, en particulier les coupes totales, a des impacts documentés sur ces communautés et plus largement sur la biodiversité souterraine (Colombo et al. 2016; Tomao et al. 2020; D'Amato et al. 2023). Les coupes forestières influencent l'abondance et la composition des

communautés mycorhiziennes par leurs liens symbiotiques avec les arbres coupés (Jones et al. 2003; Parladé et al. 2019). De plus, elles altèrent certains processus écologiques, comme la décomposition du sol (Kohout et al. 2018; Girona et al. 2019), ainsi que les flux de carbone et d'azote (Piirainen et al. 2002; Ameray et al. 2021; Grosbois et al. 2023). Par conséquent, le déclin de l'aire occupée par les forêts naturelles de pin gris dans le paysage forestier des eskers entraîne une perte de connaissances fondamentales sur la diversité, la structure et la composition des communautés fongiques des sols. Ces données manquantes pourraient servir de référence scientifique pour la composition fongique souterraine dans les peuplements naturels de pin gris sur eskers, afin d'améliorer notre compréhension du fonctionnement écologique des forêts d'esker et pourrait soutenir des mesures spécifiques d'aménagement et de conservation.

Les changements dans la composition et la structure des communautés fongiques au sein de pinèdes grises naturelles entre des types de sols différents restent inconnus. Les différentes natures de sol, notamment en termes de propriétés chimiques et de fertilité du substrat entre des sols sableux et argileux, peuvent influencer la présence et l'abondance de nombreux groupes fongiques, ainsi que la diversité et la composition des communautés, et avoir des répercussions sur le fonctionnement écologique des écosystèmes forestiers boréaux (Johnson et al. 1992; Wubet et al. 2012; Sterkenburg et al. 2015; Schimann et al. 2020; Selbmann et al. 2020). Ces hypothèses restent à être testées au sein des forêts naturelles de pin gris qui occupent un gradient naturel de propriétés physicochimiques s'étalant des sols sableux d'eskers jusqu'aux sols de la plaine argileuse abitibienne.

Malgré l'influence documentée du type de sol sur les communautés fongiques, la diversité et la composition des champignons fluctuent également le long du profil du sol, qui se compose de différents horizons donnant lieu à des variations verticales dans les propriétés physiques et chimiques du sol (Jumpponen et al. 2010 ; Santalahti et al. 2016 ; Luo et al. 2021). Il a même été suggéré que des communautés fongiques habitant des horizons séparés par quelques centimètres au sein d'un même profil de sol soient plus distinctes que des communautés présentes dans différents sites séparés par des kilomètres de distance (Peršoh et al. 2018 ; Carteron et al. 2021). Ces changements verticaux coïncident particulièrement avec les variations dans la chimie du sol, telles que le pH, la teneur en nutriments et en matière

organique (Carteron et al. 2021 ; Luo et al. 2021). Compte tenu des différences de communautés fongiques entre les horizons du sol, prétendre décrire de manière exhaustive les assemblages fongiques du sol sans tenir compte de leur répartition selon les horizons serait illusoire (voir Mager et al. 2024). Malgré ces connaissances, tous les horizons n'ont pas reçu le même niveau d'attention dans les études sur les communautés fongiques du sol dans les écosystèmes forestiers tempérés et boréaux (Carteron et al. 2021). Ceci indique un besoin de mieux comprendre les variations à travers les horizons du sol des différentes métriques des communautés fongiques au sein des podzols de la forêt boréale, en particulier dans les forêts d'eskers.

Les forêts d'eskers sont particulièrement appréciées pour la cueillette récréative de champignons comestibles au sein de la MRC d'Abitibi, comparativement aux peuplements sur argile. On y retrouve également des espèces ectomycorhiziennes (EcM) en plus grande abondance, selon des données empiriques basées sur la présence des sporocarpes. Cela suggère que les forêts naturelles de pin gris abriteraient des communautés fongiques distinctes de celles présentes en sols argileux. Cependant, les connaissances actuelles sur les champignons des pinèdes grises sur eskers se limitent à leur dimension macroscopique (e.g. Maneli 2008), et proviennent principalement du travail des mycologues amateurs de la région. De plus, malgré l'enjeu de conservation des écosystèmes d'eskers, aucune caractérisation des communautés microscopiques fongiques des sols dans les pinèdes grises naturelles des eskers de la MRC d'Abitibi n'a été réalisée à ce jour et il n'est pas encore établi si ces forêts abritent des communautés fongiques du sol singulière par rapport au reste du territoire forestier, ce qui justifierait un statut de protection plus élevé.

États des connaissances.

Les écosystèmes d'esker. Les eskers sont des formations glaciaires issues de dépôts sédimentaires dans des réseaux d'eau sous-glaciaire formés lors de la dernière période glaciaire (Dewald et al. 2021). Ils se manifestent sous forme d'éléments linéaires allongés ou de crêtes composées principalement de sable et de gravier (Banerjee et McDonald 1975; Stoker et al. 2021). Ces dépôts peuvent aussi prendre des formes non linéaires, comme des buttes, des plateaux et des terrasses (Hebrand et Åmark 1989). Plusieurs modèles ont été créés pour expliquer la dynamique complexe de formation des eskers, impliquant des facteurs tels que

l'apport et le transport des sédiments (e.g. Hebrand et Åmark 1989; Burke et al. 2015; Beaud et al. 2018; Hewitt et Creyts 2019; Dewald et al. 2021). Les eskers sont couramment observés dans les pays nordiques tels que la Suède (Hebrand et Åmark 1989), la Norvège (Lewis 1949), l'Irlande (Delaney 2001), la Finlande (Aartolahti 1973; Ahokangas et al. 2021), le Canada (Chell 1982; Bolduc et al. 2005), et la Russie (Urusevskaya 2020). Leur présence indique la présence de blocs de glace massifs ou de glaciers durant la dernière période glaciaire (Storrar et al. 2013; Menzies et al. 2018). Bien que les eskers nord-américains et eurasiens présentent des schémas similaires (Cummings et al. 2011), ils diffèrent principalement par leurs conditions de formation, notamment le paléodébit. Ils se forment surtout dans des zones où la roche-mère est rigide, comme le bouclier canadien (Clark et Walder 1994).

Au Canada, les eskers sont répartis dans toutes les zones couvertes par un glacier et sont particulièrement bien représentés sur le plateau laurentidien (Cummings et al. 2011), avec Thelon et Munro les deux plus grands eskers faisant respectivement environ 800 et 250 kilomètres de long. Au Québec, les eskers sont répartis du nord au sud (Rogerson 2013) et six eskers/moraines sont signalés dans la MRC d'Abitibi (Veillette et al. 2004). Dans cette région, les dépôts sableux associés aux eskers proviennent des rivières sous-glaciaires et du retrait de la calotte glaciaire laurentienne. Ces dépôts fluvioglaciaires cohabitent avec des dépôts sédimentaires glaciolacustres plus fins (Hasan et al. 2023). Ces derniers sont issus de la sédimentation de particules fines au fond du lac proglaciaire Barlow-Ojibway formé par l'eau de fonte du glacier laurentien, il y a environ 10 100-8000 ans (Tarroux et DesRochers 2011) (Figure ii). Sur le territoire de la MRC Abitibi, les eskers et moraines représentent 4.2% de la surface, tandis que la plaine argileuse en occupe 57% (Veillette et al. 2004).

Les eskers de la MRC Abitibi sont classifiés selon le pourcentage de recouvrement par l'argile, ce qui influence leur potentiel aquifère (Cloutier et al. 2011). Par exemple, l'argile recouvre partiellement la base des dépôts fluvioglaciaires de l'esker Saint-Mathieu-Berry, où se trouve l'un des potentiels aquifères les plus importants de la région (Veillette et al. 2004). La couche d'argile agit comme un "manteau imperméable" autour des eskers, empêchant les fuites transversales d'eau à travers l'esker poreux. La présence concomitante de l'argile et du socle rocheux du bouclier canadien, là où les eskers sont fortement concentrés (Nadeau 2011), a

permis la création des réserves aquifères au sein des eskers (Cloutier et al. 2011; 2016). Cette configuration hydro-géomorphologique est une caractéristique notable de la région

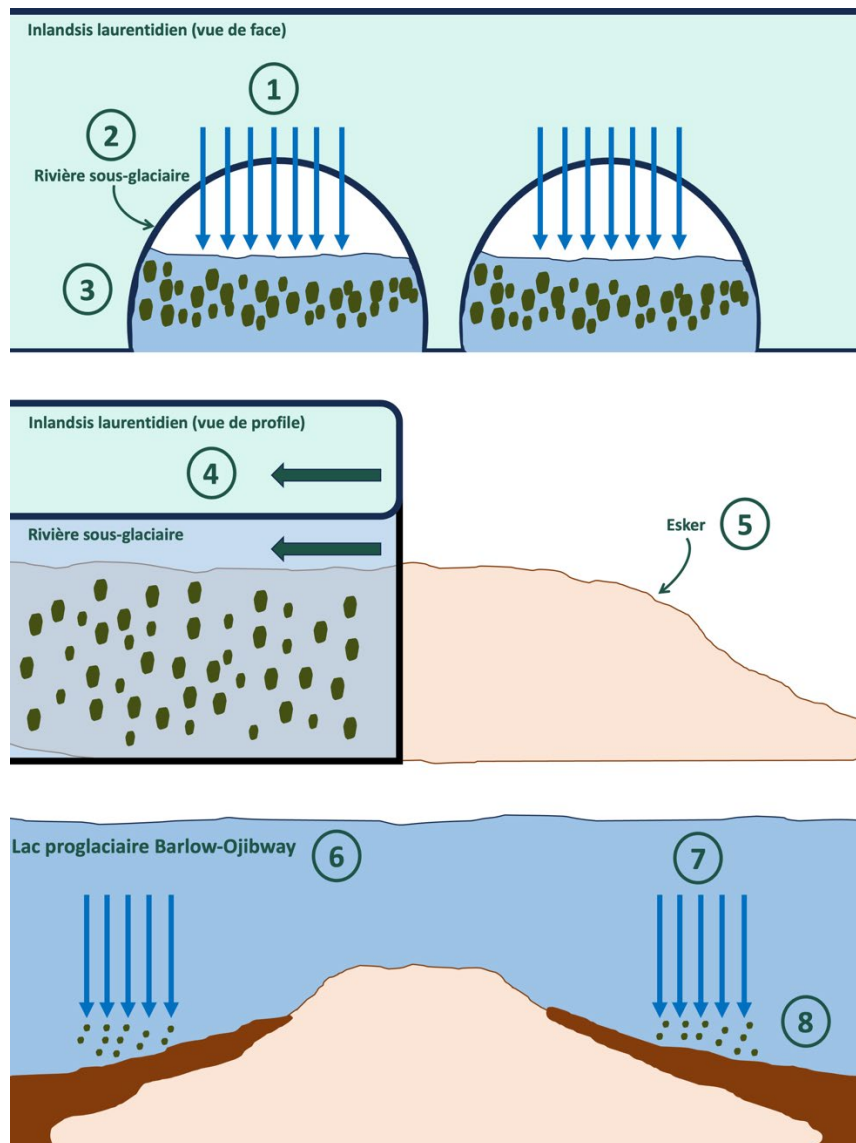


Figure ii

A. Représentation schématique et simplifiée de la formation des eskers et de la ceinture argileuse. A. 1 : Fonte de l'Inlandsis laurentidien, 2 : Formation des rivières sous-glaciaires, 3 : Mise en place des dépôts fluvioglaciaires (sable et gravier, texture grossière), 4 : Retrait du glacier, 5 : Formation progressive des eskers, 6 : Formation du lac proglaciaire Barlow-Ojibway, 7 et 8 : Mise en place des dépôts glaciolacustres (particules fines) et de la ceinture argileuse. Les dimensions ne sont pas à l'échelle

Les forêts sur eskers. La forêt boréale, deuxième plus grand biome forestier nordique de la planète (Saucier et al. 2015; Aakala et al. 2023), forme une ceinture circumpolaire quasi-continue à travers l'Eurasie et l'Amérique du Nord (Thomas et Rowntree 1992; Burton 2013). Caractérisée par un couvert forestier principalement coniférien, elle recouvre près de 14 millions de km² (Burton et al. 2003), soit entre 11% et 17% de la surface terrestre et 30% de l'espace forestier mondial (DeLuca et al. 2008; MacKinnon et al. 2020). La forêt boréale, considérée comme un paysage culturel distinct depuis les temps préhistoriques, historiques et récents, fournit de nombreuses ressources aux populations humaines pour, parmi d'autres, la chasse, la capture d'animaux sauvages, l'agriculture, ainsi que les activités forestières et minières (Johnson et Miyanishi 2012). Elle est dynamisée par deux perturbations principales, les feux de forêts et les épidémies d'insectes (Lavoie et al. 2021; Martin et al. 2022; Aakala et al. 2023; Subedi et al. 2023), et des perturbations secondaires comme certains autres pathogènes et les chablis (Gromtsev 2002), ainsi que le castor (Labrecque-Foy et al. 2020; Moussaoui et al. 2020).

Après le drainage du lac Barlow-Ojibway il y a environ 10 200 ans, la ceinture argileuse et les eskers non submergés (voir Martineau 2022, p.14) sont devenus accessibles à la colonisation par des espèces vivantes, comme les plantes et les microorganismes du sol. Avec les zones de collines, les eskers de la plaine argileuse abitibienne ont été des régions privilégiées pour l'installation de certaines espèces végétales, comme le pin blanc (*Pinus strobus*) (Richard 1980). Aujourd'hui, les sites xériques des eskers de la MRC d'Abitibi abritent une végétation dominante bien connue et appartiennent au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Grondin 1996). La végétation des eskers est majoritairement constituée de pin gris (Cayford et al. 1983; Sims et al. 1990), avec aussi la présence de l'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns et Poggenburgh), du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux), du bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall), et du sapin baumier (*Abies balsamea* (Linnaeus) Miller). Même si l'épinette noire dominait la végétation du sud du lac Ojibway, le pin gris y représentait une grande proportion du couvert forestier (Richard 1980; Girona et al. 2023b). Outre sa présence sur les eskers, le pin gris peut également s'établir sur d'autres dépôt de surface à texture grossière, tels que les till glaciaires (Royer-Tardif et Bradley 2011). De plus, bien que montrant une préférence pour les sols sableux, le pin gris

peut aussi être présent sur sol argileux (Béland et Bergeron 1996) (Figure iii). Les individus d'un même peuplement ont généralement le même âge puisqu'ils sont issus d'un même évènement de feu et ne sont pas tolérants à l'ombre (Desponts et Payette 1992; Girona et al. 2023c).

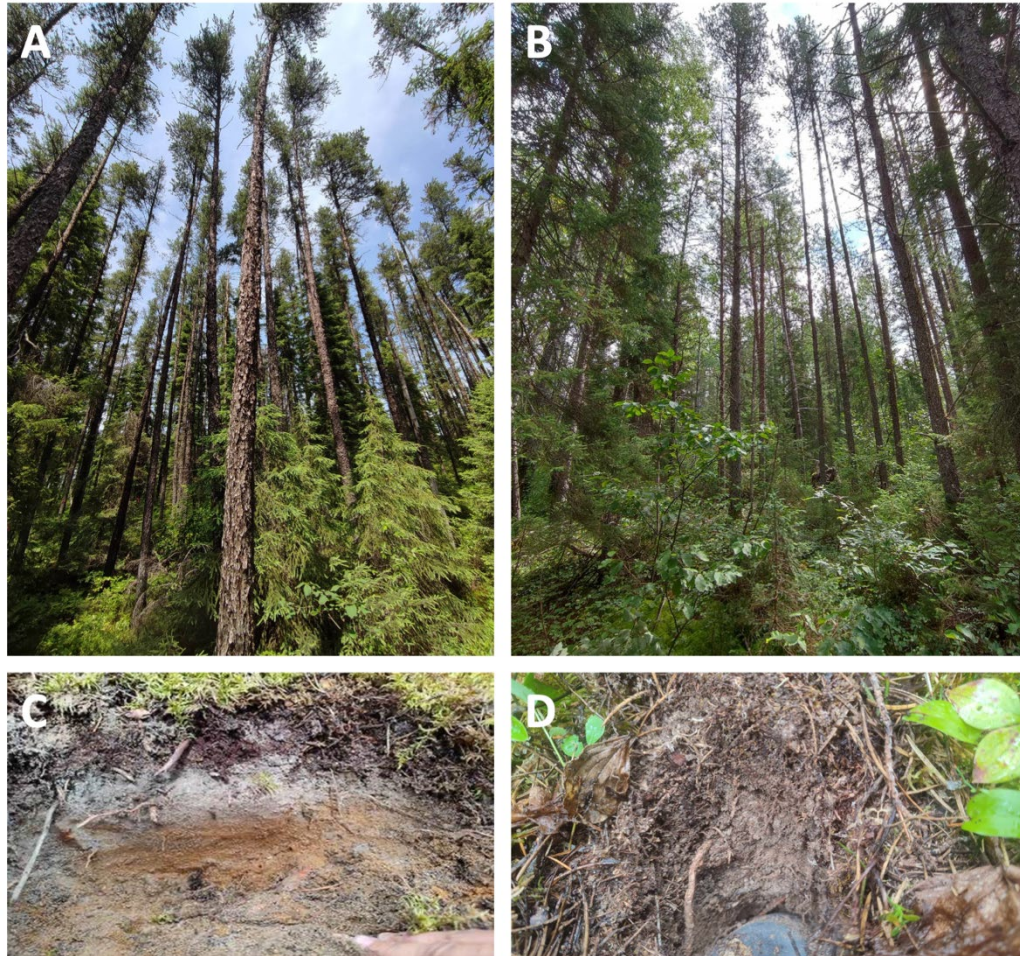


Figure iii
Peuplement de pin gris sur sol sableux d'esker (A, C) et sur sol argileux (plaine argileuse) (B-D).

La MRC d'Abitibi a connu des épisodes de feu avant 1850 et entre 1910 et 1930 (Bergeron et al. 2003), ce qui explique la distribution actuelle du pin gris sur les eskers de la région (Cayford et McRae 1983), ainsi que pour d'autres espèces de stratégie 'embracer' (i.e. dépendante du

feu pour se régénérer) (Rogers et al. 2015). L'établissement de ces forêts sur esker n'aurait pas été possible sans l'association du pin gris avec des champignons mycorhiziens du sol (Bourgeois et Nadeau 2013). La croissance des graines de pin gris est stimulée par le développement des champignons qui améliorent la nutrition de l'arbre via ses mycorhizes, notamment dans des substrats de mousses. Les écosystèmes forestiers dominés par le pin gris sur dépôt fluvioglaciaire peuvent également être recouverts de tapis de lichens, qui servent de substrat favorable pour la propagation du feu, mais stressent les champignons mycorhiziens en réduisant la disponibilité des nutriments dans le sol (Pacé et al. 2019; 2020). Cependant, ces deux situations peuvent coexister dans des peuplements de pin gris impactés par des régimes de feux caractérisés par des intervalles de retour de feux plus longs ou des feux de faible sévérité (Carcaillet et al. 2019).

Les services écosystémiques rendus par les eskers. Les eskers fournissent de nombreuses ressources naturelles et services écosystémiques aux populations locales (Kløve et al. 2012). Par exemple, le gravier et le sable sont extraits pour la construction de routes et de chemins forestiers. Les sablières et gravières représentent 1.9% de la surface des eskers et moraines dans l'Abitibi-Témiscamingue (Cloutier et al. 2013). De plus, les eskers sont généralement associés à des aquifères de haute qualité alimentés par l'infiltration de l'eau, où le complexe sable-gravier agit comme un 'filtre à eau naturel' (Hatva 1989; Tantt et Jokela 2018; Marttila et al. 2021). Cette eau est notamment embouteillée et commercialisée par la compagnie 'Eska' et la MRC d'Abitibi l'utilise à des fins commerciales et domestiques pour plus de 20 000 habitants (Nadeau et al. 2011). Cette eau potable est considérée comme de très haute qualité (Veillette et al. 2007), avec celle provenant de l'esker Saint-Mathieu-Berry primée en 2001 comme la meilleure eau au monde. De plus, les forêts d'eskers sont prisées par les industries forestières, notamment pour le bois de pin gris. Ce dernier est l'une des espèces de résineux les plus abondantes au Canada (Rudolph et Laidly 1990). De plus, le pin gris est l'une des principales espèces ligneuses commerciales dans l'est du Canada (OMNR 2004; Parent 2004; Zhang et Koubaa 2009). Il est recherché pour sa fibre, et son bois modérément dur et lourd, et par rapport à d'autres résineux, de force intermédiaire (OECD 2010). Le pin gris est ainsi valorisé pour du bois d'apparence, mais possède aussi de nombreux usages dans l'industrie des pâtes et papiers (Rudolph et Laidly 1990; Law et Valade 1994). Les forêts d'eskers ont

également une forte valeur culturelle et paysagère pour les communautés locales et la MRC Abitibi, tout comme les forêts de pin qui font l'identité de la ville de Tampere, situé sur la pente sud de l'esker Kalevanharju, en Finlande (Ranta et al. 2013). De fait, les écosystèmes forestiers représentent une part importante des services écosystémiques associés aux eskers.

Les forêts et lacs présents sur les eskers sont utilisés à des fins récréatives, comme pour la randonnée, la pêche, la chasse, le ski, le canoë, le vélo, ou la cueillette de produits forestiers non ligneux (PFNL) tels que les bleuets ou les champignons (Nadeau et al. 2011; 2015). En effet, les forêts de pin gris sont réputées pour abriter des communautés de champignons comestibles diverses et productives (Miron 1994), majoritairement constituée d'espèces EcM. Des espèces d'importance économique sont abondantes dans les forêts de pin gris sur esker, telles que la dermatose des russules (aussi appelée champignon crabe) (*Hypomyces lactifluorum* (Schwein.) Tul. & C. Tul.), ou encore le matsutake (aussi appelé tricholome à grand-voile) (*Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead) (Figure iv). Ces espèces associées aux pin gris sont des éléments importants de l'industrie des champignons des pins en Amérique du Nord (Redhead 1997). On retrouve également d'autres espèces comestibles typiques des peuplements de pin gris sur les eskers en Abitibi, comme l'hydne écailleux (*Sarcodon squamosus* (Schaeff.) Quél. F.) ou le tricholome equestre (*Tricholoma equestre* s.l. (L.) P. Kumm.) (Maneli 2008). L'amanite fauve (*Amanita fulva* Fr.), l'armillaire commun (*Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink s.l.), la chanterelle commune (*Cantharellus enelensis* Voitk, Thorn, Lebeuf, J.I. Kim), et le cortinaire ridé (*Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.) sont également communs dans ces forêts.

La richesse fongique et le potentiel élevé de cueillette caractérisent les forêts sur esker, faisant d'elles un cadre idéal pour le myco-tourisme (Bourgeois et Nadeau 2013). Au sein de la MRC d'Abitibi, des initiatives centrées sur les champignons de la forêt boréale favorisent la mise en valeur des espèces comestibles présentes sur les eskers et sensibilisent le public à leur importance. Une estimation récente évalue la contribution des champignons à l'économie mondiale à environ 54 trillions de dollars USD. Cette estimation prend en compte leur utilisation dans divers secteurs industriels, y compris la pharmacie, l'alimentation et les boissons, ainsi que leur rôle dans l'émergence de matériaux d'origine fongique et autres applications biotechnologiques (Niego et al. 2023).



Figure iv

Macro-champignons comestibles des forêts de pin gris sur esker. A. Dermatoses des russules ou champignon crabe, *Hypomyces lactifluorum* (Schwein.) Tul. & C. Tul. B. Matsutake ou tricholome à grand voile, *Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead. C. Chanterelle commune, *Cantharellus enelensis* Voitek, Thorn, Lebeuf, J.I. Kim. D. Bolet des épinettes, *Leccinum piceinum* Pilát & Dermek. E. Hydne écailleux ou champignon tortue, *Sarcodon squamosus* (Schaeff.) Qué. F. Tricholome equestre, *T. equestre* s.l. (L.) P. Kumm. Crédits photographiques : Jonathan Cazabonne (A) et Patrick Poitras (B-E), 2012-2022

Biodiversité associée aux eskers. L'ensemble des organismes vivants habitent des espaces caractérisés par des facteurs biotiques et abiotiques auxquels ils sont adaptés, comme résultat de leur histoire évolutive (Hoffmann et Sgrò 2011). La biodiversité de la forêt boréale est adaptée aux températures froides, à la faible teneur en nutriments du sol et aux perturbations naturelles récurrentes, telles que les feux, les chablis et les épidémies d'insectes (Thom et Seidl 2016). En particulier, la biodiversité associée aux forêts de pin gris sur esker est adaptée à une certaine cyclicité de feu, ainsi qu'à d'autres perturbations naturelles provoquées, par exemple, par la tordeuse du pin gris (*Choristoneura pinus* Freeman) ou le dendroctone du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) (Cooke et al. 2021; Aakala et al. 2023). Par ailleurs, ce dernier est étroitement associé de manière symbiotique à des champignons ascomycètes ophiostomatoïdes qui jouent un rôle non négligeable dans le succès des attaques du dendroctone du pin ponderosa sur le pin gris (Rice et al. 2007; Khadempour et al. 2012).

Les eskers de la MRC d'Abitibi offrent des habitats favorables à une variété d'espèces végétales et animales associées aux forêts ou lacs. Martineau (2022) mentionne explicitement 30 espèces de plantes de l'enclave argileuse Barlow-Ojibway observées sur les eskers, dont la majorité sont indigènes (Annexe A). Bourgeois et Nadeau (2013) répertorient 14 espèces communes dans le sous-bois des peuplements de pin gris sur l'esker Saint-Mathieu-Berry, *Vaccinium angustifolium* Aiton et *Kalmia angustifolia* Linnaeus. étant les plus abondantes (Annexe B). Ces deux espèces appartiennent à la famille des *Ericaceae*, dont de nombreuses espèces poussent dans les forêts sur esker (Miron 2000). Plusieurs espèces de lichens et de mousses sont également courantes dans les forêts d'esker. Par exemple, les forêts de l'esker de Rokuanvaara en Finlande sont particulièrement connues pour leur richesse en lichens (Aartolahti 1973). Du côté de la faune, 19 espèces de mammifères sont susceptibles d'être retrouvées sur les eskers de la MRC d'Abitibi, 14 espèces appartenant à l'herpétofaune sont répertoriées à proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry, ainsi que des frayères existantes et potentielles de trois espèces de poisson (Bourgeois et Nadeau 2013) (Annexe B).

Il est possible de trouver sur les eskers des espèces rares ou dont la distribution géographique est liée à la présence des eskers. Par exemple, pour la MRC d'Abitibi, le mimule glabre (*Mimulus glabratus* var. *jamesii* (Torr. & Gray ex Benth.) Gray), une plante héliophile stricte menacée, et la paruline à gorge grise (*Oporornis agilis* Wilson), une espèce d'oiseaux

généralement retrouvée dans les peuplements de pin gris âgés de 50 à 70 ans sur sol sableux (Bourgeois et Nadeau 2013). Sur l'esker Clonmacnoise situé au nord de l'Irlande, un inventaire réalisé en 2006 a répertorié 206 espèces de plantes, dont *Orchis apifera* Huds., une espèce protégée, et *Atropa belladonna* Linnaeus et *Carex spicata* Hudson, deux espèces rares à l'échelle régionale (Tubridy et Meehan 2006, rapport non publié). Dans les lacs d'eskers de la MRC d'Abitibi, Hasan et al. (2023) suggèrent que la diversité biologique est plus faible à tous les niveaux trophiques (i.e. oiseaux aquatiques, poissons et macroinvertébrés) mais qu'ils fournissent des habitats à des espèces et communautés rares et importantes pour l'écosystème. Certaines espèces sont fortement associées à la présence des eskers, comme le garrot à œil d'or (*Bucephala clangula* Linnaeus) ou les espèces de plécoptères de la famille Perlidae (Hasan et al. 2023). Les eaux souterraines des eskers abritent une diversité encore méconnue. En Finlande, la faune des eaux souterraines est susceptible d'être principalement retrouvée dans les eskers. Une espèce de ver stygobionte typique, *Troglochaetus beranecki* Delachaux, a notamment été enregistrée dans les eskers du sud de la Finlande. Des espèces similaires à *T. beranecki* peuvent avoir recolonisé des zones glacées en utilisant les eskers comme une sorte de « corridor interstitielle » (Thulin et Hahn 2008).

Nos connaissances sur les champignons des eskers sont limitées, contrairement à celles sur les plantes et les animaux. Les connaissances actuelles se limitent aux macro-champignons, surtout ceux qui sont comestibles. Maneli (2008) a étudié l'écologie de cinq espèces de champignons EcM comestibles dans les peuplements de pin gris le long de l'esker Saint-Mathieu-Berry. Cependant, la majorité de nos connaissances sur les macro-champignons des eskers sont empiriques, recueillies par le club des mycologues amateurs de l'Abitibi-Témiscamingue (MYAM-AT). Patrick Poitras, le président du club, a recensé 66 espèces trouvées sur au moins deux stations situées sur des eskers (Poitras, données non publiées) (Annexe C). Parmi ces espèces, 59% sont mycorhiziennes et 8 sont considérées comme rares à très rares dans la province du Québec. Il semble que les macro-champignons les plus abondants et communs dans les forêts de pin gris sur esker soient principalement des espèces mycorhiziennes, suivies par les saprotrophes (Figure v). Ce constat est généralisable à l'échelle de la forêt boréale, où les EcM sont particulièrement abondants (Qu et al. 2010; 2021). En fonction de leur âge, les forêts de pin gris abriteraient différentes communautés de

champignons EcM selon des relevés de macro-champignons et des méthodes d'identification moléculaire (Visser 1995; DeLuc et al. 2012). Certaines espèces, comme le matsutake, seraient plus abondantes dans les vieux peuplements (Miron 2000; Maneli 2008).

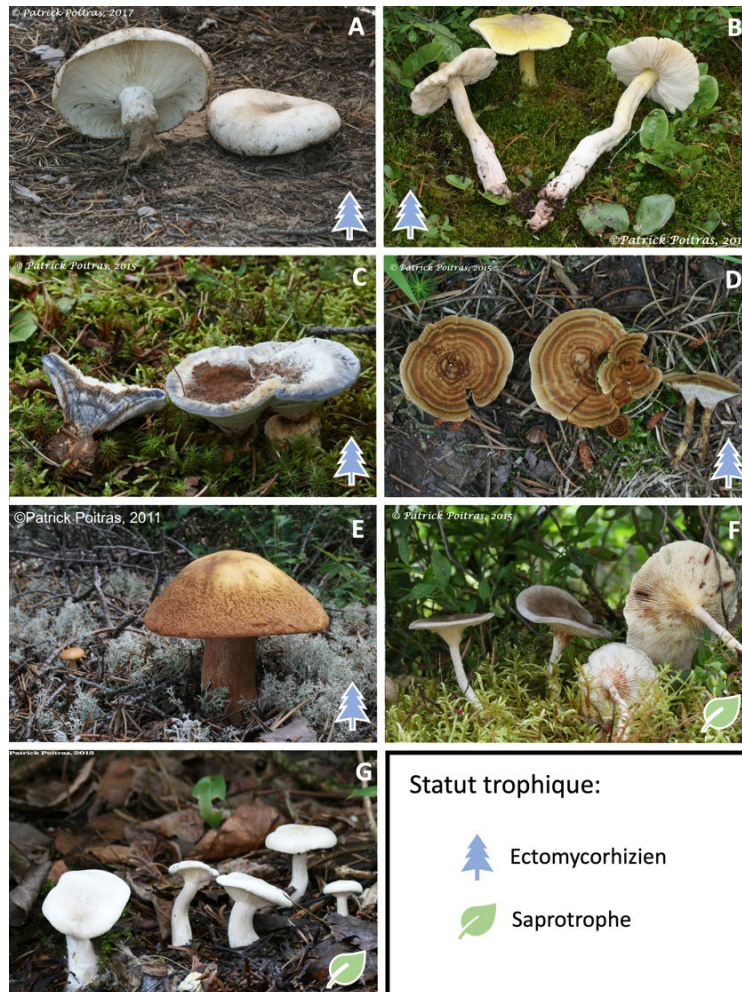


Figure v
Macro-champignons abondants et communs des forêts de pin gris sur esker. A. Russule à pied court, *Russula brevipes* Peck. B. Tricholome de Davis, *Tricholoma davisiae* Peck. C. Hydne bleu d'azur, *Hydnellum caeruleum* (Hornem.) P. Karst. D. Polypore persistant, *Coltricia perennis* (L.) Murrill. E. Cèpe à pores bleuissants, *Boletus subcaerulescens* (E. A. Dick & Snell) Both et coll. F. Clitocybe ombonné, *Cantharellula umbonata* (J.F. Gmel.) Singer. G. Clitopile petite prune, *Clitopilus prunulus* (Scop.) P. Kumm. Crédits photographiques : Patrick Poitras (A-G), 2011-2022.

Contrairement à la flore et à la faune des eskers, l'étude et l'identification des macro-champignons est complexe. La forêt boréale abrite de nombreux groupes fongiques qui nécessitent des analyses microscopiques, voire du séquençage, pour être identifiés. Cependant, la tâche est rendue encore plus complexe par le manque de banques de références génétiques pour les champignons des forêts d'eskers au Québec. Étant donné que nos connaissances sur les champignons de la forêt boréale, notamment des forêts d'esker, sont limitées, l'utilisation d'outils microscopiques et moléculaires est essentielle pour combler ces lacunes. La recherche sur la biodiversité des eskers s'est principalement concentrée sur les composantes visibles à l'œil nu des écosystèmes forestiers (*vide* Hasan et al. 2023 pour la biodiversité aquatique des eskers), à savoir les communautés de plantes (e.g. Kalliovirta et al. 2006; Brūmelis et al. 2019). D'autres aspects de la biodiversité forestière des eskers, notamment les sols et les communautés fongiques associées, ont reçu moins d'attention (Cross 1992).

À ce jour, la plupart des études portant spécifiquement sur la diversité fongique au sein des peuplements naturels de pins gris se sont principalement concentrées sur les patrons de succession après feux des communautés EcM (e.g. Visser 1995; LeDuc et al. 2013) et les macro-champignons, en particulier les comestibles (e.g. Maneli 2008; Rochon et al. 2009). Laperrière et al. (2019) ont utilisé le metabarcoding de l'ADNe pour estimer la diversité fongique du sol dans trois régions différentes de la province québécoise, en incluant des peuplements sur des substrats sableux en Abitibi-Témiscamingue. Il a été observé une baisse de la diversité fongique dans les peuplements de pins gris par rapport à ceux dominés par d'autres espèces d'arbres, notamment les feuillus intolérants à l'ombre, mais les communautés fongiques du sol dans les écosystèmes d'eskers n'ont pas été spécifiquement étudié, ni mentionné, dans cette étude. De fait, peu de recherches ont utilisé des approches moléculaires pour étudier les communautés fongiques dans les dépôts fluvioglaciaires, et aucune n'a abordé spécifiquement les communautés fongiques du sol dans les forêts naturelles d'eskers à l'échelle de la MRC d'Abitibi.

La nature des sols d'eskers. Une caractéristique majeure des eskers, et plus généralement de la forêt boréale, est la composition du sol. Les sols de la forêt boréale sont généralement des podzols, ou spodosols en taxonomie des sols (Pennock 2021). Ces sols sont courants dans les forêts boréales et ont la particularité d'avoir des horizons facilement identifiables à l'œil nu

(Sanborn et al. 2011). Ces podzols présentent une épaisse couche d'accumulation de matière organique en surface, suivie d'un horizon éluvial gris lessivé (Ae) (pouvant être absent) et d'un horizon illuvial (B) brun-rouille indiquant l'accumulation de fer (Fe) et d'aluminium (Al), résultant du processus de formation des podzols (Pennock 2021) (Figure vi). La distinction nette et le faible mélange de ces horizons peuvent probablement être attribués au faible nombre d'animaux fouisseurs capables de perturber la stratification des horizons dans ces sols (Lundström et al. 2000). Les horizons des podzols dans les dépôts fluvioglaciaires, notamment en Abitibi, sont morphologiquement bien visibles (LaSalle et al. 1986; Urusevskaya 2020).

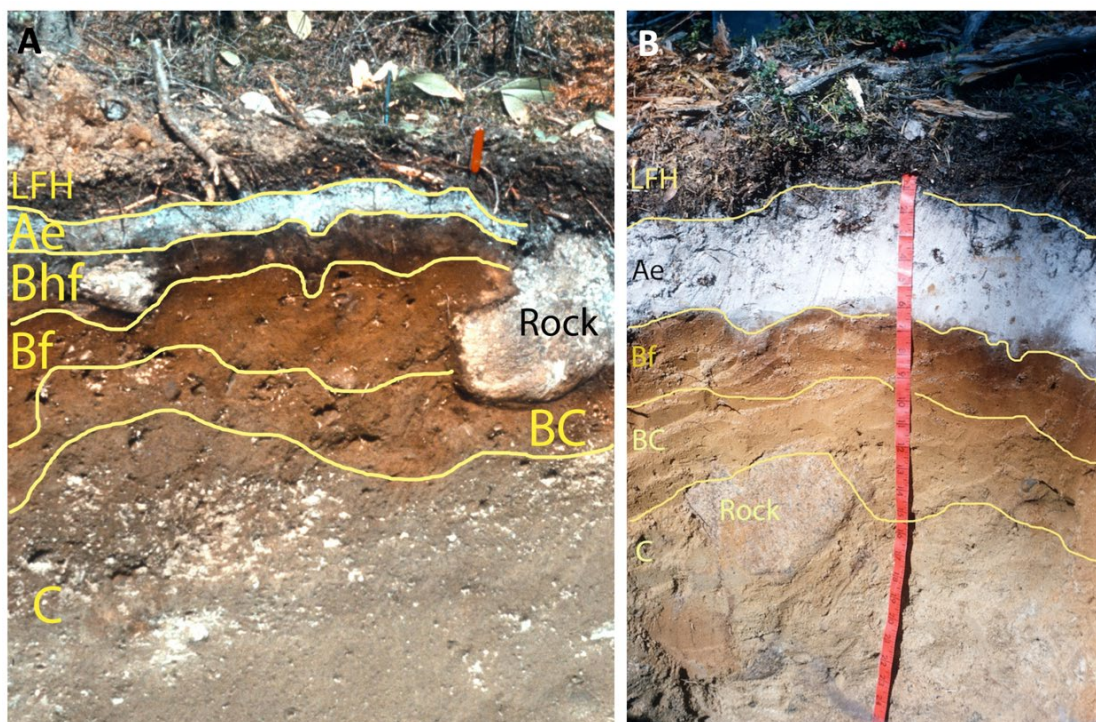


Figure vi

Photographies en coupe d'un podzol humo-ferrique (PHF). A. PHF orthique tiré de Pennock (2021). B. PHF tiré de la Canadian Society of Soil Science (2020). Les podzols ont un horizon B de couleur brunâtre à rouille à cause de l'oxydation du fer accumulé. Les horizons Bhf et Bf sont généralement caractéristiques de l'ordre des podzols. Les PHF orthiques sont une sous-catégorie des podzols et du groupe des PHF.

Outre leur acidité ($\text{pH} < 7$), leur xéricité et leur pauvreté en nutriments, les informations sur la caractérisation chimique des podzols d'eskers, notamment pour chaque horizon du sol, sont limitées. Un mélange de gravier et de sable facilite l'infiltration et la percolation de l'eau dans le sol (Lindroos et al. 2002), entraînant un drainage rapide dans les sols sablonneux. L'horizon B est caractérisé par la précipitation de composés organiques et de sesquioxydes provenant des horizons organiques et éluvial (Ponomareva et Plotnikova 1980), donc avec un pH plus élevé. Ce phénomène peut être attribué aux processus d'illuviation et au renouvellement des racines (Buurman et Jongmans 2002; Buurman et al. 2008).

Les podzols sont le type de sol dominant au Québec et sont majoritairement du type podzol humo-ferrique (PHF) (Moore 2021) (Figure vii). Ces sols sont typiquement retrouvés dans les forêts de conifères et représentent la plus grande zone paléoclimatique au Québec (Grandtner 1966). Les reliefs sablonneux des eskers sont dominés par des PHF. Dans certains cas, les PHF peuvent avoir un horizon durci (ou orstein), surtout sur des dépôts fluvioglaciers acides et pauvres en nutriments, et colonisés par des *Ericaceae*, et dans des peuplements de conifères.

Dans les eskers des régions minières de l'Abitibi, le cuivre (Cu), le cobalt (Co) et le nickel (Ni) sont présents en plus grandes concentrations dans l'horizon C comparativement à l'horizon B (LaSalle et al. 1986), mais aucune information plus précise sur les autres horizons dans les sites non miniers n'est disponible à ce jour. Peu d'informations sont disponibles dans la littérature concernant la chimie des sols dans les podzols des eskers d'Abitibi. Par exemple, l'une des études pédologiques les plus complètes des sols de l'Abitibi-Témiscamingue (Rompré et Carrier 1997) ne mentionne pas les caractéristiques spécifiques des horizons des podzols d'esker. Des informations complémentaires importantes, notamment sur la nature et la caractérisation de l'horizon B, sont communiquées par le guide de reconnaissance des types écologiques en Abitibi (Blouin et Berger 2002), mais ne fournit pas la même quantité de données pour les autres horizons. Globalement, moins d'attention est accordée à l'étude des podzols sur les dépôts fluvioglaciers (Urusevskaya 2020).

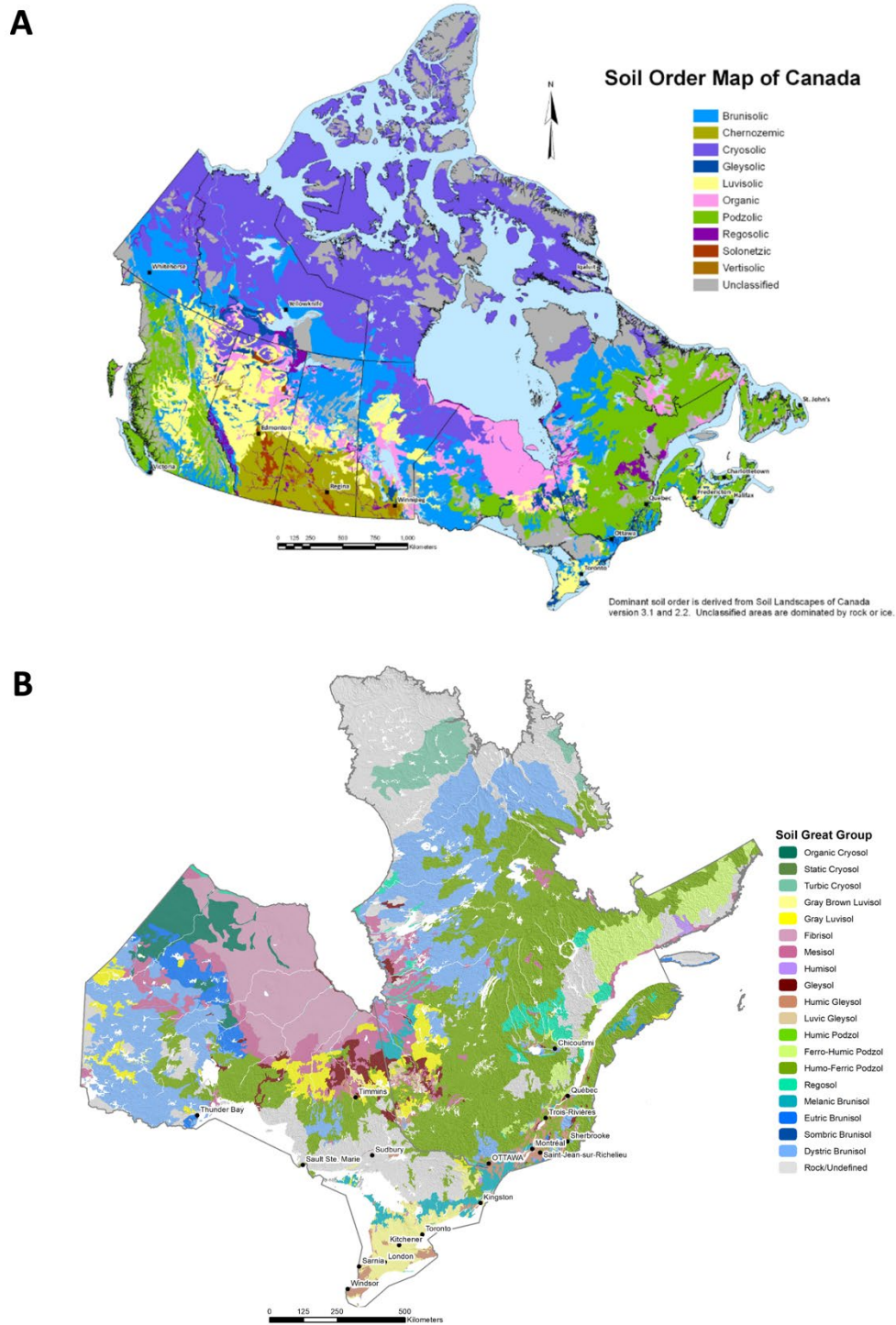


Figure vii
Carte de distribution des ordres et des grands groupes de sols, respectivement au Canada (A) et au Québec et dans l'est de l'Ontario (B). Les deux cartes sont tirées de Moore (2021).

Dans la MRC d'Abitibi, les eskers sont associés à des dépôts dits juxtaglaciaires (code cartographique 2A) – constitués de sable, de gravier, et de cailloux mis en place par l'eau de fonte au contact d'un glacier en retrait – et correspondent au code 2AE. Les dépôts argileux, quant à eux, correspondent à un dépôt de matériel fin (argile et limon) dit glaciolacustre à faciès d'eau profonde – déposé au fond d'un lac proglaciaire – associé au code 4GA (Blouin et Berger 2002). Ces derniers dominent la plaine argileuse abitibienne. Les dépôts glaciolacustres à faciès d'eau peu profonde – code 4GS – principalement constitués de sable et parfois de gravier, sont abondants sur les flancs des eskers de la plaine argileuse.

En dehors de la MRC d'Abitibi, dans les autres régions écologiques du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, le dépôt de surface dominant est le till (Blouin et Berger 2002). Les tills sont des dépôts mis en place par un glacier à la suite de l'érosion du substratum rocheux. Ces derniers représentent, avec l'argile, l'un des principaux types de sol retrouvés dans le nord-ouest de la forêt boréale québécoise (voir Messier et al. 1998). Selon Brouard et al. (2020), presque la moitié du territoire québécois serait couvert par des dépôts glaciaires de type till. Ce type de dépôt est parsemé dans toute la région de la MRC d'Abitibi, et est désigné sous le code 1A (Blouin et Berger 2002).

Influence du type de sol et des horizons sur les communautés fongiques. Les variables environnementales sont des déterminants clés des communautés fongiques du sol à différentes échelles spatiales (Odrizola et al. 2023). Plus précisément, les facteurs abiotiques tels que les propriétés chimiques du sol influencent significativement plusieurs métriques des communautés fongiques du sol dans les écosystèmes forestiers (Wubet et al. 2012; Schimann et al. 2020). Il a été suggéré que les facteurs relatifs au sol ont autant d'influence que les facteurs de végétation dans la composition des communautés de champignons mycorrhiziens (Johnson et al. 1992). Les propriétés physiques et chimiques des sols sableux et argileux offrent différentes niches pour les espèces de champignons, conduisant à la prédominance de groupes fongiques spécifiques dans certains types de sol (Lekberg et al. 2006). Les gradients de fertilité du sol dans les forêts boréales naturelles, comme ceux qui passent de vieilles pinèdes dominées par des pins et des épinettes, sont connus pour influencer l'abondance des guildes et des groupes taxonomiques fongiques. Ces changements de type de sol affectent spécifiquement les taxons tolérants au stress (e.g. *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes*) et les

stratégies d'allocation du carbone des arbres à leurs partenaires EcM (Sterkenburg et al. 2015; Selbmann et al. 2020). Il a été notamment suggéré que dans des sols peu fertiles, les arbres dominants alloueraient plus de carbone aux parties souterraines, favorisant l'abondance des EcM et les rendant éventuellement plus compétitifs face aux saprotrophes (Fernandez et Kennedy 2016). Les patrons de co-occurrence des guildes fongiques peuvent également varier entre les types de sol en raison de facteurs interdépendants, tels que la compétition pour les nutriments, la fertilité du sol, la disponibilité en eau et l'allocation du carbone (Fernandez et Kennedy 2016). En plus d'influencer la composition des communautés et l'abondance des taxons fongiques, les sols caractérisés par une faible disponibilité en nutriments et en eau représentent des filtres environnementaux pour les communautés biologiques associées, ce qui peut entraîner des changements de diversité fongique locale (Ho et al. 2017).

Le sol présente une stratification verticale avec différents types d'horizons aux propriétés distinctes, offrant ainsi une variété d'habitats pour la biodiversité du sol. Les changements dans la composition des communautés fongiques à travers les horizons coïncident principalement avec les propriétés chimiques des horizons, comme le pH, la teneur en nutriments et la quantité de matière organique (Carteron et al. 2021; Luo et al. 2021). Ainsi, différents horizons d'un même profil de sol abritent généralement des communautés fongiques distinctes (Jumpponen et al. 2010; Santalahti et al. 2016). Certains genres et taxons de champignons montrent également une dominance et une répartition différentielle à travers les horizons des podzols (Heinonsalo et al. 2001; Kõljalg et al. 2002; Landeweert et al. 2003; Rosling et al. 2003; Summerbell 2005; Sietiö et al. 2019; Marupakula et al. 2021). Des données de métabarcoding de l'ADNe ont montré que les champignons EcM dominent les podzols de la forêt boréale en termes d'abondance (Taylor et al. 2014; Tedersoo et al. 2014; Qu et al. 2021). Dans les forêts où les champignons EcM prédominent, les saprotrophes sont principalement confinés dans les horizons organiques superficiels, tels que la litière, tandis que les champignons EcM sont plus abondants dans les horizons profonds (Dickie et al. 2002; O'Brien et al. 2005; Lindahl et al. 2007; McGuire et al. 2013). La répartition spatiale entre les EcM et les saprotrophes pourrait résulter d'une compétition pour les nutriments organiques, connue sous le nom d'effet 'Gadgil' (Gadgil et Gadgil 1971). Cet effet, qui suggère que les EcM ralentissent la décomposition de la matière organique par les saprotrophes et augmentent ainsi la séquestration du carbone,

aurait des implications pour le cycle du carbone et le fonctionnement de l'écosystème (Fernandez et Kennedy 2016). Cependant, la ségrégation spatiale des EcM et des saprotrophes pourrait également résulter de préférences de substrat plutôt que de compétition, ou des deux (Sietiö et al. 2019).

L'impact des facteurs environnementaux sur les communautés fongiques du sol entre des sites forestiers peut varier selon les horizons du sol. En particulier, les propriétés chimiques du sol et les espèces d'arbres dominantes ont des effets différents sur les communautés fongiques du sol entre différents sites, qu'elles habitent les horizons organiques ou minéraux (Nagati et al. 2018; Asplund et al. 2019). Cependant, l'interaction entre les communautés fongiques du sol et les propriétés chimiques des horizons présents dans différents types de sol nécessite encore une meilleure compréhension. Par exemple, Asplund et al. (2019) ont observé que les différences de composition des communautés fongiques entre types de forêts (i.e. épinette, mixte, hêtre) sur un même type de sol (i.e. podzol sableux) étaient plus évidentes dans la litière que dans l'horizon minéral. Néanmoins, les réponses des communautés et des guildes fongiques aux changements de propriétés chimiques des types de sol et des horizons sous une même dominance arborée dans le paysage forestier boréal restent à être explorées. Ces pistes de recherche pourraient améliorer notre compréhension de l'impact de la nature du sol (e.g. propriétés physicochimiques) sur les processus écologiques gouvernés par les champignons à l'échelle des écosystèmes forestiers.

Aménagement des forêts et conservation de la diversité biologique. La conservation de la biodiversité est un enjeu majeur de la gestion durable des forêts (Lindenmayer et al. 2000; Oettel et Lapin 2021; Girona et al. 2023a). La faune et la flore vasculaire sont essentielles à cet égard, notamment dans le contexte de l'aménagement écosystémique des forêts boréales. Historiquement, les accents de conservation et les statuts de protection ont été mis sur les espèces forestières qui représentent un intérêt pour les populations humaines et faciles à observer et à suivre, négligeant ainsi d'autres éléments cruciaux des réseaux écologiques (Heleno et al. 2012; Heinen et al. 2020). Certains groupes taxonomiques « emblématiques » de la forêt boréale ont été plus étudiés, comme le cas des oiseaux, au profit de nombreux autres groupes taxonomiques abondants mais plus difficiles à échantillonner ou à identifier, avec des rôles prépondérants dans le fonctionnement et la structure de la forêt boréale naturelle et

aménagée, comme les insectes, les bryophytes, les bactéries, et les champignons (voir Bickford et al. 2007).

L'enjeu majeur est de maintenir la biodiversité boréale en gardant les écosystèmes forestiers à l'intérieur de leur spectre de variabilité naturelle (Gauthier et al. 2008). Cela passe par évaluer les effets directs et indirects, à court, moyen et long terme, de l'aménagement forestier sur la biodiversité afin de proposer des cibles de protection et de conservation. Une connaissance approfondie des forêts préindustrielles est indispensable pour évaluer l'impact de l'aménagement forestier sur la biodiversité (Girona et al. 2023b). Par ailleurs, il a été montré que des groupes d'oiseaux, également des communautés d'insectes xylophages, de bactéries du sol et de champignons décomposeurs du bois étaient de bons indicateurs de l'état de la biodiversité forestière et des conditions de l'environnement, et pouvaient permettre de protéger des habitats entiers au sein des forêts (Hermans et al. 2017; Tello et al. 2020; Drapeau et al. 2008).

Selon une récente synthèse portant sur un réseau d'expérimentation sur l'aménagement des forêts en Europe basé sur une approche multi-taxon (Tinya et al. 2023), les champignons — principalement ceux visibles à l'œil nu — représentent le troisième groupe d'organisme le plus fréquemment étudiés. Toutefois, étant donné la nature cryptique des champignons et la rareté des forêts naturelles, il existe un manque de données sur les communautés de champignons du sol dans des systèmes de référence — tels que les forêts non coupées et régénérées naturellement — se situant dans des régions sous fortes pressions de coupes, comme les écosystèmes d'eskers au sein de la MRC d'Abitibi. Ce type de données servent d'état de référence pour comparaison face à des systèmes perturbés par les coupes, et sont donc indispensables afin d'évaluer le succès de l'aménagement forestier durable et écosystémique (Gauthier et al. 2008; 2023).

L'approche par metabarcoding de l'ADN environnemental des sols forestiers. Notre compréhension des communautés fongiques des sols dans les forêts naturelles d'eskers est limitée en raison de plusieurs lacunes de connaissances en matière de biodiversité liées à la fois aux champignons et aux eskers. Pour combler ces lacunes, il est essentiel de caractériser de manière exhaustive les communautés fongiques dans les sols d'esker, tant au niveau

taxonomique (identification des taxons fongiques présents) que fonctionnel (rôles écologiques qu'ils jouent). Cependant, la vie fongique du sol est principalement microscopique et ne peut être étudiée uniquement par des relevés de fructifications (Cazabonne et al. 2022). À cet égard, le metabarcoding de l'ADNe présent dans les sols a marqué un tournant dans notre compréhension des écosystèmes terrestres, en donnant accès à la diversité microscopique des sols forestiers (Ruppert et al. 2019) (Figure viii). Les approches de séquençage d'ADN à haut débit fournissent un accès rapide, de haute résolution et à faible coût à un ensemble de mesures fondamentales de la biodiversité pour répondre aux besoins de connaissances fondamentales sur les écosystèmes, de gestion et de conservation (Gibson et al. 2015). Ces techniques gagnent donc en importance dans les études environnementales des sols (Orgiazzi et al. 2015) et constituent une approche de choix pour caractériser la diversité, la structure et la composition des communautés fongiques des sols en considérant correctement ses différents biais (Nilsson et al. 2019).

Une récente synthèse usant de données de metabarcoding de l'ADNe estime qu'environ 59% de la biodiversité des écosystèmes terrestres se trouveraient dans les sols (Anthony et al. 2023). Dans cette étude, les champignons ont le second plus grand pourcentage d'espèces associées au sol, soit 90%, laissant suggérer que la majorité de la diversité en espèces fongiques — et possiblement en fonctions écologiques — dans les écosystèmes forestiers se trouverait dans le sol (Baldrian et al. 2022; 2023). Par conséquent, le metabarcoding de l'ADNe du sol, réalisé avec une méthodologie standardisée (Figure viii) et en respectant les bonnes pratiques (Tedersoo et al. 2022), représente une approche prometteuse pour étudier les champignons à travers le prisme des grands concepts d'écologie des communautés. Cette méthode se révèle particulièrement utile et efficace pour explorer les communautés de champignons du sol dans des écosystèmes méconnus et menacés par les perturbations anthropiques (e.g. Alem et al. 2022), tels que les eskers. À ce jour, ce type d'approche n'a jamais été appliqué à l'échelle de la MRC d'Abitibi pour caractériser les communautés fongiques du sol dans les écosystèmes forestiers d'esker.

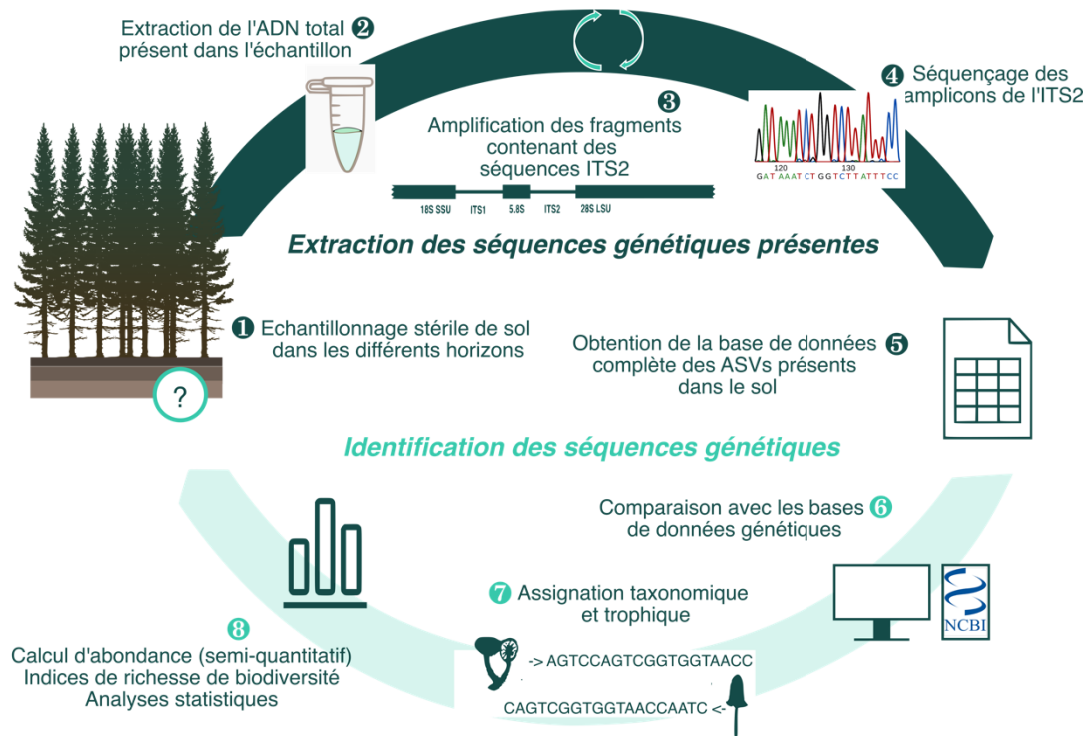


Figure viii
Représentation schématique d'un exemple d'approche par metabarcoding de l'ADN environnemental (ADNe) des sols forestiers, de l'échantillonnage jusqu'aux analyses statistiques.

Objectifs et hypothèses. L'objectif principal de cette étude est de déterminer si les forêts naturelles de pin gris dans les écosystèmes d'eskers abritent des communautés fongiques du sol singulières par rapport à des forêts similaires présentes sur des sols de nature différente. Spécifiquement, nous avons (i) caractérisé les communautés fongiques dans les différents horizons du sol (litière, organique et minéral) des pinèdes grises naturelles sur eskers au sein de la MRC d'Abitibi, dans le nord-ouest du Québec (Canada), grâce au metabarcoding de l'ADN environnemental, (ii) évalué leurs liens avec la chimie des horizons, et (iii) comparé ces communautés fongiques et propriétés chimiques avec celles présentes dans des forêts naturelles de pin gris établies sur la plaine argileuse, afin d'évaluer les singularités fongiques entre les deux types de sol. Les hypothèses de l'étude sont :

(1) Considérant que les pinèdes grises naturelles sur esker auront un sol plus acide, moins riche en nutriments et donc moins fertile, les champignons EcM seront la guildes fongique la plus abondante dans les horizons sous la litière dans ce type de sol car favorisés par une allocation de C par les arbres dominants dans leurs ectomycorhizes plus importante que sur sol argileux. De plus, certains groupes tolérants aux stress environnementaux, notamment ceux retrouvés dans le phylum *Ascomycota*, seront également plus abondants dans les sols d'eskers comparé aux forêts naturelles de pin gris sur argile.

(2) Sachant que les horizons d'un même type de sol présenteront des différences de chimie plus importantes qu'entre les types de sol, les horizons seront le principal facteur d'influence des changements au sein des communautés fongiques dans les sols des pinèdes grises naturelles. Par conséquent, nous nous attendons à observer beaucoup plus de différences de diversité alpha, de composition et d'abondance relatives entre les horizons, qu'entre les sites avec des natures de sol différente (esker et argile).

(3) Les différences dans les métriques des communautés fongiques entre type de sol seront plus marquées dans l'horizon minéral, contrairement à la litière. On s'attend à ce que le minéral soit l'horizon présentant le plus de différences de propriétés chimiques entre les sites sur esker et sur argile, et que la litière et l'horizon organique soient les plus similaires car provenant de la même végétation dominante (i.e. pin gris).

1. VERTICAL ZONATION CONTRIBUTES TO THE HIGH DIVERSITY OF FUNGAL COMMUNITIES ASSOCIATED WITH NATURAL JACK PINE FORESTS

Jonathan Cazabonne^{1,2,*}, Annie DesRochers^{1,2}, Christine Martineau³, Mélanie Roy^{4,5}, Miguel Montoro Girona^{1,2,6}

¹ Groupe de Recherche en Écologie de la MRC Abitibi (GREMA), Forest Research Institute, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 341 rue Principale nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada ; ² Center for Forest Research (CEF), Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada ; ³ Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 Rue du Peps, Québec, QC G1V 4C7, Canada ; ⁴ Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062, Toulouse cedex, France ; ⁵ Instituto Franco-Argentino para el Estudio del Clima y sus Impactos (UMI IFAECI/CNRS-CONICET-UBA-IRD). Dpto. de Ciencias de la Atmosfera y los Océanos, FCEN, Universidad de Buenos Aires. Intendente Guiraldes 2160 - Ciudad Universitaria. Pabellon II - 2do. Piso (C1428EGA) Ciudad Autónoma de Buenos Aires – Argentina ; ⁶ Grupo de Análisis y Planificación del Medio Natural, Universidad de Huelva, Huelva, Spain; *Correspondence: Jonathan Cazabonne, jonathan.cazabonne@uqat.ca

1.1 Abstract

Natural jack pine forests established on sandy eskers and clayey soils represent a unique habitat in the boreal forest in northeastern Canada and are generally associated with well-differentiated soil horizons, but little is known regarding their soil fungal diversity and how soil type and vertical zonation would shape their communities. To address this question, we characterized soil fungal communities from litter horizon, organic layer and mineral soil in 18 natural jack pine forests in esker and clayey soils using ITS2 rDNA metabarcoding. Ectomycorrhizal fungi dominated the organic and mineral horizons in esker soils, while saprotrophic fungi were dominant in clayey soils. The dominance of ectomycorrhizal fungi coincided with higher C accumulation within the organic horizon in esker soils. The nutrient-poor and more acidic esker sites harbored less diverse ectomycorrhizal and saprotrophic communities than clayey soils. Several stress-tolerant and melanin-rich fungal taxa were indicators of esker soils. However, fungal communities were more distinct between horizons than soil types and soil type effects

differed along the soil profile. Our findings highlight the need to fill knowledge gaps in soil fungal diversity associated with jack pine forests and pave the way for adapted and multi-resource forest management in esker forest ecosystems considering their underground fungal specificities.

Keywords: Clay belt, ectomycorrhiza, eDNA metabarcoding, esker ecosystems, *Pinus banksiana*, saprotrophs.

1.2 Résumé

Les forêts naturelles de pin gris établies sur les eskers sablonneux et les sols argileux représentent un habitat unique dans la forêt boréale du nord-est du Canada et sont généralement associées à des horizons du sol bien différenciés, mais la diversité fongique de leur sol reste encore méconnue et comment le type de sol et les horizons pourraient façonner leurs communautés est une question qui reste à explorer. Pour y répondre, nous avons caractérisé les communautés fongiques du sol au sein de l'horizon de la litière, de la couche organique et du sol minéral dans 18 forêts naturelles de pin gris dans des sols d'esker et argileux en utilisant le metabarcoding ITS2 de l'ADNr. Les champignons ectomycorhiziens dominaient les horizons organiques et minéraux dans les sols d'esker, tandis que les champignons saprotrophes étaient dominants dans les sols argileux. La dominance des champignons ectomycorhiziens coïncidait avec une accumulation plus élevée de C dans l'horizon organique dans les sols d'esker. Les sites d'esker plus pauvres en nutriments et plus acides abritaient des communautés ectomycorhiziennes et saprotrophes moins diversifiées que les sols argileux. Plusieurs taxons fongiques riches en mélanine et tolérants au stress étaient des indicateurs des sols d'esker. Cependant, les communautés fongiques étaient plus distinctes entre les horizons qu'entre les types de sol et les effets du type de sol différaient le long du profil du sol. Nos résultats soulignent la nécessité de combler les lacunes de connaissances sur la diversité fongique du sol associée aux forêts de pin gris et ouvrent la voie à une gestion forestière adaptée et multi-ressources dans les écosystèmes forestiers d'esker en tenant compte de leurs spécificités fongiques souterraines.

Mots-clés: Ceinture argileuse, écosystèmes d'esker, ectomycorhize, metabarcoding ADNe, *Pinus banksiana*, saprotrophes.

1.3 Introduction

Eskers found in the northern hemisphere are unique ecosystems, both geologically and biologically (Hasan et al. 2023). These formations consist of coarse fluvio-glacial sediments, mainly sand and gravel, deposited by subglacial river meltwaters (Dewald et al. 2021). In eastern Canada, the Laurentide ice sheet's melting during the last glacial period (8000-10,100 years bp) resulted in the creation of sandy eskers and an overlaying clay plain due to the deposition of glaciolacustrine material by the ancient proglacial lake Barlow-Ojibway (Veillette 1994; Nadeau et al. 2011). These sandy substrates, being acidic and nutrient-limited, facilitate efficient water drainage (Lindroos et al. 2002; Urusevskaya 2020). Eskers provide a plethora of ecosystem services, including road construction materials, aquifer potential, high-quality drinking water, tourism, recreational, and economic attractions, as well as woody resources (Cloutier et al. 2007; Nadeau et al. 2011).

The most widespread tree species on these dry and xeric esker sites is jack pine (*Pinus banksiana* Lambert), which naturally regenerates post-fire by releasing seeds from serotinous cones (Rowe 1972; Sims et al. 1990). Jack pine can establish in less acidic and more fertile soils than eskers (Rudolph and Laidly 1990), including clayey substrates. Jack pine trees are known to be associated with ectomycorrhizal (hereafter EcM) fungi (Danielson 1984; Visser 1994). These fungi form mutualist symbioses with the roots of tree species, primarily conifers such as *Pinus* spp., and are crucial assets for plant growth, nutrition, establishment in harsh environments, and resilience to environmental change (Taylor et al. 2010; van der Heijden et al. 2015; Lindahl and Clemmensen 2016). Moreover, boreal forests are known to shelter diverse and abundant soil EcM communities (Tedersoo et al. 2014; Taylor et al., 2014). In addition to mycorrhizal fungi, fungal saprotrophs play key roles in decomposing soil organic matter, and global fungal diversity contributes to boreal forest soil multifunctionality (Li et al. 2019; Lebreton et al. 2021; Wu et al. 2024). However, jack pine timber is also prized by forest industries for multiple usages (Rudolph 1985) and is thus actively harvested in esker ecosystems, mainly using clearcuts and replanting. Clearcutting alters forest landscapes and leads to a decline in the area occupied by natural esker forests (Lindberg et al. 2020; Molina et al. 2022). Soil fungal communities are particularly sensitive to anthropogenic disturbances like high-intensity forest management and habitat fragmentation (Tomao et al. 2020; Raimbault et al. 2024), representing significant conservation and management stakes in boreal forest areas

under harvesting pressure, where soil fungal communities have been largely unstudied, such as esker forest ecosystems.

Environmental factors are key to understanding soil fungal communities, which is crucial for establishing conservation and forest management plans (Alem et al. 2022; Mikryukov et al. 2023). Abiotic factors such as soil physicochemical properties significantly influence multiple metrics of soil fungal communities in forest ecosystems (Wubet et al. 2012; Schimann et al. 2020). In particular, diverging properties of sandy and clayey soils provide different niches for fungal species (Lekberg et al. 2006). Moreover, variations in soil type fertility are known to induce changes in the presence and abundance of fungal guilds and taxonomic groups, specifically affecting stress-tolerant taxa and carbon allocation strategies from trees to EcM partners (Sterkenburg et al. 2015; Fernandez and Kennedy 2016; Selbmann et al. 2020). Soil acidity is also an important factor controlling alpha and beta fungal diversity, being particularly constraining for EcM fungal diversity (Tedersoo et al. 2014). Furthermore, soils with limited nutrient and water availability serve as environmental filters for biological communities, instigating changes in local fungal diversity (Ho et al. 2017). Indeed, microbial alpha diversity is known to decrease in stressful environmental conditions, such as in acidic soils (see Song et al. 2022; Liu et al. 2024).

Despite the influence of soil type on fungal communities, fungal diversity and composition also fluctuate along the soil profile, which consists of horizons causing vertical variations in chemical soil properties (Jumpponen et al. 2010; Santalahti et al. 2016; Luo et al. 2021; Mager et al. 2024). In EcM-dominated forests, saprotrophs are mainly confined to the litter, while EcM fungi are more abundant in the deepest horizons (Dickie et al., 2002; O'Brien et al., 2005; Lindahl et al., 2007; McGuire et al. 2013). The spatial partitioning between EcM and saprotrophs has been suggested to result from competitive interaction for organic nutrients (i.e. Gadgil and Gadgil 1971; Fernandez and Kennedy 2016), but there is growing evidence this spatial segregation may result from substrate preferences rather than competition (Sietiö et al. 2019). Nevertheless, it has been suggested that fungal communities inhabiting different horizons are more distinct than those in different sites (Peršoh et al. 2018; Carteron et al. 2021), with these changes coinciding with variations in soil pH, nutrient content, and organic matter (Carteron et al. 2021; Luo et al. 2021). Despite this, horizons have not received the same level

of attention in soil fungal community studies in boreal forest ecosystems (Carteron et al. 2021), indicating a need for more knowledge about the variations of fungal community metrics across soil horizons within boreal forest podzols (see Mager et al. 2024).

Eastern Canada's boreal coniferous forests typically feature humo-ferric podzols (Sanborn et al. 2011). These podzols are well-developed under forest vegetation on sandy fluvioglacial deposits, such as eskers, and generally have morphologically well-differentiated horizons (LaSalle et al. 1986; Sanborn et al. 2011; Urusevskaya 2020). Within the Clay Belt region in northwestern Quebec, besides podzols on fluvioglacial sediments, Gray Luvisols and Gleysols commonly occur on clay-rich, glacio-lacustrine deposits (Sanborn et al. 2011; Lavkulich and Arocena 2011; Thiffault 2019; Moore 2021). Contrary to sandy deposits, clayey deposits are fine-textured, more fertile (higher nutrient availability), less acidic, and have a higher water-holding capacity (Rawls and Brakensiek 1982; Kome et al. 2019). In jack pine stands, differences in soil properties between sandy and clayey soils are known to influence forest floor mass, pH, C:N ratio, organic matter, and nutrient contents (Ste-Marie et al. 2007). Moreover, the establishment of natural jack pine forests in clay substrates has documented consequences on the aboveground composition and structure, such as stand density and species mix (Ste-Marie et al. 2007; Royer-Tardif and Bradley 2011). However, the changes in soil fungal community metrics between natural jack pine stands established in esker and clayey soils remain unexplored. Acknowledging the interplay between soil properties and microbial communities (Philippot et al. 2024), variations in physicochemical properties induced by differing soil types across horizons could lead to changes in the associated soil fungal communities within jack pine forests.

The impact of chemical properties on soil fungal communities between forest sites can vary among soil horizons (Nagati et al. 2018; Asplund et al. 2019). However, the interplay between soil fungal communities and horizon chemical properties in different soil types still requires further understanding. For instance, Asplund et al. (2019) observed that fungal composition differences between forest types (i.e. spruce, mixed, beech) under similar soil types (i.e. sandy podzol) were more evident in the litter than in the mineral horizon. Nevertheless, how fungal communities and guilds respond to changes in soil type and horizon chemistry under similar tree dominance in the boreal forest landscape remains largely unanswered. These research

avenues are important to consider as they could enhance our understanding of the impact of belowground environmental changes on fungal-driven ecological processes at forest ecosystem scales.

To date, most studies addressing fungal diversity within jack pine stands have mainly focused on EcM ecology and succession following fire (e.g. Visser 1994; LeDuc et al. 2013), with a bias towards macrofungi, particularly edible ones (e.g. Maneli 2008; Rochon et al. 2009). Laperriere et al. (2019) used eDNA metabarcoding to estimate soil fungal diversity across different regions in eastern Canada, including stands on sandy substrates. They observed lower fungal diversity in jack pine stands compared to stands dominated by other tree species, notably intolerant hardwoods. However, their study did not specifically address soil fungal communities in esker ecosystems. Knowledge of esker fungal diversity therefore remains almost exclusively focused on its macrofungal dimension to date (i.e. Maneli 2008). Despite providing important ecosystem services and facing a decline in occupied areas due to ongoing harvesting pressure (Hasan et al. 2023), no comprehensive and specific assessment of soil fungal communities in esker ecosystems has been conducted in eastern Canada. Moreover, it remains unknown whether they differ from natural jack pine forests established on other soil types, such as clayey soils.

Our objective, therefore, is to explore soil fungal diversity within natural jack pine forests in esker ecosystems, and how soil type and horizons would shape their fungal communities. To achieve this goal, we compared chemical properties and fungal communities characterized by eDNA metabarcoding across soil horizons, namely in the litter, organic and mineral horizons, between natural jack pine forests established in esker and clayey soils. We hypothesized that (i) soils of natural jack pine forests in esker ecosystems would be dominated in relative abundance by EcM and stress-tolerant fungi due to more acidic and nutrient-limited substrate; (ii) horizons would primarily drive soil fungal communities since chemical properties are expected to be more distinct between horizons than between soil types; (iii) most differences in fungal communities between soil types would be located in the mineral horizon since the litter and the organic horizons originate from similar forest vegetation; and (iv) the esker mineral horizon would host less diverse EcM and saprotrophic communities as a response to stressful esker soils acting as an environmental filter for local fungal communities.

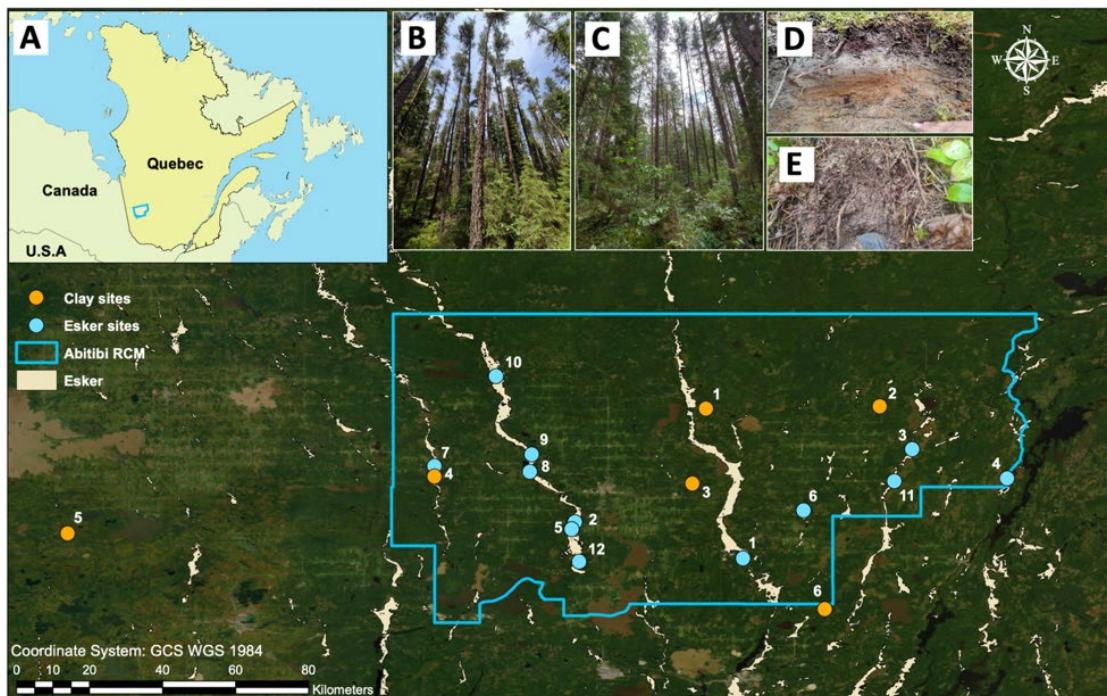


Figure 1.1
Location of the study area and selected sites within eastern Canada and the Abitibi regional county municipality (RCM) (A). In situ photography of natural jack pine forests established on esker (B) and clayey soils (C), with their respective substrate (D and E). The distribution of eskers is indicated, based on data on surficial deposits of the Quebec province (Brouard et al. 2020).

1.4 Material and Methods

1.4.1 Study area

The study was conducted in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec (Canada) (Figure 1.1). The study area is located in northern Quebec's clay plain, within the balsam fir-paper birch (*Abies balsamea* (Linnaeus) Miller-*Betula papyrifera* Marshall) bioclimatic domain (Grondin 1996). Climatic conditions are subpolar, subhumid, and continental with an annual average temperature and precipitation of respectively between 1-2 °C and 825-975 mm according to the Canadian climate normal 1981-2010 station data (Environment Canada, 2023). Forest vegetation mainly consisted of jack pine stands with interspersed stems of *Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh, *Populus tremuloides* Michaux, *Betula papyrifera* Marshall, *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller, and *Acer rubrum* Linnaeus. Specifically, the

Abitibi region is characterized by natural gradients of soil physicochemical properties, from sandy eskers to clayey soil types. Indeed, esker soils account for ~3% of the Abitibi's surface while the remainder of the region's flat topography (~57%) is dominated by clayey soils (Robitaille and Saucier 1998; Cloutier et al. 2007). Abitibi eskers have mineral surface deposits with an overall thickness of more than 25 cm, an illuvial horizon with coarse texture, and a high stone content. Conversely, glacio-lacustrine clayey soils, which are associated with Luvisols or Gleysols in the Abitibi region (Laverdière and De Kimpe 1984; Bergeron et al. 2007), are characterized by an illuvial horizon with medium texture and a low stone content (Blouin and Berger 2002).

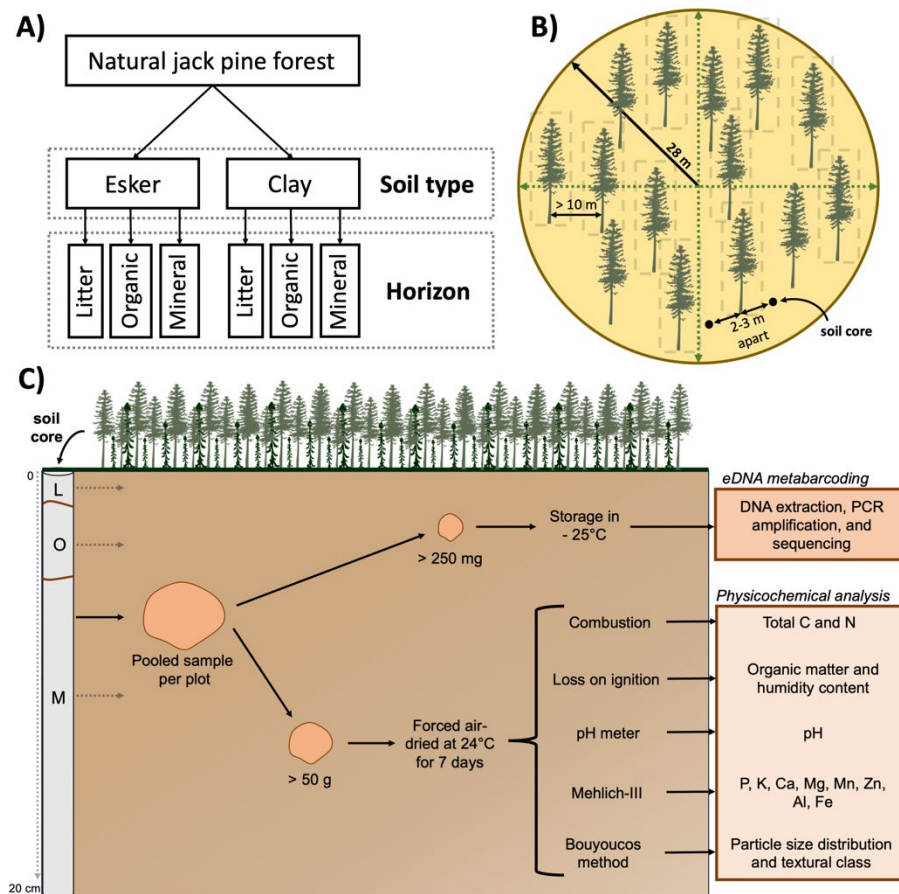


Figure 1.2
Schematic representation of the experimental design (A) and the soil sampling plan (B and C).

1.4.2 Site selection

Site selection was based on four main criteria, namely soil type (sandy esker/clayey), dominant vegetation (jack pine, minimum 50-75% of canopy cover), stand age (minimum 50-60 years), stand origin (natural fire-origin, totally or mostly unimpacted by anthropogenic disturbance), and accessibility (maximum 350 m from forest roads). We used satellite images and forest inventory data from the Quebec government's online platform 'Forêt Ouverte' for site selection (Annexe M). We selected 18 natural jack pine stands (12 on sandy eskers, 6 on the clay plain). Only six clayey sites fitting our selection criteria were found within the prospected territory due to the scarcity of unmanaged (natural) jack pine stands on clayey soils. Sites were separated by a minimum distance of 5 km to ensure independence between samples and avoid pseudoreplication. Finally, the study design consisted of a first-level factor (soil type) with two levels (sand and clay), and a second-level factor (soil horizons) with three levels (litter, organic, and mineral) (Figure 1.2A).

1.4.3 Soil sampling

Soil samples were collected during the summer of 2022 to characterize soil fungal communities and obtain the physicochemical composition across the soil profile. A circular plot with a 28 m radius and an area of 2,500 m² was established at each study site (Figure 1.2B), at least 20 m from the forest edge to avoid related variability bias (Dickie and Reich 2005). Within each plot, five jack pine trees were randomly selected (at least 10 m apart), and two soil sample replicates per tree (2-3 m apart) were collected, following a modified protocol by Tedersoo et al. (2014; 2021) (Figure 1.2B). Sampling locations around trees were randomly selected with the restriction criteria of being strictly opposite (angle of 180°). In total, 180 soil cores (2 replicates × 5 trees × 18 sites) were collected.

For each sampling spot, forest fallen litter (dead leaves, needles) (hereafter referred to as litter horizon) was collected in plastic bags for DNA and physicochemical analyses, followed by samples from the organic layer (hereafter referred to as organic horizon). The latter represented a dark-colored layer rich in organic matter at various decomposition stages, mainly composed of fallen plant material. These organic samples included both F and H horizons. After the removal of the organic layer, we sampled the mineral soil (hereafter referred to as mineral horizon) using a pedological auger (25 cm in length and 7.5 cm in diameter), capturing both

eluvial and illuvial horizons. For esker sites, the mineral soil profile was characterized by the formation and accumulation of organo-metallic assemblages, involving Al and Fe elements, in a leached grey eluvial and rust-brown illuvial horizon, respectively. Due to the variable thickness of the eluvial horizons within both esker and clayey soil profiles, the proportion of this horizon in the mineral soil samples varied among sites. Large roots and coarse woody debris were systematically removed from organic and mineral material while sampling.

Samples were pooled per horizon for each site, resulting in one composite sample for each horizon. This represents 18 composite samples per horizon for a total of 54 composite soil samples (3 horizons \times 18 sites). Each composite soil samples were divided into two sub-samples: one for eDNA-based soil fungal community analysis and the other for physicochemical analysis. Composite organic and mineral soil samples for eDNA analysis were sieved with a 6 mm mesh in the field, placed in plastic bags, transported in an ice-filled cooler and stored at -25°C in the Ecology Research Group of Abitibi RCM (GREMA) laboratory until further processing. Composite litter samples for eDNA analysis were crushed in liquid nitrogen using a mortar and pestle prior to DNA extraction. Composite soil samples for physicochemical analyses were sieved with a 4 mm mesh using an automatic vibrating sieve AS 200 Control (ATS Care Retsch, Haan, Germany) after being forced-air dried at room temperature for 14 days to facilitate the sieving process.

1.4.4 Soil physicochemical analyses

Composite soil samples ($> 50\text{g}$) were sent to the organic and inorganic chemistry laboratory of the Forest Research Direction (Quebec, QC, Canada) for physicochemical analysis (Figure 1.2C). Total nitrogen (N) and carbon (C) contents (g/Kg) were determined by combustion using a CN 928 elemental analyzer (LECO Corp., St Joseph, MI, USA) with thermal conductivity detection for nitrogen and non-dispersive infra-red (NDIR) cell detection for carbon. Organic matter content (hereafter OM) (g/Kg) and percentage of humidity (hereafter humidity) (%) were determined by incineration, a method commonly referred to as the loss on ignition (LOI) method (Davies 1974). Soil pH was measured using 10 g of soil mixed with 20 mL of distilled water with an Orion VersaStar Pro pH meter (Thermo Fisher Scientific Inc., Pittsburgh, PA, USA). Elements (P, K, Ca, Mg, Mn, Zn, Al, Fe) (mg/Kg) were extracted using the Mehlich-III method (Mehlich 1984) and measured by plasma atomic emission spectroscopy (Optima 8300

model, ICP-OES, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA). Particle size distribution and textural class determination were performed on soil samples consisting of fine earth (<2 mm) containing 5% or less carbon using the Bouyoucos method (Bouyoucos 1962).

1.4.5 DNA extraction, amplification and library preparation

DNA extraction was carried out at the Environmental Genomic Laboratory of the Laurentian Forestry Centre (EGL-CFL) on 150 mg of composite litter and organic samples, and 250 mg of composite mineral samples (Figure 1.2C) using a DNeasy powersoil pro kit (Qiagen, Valencia, CA, US) and the QIAcube automated instrument (Qiagen, Hilden, Germany) in accordance with the manufacturer's instructions. DNA was quantified with the Qubit™ dsDNA BR Assay Kit (Thermo Fisher Scientific Inc, Wilmington, USA). Fungal DNA amplicon libraries were prepared at the EGL-CFL following a previously described procedure (Samad et al. 2023) and sequenced on an Illumina MiSeq platform at the Next Generation Sequencing Platform of the CHU de Québec-Université Laval Research Centre using a MiSeq v3 600-cycle Reagent Kit. Even though one ITS region contains less genetic information than the entire ITS (Tedersoo et al. 2022), the ITS2 region of the fungal ribosomal DNA was amplified using the primer set ITS9F (5'-GAACGCAGCRAAIIGYGA-3') and ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' (White et al. 1990; Ihrmark et al. 2012; Rivers 2016) because of limitations to sequence length that can be obtained with Illumina Sequencing. Negative controls in the DNA extraction and PCR amplification were used to control potential contaminants during the process. Sequences were deposited in the NCBI Sequence Read Archive under BioProject number PRJNA1109390 and community data are available in the Dryad Digital Repository (doi: 10.5061/dryad.ffbg79d33).

1.4.6 Bioinformatic and sequence analyses

All bioinformatics analyses were performed in QIIME2 v2023.2.0 (Bolyen et al. 2019). Demultiplexed FASTQ (R1 and R2) files were first imported in QIIME2 using the 'qiime import' command which converts the data into a QZA archive file so it can be processed by the rest of the QIIME2 workflow. First, primers were removed using the QIIME2 implementation of CutAdapt (Martin 2011). Resulting forward and reverse reads went through the DADA2 (Callahan et al. 2016) pipeline for sequence quality control and feature table construction using the "qiime dada2 denoise-paired" command. During this process, low-

quality regions of the sequences were trimmed, paired reads assembled, chimeric sequences filtered, remaining high-quality sequences dereplicated, and singletons and very low-frequency abundance ASVs removed using the “qiime feature-table filter-features” command. The output of this step was a feature table (i.e., ASV table) which contains read counts for each unique sequence in each sample of the dataset, and feature data which contains sequences corresponding to each ASV.

A taxonomy was assigned to each ASV based on the UNITE reference database (version 9.0) (Abarenkov et al. 2010, 2023; Kõljalg et al. 2005, 2013; Nilsson et al. 2019b) using the “classify-sklearn” with a Naive Bayes classifier. All ASVs not assigned to the ‘Fungi’ kingdom were removed from further analyses using the “qiime taxa filter-table”. The resulting fungal ASV table was used to perform downstream statistical analyses. Functional annotation of ASVs was performed for most fungal guilds using FUNGuild version 1.1 (Nguyen et al. 2016).

1.4.7 Statistical analyses

Soil fungal community analyses were performed using three distinct datasets (global, EcM and saprotrophic communities) grouped according to site types and horizons (see Figure 1.2A): esker litter horizon, esker organic horizon, esker mineral horizon, clay litter horizon, clay organic horizon and clay mineral horizon. To investigate soil fungal community composition among soil sample types, we analyzed differential relative abundance, and alpha and beta diversity metrics. We calculated four diversity indices (Observed diversity, Chao1 estimate, Shannon-Wiener and Simpson) to obtain a holistic picture of fungal diversity patterns that consider ASV richness observations, estimations, and evenness, and that gives differential weight to dominant and rare species (Kim et al. 2017). These diversity indices were calculated using the *vegan* package (Oksanen et al. 2019). The effects of soil type, horizon and their interaction on abundance and diversity indices were tested through an ANOVA with sites as a random factor and soil type and horizons as fixed effects.

We performed a metric multidimensional scaling based on Principal Coordinate Analysis (PCoA) to visualize the dissimilarity of fungal communities across soil sample types using the *ape* package (Paradis and Schliep 2019). PCoAs were performed based on Bray-Curtis

dissimilarities using global, EcM and saprotrophic ASVs. The effect of soil type, horizons, and their interaction on community composition was tested using permutational multivariate analysis of variance (perMANOVA) (Anderson 2001) with paired group comparison on dissimilarity matrix using *adonis2* function from the *vegan* package with 999 permutations, including soil type and horizons as fixed effects and sites as a random effect. Multivariate homogeneity of group dispersions (Anderson 2011) was tested based on the extension of Levene's test *betadisper* function from the *vegan* package.

We examined whether horizons differed chemically between esker and clayey soils by comparing chemical content means through a one-way analysis of variance (ANOVA) followed by Duncan's new multiple range post-hoc test based on the *agricolae* package. To examine the extent to which changes in fungal community composition are related to soil chemistry across sample types, we investigated relationships between chemical variables and community matrix using a distance-based Redundancy analysis (dbRDA) (Legendre and Anderson 1999) with Bray-Curtis dissimilarities using the *vegan* package. Correlation significance was tested through the permutation-based Mantel test using the *vegan* package. We also conducted correlation analyses to examine relationships between relative abundance of specific groups of ASVs and chemical variables across soil sample types.

We analyzed the proportions of each taxonomic (Phylum, Class, Order, Family, Genus, Species) and functional rank (i.e. EcM, saprotrophs) by calculating relative abundances (hereafter referred to as abundance to avoid redundancy). We normalized these proportions by dividing the number of ASVs attributed to a particular rank by the total number of ASVs in the given sample to account for potential biases induced by sequencing depth. To avoid redundancy, when we mention percentages related to abundances, it is understood to refer to the percentage of ASVs. To test for differential abundance among samples, we used an ANOVA with Benjamini-Hochberg adjusted *p*-values to control for false discovery rate within multiple comparisons (Benjamini and Hochberg 1995). To complement relative abundance analyses, we also conducted a multi-level indicator species analysis to identify fungal genera, families and classes within the global, EcM and saprotrophs datasets with a particular affinity for each soil type and horizon using the *indicspec* package (Cáceres and Legendre 2009).

Contrary to relative abundance, diversity analyses were performed on rarefied datasets (10,388 reads per sample) to account for differences in sample sizes (Willis 2019). Datasets were normalized using scaling with ranked subsampling following Beule and Karlovsky (2020), notably to account for the unequal sampling between esker and clayey soils. All statistical analyses were conducted in R (R Core Team 2023, version 4.3.2), and most abovementioned packages were called using the *microeco* package (Liu 2021).

1.5 Results

1.5.1 Fungal diversity metrics

The estimated Chao diversity index showed that between 94% and 97% of fungal ASVs were observed across all soil types and horizons (Table 1.1). The accumulation curve of ASV richness tends to plateau for all sample types, suggesting that our sampling was nearly sufficient to catch most of the fungal community (Annexe D). All diversity indices used to assess global fungal diversity showed no difference between soil types ($p>0.05$; Annexe N), contrary to horizons. Conversely, EcM diversity was significantly lower in the organic and mineral horizon in esker soil compared to their clayey soil counterparts, as per all diversity indices ($p<0.05$). Organic and mineral horizons from clayey soil contained twice the number of EcM ASVs compared to esker soil. According to Shannon and Simpson diversity indices, saprotroph diversity was significantly lower in the organic horizon in esker compared to clayey soil ($p<0.05$).

In esker soil, observed global fungal diversity decreased from the litter (highest global diversity) to the mineral (lowest global diversity) ($p<0.001$), with litter in esker soil having twice the number of ASVs compared to the mineral, while the litter and organic horizon from clayey soil had similar observed diversity. All clayey soil horizons had similar Shannon and Simpson diversity indices ($p>0.05$) (Table 1.1). Vertical differences in global, EcM and saprotrophic diversity were more pronounced in the esker than clayey soil profile. Generally, diversity indices for the global and EcM communities were more variable in the esker mineral compared to the clayey mineral horizon (Table 1.1). Among the 4,148 ASVs in the rarefied dataset, 1,699 (23%) and 1,051 (12%) were unique to esker and clayey soil, respectively, while 1,398 (65%) were shared between soil types (Annexe E).

Table 1.1
Comparison of diversity indices (observed richness, estimated Chao, Shannon, Simpson) between soil types (esker and clay) and horizons (litter, organic and mineral) for the global, ectomycorrhizal (EcM) and saprotrophic communities. Means and standard errors (in parenthesis) are indicated for each soil sample type, and values in bold indicate significant differences between esker and clayey soils. Different letters indicate significant differences in mean comparisons among soil sample types (ANOVA followed by Duncan's new multiple range post-hoc test).

Soil type	Esker			Clay		
	Litter	Organic	Mineral	Litter	Organic	Mineral
Observed richness	^a 352 (16.5)	^{bc} 253 (22.2)	^d 151 (24.9)	^{ab} 329 (34.9)	^{bc} 274 (22.9)	^{cd} 202 (14.6)
Estimated Chao	^a 369 (18.3)	^b 267 (24)	^c 155 (25.8)	^a 350 (38.2)	^{ab} 290 (25.3)	^{bc} 210 (16.5)
Shannon	^a 4.5 (0.1)	^{ab} 4 (0.2)	^c 3.3 (0.2)	^{ab} 4 (0.3)	^{ab} 3.9 (0.2)	^{bc} 3.6 (0.1)
Simpson	^a 0.96 (0.01)	^{ab} 0.94 (0.02)	^b 0.88 (0.03)	^{ab} 0.91 (0.03)	^{ab} 0.93 (0.02)	^{ab} 0.92 (0.01)
Observed EcM richness	^d 4.3 (0.9)	^{cb} 24 (2.6)	^c 16 (3.7)	^d 4 (0.9)	^a 31 (4.7)	^{ab} 28 (4)
Estimated Chao EcM	^d 4.4 (0.9)	^{cb} 24 (2.7)	^c 17 (3.7)	^d 4 (1)	^a 31 (4.7)	^{ab} 29 (3.8)
Shannon EcM	^c 1.03 (0.2)	^b 1.93 (0.2)	^{bc} 1.47 (0.3)	^c 0.97 (0.2)	^a 2.91 (0.3)	^a 2.52 (0.1)
Simpson EcM	^b 0.51 (0.1)	^b 0.74 (0.1)	^b 0.57 (0.1)	^b 0.52 (0.1)	^a 0.91 (0.03)	^a 0.87 (0.02)
Observed saprotroph richness	^{ab} 48 (3)	^{ab} 49 (4.5)	^c 25 (4.3)	^a 53 (4.1)	^a 63 (4.4)	^{bc} 37 (3.6)
Estimated Chao saprotroph	^{ab} 50.4 (3.3)	^{ab} 51.4 (5)	^c 25.4 (4.5)	^a 56.8 (4.5)	^a 65.2 (5.2)	^{bc} 37.4 (3.6)
Shannon saprotroph	^a 2.9 (0.1)	^a 3.02 (0.2)	^b 1.97 (0.2)	^a 3.03 (0.2)	^a 3.03 (0.2)	^a 2.56 (0.1)
Simpson saprotroph	^a 0.88 (0.02)	^a 0.90 (0.02)	^b 0.72 (0.1)	^a 0.90 (0.04)	^a 0.91 (0.02)	^a 0.85 (0.02)

The PCoA based on the global fungal community revealed a distinct clustering of data points by horizons for both esker and clayey soil, with no overlap between horizon ellipses, unlike soil types that overlapped (Figure 1.3; Annexe F). The first and second principal coordinates (PCo1 and PCo2) accounted for 13.6% and 8.4% of the observed variation in the global fungal community composition (Figure 1.3A). Soil type significantly influenced the global fungal community ($p = 0.02$) but explained less than 1% of the variance (Figure 1.3B). Horizons had

a significant influence on the global fungal community ($p = 0.001$) and accounted for 20% of the total variance (Table 1.2). All comparisons between horizons across soil types yielded significant composition differences in the global fungal community composition, except for the organic horizon (Table 1.2).

Table 1.2
Effects of soil types (esker and clay) and horizons (litter, organic, and mineral) on global, ectomycorrhizal (EcM) and saprotrophic community composition (perMANOVA). ES-L = litter horizon in esker soil, ES-O = organic horizon in esker soil, ES-M = mineral horizon in esker soil, CS-L = litter horizon in clayey soils, CS-O = organic horizon in clayey soils, and CS-M = mineral horizon in clayey soils. Significant p -values are indicated in bold.

Factors	Global		EcM		Saprotroph	
	R^2	p -value	R^2	p -value	R^2	p -value
Soil type	0.03	0.02	0.02	0.04	0.02	0.04
Horizon	0.20	0.001	0.1	0.001	0.25	0.001
Soil type:Horizon	0.04	0.03	0.04	0.25	0.04	0.05
Residuals	0.73	-	0.84	-	0.69	-
Paired group comparisons						
CS-O vs CS-L	0.18	0.005	0.11	0.11	0.18	0.005
CS-O vs CS-M	0.16	0.01	0.11	0.17	0.20	0.013
CS-O vs ES-O	0.08	0.05	0.05	0.63	0.07	0.14
CS-L vs CS-M	0.21	0.005	0.11	0.04	0.26	0.005
CS-L vs ES-L	0.09	0.02	0.07	0.16	0.07	0.19
CS-M vs ES-M	0.10	0.01	0.09	0.08	0.14	0.02
ES-L vs ES-M	0.22	0.002	0.09	0.004	0.29	0.002
ES-L vs ES-O	0.24	0.002	0.13	0.004	0.21	0.002
ES-M vs ES-O	0.16	0.002	0.08	0.008	0.28	0.002

For the EcM community, PCo1 and PCo2 represented 9.1% and 5.2% of observed composition differences, respectively (Figure 1.3B). Segregation on the ordinal space by horizons was less evident for the EcM community. Horizons explained twice less variance in the EcM community than in the global fungal community (Table 1.2) but is still higher than soil type

contribution. The interaction between soil type and horizon influenced the global community composition, suggesting that variations between soil type depend on the horizons, but explained less than 1% of the variance. Conversely, the interaction between soil type and horizon did not influence the composition of the EcM and saprotrophic communities. EcM communities were similar between esker and clayey soil in the litter, organic, and mineral horizons. This result is supported by the fact that the effect of horizons on the EcM community did not depend on soil type (Table 1.2).

For the saprotrophic community, PCo1 and PCo2 represented 15.8% and 11.6% of observed community composition variation, respectively (Figure 1.3C). Space segregation by horizons was similar to that observed for the global fungal community, with horizons explaining 25% of the variance and soil type less than 1% (Table 1.2). The saprotrophic community appeared to be similar between the litter and organic horizon of esker and clayey soil but showed significant differences in the mineral horizon. The saprotrophic community seemed to be sensitive to the soil type effect within the mineral horizon, although the effect of the interaction between soil type and horizon was nearly significant (Table 1.2). Clustering by horizon was more marked in esker compared to clayey soil profile, especially for global and saprotrophic communities (Figure 1.3).

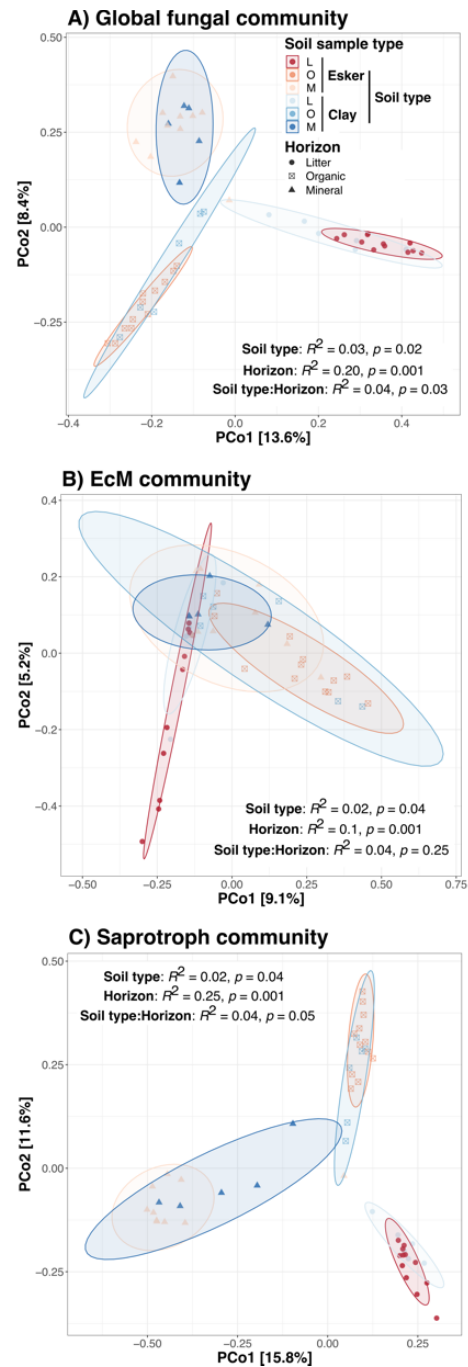


Figure 1.3

Principal Coordinate Analysis (PCoA) plots representing the similarity of global (A), ectomycorrhizal (EcM) (B) and saprotrophic communities (C) based on ASVs and Bray-Curtis dissimilarities, for all soil sample types. ES = esker soil, CS = clayey soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. For each community, ellipses are also displayed per soil sample type. Each point is a unique sample and ellipses represent a 95% confidence interval around the centroid for each grouping. Results from the permutational multivariate analysis of variance (perMANOVA), with paired group comparison on dissimilarity matrix with 999 permutations, are plotted.

1.5.2 Driving factors of fungal community composition

Clear chemical differences were noted between soil types for the mineral and organic horizon ($p < 0.05$) (Table 1.3). Soil pH was found to be higher (less acidic) in the mineral horizon in clayey compared to esker soil ($p = 0.04$). The organic horizon in esker soil had a total C content 22.6% higher than in clayey soil ($p = 0.04$), as well as a higher OM content ($p = 0.03$). The organic and mineral horizon in clayey soil had higher contents of Ca, Mg, and Mn than their counterparts in esker soil ($p < 0.05$). K content differed between soil types only in the mineral horizon, with the mineral horizon in clayey soil having six times more K than in esker soil ($p = 0.005$). Litter from jack pine forests on esker and clayey soils exhibited similar chemical properties, with no significant differences observed amongst all tested variables ($p > 0.05$ for all variables). The clay content of the mineral horizon in clayey soil was between 9 and 10 times higher compared to the mineral in esker soil, while sand content was more than 5 times higher in the mineral horizon in esker compared to clayey soil ($p < 0.001$) (Annexe O). For both soil types, humidity, total N content, as well as contents of P, K, Mg, Ca, Zn and Mn were higher in the organic and decreased in the mineral horizon, while Al content was higher in the mineral horizon ($p < 0.001$). The pH of organic and litter was similar whereas lower compared to the mineral horizon for all soil types ($p < 0.01$). Fe content was similar between organic and mineral horizons but was significantly lower in the litter for esker and clayey soil ($p < 0.01$) (Table 1.3). For humidity and total N content, vertical differences were less marked between the litter and organic horizons in clayey than in esker soil profile (Table 1.3). Chemical differences were more pronounced in the mineral horizon. For instance, considering Ca, Mg and Mn, content differences between esker and clayey soils in the mineral horizon were about 11 times greater than in the organic horizons.

Table 1.3

Comparison of chemical variables between soil types and horizons. Different letters indicate significant differences in mean comparisons among soil sample types (one-way ANOVA followed by Duncan's new multiple range post-hoc test). Mean and standard errors (in parenthesis) are indicated for each soil sample type, and values in bold indicate significant differences between esker and clayey soils.

Soil type	Esker			Clay			
	Horizon	Litter	Organic	Mineral	Litter	Organic	Mineral
OM		^a 974 (5.2)	^b 875 (81)	^d 35.5 (7.9)	^a 965 (13.8)	^c 794 (171)	^d 45.8 (14.5)
Humidity		^b 7.2 (0.5)	^a 8.2 (0.4)	^c 0.9 (0.3)	^{ab} 7.6 (0.9)	^a 8.1 (1.1)	^c 1.2 (0.4)
Total C		^a 490 (5.2)	^b 450 (29.9)	^d 13.8 (3.8)	^a 486 (8.9)	^c 367 (99.1)	^d 14.3 (5.4)
Total N		^b 9.03 (2.5)	^a 11.8 (1.7)	^c 0.55 (0.8)	^{ab} 9.72 (3.1)	^a 11.6 (3.0)	^c 0.49 (0.3)
P		^c 0.59 (0.2)	^a 65.4 (24.9)	^b 11.6 (5.6)	^c 0.73 (0.3)	^a 80 (31.7)	^b 14.2 (5.6)
K		^d 1.23 (0.5)	^a 676 (97.6)	^c 14 (5.5)	^d 1.4 (0.5)	^a 735 (150)	^b 84.5 (43.5)
Ca		^e 5.31 (1.1)	^b 1582 (481)	^d 15.5 (8.2)	^e 7.7 (4)	^a 2463 (640)	^c 357 (185)
Mg		^c 0.83 (0.3)	^b 321 (40.0)	^d 6.25 (4.2)	^e 1.09 (0.5)	^a 441 (81.5)	^c 141 (98.5)
Mn		^c 0.65 (0.4)	^b 122 (66.4)	^d 2.12 (1.7)	^e 0.63 (0.3)	^a 224 (92.3)	^c 8.67 (4.5)
Zn		^c 0.07 (0.02)	^a 68.1 (27.0)	^b 5.15 (5.1)	^c 0.08 (0.1)	^a 53.3 (15.3)	^b 2.5 (0.8)
Al		^c 0.45 (0.1)	^b 652 (159)	^a 1705 (369)	^c 0.48 (0.3)	^b 881 (415)	^a 1518 (193)
Fe		^b 0.16 (0.1)	^a 204 (73.3)	^a 225 (99.5)	^b 0.23 (0.2)	^a 231 (42.7)	^a 268 (43.3)
pH		^c 4.41 (0.2)	^c 4.40 (0.2)	^b 4.91 (0.1)	^c 4.62 (0.5)	^c 4.61 (0.3)	^a 5.2 (0.2)

The dbRDA ordination, which was constrained with soil chemical variables, showed similar space clustering than the PCoA for global, EcM, and saprotrophic communities (Figures 1.3, 1.4, Annexe F). Soil chemical variables, mainly grouped by horizons, appeared to account for differences between fungal communities. The first two dbRDA components explained 31.3% and 18.8% of the observed differences in global fungal composition (Figure 1.4A). For both soil types, the global fungal community in the organic horizon was associated with increasing levels of Ca, Mg, P, K, Zn and Mn. In contrast, the global community in the mineral horizon was linked to increasing values of pH, Al and Fe. The global fungal community in the litter horizon was associated with increases in total C, total N, OM contents and humidity (Figure 1.4A). Distributions of all chemical variables were significantly correlated with changes in global and saprotrophic community composition (Table 1.4). Al, Fe, total C, OM contents and humidity were the most strongly associated with changes in global and saprotrophic community composition. For the EcM community, composition changes were only correlated

with OM content, humidity, total C, total N, Al, Fe contents, and pH (Table 1.4), with Al and Fe being the most strongly associated.

Changes in fungal community composition along the soil chemistry gradient were strongly correlated with the distribution of certain fungal groups, namely *Agaricomycetes*, *Leotiomycetes* and *Dothideomycetes* for the global fungal community, *Cortinariaceae* and *Pilodermataceae* for the EcM community, and *Umbelopsidaceae* and *Hydnodontaceae* for the saprotrophic community (Figures 1.4B, 1.4C, and 1.4D). The phylum *Ascomycota* was positively and negatively correlated with total C, total N, OM contents and humidity, and pH, Al and Fe contents, respectively, while *Basidiomycota* depicted the opposite trend (Annexe G).

Table 1.4
Mantel test correlations with soil chemical variables and distance matrix for the global, ectomycorrhizal (EcM) and saprotrophic communities. Mantel correlation statistic (r) values that are inferior to 0.1 are indicated by <0.1. Significant p-values are indicated in bold.

Variable	Global		EcM		Saprotroph	
	<i>r</i>	<i>p</i> -value	<i>r</i>	<i>p</i> -value	<i>r</i>	<i>p</i> -value
OM	0.47	0.001	0.14	0.01	0.47	0.001
Humidity	0.43	0.001	0.13	0.01	0.45	0.001
Total C	0.47	0.001	0.16	0.001	0.47	0.001
Total N	0.38	0.001	0.12	0.001	0.42	0.001
P	0.29	0.001	<0.1	0.55	0.28	0.001
K	0.38	0.001	<0.1	0.07	0.36	0.001
Ca	0.32	0.001	<0.1	0.25	0.30	0.001
Mg	0.38	0.001	<0.1	0.06	0.33	0.001
Mn	0.19	0.001	<0.1	0.82	0.19	0.001
Zn	0.32	0.001	<0.1	0.24	0.29	0.001
Al	0.59	0.001	0.27	0.001	0.51	0.001
Fe	0.54	0.001	0.25	0.001	0.39	0.001
pH	0.30	0.001	0.15	0.001	0.31	0.001

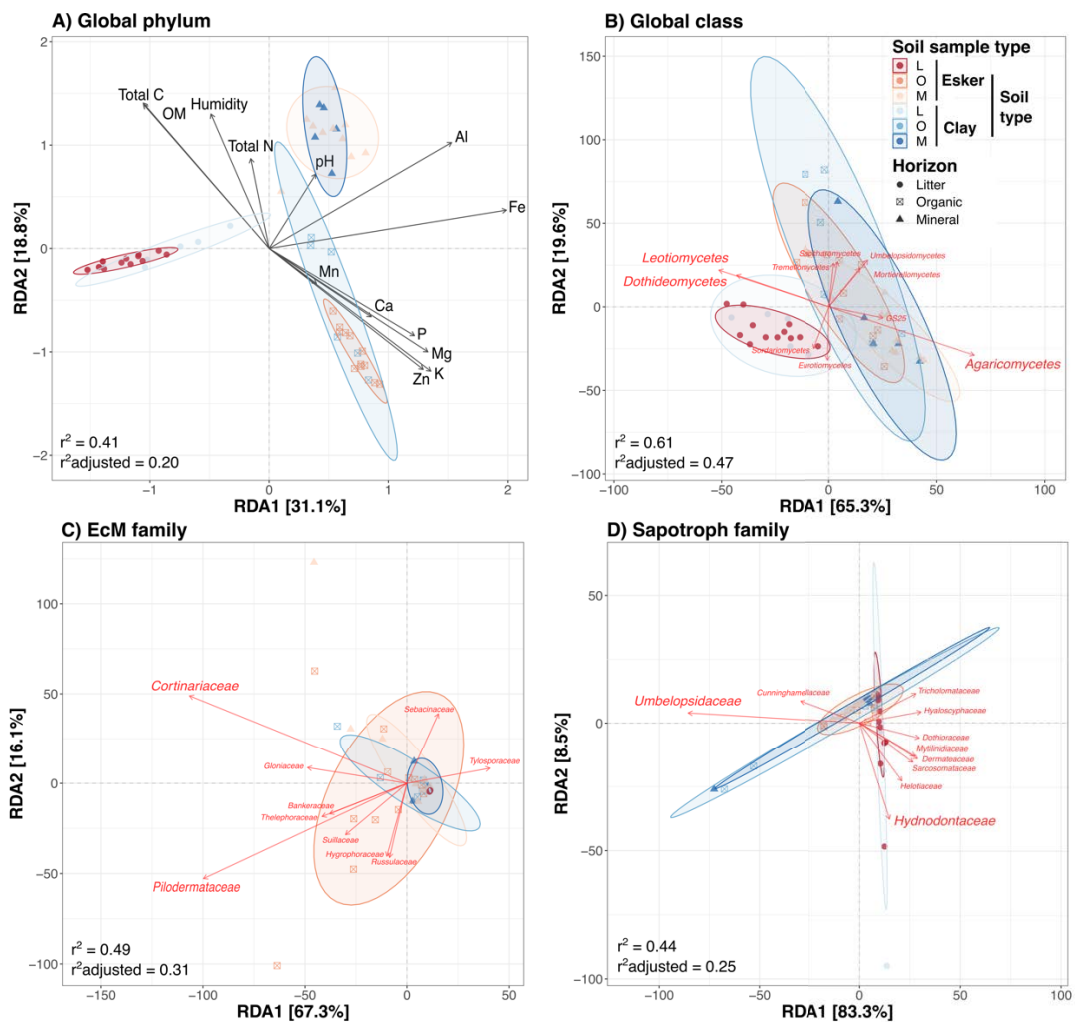


Figure 1.4
Redundancy analysis (RDA) for the global (A, B), ectomycorrhizal (EcM) (C) and saprotrophic communities (D) across soil sample types. ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, M = mineral horizon (all in natural jack pine forests). RDA for the global community is distance-based (dbRDA) and displayed with soil chemical variables plotted on the ordination space. For the global, ectomycorrhizal and saprotrophic communities, only RDA based on fungal classes and families are displayed to lighten graphs. Each point represents a unique sample and ellipses represent a 95% confidence interval around the centroid. The direction and length of soil chemical variable arrows indicate the gradient of that variable and the strength of the correlation with the ASV-based fungal community matrix. The direction and length of fungal classes and family arrows represent the gradient of that family's relative abundance and the strength of the correlation with each community matrix. Fungal classes and families with the strongest significant correlation with changes in community composition are indicated by larger typeface.

For the EcM community, only the abundance of *Cortinariaceae* (specifically, *Cortinarius*) was strongly and positively correlated with total C content, and that solely in esker soil ($R^2 = 0.29$, $p < 0.01$; Annexe H). This relationship explained nearly three times more variance in esker than in clayey soil ($R^2 = 0.29$ vs. $R^2 = 0.11$). Conversely, *Russulaceae* (*Russula*), *Hygrophoraceae* (*Hygrophorus*) and *Sebacinaceae* (*Sebacina*) were strongly and negatively correlated with total C content. Saprotrophic *Ascomycota* (notably *Dothideomycetes*, *Leotiomycetes* and *Eurotiomycetes*) had a strong positive correlation with total C and OM contents (Annexe I), and a strong negative correlation with pH, Al and Fe contents, while saprotrophic *Mucoromycota* showed the opposite trend.

1.5.3 Fungal taxonomic profiles and indicator groups

A total of 2,482,248 DNA sequences, clustered into 4,148 ASVs among our 54 soil samples, passed the quality control following bioinformatic analysis among sequencing data and were used for downstream analysis. A total of 9 phyla, 41 classes, 95 orders, 210 families, 414 genera and 554 species were detected in the final dataset, as well as 387 EcM and 688 saprotroph ASVs. Of these, 69% of sequences were unassigned to the species level. Unassigned sequences to the genus level represented 35% in esker and 34% in clayey soil. For both soil types, the litter harbored the greater percentage of unassigned sequences at the species (~71%) and genus levels (~44%). The horizon encompassing most of the sequences with unassigned guilds was the litter (48%) for esker soil and the mineral (51%) for clayey soil. Unknown EcM (43% versus 27%) and saprotrophic taxa (41% versus 24%) were nearly twice more abundant in the organic horizon from esker than from clayey soil.

Ascomycota represented the dominant phylum in both soil types (50% each). *Basidiomycota* was the second most abundant phylum, accounting for 41% in esker and 39% in clayey soil (Figure 1.5A). The abundance of *Ascomycota* and *Basidiomycota* was similar across all horizons between soil types ($p > 0.05$). These phyla exhibited inverse abundance patterns along the esker and clayey soil profiles. For both soil types, *Ascomycota* was significantly more abundant in the litter (esker soil: 74%, clayey soil: 71%), compared to the other horizons ($p < 0.001$). Conversely, the abundance of *Basidiomycota* was significantly higher in the mineral horizon of esker soil (61%) and in both the organic (37%) and mineral horizon of clayey soil (51%), compared to the litter. While clear vertical differences in the abundance of *Ascomycota*

and *Basidiomycota* were observed in the esker soil profile, these differences were less pronounced between the organic and mineral horizon in clayey soils. *Mucoromycota* was the third most abundant phylum, representing 4% of ASVs in esker soil and 8% in clayey soil. Although no significant differences were noted in abundances between soil types among all horizons ($p > 0.05$), *Mucoromycota* were nearly 3 times more abundant in the organic horizon in clayey than in esker soil. Conversely, *Mortierellomycota* was more abundant in the organic horizon in esker compared to clayey soil ($p < 0.01$; Figure 1.5A; Annexe J). Both *Mucoromycota* and *Mortierellomycota* were mainly detected in the organic and mineral horizon. Few sequences of *Chytridiomycota*, *Entorrhizomycota* and *Monoblepharomycota* were retrieved, each representing less than 1% of ASVs for all sample types.

At the class level, we observed that the abundance of ASVs assigned to the *Leotiomycetes* and *Eurotiomycetes* was significantly higher in the litter in esker compared to clayey soil ($p < 0.01$) (Figure 1.5B; Annexe J). *Leotiomycetes* were found to be an indicator class of the litter horizon in esker soil (Annexe P), and although relative abundance was not statistically different between esker and clayey soils, *Eurotiomycetes* were an indicator class of the organic horizon in esker soil (Annexe P). Moreover, *Sordariomycetes* showed higher abundance in the litter in clayey compared to esker soil, while *Mortierellomycetes* were more abundant in the organic horizon in esker compared to its counterpart in clayey soil ($p < 0.01$). *Sordariomycetes* were also an indicator class of the litter in clayey soil, such as *Mortierellomycetes* for the organic horizon in esker soil (Annexe P). These relative abundance and indicator group analyses revealed a general pattern in our study, that is many fungal classes with significantly higher relative abundance differences in a given soil sample type were also selected as indicator groups of the latter. This is also the case for least abundant classes, such as *Tremellomycetes*, *Saccharomycetes*, and *Rhizophydiomycetes* with the organic horizon in clayey soil, clades GS25 and GS35 with the mineral horizon in clayey soil, and *Lecanoromycetes* and *Orbiliomycetes* in the litter horizon in esker soil (Annexe J, Annexe P).

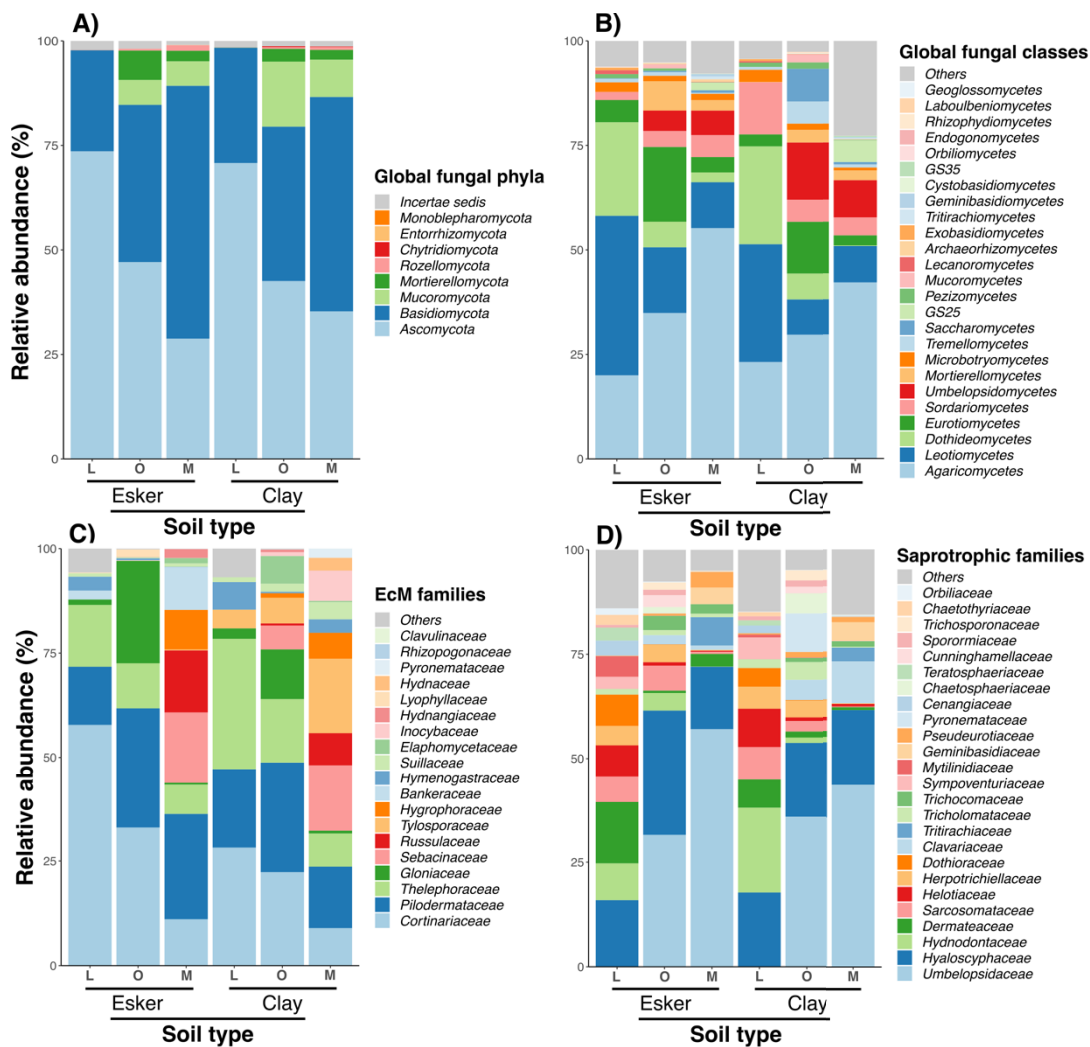


Figure 1.5
Relative abundance (%) of ASVs assigned to fungal phyla and classes for the global fungal community (A and B), and families for ectomycorrhizal (EcM) (C) and saprotrophic communities (D). ES = esker soil, CS = clayey soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. GS25 and GS35 correspond to the lineages identified in Tedersoo et al. (2017).

The most abundant ASVs in both soil types were ectomycorrhizal and saprotrophic fungi. However, the EcM guild was the most abundant in esker soil, accounting for 17% of ASVs. In contrast, saprotrophs represented the most abundant guild in clayey soil (18%). The esker mineral (22%) and organic horizons (29%) had twice and 1.5 times the abundance of EcM fungi in clay mineral (9%) and organic horizons (20%), respectively (Figure 1.6A). However, these differences were not significant ($p > 0.05$). The organic horizon in clayey soils had an

abundance of saprotrophs 2.3 times higher (28%) than in esker soil (12%) ($p < 0.001$, Figure 1.6A, Annexe Q). Along the esker soil profile, EcM fungi had a higher abundance in the organic and mineral horizon (29% and 22%, respectively) ($p < 0.01$). Conversely, the abundance of saprotrophs was consistent across all horizons in both soil types ($p > 0.05$).

Regarding phyla abundances within fungal guilds, *Basidiomycota* was the most abundant EcM phylum in both soil types, regardless of horizons (Figure 1.6B). Among saprotrophs in esker soils, *Ascomycota* was the most abundant phylum in the litter and organic horizon, while *Mucoromycota* became the most abundant saprotrophic phylum in the mineral horizon. Conversely, the abundance of saprotrophic *Basidiomycota* remained constant across all horizons. Along the clayey soil profile, all saprotrophic phyla showed similar trends, but abundance differences between horizons for saprotrophic *Ascomycota* and *Mucoromycota* were less pronounced. For EcM fungi, the family *Cortinariaceae* showed the highest abundance in both esker (35%) and clayey soil (21%), followed by *Pilodermataceae* (esker soil: 23%, clayey soil: 20%) and *Thelephoraceae* (esker soil: 11%, clayey soil: 19%) (Figure 1.5C; Annexe K). For saprotrophs, the family *Umbelopsidaceae* was the most abundant in both esker (28%) and clayey soil (26%), followed by *Hyaloscyphaceae* (esker soil: 21%, clayey soil: 18%) (Figure 1.5D; Annexe L).

The indicator species analysis revealed that the litter horizon in clayey soil had nineteen saprotrophic indicator genera, the highest scores being *Chrysozoma*, *Tetracladium*, *Mollisia*, *Luellia*, and *Lachnum*. The litter horizon in esker soil had fourteen saprotrophic indicator genera, with *Lophium*, *Retiarius*, *Scleropezicula*, *Capnobotryella* and *Hormonema* showing the highest affinity. The organic horizon in clayey soil had one EcM indicator genus, *Tomentellopsis*, and nine saprotrophic indicator genera: *Chaetosphaeria*, *Apiotrichum*, *Lachnellula*, *Clathrosphaerina*, *Sporormiella*, *Umbelopsis*, *Cystoderma*, *Clavulinopsis*, and *Babjeviella*. The organic horizon in esker soil had three EcM indicator genera: *Cenococcum*, *Cortinarius*, and *Hebeloma*, and seven saprotrophic indicator genera: *Talaromyces*, *Fimetariella*, *Helicoon*, *Xylodon*, *Serpula*, *Hyalorbilia*, and *Botryobasidium*. The mineral horizon in clayey soil had seven EcM indicator genera: *Wilcoxina*, *Amphinema*, *Tretomyces*, *Inocybe*, *Sebacina*, *Hygrophorus*, and *Tylospora*, and four saprotrophic indicator genera: *Leohumicola*, *Clavaria*, *Lamprospora*, and *Diplogelasinospora*. The mineral horizon in esker

soil had three EcM indicator genera: *Hydnellum*, *Phellodon* and *Russula*, and two saprotrophic indicator genera: *Paratritirachium* and *Sagenomella* (see Annexe P for full results). Interestingly, we observed that fungal groups, whether within the total, EcM or saprotrophic communities, that either exhibited differential relative abundance between soil types or were indicator groups of specific soil sample types (or both), are among the least abundant groups throughout our study.

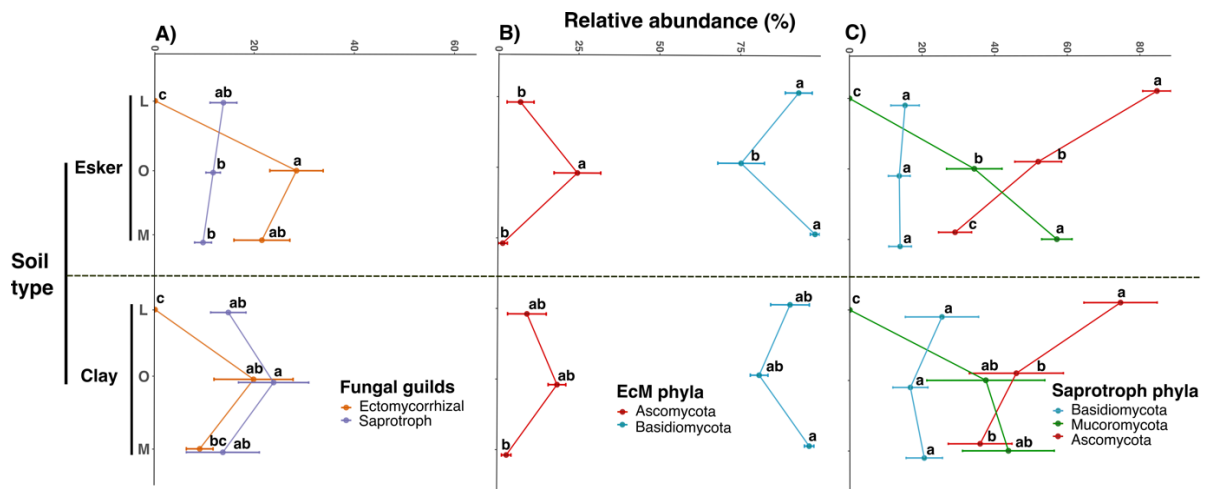


Figure 1.6
Relative abundance (%) of ASVs assigned to fungal guilds (A), ectomycorrhizal (EcM) (B) and saprotrophic phyla (C). ES = esker soil, CS = clayey soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. Different letters indicate significant differences in relative abundance between horizons for a given guild or phylum and for each soil type.

1.6 Discussion

Our study presents the first assessment of soil fungal communities along the soil profile in the esker ecosystems of eastern Canada to date. We investigated soil fungal relative abundance, alpha diversity, and community composition in three distinct horizons (litter, organic and mineral) within natural jack pine forests in esker soils and compared these with similar stands on the clay plain. We found that multiple soil fungal community metrics (i.e. relative abundance, alpha diversity, community composition) in natural jack pine esker forests differed from those established in clayey soils and reflected changes in soil chemical properties. Nevertheless, we observed greater variations in fungal community metrics between horizons

than between soil types. Given that soil horizons harbor distinct global, EcM and saprotrophic communities, our study emphasizes the importance of considering soil vertical zonation along the vertical axis when investigating the taxonomic and functional aspects of soil fungal communities in forest ecosystems (Mager et al. 2024). An experimental design incorporating mixed soil samples would not have allowed for the capture of fine-scale signals from soil fungal communities, nor would it have facilitated a detailed assessment of community differences between soil types. Exhaustive vertical soil sampling is likely as important as having a sufficient number of sites when investigating soil fungal communities, particularly in ecosystems with clear vertical zonation such as esker soils associated with jack pine forests.

1.6.1 Guild dominance across horizons differs between soil types

We found that natural jack pine forests established in esker are dominated by EcM (17%), while saprotrophs dominated clayey soils (18%). We observed a shift across the soil profile in EcM-saprotroph dominance, solely in esker soils. This aligns with growing literature investigating soil fungal communities across horizons, suggesting that EcM-dominated forest systems exhibit strong vertical segregation of fungal guilds in the soil profile (e.g. Santalahti et al. 2016; Carteron et al. 2021). The dominance of EcM fungi over saprotrophs in the nutrient-poor and acidic soils of esker ecosystems is likely the result of differential C allocation derived from photosynthesis (see Högberg et al. 2003) from the dominant jack pine trees compared to clayey soils. At esker sites, where soils are characterized by lower pH and nutrient content (i.e. K, Ca, Mg, Mn)—which can be considered as low fertility sites (see Lukina et al. 2011)—jack pine may allocate more C to their roots in exchange for soil nutrients supplied by their EcM partners (Drew 1975; Hodge 2005), providing more energy for biomass production to the latter. Conversely, in clayey soils—which are generally considered more fertile than sandy soils (e.g. Russo et al. 2005; Osman 2013)—soil nutrients would not be limiting, with jack pine allocating more C to aboveground biomass production (Sterkenburg et al. 2015).

The dominance of the EcM guild in esker soils could explain higher contents of OM and total C in the organic horizon, since slower decomposition and C accumulation could have been induced by a higher quantity of EcM-related recalcitrant necromass production (see Peltoniemi et al. 2021). Since soil saprotrophic fungi are important determinants of the decay of carbon-rich molecules (Talbot et al. 2013), their higher abundance in the organic horizon in clayey

soils compared to eskers could indicate faster organic matter decomposition therein and explain lower contents of OM and total C in the organic horizon in clayey soils observed in our study. Moreover, jack pine forests growing in clayey soils are supposed to be very productive compared to fluvio-glacial sands (Béland and Bergeron 1996), thus more C would have been expected in these soils. Hence, lower OM and total C contents in the organic horizon in clayey soils suggest that organic matter is faster degraded compared to esker soils. Lastly, since higher soil temperatures have been suggested to promote the accumulation of slowly decomposable OM in boreal forest ecosystems (Hilli et al. 2008), higher OM and total C content in the organic horizon in clayey soils could indicate colder environmental conditions for fungal saprotrophic decomposition, likely due to the higher water-retention capacity of clayey substrates. However, such explanations could be only speculated as the OM and total C measures do not inform on the different C fractions present in our soil samples.

1.6.2 Soil type influences fungal group abundance and guild diversity

Our use of eDNA sequencing revealed that natural jack pine forests established in esker soils host more abundant stress-tolerant fungal groups with implications for soil carbon sequestration than clayey soils. The litter of natural jack pine forests in eskers had a higher abundance of *Leotiomycetes* and *Chaetothyriales* (*Eurotiomycetes*), which are oligotrophic ascomycetes known to thrive in stressful environments (Sterkenburg et al. 2015). Many of these species have melanized cell walls, referred to as “black fungi”, which confer resistance to environmental stress (Selbmann et al. 2020) and degradation, thus being susceptible sources of recalcitrant biomass in soils (Männistö et al. 2018). *Mortierellomycetes*, a fungal class comprising fast-growing molds typically found in moderately acidic soils (Tedersoo et al. 2020), were associated with esker organic horizon (i.e. higher relative abundance and indicator class) compared to clayey soils. Known for their abundance in the early decomposition stages of necromass due to their limited enzymatic capacities (Maillard et al. 2020), their higher abundance in the esker organic horizon suggests a greater quantity of untouched or slightly degraded organic matter therein.

In the organic horizon of natural jack pine forests in esker soils, the EcM community was dominated by the genus *Cortinarius* (32%), contrasting with the organic horizon in clayey soils, where *Piloderma* spp. was the dominant EcM genus (26%). *Cortinarius* spp. dominated

the litter EcM community of both soil types, but its abundance was twice as high in esker litter (58%) than in clayey soils (28%). *Cortinarius* was selected as an indicator genus of the organic horizon in esker soil. Moreover, a positive correlation was observed between total C content and the abundance of *Cortinarius* spp., but only in eskers. This genus, known for producing abundant extramatricial mycelium in litter and humus horizons (Genney et al. 2006; Asplund et al. 2019), is closely linked to carbon dynamics (Lindahl et al. 2021; Hawkins et al. 2023). Given its ability to produce oxidative enzymes in humus (Bödeker et al. 2014), *Cortinarius* spp. could play an important role in organic matter cycling in sandy soils of esker ecosystems. Furthermore, the EcM-genus *Cenococcum* (*Gloniaceae*) was significantly more abundant in the esker organic horizon and was also found to be an indicator of the latter. Known for its drought and water-stress tolerance, largely due to its melanized tissues, this genus could have a disproportionate impact on esker forest biochemical cycles, including carbon (Fernandez et al. 2013). The spatial patterns of these taxa suggest that EcM fungi could be central to the ecological functioning of esker jack pine forests, and that soil type could significantly influence ecosystem-scale processes driven by soil fungi.

We also noticed that the abundance of EcM hydroid fungi varied significantly with soil type. *Bankeraceae*, known to comprise species with preferences for sandy and nitrogen-poor soils (Holec and Kučera 2018), was significantly more abundant in the mineral horizon in eskers, likely due to the sandy nature of esker soil substrates. In contrast, the *Bankeraceae* was absent from all horizons in clayey soils, resulting in this family, with the genera *Hydnellum* and *Phellodon*, being indicator of esker mineral soil. However, total N content was similar between esker and clayey soils, regardless of horizons, and no correlation between the abundance of *Bankeraceae* and total N content was found. These could be explained by the fact that total N does not inform about N bioavailability, a key factor in defining nitrogen-poor soils (Prieto-Fernández and Carballas 2000). The exclusive presence of EcM *Bankeraceae* in esker soils may suggest specific implications of this family in tree N acquisition, due to the production of a distinct hydrophobic mat exploration type and raises conservation concerns given their sensibility to environmental changes (Lilleskov et al. 2011). In contrast, EcM *Sebacinaceae* (*Sebacinales*) and *Tylosporaceae* (*Atheliales*) showed a clear preference for clayey soils. Indeed, the genera *Sebacina*, *Amphinema* and *Tylospora* had strong affinities for the mineral

horizon in clayey soil. *Sebacinaceae*, athelioid and resupinate theleporoid fungi are generally associated with organic substrates, notably coarse woody debris (Tedersoo et al. 2003). The higher abundance of these groups in clayey soils could indicate higher inputs of coarse woody debris in these soils, possibly due to higher tree mortality or decay rates related to more humid conditions (Harmon and Hua 1991).

Species richness of EcM was significantly lower in both organic and mineral horizons of eskers. Similarly, the diversity of saprotrophs was significantly reduced in esker mineral horizon. Excluding the potential effects of biotic interaction (see Kraft et al. 2015), the harsh environment of esker mineral soil—which is the result of higher acidity and lower contents of nutrients compared to clayey soils—may act as an ecological filter for local fungal guild communities, affecting the performance of individual species and causing changes in local species diversity (Ho et al. 2017). These results may indicate that nutrient-poor sites, such as eskers, have functionally less diverse fungal guilds to respond to environmental changes (see Steudel et al. 2012; Peltoniemi et al. 2021). This has important implications for forest management in esker ecosystems since esker forests might be more sensitive to environmental changes induced by management practices driving these forests outside their natural range of variability, than their clayey counterpart. Given the strong association between species abundance, diversity and composition with ecosystem functioning (see Cardinale et al. 2000), our study suggests that soil type may significantly influence the functioning of natural jack pine forest through its differential impacts on EcM and saprotroph community metrics across horizons.

1.6.3 Horizons, after soil type, mainly shape fungal communities

Despite the observed differences between soil types, our data indicate that variations in fungal relative abundance, alpha diversity and community composition were more pronounced between soil horizons than between soil types. This largely coincides with strong differences in soil chemistry across horizons compared to between soil types. Previous studies (Peršoh et al. 2018; Carteron et al. 2021) have suggested that soil fungal communities inhabiting different horizons within a vertical soil profile are more distinct than communities separated horizontally by several kilometres across different sites—which was confirmed in our study system. Changes in soil type did not influence the global fungal diversity and the EcM community

composition within all horizons. The saprotrophic community composition and diversity in the litter and organic horizon did not change between horizons, as well the diversity of EcM fungi in the litter. Similarities in EcM and saprotrophic community metrics between soil types are indeed likely attributable to the constant dominant vegetation across our experimental design, a determinant factor for soil fungal communities across horizons in boreal forests (Nagati et al. 2018). EcM fungi are generally directly influenced by their host patterns due to their symbiotic lifestyle (Odriozola et al. 2023), but free-living saprotrophs can also be dependent on dominant trees (Urbanová et al. 2015) as they rely mostly on dead plant material. These known relationships likely explain the similar EcM communities between soil types across all horizons in our study, as well as the similar saprotrophic communities and diversity solely in the litter and organic horizons. These observations imply that the dominant vegetation (jack pine trees) is a significant overall determinant of soil fungal communities in esker soils. Interestingly, natural jack pine forests had similar litter chemistry whether on esker or clayey soils, suggesting similar litter quality for fungal decomposers (see Strickland et al. 2009). However, as litter quality is a strong shaping factor for fungal communities (Peltoniemi et al. 2012), changes in global fungal community composition in the litter horizon are thus likely the result of the effect of external factors, not soil type and chemical properties *per se*.

The fact that the mineral horizon sheltered the most important differences in chemistry (and texture) between esker and clayey soils alongside the limited presence of vegetation-derived material (e.g. organic matter, rooting depth) might therefore explain why differences in abundance, diversity and community composition are more evident and numerous in the mineral horizon. This result contrasts with Asplund et al. (2019) who observed more evident differences in fungal composition between forest types in the litter. This can be explained by the fact that contrary to our study, the constant factor among sites was soil type and not forest type. This suggests that the influence of dominant trees decreases with soil depth, while the influence of soil type decreases towards the forest floor. Nevertheless, the influence of soil type on fungal community metrics appears to be horizon-dependent in natural jack pine forests.

1.6.4 EcM and saprotrophic fungi show clear vertical partitioning

Ectomycorrhizal relative abundance and species richness peaked in the organic horizon but were not significantly different from the mineral horizon in both soil types, while saprotrophs

dominated the litter. This is not surprising since the organic horizons in our study comprised F- and H- horizons where EcM fungi are known to be dominant (Lindahl et al. 2007; Clemmensen et al. 2013) and that 70% of jack pine's main roots in natural stands are produced in the uppermost organic horizons (Plourde et al. 2009). The observed saprotrophic dominance in litter horizons is not unique to natural jack pine forests but appears to be a generalizable trend in boreal EcM-dominated forests (Carteron et al. 2021), as well as in saprotroph-dominated forest ecosystems, at least according to our study system.

The phylum *Ascomycota* dominated the litter saprotrophic community across both soil types. Saprotrophic ascomycetes are among the most efficient and abundant litter decomposers, especially during the early stages of decomposition (Geethanjali and Jayashankar 2016). In the organic horizons beneath the litter, where decomposition is more advanced, we observed a decrease in the relative abundance of saprotrophic ascomycetes. In contrast, saprotrophic *Mucoromycota* (i.e. zygomycetes saprobes) depicted the opposite trend. The latter dominated saprotrophic communities in the mineral horizon in both soil types (57% for esker soil and 44% for clayey soil). This shift in dominance is to be expected, given that the litter is generally characterized by labile C resources that can be easily mobilized by litter saprotrophs. In contrast, the organic matter beneath the litter is rich in recalcitrant C, which demands more energy for litter saprotrophs to acquire and is thus less favorable to them (Lindahl et al. 2007; Baldrian 2009; Sietiö et al. 2019).

Saprotrophic communities in the organic and mineral horizons across both soil types were dominated by the zygomycetes genus *Umbelopsis*. The *Umbelopsidaceae* family encompasses many widespread soil-inhabiting fungi in forest ecosystems (Meyer and Gams 2003). These fungi are known to be late-stage wood decomposers, likely relying on less complex organic compounds already degraded by other organisms (Pawłowska et al. 2019). This shift within saprotrophic communities could account for the maintenance of the relative abundance of saprotrophs along the soil profile in both soil types. This could be attributed to the community's adaptation to differential substrate quality or increased competitiveness from r-strategists *Umbelopsidaceae* against basidiomycetes-dominated EcM communities. Our study thus supports the hypothesis highlighted by Asplund et al. (2019) that zygomycetes could play important roles in necromass cycling in the deepest horizons. Sequences attributed to the

phylum *Mucoromycota* were the third most relatively abundant phylum in natural jack pine forests in both soil types, corroborating observations by Nagati et al. (2018) that this phylum appears particularly abundant in the soils of the study region. Our study encourages future studies on soil fungal communities in esker and boreal forest ecosystems to consider the mineral horizons separately, as they may host specific, widespread, and still largely unknown fungal groups with potentially pivotal ecological roles.

Al and Fe are the chemical elements that were the most strongly correlated with changes in fungal community composition in our study. In addition to being a typical characteristic of podzols (Sanborn et al. 2011; Pennock 2021), our findings suggest that soil Al and Fe contents would be important in explaining vertical fungal patterns in esker forests, suggesting a potential link between the distribution of fungal communities and the podzolization process (Smits 2006).

1.6.5 A large amount of unknown fungal diversity revealed by eDNA metabarcoding in natural jack pine forests

We detected many abundant and widespread taxa within fungal groups that are frequently amplified in soil eDNA-based studies (e.g. *Leotiomyces*), as well as taxa in understudied fungal groups (e.g. *Laboulbeniomyces*, Haelewaters et al. 2024; *Acephala* spp., dark septate root endophytes, Terhonen 2021). For instance, one ASV was assigned to the *Pyxidiophorales* (*Laboulbeniomyces*) (99% similarity with KY687712.1 in GenBank), an order containing species associated with arthropods for their spore dispersal (Haelewaters et al. 2024), representing the first report of this order in natural jack pine soils and supporting the observation from Gorczak (2023) that this order is ubiquitous and has a worldwide distribution.

Our study thus underscores the valuable use of eDNA in investigating soil fungal communities in understudied boreal forest ecosystems. However, the eDNA metabarcoding framework contains multiple biases in addressing fungal diversity when used without field surveys (Cazabonne et al. 2022). We failed to assign a taxonomic identity to 69% of ASVs at species level, and many fungal sequences in our soil samples lack reasonably similar reference sequences or best match with reference sequences corresponding to European species. Hence, it would not be surprising that numerous fungal species detected in our study represent species not yet described or the first records for the Abitibi-Témiscamingue region. These observations

highlight the lack of taxonomic knowledge on fungi in natural jack pine forests from eastern Canada (see Laperriere et al. 2019), notably the lack of reference sequences in public depositories—which is a frequent situation in fungal diversity studies (Nilsson et al. 2019a). The high proportion of sequences with unassigned taxonomic and ecological ranks suggests that a large amount of untapped fungal biological and functional diversity remains to be discovered in natural jack pine forests established either in esker or clayey soils.

1.7 Conclusion

We found that soil horizons, after soil type, were the primary determinants of soil fungal communities in natural jack pine forests. However, soil fungal communities in esker soils differed from clayey soils in terms of diversity, community composition, taxa relative abundances, and indicator groups. The effects of soil type on these fungal community metrics varied along the soil profile and across fungal guilds, underscoring the complex interplay between horizons, soil properties and fungal metrics in natural forest ecosystems, and the contribution of vertical zonation to the singularities of fungal community within each soil type. The EcM guild dominated the organic and mineral horizons in esker soils, while saprotrophs were dominant in clayey soils. Slower decomposition processes related to EcM dominance might explain the higher accumulation of OM and total C in esker organic horizons. Several fungal groups, including stress-tolerant, melanin-rich and EcM taxa, with important contributions to forest carbon accumulation preferentially thrive in esker soils. Nevertheless, both EcM and saprotrophic guilds were less diverse in esker than in clayey soils. Our findings suggest that soil physicochemical properties may impact the functioning of jack pine forest ecosystems and influence fungi-driven ecological processes at the regional scale. Further research is needed in esker forest soils to fill knowledge gaps in fungal diversity, gain a better understanding of the ecological roles they fulfill at the ecosystem scale, and elucidate to what extent fungal communities in esker ecosystems differ from other sandy soil types typical of the eastern Canadian boreal forest. Our study also set the stage for adapted and multi-resource forest management plans in esker forest ecosystems considering their fungal taxonomic and functional specificities.

Acknowledgements

We thank the biologists Marie-Josée Morency and Marie-José Bergeron for their assistance with DNA extraction, PCR amplification, and library preparation. We acknowledge Milva Druguet Dayras, Juanita C. Rodriguez-Rodriguez, and Valentina Buttò (Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue) for their statistical advice. We thank Patrick Gagné (Laurentide Forestry Center) for conducting bioinformatic analysis and providing workshops on molecular data investigations. We also thank Maxence Martin (Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue) and Alexis Carteron (Università degli Studi di Milano, Université de Toulouse) for commenting on this manuscript. We also extend our thanks to the Direction des aires protégées from the ministère de l'Environnement et de la lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP) for granting us access to the Kettles-de-Berry ecological reserve for scientific research purposes under the auspices of GREMA-UQAT (Authorization reference n°3902-RE-R; 5141-03-08 [8.9]). We are grateful to Jonathan Veillette and Martine Hardy for their field and laboratory support, respectively. We extend our sincere thanks to interns for their assistance in site prospection, soil sampling and in-lab analysis, namely Élea Jaskolski, Jade Lessard, Mylène Gosselin, Justin Gagnon, Marilou Cournoyer, Cristiano Vieira, Julie Marchal, Lola Nault, Rafael Rodriguez, Manuel Jésus Diaz Marquez, Antoine Villeneuve, Vito Remy and Chloé Bouchard. We acknowledge Smart Forests Canada for the equipment and support (Pappas et al. 2022).

Funding

This study was funded by a research grant (2019-2025) obtained by MMG and AD from Abitibi Regional County Municipality. This research was supported by two travel grants from the financial aid program of the Centre for Forest Research (CFR) for an internship in the Canadian Forest Service for metabarcoding analysis.

Author contribution

The conceptualization and execution of the study were undertaken by JC, AD, CM, MR, and MMG. JC led the field and laboratory work, as well as the statistical analysis and the drafting of the manuscript. Molecular work and bioinformatic analysis were supervised by CM.

Funding was obtained by MMG and AD, while laboratory work materials were furnished by MMG, AD and CM. Supervision and project administration were carried out by MMG and AD. Result interpretation were performed by JC, AD, MR, CM and MMG. All authors contributed to the revising and editing of the manuscript. All authors have approved the submission and publication of this study.

Conflicts of interest

None declared.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Communautés fongiques du sol dans les forêts naturelles de pin gris d'eskers. L'objectif principal de notre étude était donc de déterminer si les forêts naturelles de pin gris dans les écosystèmes d'eskers abritent des communautés fongiques du sol singulières. Nous nous attendions à ce que le sol de ces pinèdes soit dominé en abondance par les champignons EcM et que des groupes fongiques tolérants aux stress environnementaux y soient plus abondants que sur argile. De plus, nous supposons que les différences dans les métriques des communautés fongiques seraient plus marquées entre les horizons d'un même sol qu'entre différents types de sol, et que les différences induites par le type de sol seraient plus marquées dans l'horizon minéral, où l'influence de la végétation dominante serait la moins présente.

Grâce à l'ADNe, nous avons observé que par rapport aux sols argileux, les sols des forêts naturelles de pin gris sur eskers offrent des habitats favorables à certain groupes de champignons tolérants au stress et jouant des rôles écologiques clés, notamment dans la multifonctionnalité des forêts, et plus spécifiquement dans la dynamique du carbone. Par exemple, la litière des forêts naturelles de pin gris sur les eskers présentait une abondance plus élevée de *Leotiomycetes* et de *Chaetothyriales* (*Eurotiomycetes*) (Figure ix). De plus, nos analyses d'espèces indicatrices indiquent que les *Leotiomycetes* sont indicateurs de la litière des peuplements de pin gris sur eskers. Ces groupes d'ascomycètes sont connus pour prospérer préférentiellement dans des environnements stressants grâce à leurs parois cellulaires mélanisées (Sterkenburg et al. 2015; Selbmann et al. 2020). De plus, nous avons observé que les *Mortierellomycetes* avait une affinité pour l'horizon organique des eskers par rapport aux sols argileux (Figure ix). Ces champignons sont connus pour être des moisissures à croissance rapide généralement associés aux sols modérément acides (Maillard et al. 2020). Ces groupes pourraient représenter un potentiel « pool » de matière organique récalcitrante, et donc de carbone, dans les sols des pinèdes grises naturelles d'eskers, comparativement à ceux présents sur l'argile.

Le genre *Cortinarius* dominait la communauté d'EcM présente dans l'horizon organique des sols sur eskers, et était deux fois plus abondants dans la litière des eskers que dans les sols argileux (Figure ix). De plus, les *Cortinarius* présentaient une affinité pour l'horizon organique

des sols d'eskers. Leur abondance était positivement corrélée avec la teneur totale en carbone, mais uniquement dans les pinèdes grises naturelles d'eskers. De plus, le genre EcM *Cenococcum* (*Gloniaceae*) était plus abondant dans l'horizon organique des eskers, et sélectionné comme indicateur de ce même horizon par nos analyses d'espèces indicatrices. Les espèces de ce genre sont connues pour leur tolérance à la sécheresse et au stress hydrique, en grande partie grâce à leurs tissus mélanisés, et pourrait avoir un impact sur les cycles biochimiques des forêts d'eskers, notamment en ce qui concerne le carbone (Fernandez et al. 2013). Nous avons également remarqué que la famille des *Bankeraceae*, connue pour comprendre des espèces préférant les sols sableux et pauvres en azote (Holec et Kučera 2018), était indicatrice de l'horizon minéral des eskers. La présence exclusive des *Bankeraceae* EcM dans les sols d'eskers pourrait suggérer des implications spécifiques de cette famille dans l'acquisition de l'azote par les arbres (Lilleskov et al. 2011). En revanche, les *Sebacinaceae* EcM (*Sebacinales*) et les *Tylosporaceae* (*Atheliales*), généralement liés aux débris ligneux grossiers (Tedersoo et al. 2003), étaient clairement associées aux sols argileux (Figure ix). L'abondance plus élevée de ces groupes dans les sols argileux pourrait indiquer une plus grande quantité de débris ligneux grossiers dans ces sols, peut-être en raison de taux de mortalité ou de décomposition des arbres plus élevés (Harmon et Hua 1991). Étant donné que les groupes mentionnés ci-dessus comprennent de nombreuses espèces sensibles aux changements environnementaux et figurant sur les listes rouges de plusieurs pays européens (Prieto-Fernández et Carballas 2000; Shiryayev 2008), nos résultats suggèrent que le type de sol pourrait influencer l'occurrence d'espèces ayant des besoins spécifiques de protection dans les forêts naturelles de pin gris, et que certaines d'entre elles pourraient être exclusives aux forêts d'eskers.

Les horizons organique et minéral des pinèdes grises naturelles sur eskers étaient dominés en abondance par la guildes des EcM, suivi par les saprotrophes, et inversement pour les sols argileux (Figure ix). Ceci suggère que le type de sol dans lequel le pin gris s'établit peut influencer l'abondance des principales guildes fongiques dans les horizons, voire le type de fonctionnement écologique des peuplements (i.e. économie basée sur les nutriments inorganiques ou organiques, voir Carteron et al. 2021). En effet, cette prédominance des EcM laisse présupposer que cette guildes joue un rôle particulièrement clés dans le fonctionnement des pinèdes grises sur eskers. Cependant, nous avons observé que l'ensemble des indices de

diversité des EcM étaient significativement plus faibles dans l'organique et le minéral des eskers, alors que certains indices de diversité des saprotrophes étaient plus faibles uniquement dans le minéral des eskers (Figure ix). La composition de la communauté globale de champignons était différente entre les deux types de sol, quel que soit l'horizon. La composition de la communauté de saprotrophes était, quant à elle, différentes entre les types de sol uniquement dans l'horizon minéral.

Nos résultats montrent que le type de sol exerce une influence notable sur les communautés fongiques, notamment sur l'abondance et la diversité des groupes fongiques à travers les horizons, même si de nombreux patrons de composition, d'abondance et de diversité étaient similaires entre les types de sol. En effet, de nombreux groupes fongiques parmi les plus abondants dans les sols analysés avait des abondances similaires entre les sols d'eskers et d'argile. La diversité globale fongique était similaire entre les types de sol, peu importe l'horizon considéré, de même que la composition de la communauté des EcM. De plus, la composition et la diversité des saprotrophes étaient similaires entre les types de sol dans la litière et l'horizon organique. En général, le nombre et l'ampleur des différences entre types de sol augmentent donc de la litière jusqu'à l'horizon minéral. Contrairement à Asplund et al. (2019) qui ont comparés les communautés fongiques dans les horizons du sol entre des forêts de hêtres et d'épinettes, notre étude s'est focalisée exclusivement sur des peuplements de pin gris. Cette différence pourrait expliquer pourquoi Asplund et al. (2019) ont observés plus de différences entre types de forêts dans la litière que dans le minéral. Ceci suggère que dans notre étude, le couvert dominé par le pin gris exercerait un effet d'homogénéisation des communautés fongiques dans les horizons les plus superficiels, là où la matière organique issue de cette végétation serait la plus présente. Une grande partie des communautés fongiques présentes dans les forêts naturelles de pin gris sur eskers serait due à la présence d'un couvert forestier dominés par le pin gris, et non pas uniquement une conséquence des propriétés physicochimiques caractéristiques des substrats sableux d'esker.

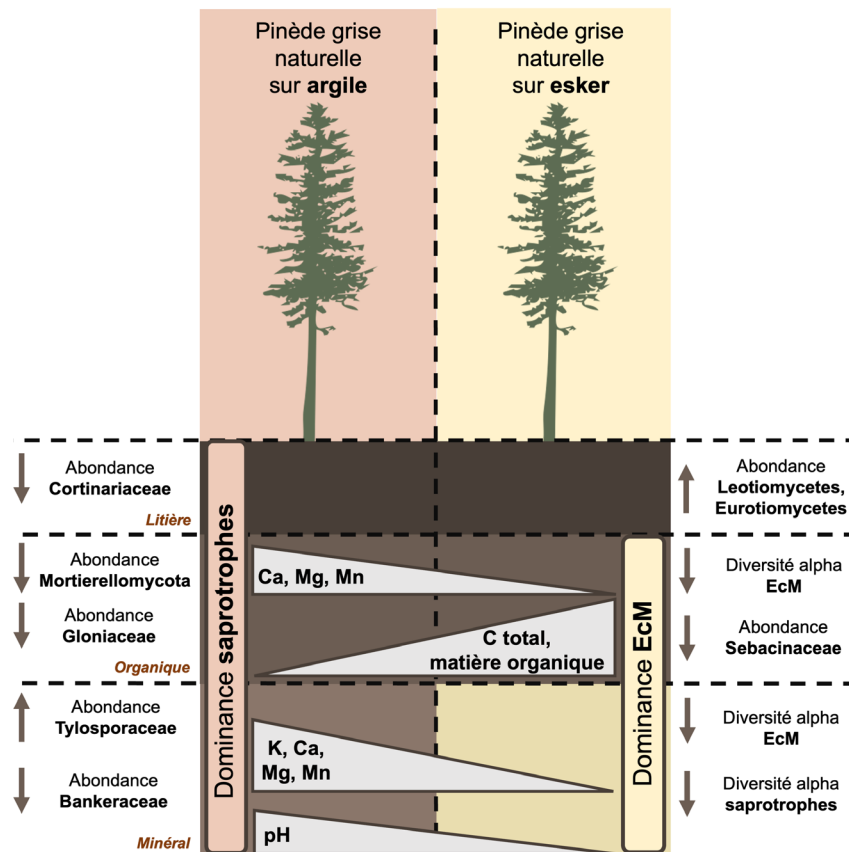


Figure ix
Schématisation synthétique des principaux résultats de la présente étude.

Malgré les différences induites par le type de sol sur les communautés fongiques, nous avons observé que les horizons étaient le facteur principal expliquant les différences de communautés fongiques dans les sols, et que ces changements coïncidaient avec les variations de propriétés chimiques entre horizons. Par conséquent, des communautés fongiques présentes dans des horizons séparés de quelques centimètres étaient plus distinctes que des communautés séparées par des dizaines de kilomètres dans des sites différents (Peršoh et al. 2018; Carteron et al. 2021). Ce résultat souligne la complexité des assemblages de champignons dans les sols forestiers et la nécessité de prendre en considération les différents horizons d'un même sol pour caractériser précisément les communautés fongiques (voir Mager et al. 2024). Avec le fait que l'influence du type de sol sur les communautés fongiques variait d'un horizon à l'autre, notre étude démontre l'importante contribution de la zonation verticale à la grande diversité fongique des sols des pinèdes grises naturelles, ainsi qu'à leurs spécificités entre des types de sol différents.

Contribution de l'étude. Les pinèdes grises naturelles sur esker offrent des habitats plus propices à certaines guildes et groupes fongiques avec des répercussions importantes pour le fonctionnement de l'écosystème forestier. Dans notre étude, nous avons utilisé une approche de metabarcoding de l'ADNe pour caractériser de la manière la plus exhaustive possible la diversité et les assemblages fongiques souterrains des pinèdes grises naturelles sur les eskers de la MRC d'Abitibi.

Notre projet a permis de documenter les patrons verticaux de composition, de diversité et d'abondance des principaux groupes fongiques présents dans les podzols des pinèdes grises naturelles, ainsi que d'identifier des groupes fongiques indicateurs, grâce à un échantillonnage vertical exhaustif séparant l'horizon de la litière, de l'organique et du minéral. Nous avons pu enrichir la discussion sur de précédentes observations faites dans des écosystèmes forestiers, notamment concernant la co-occurrence dans les horizons des EcM et des saprotrophes, ainsi que la prédominance des saprotrophes appartenant au phylum *Mucoromycota* dans l'horizon minéral. En associant les assignations taxonomiques et fonctionnelles aux séquences générées, nous avons pu apporter de nouvelles perspectives sur l'implications des champignons du sol dans la dynamique du carbone forestier dans les pinèdes grises sur esker et sur argile, avec en particulier des données sur la présence de groupes de champignons aux parois mélanisées (« black fungi », e.g. *Leotiomycetes*, *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*; Selbmann et al. 2020) et des champignons EcM connus pour avoir un lien privilégié avec la séquestration du carbone dans les sols (e.g. *Cortinarius* spp., *Gloniaceae*; Fernandez et al. 2013; Lindahl et al. 2021; Hawkins et al. 2023).

Enfin, notre étude apporte des connaissances fondamentales sur la diversité fongique des sols forestiers d'eskers et leurs implications potentielles dans les processus écologiques au sein des pinèdes grises naturelle à l'échelle des eskers et de la région. Ces données représentent un état de référence de la composition fongique microscopique des pinèdes grises des eskers dans des conditions naturelles et non directement impactées par les activités anthropiques. Ces informations sont indispensables pour évaluer le succès de l'aménagement forestier actuellement pratiqué dans les forêts d'eskers et proposer des plans de conservation adaptés à leurs singularités biologiques (Achim et al. 2022; Hasan et al. 2023).

Implication pour l'aménagement et la conservation des forêts d'eskers. Dans certains pays du nord de l'Europe, les eskers sont classés comme vulnérables et nécessitant un statut de protection, car ils abritent des habitats considérés menacés et en déclin dans le paysage forestier (Mustajärvi et al. 2018). En Finlande, par exemple, les eskers ont été intégrés dans les évaluations de la liste rouge à des fins de conservation (Auvinen et al. 2007), et un programme de conservation spécifique a été créé pour les formations d'eskers fluvioglaciaires en 1984. Les forêts d'esker, tout comme les forêts xériques pauvres en nutriments, sont classées comme habitats menacés en Finlande (Raunio et al. 2008, Kontula et Raunio 2019). Les eskers sont également reconnus comme des habitats à protéger à l'échelle de l'Union européenne sous le sigle 9060 « Coniferous forests on, or connected to, glaciofluvial eskers » (Brūmelis et al. 2019).

En Abitibi, les forêts d'eskers sont exploitées par les industries minières et forestières. Selon Cloutier et al. (2013), les sablières et les carrières de gravier, ainsi que l'exploitation forestière représentent respectivement 1,9% et 12,7% des superficies des eskers/moraines en Abitibi-Témiscamingue et 18 sites de stockage de résidus miniers sont signalés à moins de 1 km de ces eskers. En 2011, 9 compagnies minières ont été répertoriées et toutes étaient situées dans la région de l'Abitibi (Beaupré 2012). Le traitement sylvicole le plus fréquemment appliqué dans les pinèdes grises le long des eskers est la CPRS, entraînant une fragmentation du territoire et un rajeunissement de la mosaïque forestière (Molina et al. 2022; Hasan et al. 2023) (Figure 1.8). Ces pratiques s'étendent également dans les pinèdes grises de la plaine argileuse, même si elles sont moins fréquentes et généralement plus difficile d'accès pour la machinerie. Or, les forêts d'eskers et les peuplements de pin gris de la région abritent des habitats favorables à de nombreuses espèces de plantes, d'animaux et de champignons, dont certaines peuvent être inféodées à ce type de milieu, ou bien y être retrouvées en plus grande abondance (Bourgeois et Nadeau 2013). Des espèces indicatrices des écosystèmes d'eskers peuvent également y être trouvés (Hasan et al. 2023).

Notre étude a montré la présence de groupes fongiques indicateurs des différents horizons du sol dans les pinèdes grises naturelles sur eskers. Nombreux de ces groupes montrant une affinité pour les sols d'eskers sont des champignons EcM et des saprotrophes, donc avec des rôles écologiques indispensables pour le fonctionnement et la dynamique naturelle des pinèdes

grises. Certains de ces groupes indicateurs s'avèrent être parmi les plus abondamment présents au sein des communautés fongiques des sols d'eskers, tels que les genres EcM *Cortinarius* et *Cenococum*. Sachant la prévalence des champignons EcM dans les sols des pinèdes grises d'eskers et leur sensibilité documentée vis-à-vis des pratiques forestières, ce groupe pourrait représenter un enjeu de conservation et d'aménagement forestier pour les écosystèmes forestiers d'eskers. De plus, nous avons observés que certains taxons étaient exclusivement retrouvés dans les sols d'eskers, tels que ceux appartenant à la famille des *Bankeraceae*. Étant donné leur sensibilité face aux changements environnementaux et leur rôle écologique qui reste encore à être exploré (Lilleskov et al. 2011), cette famille pourrait être une cible particulière de protection pour les forêts d'eskers et laisse supposer l'existence d'autres groupes exclusifs aux sols d'eskers qui nécessiteraient des statuts de protection spécifique.

Même si les guildes écologiques les plus abondants dans les sols d'eskers sont les champignons EcM et les saprotrophes, leur diversité était plus faible dans les sols des pinèdes grises naturelles sur esker, notamment dans le minéral, par rapport à l'argile. En ne considérant pas l'influence des interactions biotiques (voir Kraft et al. 2015), l'environnement stressant des eskers représenterait un filtre écologique pour des espèces fongiques ayant une valence écologique adaptées à ce type de condition environnementale (Ho et al. 2017). Cependant, les écosystèmes avec des communautés biotiques moins diverse sont connues pour être fonctionnellement plus sensibles face aux changements environnementaux (Stuedel et al. 2012). Les pinèdes grises étant intrinsèquement inféodées à un régime de perturbation sévère et récurrent, nos données représentent un point de départ afin d'explorer comment les effets des coupes forestières pratiquées dans les pinèdes grises d'eskers sur les champignons du sol se distinguent de ceux engendrés par les feux.

La demande pour le développement de projets d'aires protégées sur les eskers de la MRC d'Abitibi est réelle, malgré le fait que l'implémentation de telles initiatives soit considérée comme complexe puisque l'aménagement y est facilité sur les eskers, selon le rapport de consultation publique n°1 du Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques (MDDELCC 2017). L'établissement des projets de protection liés aux eskers se basent principalement sur la protection des nappes phréatiques, ou bien d'espèces de plantes et d'animaux—soit la composante visible des écosystèmes

d'esker, et non sur ses composantes microscopiques. Notre étude montre que les pinèdes grises naturelles sur eskers semblent offrir certains habitats favorables à de nombreux groupes de champignons du sol. Or, une grande partie des communautés fongiques observées dans le sol des forêts d'eskers semblerait être liées à la fois à la présence de sa végétation caractéristique, les pinèdes grises, et à la nature du sol, les eskers. Comme la principale cible des coupes forestières dans les écosystèmes forestiers d'eskers est le pin gris, la conservation de la diversité fongique des sols d'eskers passe donc avant tout par la protection de la végétation à laquelle elle est associée (Miron 2000).

Notre étude appuie le fait que les pinèdes grises naturelles sur esker représentent un enjeu de conservation et d'aménagement forestier à long terme majeur, notamment face aux changements globaux (Hof et al. 2021; Girona et al. 2023a). Les champignons du sol peuvent apporter des données fondamentales nécessaire à la protection des pinèdes grises des eskers et du patrimoine forestier de la MRC d'Abitibi, ainsi qu'à la mise en place de plans d'aménagement multi-ressources, mais ce potentiel reste à ce jour encore inexploité.

Limites de l'étude. Le metabarcoding de l'ADNe est une approche fréquemment utilisée pour la caractérisation écologique des communautés fongiques dans les écosystèmes forestiers (Ruppert et al. 2019). Cependant, elle présente de multiples biais, notamment liés au processus même de séquençage ou bien à l'interprétation écologique des résultats générés (Tedersoo et al. 2022). Par exemple, le metabarcoding de l'ADNe consiste en une approche semi-quantitative de l'abondance des groupes d'organismes au sein des communautés biologiques. Elle renseigne donc sur l'abondance relative des groupes fongiques les uns par rapport aux autres sur la base du nombre de séquences détectées, et non sur leur véritable abondance quantitative dans le milieu (Tordoni et al. 2021).

Pour des raisons de coût et de temps d'analyse, un seul barcode ADN, la région ITS2, a été utilisée dans notre étude. Ce marqueur moléculaire est communément utilisé et permet d'amplifier une portion importante de la communauté fongique présente dans nos échantillons de sol (Op De Beeck et al. 2014). Or, l'utilisation d'un seul barcode ne permet pas l'amplification de tous les taxa fongique (Blaalid et al. 2013). Certaines espèces présentes et abondantes dans ces forêts ont pu être ratées. Par exemple, la chanterelle commune

(*Cantharellus enelensis*) est abondante dans les forêts de pin gris de la région selon les relevés de sporocarpes (Maneli 2008), alors qu'aucunes séquences assignées à cette espèce n'ont été obtenue dans notre étude. Certains groupes tels que les *Microsporidia*, *Saccharomycetes*, *Tulasnellaceae* et *Cantharellus* échappent souvent à la détection par les primers pour le marqueur ITS. Pour les chanterelles, ceci est notamment la conséquence d'une évolution plus rapide de l'ADNr nucléaire et d'une région ITS plus longue que les autres champignons (Tedersoo et al. 2015; Furneaux et al. 2021). De plus, plusieurs versions de l'ITS peuvent être présentes dans un même génome de champignon, induisant de la variabilité intra-génomique (Paloi et al. 2022; Bradshaw et al. 2023), ce qui peut être à l'origine d'erreur d'identification taxonomique et d'assignation de statut trophique.

Moins des trois quarts des séquences détectées (69%) restent inconnus à l'échelle de l'espèce dans nos résultats de séquençage. Ceci témoigne d'un manque de séquences de référence sur les champignons de la MRC d'Abitibi dans les bases de données moléculaire publiques, telles que UNITE¹ ou NCBI GenBank², ce qui représente un obstacle pour l'identification des champignons basée sur les séquences (Nilsson et al. 2006; Hofstetter et al. 2019). En conséquence, même si notre approche permet d'avoir une première vision relativement fiable et exhaustive de la fonge souterrain des eskers, les interprétations et les conclusions de notre étude doivent être prises avec précautions et pourraient être amenées à être reconsidérées avec une amélioration des connaissances taxonomiques de ces sols.

Une partie de notre analyse se base sur les groupes fonctionnels de champignons détectés dans nos échantillons. Bien que les assignations des modes trophiques aux séquences permettent une première interprétation du potentiel rôle des champignons du sol dans le fonctionnement écologique des pinèdes grise naturelles, elle reste partielle. De plus, notre échantillonnage vertical selon les principaux horizons visibles du profil du sol (litière, humus/organique, minéral) nous a permis d'avoir une caractérisation spatiale à fine échelle et d'observer des patrons qui aurait été manqués en mélangeant les horizons. Cependant, de la variabilité dans les différentes métriques mesurées a été observé à l'échelle des horizons, notamment dans l'organique et le minéral. Ceci peut être expliqué par le fait que les différents stades verticaux

¹ <https://unite.ut.ee>

² <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>

de décomposition de la matière organique (i.e. séparation L, F, H) au sein des horizons organiques, ainsi que la distinction entre les horizons B et E, n'ont pas été considérés dans notre étude pour des raisons de temps d'analyse.

La campagne d'échantillonnage des pinèdes grises naturelles au sein de la MRC d'Abitibi fut un défi logistique. Initialement, nous avons planifié d'échantillonner le sol de 12 pinèdes grises naturelle sur esker, de même sur argile, afin d'avoir un échantillonnage équilibré. Cependant, seulement 6 sites sur argile ont pu être trouvés et échantillonnés dans le temps de réalisation de la maîtrise. Les courbes de raréfactions nous indiquent que notre échantillonnage était suffisant pour décrire l'ensemble de la communauté fongique, cependant, pour certains groupes tels que les EcM et les saprotrophes, l'effort d'échantillonnage aurait dû être plus élevé afin d'atteindre une asymptote, mais seulement pour certains sites.

Perspectives. À la lumière du manque de connaissances qui reste encore à combler dans les écosystèmes forestiers d'eskers et les fortes pressions de coupe qu'ils subissent, il existe un besoin urgent d'acquisition de connaissances dans les forêts naturelles représentatives des écosystèmes d'esker. Pour pleinement considérer la fonge forestière dans les plans d'aménagement et de conservation des eskers, il est nécessaire d'acquérir une vision holistique de cette dernière. Pour se faire, nous suggérons d'accumuler des connaissances sur la dimension macroscopique de cette diversité fongique encore méconnue des forêts naturelles des eskers. Ceci permettrait de compléter les données basées sur l'ADNe de notre étude et d'analyser les patrons de diversité fongique dans les forêts naturelles d'eskers dans une perspective de connaissance et de conservation multi-échelles (i.e. végétative et sexuelle) (Frøslev et al. 2019).

Afin de faire diminuer le pourcentage de séquences inconnues issue du metabarcoding de l'ADNe, les bases de données moléculaires publiques doivent être alimentées avec des séquences représentatives des champignons forestiers typiquement retrouvés dans les eskers de la région. Ceci passe notamment par la récolte, l'identification, et le séquençage de spécimens de macro-champignons, voir éventuellement des tentatives d'isolation des champignons détectés par l'ADN à partir d'échantillons de sols (Cazabonne et al. 2022). Il est fortement probable qu'un effort d'échantillonnage plus élevé mènerait à la description

d'espèces de champignons nouvelles pour la science. Une meilleure connaissance de cette diversité indispensable et menacée à l'échelle des eskers de la MRC d'Abitibi passera par la collaboration étroite entre le milieu de la recherche universitaire et les mycologues amateurs de la région, alliant ainsi les expertises d'analyses moléculaires et taxonomiques (Heilmann-Clausen et al. 2019).

D'un point de vue connaissances fondamentales, nos résultats invitent de futures études à compléter notre approche expérimentale afin d'acquérir une connaissance plus fine des communautés de champignons du sol à travers la variabilité naturelle des peuplements forestiers sur esker. En particulier, en mettant en relation nos résultats avec des données de metabarcoding de l'ADNe dans des forêts d'eskers avec des végétation dominantes variables (e.g. épinette noire ou peuplement mixtes) afin de précisément évaluer l'influence de la végétation dominante sur les communautés fongiques du sol des eskers. Dans une perspective d'approche intégrative, il serait pertinent d'intégrer l'aspect fonctionnel dans l'étude des communautés fongiques des forêts naturelles d'esker. Une caractérisation par metatranscriptomique permettrait d'explorer les liens entre les traits fonctionnels des guildes fongiques des sols et les processus écologiques dans les écosystèmes forestiers (Auer et al. 2023), en particulier le stockage du carbone. De plus, nous encourageons de futures études dans les sols forestiers d'eskers à mettre l'accent sur la ségrégation verticale des communautés fongiques, notamment dans la litière et dans le minéral, là où une grande partie des séquences restent inconnues (présente étude; Rosling et al. 2011; Carteron et al. 2021).

Notre étude s'est focalisée sur les pinèdes grises, associées soit à des dépôts sableux d'eskers ou des dépôts argileux, au sein de la MRC d'Abitibi. Même si le type de sol sur lequel les peuplements de pin gris s'établissent engendre des différences marquées sur les communautés fongiques à travers les horizons, ces résultats reflètent les particularités pédologiques de la plaine argileuse abitibienne. Puisque d'autres type de sol sableux sont également abondants et caractéristiques de la forêt boréale Québécoise, tels que les tills glaciaires, il serait pertinent d'élucider à quel point les communautés fongique associées aux pinèdes grises naturelles diffèrent d'un type de sol sableux à un autre. Ceci permettrait de replacer les enjeux de conservation et d'aménagement forestier identifiés dans notre étude au sein de la diversité pédologique des forêts boréales de l'est du Canada.

Intégrer la fonge forestière dans l'évaluation du succès de l'aménagement forestier durable requiert des états de référence naturels protégés et bien connus, une lacune actuelle présente sur la majeure partie des eskers de la région. Encourager un effort accru d'échantillonnage dans les forêts naturelles d'eskers et combiner diverses approches descriptives et analytiques (i.e. patrons taxonomiques, phylogénétiques et diversité des groupes fonctionnels) permettra d'identifier les mécanismes d'influence des communautés fongiques à travers les gradients environnementaux au sein des eskers, qu'ils soient naturels ou impactés par les activités humaines, afin de servir de base pour élaborer des plans d'aménagement et de conservation de la diversité fongique associée à ces forêts (voir Mikryukov et al. 2023). En particulier, nos données pourront servir de base de référence pour de futures études visant à évaluer les impacts de l'aménagement forestier sur la fonge forestière des eskers. En effet, les coupes forestières ont modifié les écosystèmes forestiers québécois depuis la colonisation (Boucher et al. 2014; Danneyrolles et al. 2019; Dupuis et al. 2020; Labrecque-Foy et Girona 2023). Étant donné la diminution des surfaces occupées par les forêts naturelles sur les eskers, un autre élément à considérer pour l'avenir sera l'impact des traitements sylvicoles actuellement pratiqués dans les écosystèmes d'eskers, telles que les coupes totales et les plantations, sur les communautés fongiques de leurs sols. De plus, comment des données basées sur l'ADNe, telles que celles présentées dans notre étude, pourront informer les stratégies d'aménagement forestier durable et multi-ressource dans les écosystèmes d'eskers représentera une question majeure à considérer pour de futures recherches (voir Martin et van der Heijden 2024). Notre étude invite à reconsidérer la biodiversité des forêts d'eskers, en accordant une attention particulière à la place écologique fondamentale occupée par les champignons du sol. Leurs singularités par rapport aux autres peuplements de la forêt boréale québécoise soulèvent des questions essentielles concernant le fonctionnement, la résilience, la protection et la conservation de ces écosystèmes vulnérables face aux changements globaux.

ANNEXE A - LISTE DES ESPÈCES DE PLANTES DE L'ENCLAVE ARGILEUSE

Liste des espèces de plantes de l'enclave argileuse Barlow-Ojibway explicitement mentionnées comme étant retrouvé sur les eskers selon Martineau (2022). Le nom scientifique, le nom vernaculaire en français, leur niveau d'abondance et des notes sont fournis pour chaque espèce listée. Les espèces sont listées dans l'ordre d'apparition original. Le niveau d'abondance est à titre indicatif et s'applique à l'ensemble de l'enclave argileuse.

Nom scientifique	Nom vernaculaire (Français)	Abondance	Notes
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	Lycopode claviforme	Répandu	Indigène, abondant sur les eskers
<i>Lycopodium lagopus</i> (Laestadius ex C. Hartman) G. Zinserling ex Kuzeneva	Lycopode patte-de-lapin	Occasionnel	Indigène, dans le sous-bois de pin gris sur esker
<i>Diphasiastrum digitatum</i> (Dillenius ex A. Braun) Holub	Lycopode en éventail	Répandu	Indigène, souvent dans les forêts de pin gris, eskers
<i>Pteridium aquilinum</i> subsp. <i>latiusculum</i> (Desvaux) Hultén ex R.T. Clausen	Fougère-aigle de l'Est	Général	Indigène, eskers, forêts de pin gris
<i>Pinus banksiana</i> Lambert	Pin gris	Général	Indigène, eskers
<i>Pinus strobus</i> L.	Pin blanc	Sporadique	Indigène, petit peuplement subfossilisés retrouvés enfouis dans la tourbe retrouvée dans un petit lac d'esker
<i>Nufar variegata</i> Engelmann ex Durand	Grand nénufar jaune	Général	Indigène, sur lacs d'esker
<i>Comptonia peregrina</i> (L.) J.M. Coulter	Comptonie voyageuse	Occasionnel	Indigène, Presque toujours dans les pinèdes grises sur esker
<i>Alnus alnobetula</i> subsp. <i>crispa</i> (Aiton) Raus	Aulne crispé	Répandu	Indigène, fréquente sur les eskers
<i>Polygonum articulatum</i> L.	Polygonelle articulée	Sporadique	Indigène, uniquement sur eskers
<i>Reynoutria sachalinensis</i> (F. Schmidt) Nakai	Renouée de Sakhaline	Occurrence unique	Introduite, le long d'une petite route sablonneuse sur esker
<i>Viola adunca</i> Smith var. <i>adunca</i>	Violette à éperon crochu	Répandu	Indigène, abondantes dans les eskers
<i>Viola lanceolata</i> L.	Violette lancéolée	Sporadique	Indigène, récoltée en 2011 dans un lac d'esker près de Landrienne
<i>Hudsonia tomentosa</i> Nuttall	Hudsonie tomenteuse	Sporadique	Indigène, sur eskers

<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Sprengel	Raisin d'ours	Occasionnel	Indigène, sur terrains secs sur les eskers
<i>Epigaea repens</i> L.	Epigée rampante	Répandu	Indigène, sous-bois dégagé de pin gris, généralement sur les eskers
<i>Aralia hispida</i> Ventenat	Aralie hispide	Répandu	Indigène, forêts de pin gris sur eskers
<i>Apocynum androsaemifolium</i> L.	Apocyn à feuilles d'androsème	Répandu	Indigène, présence notamment sur les eskers, le long des routes sablonneuses
<i>Collomia linearis</i> Nuttall	Collomia à feuilles linéaires	Sporadique	Introduite, découverte en 2012 par B. Larouche proche d'un lac d'esker
<i>Utricularia minor</i> L.	Utriculaire mineure	Occasionnel	Indigène, dans les petits lacs d'esker
<i>Centaurea stoebe</i> subsp. <i>australis</i> (Pančić ex A. Kerner) Greuter	Centauree maculée	Sporadique	Introduite, sur esker
<i>Solidago hispida</i> Muhlenberg ex Willdenow var. <i>hispida</i>	Verge d'or hispide	Répandu	Indigène, dans les clairières dans les forêts de pins gris, en bordure des routes sur esker
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) H. St. John	Elodée de Nuttall	Sporadique	Indigène, mention probable sur petit lac d'esker près de La Sarre
<i>Juncus nodosus</i> L.	Jonc filiforme	Répandu	Indigène, à la base des eskers
<i>Carex prairea</i> Dewey	Carex des prairies	Sporadique	Indigène, sur eskers, une mention au pied de l'esker Vaudray-Joannès
<i>Carex adusta</i> Boott	Carex brulé	Occasionnel	Indigène, dans les pins gris sur esker
<i>Carex houghtoniana</i> Torrey ex Dewey	Carex de Houghton	Répandu	Indigène, surtout sur les eskers
<i>Carex deflexa</i> Hornemann var. <i>deflexa</i>	Carex déprimé	Répandu	Indigène, dans les pinèdes grises sur esker
<i>Carex tonsa</i> (Fernald) E.P. Bicknell var. <i>tonsa</i>	Carex à fruits glabres	Répandu	Indigène, dans les buchés frais sur esker
<i>Danthonia spicata</i> (L.) P. Beauvois ex Roemer & Schultes	Danthonie à épi	Répandu	Indigène, particulièrement abondante sur les eskers
<i>Cypripedium acaule</i> Aiton	Cypripède acaule	Répandu	Indigène, dans les forêts de conifères sur collines rocheuses ou sur eskers

**ANNEXE B - LISTE DES ESPÈCES DE PLANTES, DE MAMMIFÈRES,
D'AMPHIBIENS, DE REPTILES ET DE POISSONS DE L'ESKER SAINT-
MATHIEU-BERRY**

Liste des espèces de plantes, de mammifères, d'amphibiens et de reptiles (herpétofaune) et de poissons explicitement mentionnés comme étant retrouvés, susceptibles d'être retrouvés et retrouvés à proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry dans la MRC Abitibi, selon Bourgeois et Nadeau (2013). Le nom scientifique, le nom vernaculaire en français, et des notes sont fournis pour chaque espèce listée. Les espèces sont listées dans l'ordre d'apparition original.

Nom scientifique	Nom vernaculaire (Français)	Notes
Flore		
<i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton	Le bleuët, ou airelle à feuilles étroites	Abondante
<i>Kalmia angustifolia</i> L.	Kalmia à feuilles étroites	Abondante
<i>Betula papyrifera</i> Marshall	Bouleau blanc	Commune
<i>Clintonia borealis</i> Aiton (Raf.)	Clintonie boréale	Commune
<i>Comptonia peregrina</i> L.	Comptonie voyageuse	Commune
<i>Cornus canadensis</i> L.	Cornouiller quatre-temps	Commune
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Épinette blanche	Commune
<i>Picea mariana</i> (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh	Épinette noire	Commune
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	Fougère-de-l'aigle	Commune
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	Lycopode innovant	Commune
<i>Corylus cornuta</i> Marshall	Noisetier à long bec	Commune
<i>Oxalis montana</i> Rafinesque	Oxalide	Commune
<i>Gaultheria hispidula</i> (L.) Muhl. ex Bigelow	Petit thé	Commune
<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisbury	Savoyane	Commune
<i>Sorbus americana</i> Marshall	Sorbier d'Amérique	Commune
<i>Lysimachia borealis</i> (Rafinesque) U. Manns & Anderberg (citée comme <i>Trientalis borealis</i>)	Trientale boréale	Commune
<i>Mimulus glabratus</i> var. <i>jamesii</i> (Torr. & Gray ex Benth.) Gray	Mimule glabre	Menacée
Faune		
<i>Oporornis agilis</i> Wilson	Paruline à gorge grise	Observée à plusieurs reprises sur l'esker Saint-Mathieu-Berry

<i>Ambystoma laterale</i> Hallowell	Salamandre à points bleus	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Eurycea bislineata</i> Green	Salamandre à deux lignes	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Plethodon cinereus</i> Green	Salamandre cendrée	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Anaxyrus americanus</i> Holbrook	Crapaud d'Amérique	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Pseudacris crucifer</i> Wied-Neuwied	Rainette crucifère	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Lithobates sylvaticus</i> LeConte	Grenouille des bois	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Lithobates pipiens</i> Schreber	Grenouille léopard	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Lithobates clamitans</i> Latreille	Grenouille verte	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Lithobates septentrionalis</i> Baird	Grenouille du nord	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Chelydra serpentina</i> L.	Tortue serpentine	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Chrysemys picta</i> Schneider	Tortue peinte	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Glyptemys insculpta</i> Le Conte	Tortue des bois	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry, vulnérable au Québec
<i>Thamnophis sirtalis</i> L.	Couleuvre rayée	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Storeria occipitomaculata</i> Storer	Couleuvre à ventre rouge	A proximité de l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Salvelinus fontinalis</i> Mitchill	Omble de fontaine	11 frayères existantes, 6 potentielles sur l'esker Saint-Mathieu-Berry
<i>Esox lucius</i> L.	Grand brochet	2 frayères existantes, 1 potentielles sur l'esker Saint- Mathieu-Berry
<i>Acipenser fulvescens</i> Rafinesque	Esturgeon jaune (ou esturgeon de lac)	0 frayères existantes, 1 potentielles sur l'esker Saint-Mathieu-Berry

**ANNEXE C - LISTE DES ESPÈCES DE MACRO-CHAMPIGNONS SUR DEUX
STATIONS D'ESKERS DANS LA MRC D'ABITIBI**

Liste des espèces de macro-champignons retrouvées sur deux stations situées sur des eskers dans la MRC d'Abitibi par Poitras (données non publiées). Le nom scientifique, le nom vernaculaire en français et des notes sur l'écologie de chaque espèce et leur fréquence à l'échelle de la province du Québec sont fournis. Les informations sur l'écologie des espèces sont tirées de MycoQuébec (Mycoquébec.org). Les espèces sont listées dans l'ordre alphabétique et celles considérées comme abondantes et communes dans les stations prospectées sur esker sont respectivement indiquées par « * » et « ** ». Les indications de fréquence sur les stations sont données à titre indicatif. Si aucune information est disponible concernant la fréquence de l'espèce, l'indicatif « N.A. » est alors utilisé pour « Non applicable ». Cette liste n'est pas représentative de l'ensemble des espèces présentes et de leur abondance dans les forêts d'eskers.

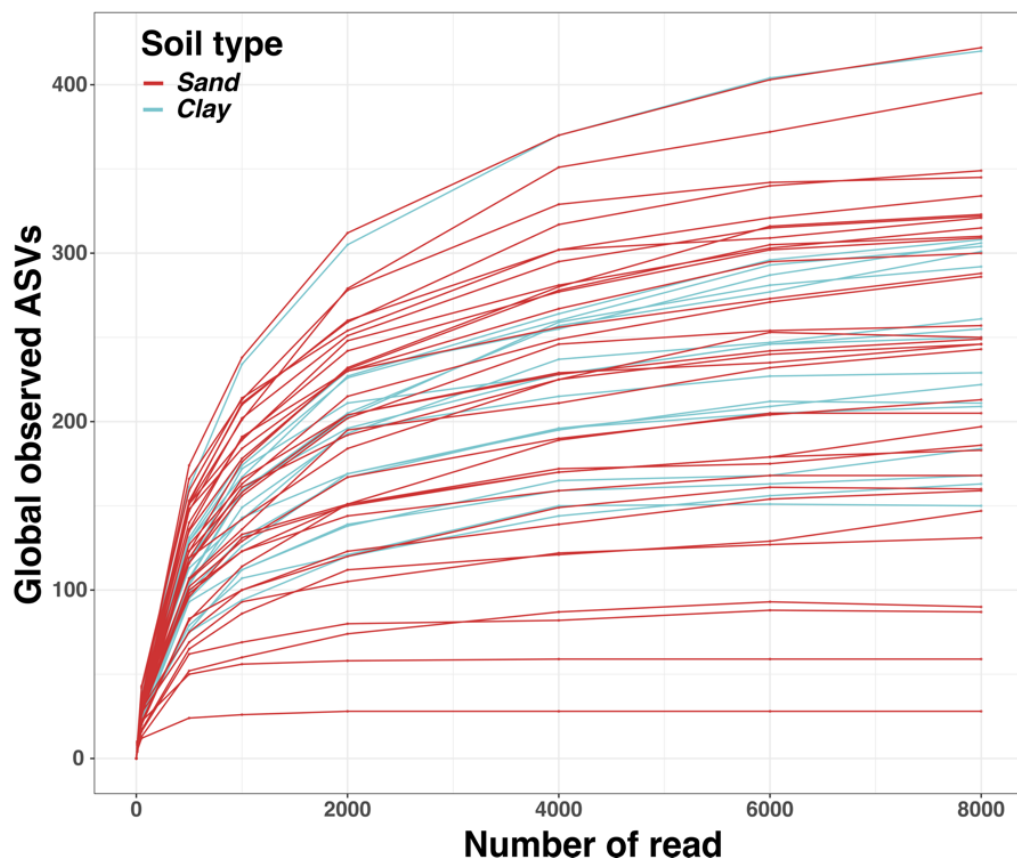
Nom scientifique	Nom vernaculaire (Français)	Écologie /Fréquence
<i>Agrocybe praecox</i> (Pers.) Fayod	Agrocybe précoce	Saprotrophe /Commune
<i>Bjerkandera fumosa</i> (Pers.) P. Karst.	Polypore enfumé	Saprotrophe, rarement hémisaprotrophe /Assez commune
** <i>Boletus subcaerulescens</i> (E. A. Dick & Snell) Both et coll.	Cèpe à pores bleuissants	Mycorhizien /Occasionnel
<i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr.	Calocère cornue	Saprotrophe /Commune
* <i>Cantharellula umbonata</i> (J.F. Gmel.) Singer	Clitocybe omboné	Saprotrophe /Commune
<i>Cantharellus enelensis</i> Voitk, Thorn, Lebeuf, J.I. Kim, in Thorn, Kim, Lebeuf & Voitk	Chanterelle commune	Mycorhizien /Commune
<i>Chroogomphus vinicolor</i> (Peck) O.K. Mill.	Gomphide vineux	Mycorhizien/Rare
<i>Clavulinopsis laeticolor</i> (Berk. & M.A. Curt.) R.H.Petersen	Clavaire jolie	Présumément saprotrophe ou biotrophe /Occasionnelle

<i>Clitocybe subclavipes</i> Murrill	Clitocybe faux-clavipes	Saprotrophe/Peu commune
** <i>Clitopilus prunulus</i> (Scop.) P. Kumm.	Clitopile petite prune	Saprotrophe/Très commune
<i>Coltricia montagnei</i> (Fr.) Murrill	Polypore de Montagne	Apparemment saprotrophe/Rare
* <i>Coltricia perennis</i> (L.) Murrill	Polypore persistant	Mycorhizien /Commune
<i>Cortinarius bolaris</i> (Pers.) Fr.	Cortinaire rouge brique	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Cortinarius brunneotinctus</i> Niskanen, Liimatainen, Ammirati, A. Paul & Lebeuf	Cortinaire teinté de brun	Mycorhizien/N.A.
<i>Cortinarius caperatus</i> (Pers.) Fr.	Cortinaire ridé	Mycorhizien /Commune
<i>Cortinarius tinctorum</i> Bidaud & Carteret	Cortinaire des teinturiers	Mycorhizien/N.A.
<i>Cystoderma granulosa</i> (Batsch) Harmaja	Cystoderme granuleux	Saprotrophe/N.A.
<i>Entoloma bicolor</i> Murrill	Entolome bicolore	Sur sol et dans la litière des forêts/Très commune
<i>Entoloma formosum</i> (Fr.) Noordeloss	Entolome superbe	Sur sol et humus des milieux humides des forêts/N.A.
<i>Fomitopsis mounceae</i> Haight & Nakasone	Polypore de Mounce	Saproparasite /Commune
<i>Gliophorus laetus</i> (Pers.) Herink	Hygrophore poisson	Saprotrophe-biotrophe /Occasionnelle
<i>Gliophorus psittacinus</i> (Schaeff.: Fr.) Herink	Hygrophore perroquet	Saprotrophe-biotrophe /Occasionnelle
<i>Gymnopilus</i> aff. <i>penetrans</i> (Fr. ex Fr.) Murrill	Gymnopile pénétrant	Saprotrophe /Occasionnelle
<i>Harrya chromipes</i> (Frost) Halling, Nuhn, Osmundson & Manfr. Binder	Bolet à pied jaune vif	Mycorhizien /Commune
<i>Hydnellum aurantiacum</i> (Batsch) P. Karst.	Hydne orangé	Mycorhizien /Commune
** <i>Hydnellum caeruleum</i> (Hornem.) P. Karst.	Hydne bleu d'azur	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Hydnellum ferrugineum</i> (Fr.) P. Karst.	Hydne ferrugineux	Mycorhizien/Rare

<i>Hydnellum peckii</i> Banker	Hydne de Peck	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Hydnellum scabrosum</i> (Fr.) E. Larss., K.H. Larss., Kõljalg et coll.	Hydne rugueux	Mycorhizien /Commune
<i>Hydnellum scrobiculatum</i> (Fr.) P. Karst.	Hydne scrobiculé	Mycorhizien /Commune
<i>Hygrocybe miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	Hygrophore vermillon	Biotrophe /Occasionnelle
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> (Wulfen) Maire	Clitocybe orangé	Saprotrophe /Commune
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> f. <i>albida</i> Gillet.	Clitocybe orangé, forme blanche	Saprotrophe/N.A.
<i>Hygrophorus boyeri</i> Lebeuf, Bellanger, H. Lambert	Hygrophore de Boyer	Mycorhizien/Rare
<i>Hypomyces chrysospermus</i> s.l. Tul. & C. Tul.	Dermatose des bolets	Mycoparasite /Commune pour les anamorphes, rare pour le téléomorphe
<i>Hypomyces luteovirens</i> (Fr.) Tul. & C. Tul.	Dermatose olivâtre	Mycoparasite /Occasionnelle
¹ <i>Inocybe caprimulgi</i> Vauras & E. Larss.	Inocybe des engoulevants	Mycorhizien/N.A.
¹ <i>Inocybe geophylla</i> (Pers.) P. Kumm.	Inocybe à lames terreuses	Mycorhizien /Occasionnelle
¹ <i>Inocybe sambucina</i> (Fr.) Quéf.	Inocybe fleur de sureau	Mycorhizien/Rare
<i>Kuehneromyces lignicola</i> (Peck) Redhead	Pholiote lignicole	Saprotrophe /Occasionnelle
<i>Laccaria bicolor</i> (Maire) P.D. Orton	Laccaire bicolore	Mycorhizien/Très commune
<i>Lactarius carbonicola</i> A.H. Sm.	Lactaire carbonicole	Mycorhizien /Commune
<i>Lactarius vinaceorufescens</i> A.H. Sm.	Lactaire rougissant	Mycorhizien/Très commune
<i>Leccinum holopus</i> (Rostk.) Watling	Bolet blanc-de-neige	Mycorhizien/Très commune
<i>Leccinum piceinum</i> Pilât & Dermek	Bolet des épinettes	Mycorhizien /Commune
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.) Gray	Bolet rugueux	Mycorhizien /Commune
<i>Neolecta irregularis</i> (Peck) Korf & J.K. Rogers	Mitrule irrégulière	Saprotrophe /Commune

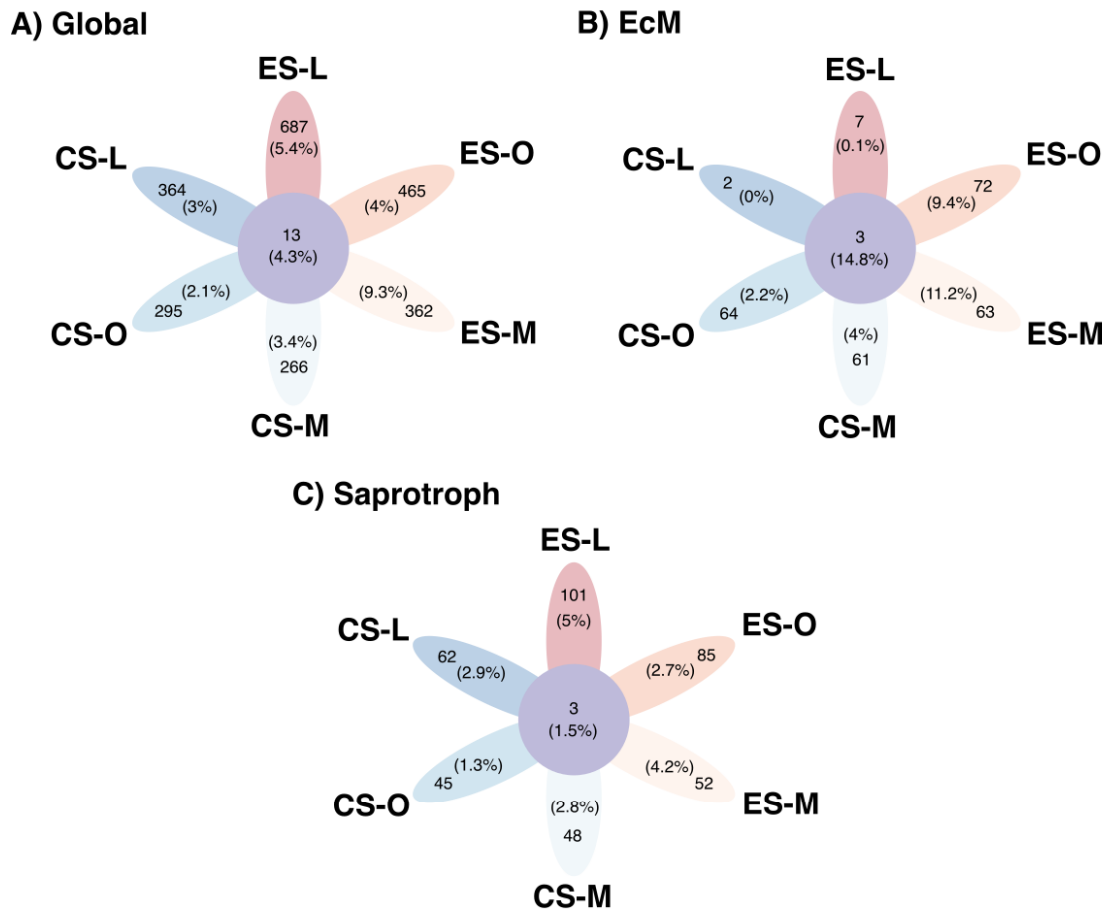
<i>Pholiota mixta</i> (Fr.) Kuyper & Tjall.-Beuk.	Pholiote voisine	Sur sol des forêts de conifères ou mixtes, parfois de feuillus /Commune
<i>Pseudolaccaria pachyphylla</i> (Fr.) Vizzini & Contu	Clitocybe à larges lames	Saprotrophe /Commune
<i>Rhizopogon roseolus</i> (Corda) Th. Fr.	Rhizopogon rosissant	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Russula aff. adusta</i>	Russule brûlée	Mycorhizien /Commune
<i>Russula basifurcata</i> Peck	Russule à lames fourchues	Mycorhizien/Très rare
** <i>Russula brevipes</i> Peck	Russule à pied court	Mycorhizien/Très commune
<i>Russula vinosa</i> Lindblad	Russule vineuse	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Sarcodon squamosus</i> (Schaeff.) Quél.	Hydne écailleux	Mycorhizien/N.A.
<i>Suillus glandulosipes</i> Thiers & A.H. Sm.	Bolet à pied glanduleux	Mycorhizien/Rare
<i>Suillus salmonicolor</i> (Frost) Halling	Bolet saumon	Mycorhizien/Rare
<i>Suillus tomentosus</i> (Kauffman) Singer	Bolet tomenteux	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Szyzygites megalocarpus</i> Ehrenb.	Moisissure à grands sporanges	Mycoparasite/N.A.
* <i>Tricholoma davisiae</i> Peck	Tricholome de Davis	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Tricholoma equestre</i> s.l. (L.) P. Kumm.	Tricholome equestre	Mycorhizien /Commune
<i>Tricholoma imbricatoides</i> Lebeuf, A. Paul & J. Landry	Tricholome imbriqué	Mycorhizien/N.A.
<i>Tricholoma magnivelare</i> (Peck) Redhead	Tricholome à grand voile	Mycorhizien/Très rare au sud, commune dans le nord
<i>Tricholomopsis decora</i> (Fr.) Singer	Tricholome décoré	Saprotrophe /Commune
<i>Xerocomus spadiceus</i> s.l. (Schaeff. ex Fr.) Quél.	Bolet couleur de datte	Mycorhizien /Occasionnelle
<i>Xeromphalina tenuipes</i> (Schwein.) A.H. Sm.	Omphale à pied ténu	Saprotrophe/N.A.

ANNEXE D - ALPHA DIVERSITY ACCUMULATION CURVE



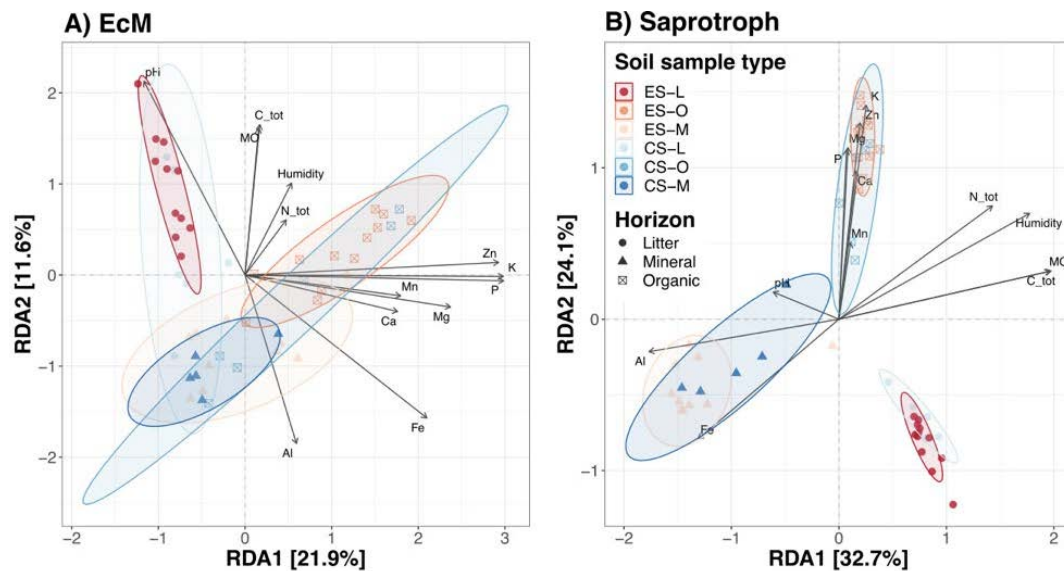
Accumulation curve of observed global alpha diversity by sequencing depth for all samples.

ANNEXE E - VENN PETAL PLOTS OF SHARED AND UNIQUE ASV ACROSS ALL SAMPLE TYPES



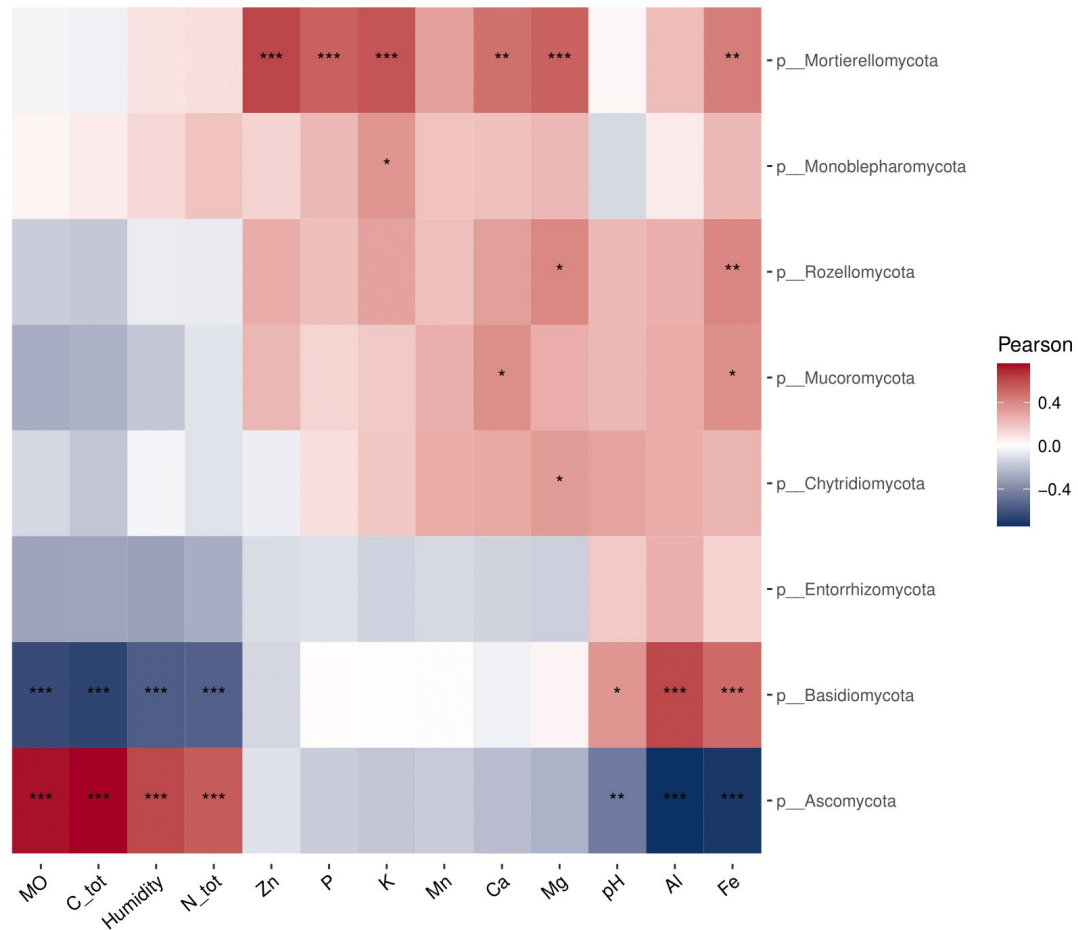
Venn petal plots of shared and unique ASVs across all sample types for the global (A), ectomycorrhizal (EcM) (B) and saprotrophic communities (C). ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon.

**ANNEXE F - DISTANCE-BASED REDUNDANCY ANALYSIS WITH SOIL
CHEMICAL VARIABLES PLOTTED**



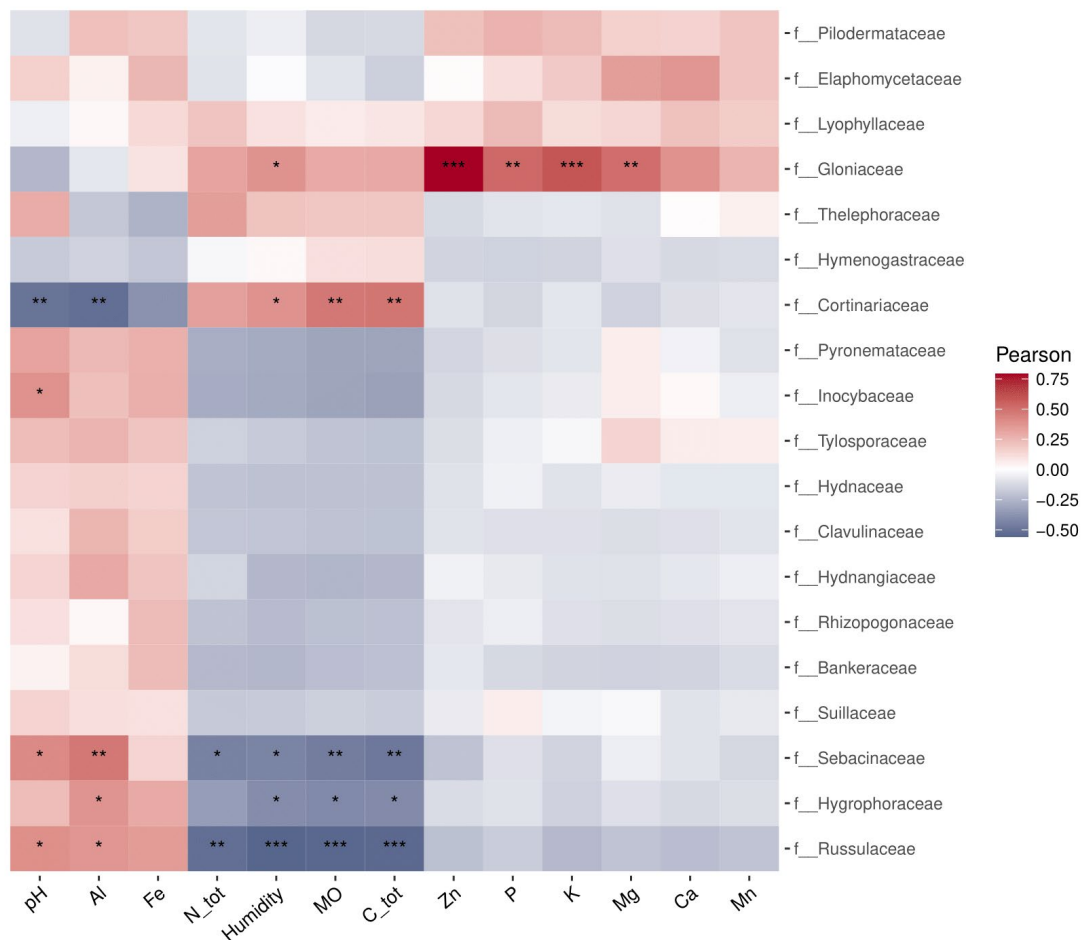
Distance-based redundancy analysis (dbRDA) with soil chemical variables plotted on the ordination space for the ectomycorrhizal (A) and saprotrophic communities (B) across sample types. ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. Each point represents a unique sample and ellipses represent a 95% confidence interval around the centroid. The direction and length of soil chemical variable arrows indicate the gradient of that variable and the strength of the correlation with the ASV-based fungal community matrix.

**ANNEXE G - PEARSON CORRELATION HEATMAP BETWEEN SOIL
CHEMICAL VARIABLES AND FUNGAL PHYLA**



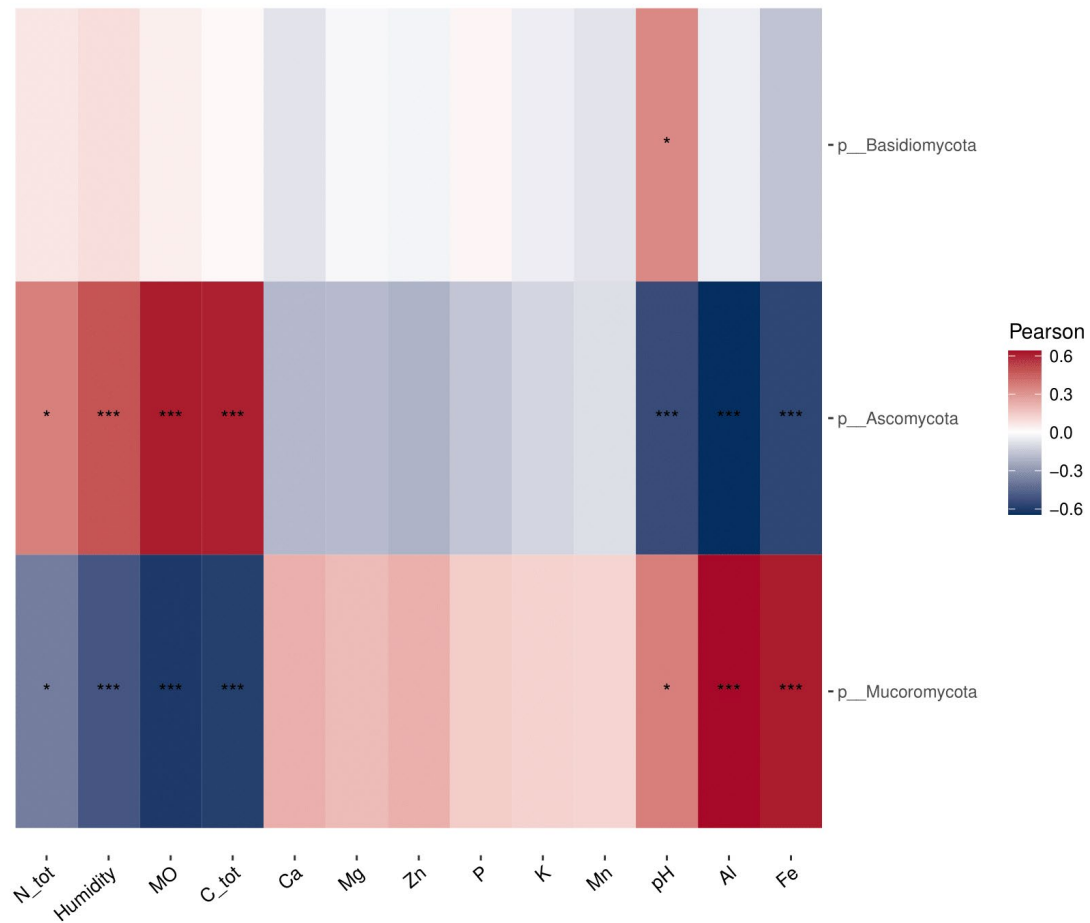
Pearson correlation heatmap between soil chemical variables and fungal phyla in the global fungal community dataset. ‘***’, ‘**’, and ‘*’ indicate statistical significance at 0.001, 0.01, and 0.05 thresholds, respectively.

ANNEXE H - PEARSON CORRELATION HEATMAP BETWEEN SOIL CHEMICAL VARIABLES AND ECM FAMILIES



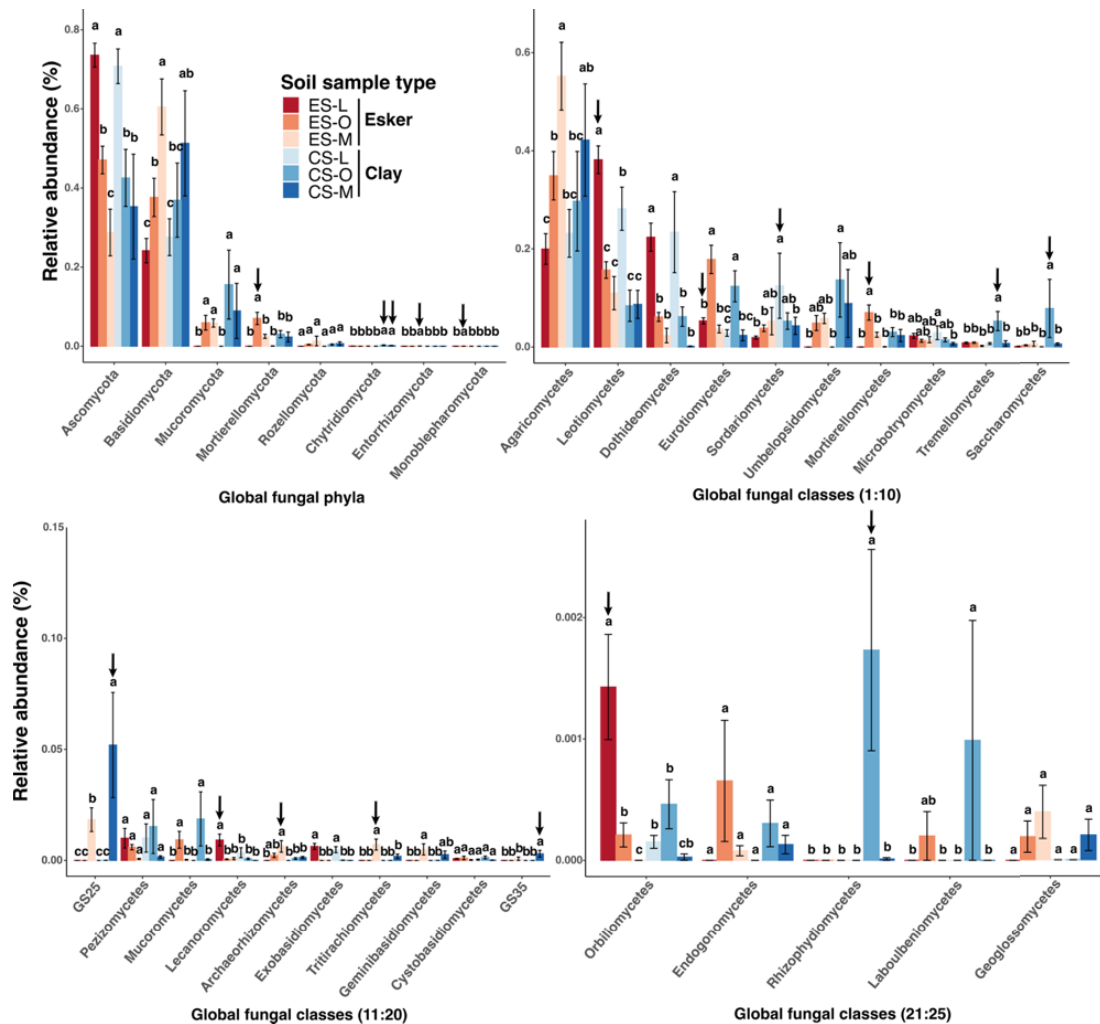
Pearson correlation heatmap between soil chemical variables and fungal families in the EcM community dataset. ‘***’, ‘**’, and ‘*’ indicate statistical significance at 0.001, 0.01, and 0.05 thresholds, respectively.

**ANNEXE I - PERSON CORRELATION HEATMAP BETWEEN SOIL CHEMICAL
VARIABLES AND SAPROTROPHIC PHYLA**



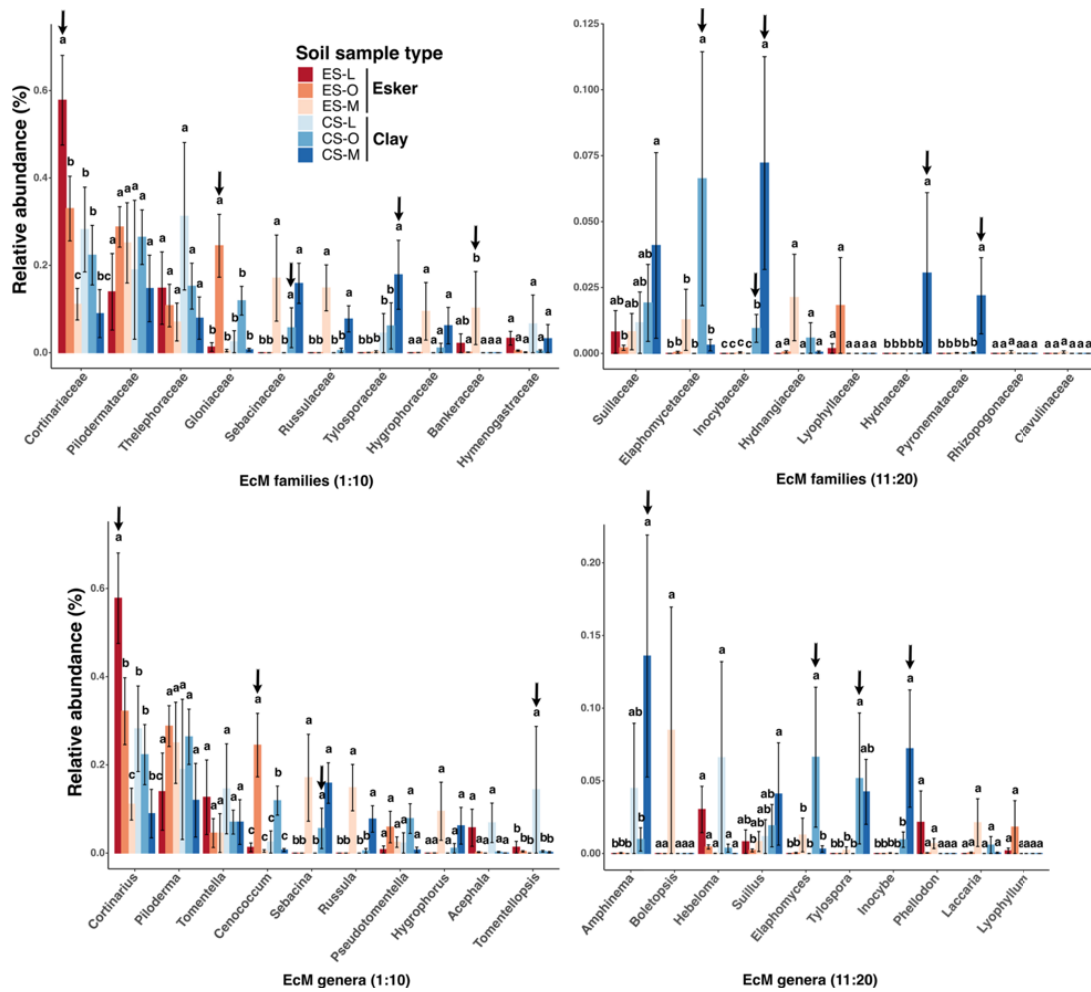
Pearson correlation heatmap between soil chemical variables and fungal phyla in the saprotrophic community dataset. ‘***’, ‘**’, and ‘*’ indicate statistical significance at 0.001, 0.01, and 0.05 thresholds, respectively.

ANNEXE J - RELATIVE ABUNDANCE OF FUNGAL PHYLA AND CLASSES



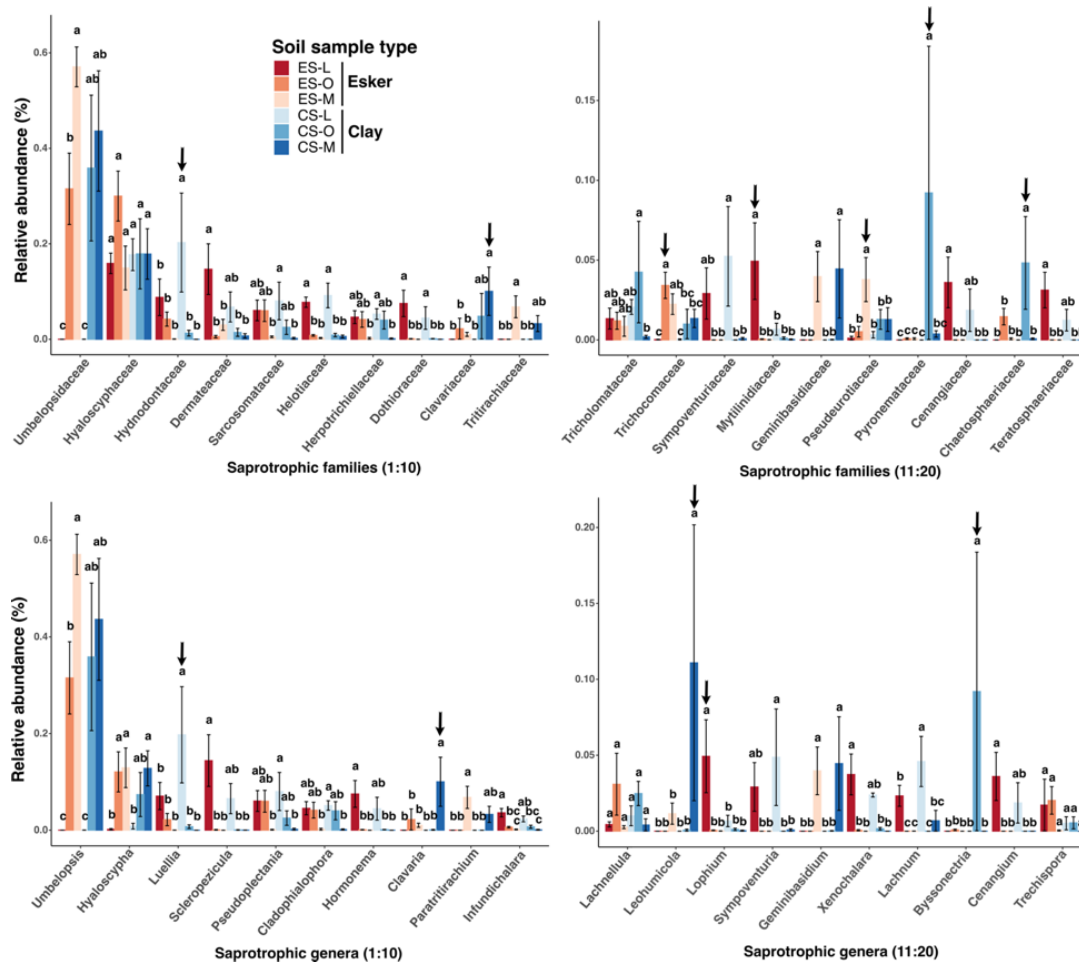
Relative abundances of ASVs assigned to phyla and classes for the global fungal community dataset among soil samples. ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. The 25 most relative abundant fungal classes are shown for figure clarity. Similar letters indicate no significant differences in relative abundance (ANOVA, all Benjamini–Hochberg-adjusted). Black arrows point at phyla and classes whose relative abundances significantly differ between soil types within the same horizon ($p < 0.05$).

ANNEXE K - RELATIVE ABUNDANCE OF ECM FAMILIES AND GENERA



Relative abundances of ASVs assigned to families and genera for the ectomycorrhizal (EcM) community dataset. ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. The 20 most relative abundant EcM families and genera are shown for figure clarity. Similar letters indicate no significant differences in relative abundance (ANOVA, all Benjamini–Hochberg-adjusted). Black arrows point at families and genera whose relative abundances significantly differ between soil types within the same horizon ($p < 0.05$).

ANNEXE L - RELATIVE ABUNDANCE OF SAPROTROPHIC FAMILIES AND GENERA



Relative abundances of ASVs assigned to families and genera for the saprotrophic community dataset. ES = esker soil, CS = clay soil, L = litter horizon, O = organic horizon, and M = mineral horizon. The 25 and 30 most relative abundant saprotrophic families and genera, respectively, are shown for figure clarity. Similar letters indicate no significant differences in relative abundance (ANOVA, all Benjamini–Hochberg-adjusted). Black arrows point at families and genera whose relative abundances significantly differ between soil types within the same horizon ($p < 0.05$).

ANNEXE M - SUMMARY OF SITE CHARACTERISTICS

The soil substrate, age class, stand origin and composition, ecological type, density, height and draining classes and basal area are derived from detailed forest characteristics provided by the ministère des forêts, de la faune et des parcs (MFFP) during the 4th and 5th decennial forest inventories of Quebec province. These data were made publicly available on the 'Forêt Ouverte' platform (<https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/>). Soil type is derived from the guide to the recognition of ecological types in ecological region 5a from the ministère des ressources naturelles of Quebec.

Site index	Soil type	Geographical coordinates	Location	Age class (years)	Stand origin	Stand composition (%)	Ecological type	Density class (%)
1	Esker	48° 23'58.700"N 77° 46' 54.070"W	La Corne (Abitibi)	90	Fire (1930)	JP90 BS10	RE21	75 (B)
2	Esker	48° 28'17.40"N 78° 12'13.96"W	Saint-Mathieu-d'Harricana (Abitibi)	50	Fire	JP100	RE21	75 (B)
3	Esker	48° 40' 5.182"N 77° 21' 54.472"W	Rochebaucourt (Abitibi)	70	Fire (1945)	JP90 BS10	RE21	85 (A)
4	Esker	48° 35' 45.244"N 77° 7' 52.496"W	Lac-Despinassy (Abitibi)	70	Fire	JP90 TA10	RE21	85 (A)
5	Esker	48° 29' 19.212"N 78° 11' 41.453"W	Saint-Mathieu-d'Harricana (Abitibi)	70	Fire	JP90 SIH10	RS21	75 (B)
6	Esker	48°31'01.8"N 77°37'57.9"W	Barraute (Abitibi)	70	Fire	JP80 TA20	RS21	55 (C)
7	Esker	48° 37' 35.087"N 78° 32' 29.746"W	Launay (Abitibi)	70	Fire (1953)	JP90 BS10	RS21	45 (C)
8	Esker	48°36'45.2"N 78°18'25.5"W	Trécesson (Abitibi)	70	Fire	JP90 BS10	RS21	55 (C)
9	Esker	48° 39' 20.135"N 78° 18' 8.384"W	Trécesson (Abitibi)	90	Fire (1917)	JP90 BS10	RS21	45 (C)
10	Esker	48° 50' 50.356"N 78° 23' 25.159"W	Berry (Abitibi)	70	Fire (1943)	JP90 BS10	RS21	75 (B)
11	Esker	48° 35' 22.988"N 77° 24' 33.779"W	Champneuf (Abitibi)	110*	Fire (1915)	JP80 BS20	RE21	65 (B)
12	Esker	48° 23' 28.961"N 78° 11' 6.094"W	La Motte (Abitibi)	90	Fire (1920)	JP100	RS21	75 (B)
1	Clay	48°46'01.7"N 77°52'22.0"W	La Morandière (Abitibi)	110	Fire (1905)	JP90 BS10	RE26	65 (B)
2	Clay	48°46'23.9"N 77°26'42.1"W	Lac-Despinassy (Abitibi)	70	Fire	JP60 BS20 TA20	ME16	65 (B)
3	Clay	48°35'01.4"N 77°54'22.9"W	Landrienne (Abitibi)	50	Fire	JP80 BS20	RE26	75 (B)
4	Clay	48°36'03.6"N 78°32'31.2"W	Launay (Abitibi)	110	Fire (1915) with commer	JP80 BS20	RE21	65 (B)

5	Clay	48°27'38.7"N 79°26'41.1"W	Lac Duparquet (Abitibi- Ouest)	90	cial thinning (2004) Fire (1923)	JP60 BS10 TA30	RS23	75 (B)
6	Clay	48°16'29.6"N 77°34'47.7"W	Val- Senneville (Val d'or)	70	Fire (1951)	JP50 BS30 ML20	RE26	65 (B)

*VIR = Old irregular stand with an origin dating back more than 80 years. Stand composition: JP = Jack pine (*Pinus banksiana* Lambert, 1803); BS = Black spruce (*Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenb., 1888); TA = Trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx., 1803); SIH = Shae-intolerant hardwood; EL = Eastern larch (*Larix laricina* (Du Roi) K.Koch, 1873). Ecological type: RE21 = Black spruce with mosses or ericaceous plants on thin to thick mineral deposits, with coarse texture and xeric or mesic drainage; RS21 = Balsam fir-black spruce on thin to thick mineral deposits, with coarse texture and xeric or mesic drainage; RE26 = Black spruce with mosses or ericaceous plants on thin to thick deposits, with fine texture and subhydryc drainage; ME16 = Black spruce with trembling aspen on thin to thick deposits, with fine texture and subhydryc drainage; RS23 = Balsam fir-black spruce on thin to thick mineral deposits, with fine texture and mesic drainage. Density class: A = Greater than 80% cover; B = Greater than or equal to 60% and less than 80%; C = Greater than or equal to 40% and less than 60%.

ANNEXE N - EFFECT OF SOIL TYPE AND HORIZONS ON DIVERSITY INDICES

Effect of soil types (esker and clayey soils), horizons (litter, organic and mineral) and their interaction, including Site as a random factor, on diversity indices for the global, ectomycorrhizal (EcM) and saprotrophic communities. Significant influence by factor is indicated in bold (perMANOVA).

	Factor	Df	F-value	P	Significance
Global observed	Soil type	1	0.5	0.5	ns
	Horizon	2	26.8	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	1.1	0.35	ns
Global Chao1	Soil type	1	0.6	0.43	ns
	Horizon	2	26.5	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	0.9	0.42	ns
Global Shannon	Soil type	1	0.4	0.51	ns
	Horizon	2	13.0	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	1.6	0.21	ns
Global Simpson	Soil type	1	0.3	0.56	ns
	Horizon	2	3.6	0.04	*
	Soil type:Horizon	2	1.8	0.18	ns
EcM observed	Soil type	1	4.9	0.03	*
	Horizon	2	31.3	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	1.9	0.16	ns
EcM Chao1	Soil type	1	4.7	0.04	*
	Horizon	2	31.4	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	1.9	0.16	ns
EcM Shannon	Soil type	1	7.1	0.01	*
	Horizon	2	14.1	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	2.7	0.08	ns
EcM Simpson	Soil type	1	3.5	0.07	ns
	Horizon	2	5.6	0.007	***
	Soil type:Horizon	2	1.2	0.31	ns
Saprotroph observed	Soil type	1	4.2	0.04	*
	Horizon	2	16.4	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	0.4	0.70	ns
Saprotroph Chao1	Soil type	1	3.8	0.06	ns
	Horizon	2	16.4	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	0.3	0.78	ns
Saprotroph Shannon	Soil type	1	1.1	0.31	ns
	Horizon	2	13.2	<0.0001	***
	Soil type:Horizon	2	2.6	0.09	ns
Saprotroph Simpson	Soil type	1	1.0	0.32	ns
	Horizon	2	8.1	0.001	**
	Soil type:Horizon	2	2.6	0.09	ns

**ANNEXE O - MEAN COMPARISON OF MINERAL PHYSICAL VARIABLES
BETWEEN SOIL TYPES**

Means and standard errors are indicated for each soil type. Significant p-values are indicated in bold.

Variables	Clay		Esker		<i>p</i> -value
	Mean	se	Mean	se	
Argile1	30.5	10.7	3.5	1.31	< 0.001
Argile2	49.6	16.9	5	1.71	< 0.001
Limon_gr	6	3.16	6.67	3.94	0.96
Limon_fin	29.3	18.6	6.83	2.62	0.001
Limon tot	34.3	17.3	13.5	5.26	0.001
Sand	16.0	10.5	81.5	6.68	< 0.001

ANNEXE P - INDICATOR FUNGAL GROUPS BY SOIL TYPE AND HORIZONS

Results are presented for the genus, family and class levels. Indicator genera identified within the ectomycorrhizal and saprotrophic datasets are indicated in two different colors. Component A corresponds to the *specificity*, which can be interpreted as the probability that the surveyed soil sample belongs to the target sample type group given the fact that the fungal group has been found. Component B corresponds to the *sensitivity*, which can be interpreted as the probability of finding the fungal group in soil samples belonging to the soil sample type group (Dufrêne and Legendre 1997; De Cáceres and Legendre 2009). The stat column corresponds to the combination of sensitivity and specificity and results from the square root of their product.

Taxonomic assignation	A	B	Stat	p-value
CS-L				
<i>Class</i> (n = 4)				
Lichinomycetes	0.5366	0.8333	0.669	0.005
Dothideomycetes	0.437	1	0.661	0.03
Sordariomycetes	0.3849	1	0.62	0.036
Atractiellomycetes	0.9278	0.3333	0.556	0.042
<i>Family</i> (n = 29)				
Amphisphaeriaceae	0.9247	1	0.962	0.001
Melanommataceae	0.8689	1	0.932	0.001
Phaeosphaeriaceae	0.9265	0.8333	0.879	0.001
Cyphellophoraceae	0.875	0.8333	0.854	0.001
Bulleribasidiaceae	0.822	0.8333	0.828	0.003
Hydnodontaceae	0.6233	1	0.79	0.008
Sympoventuriaceae	0.6715	0.8333	0.748	0.024
Gnomoniaceae	0.8304	0.6667	0.744	0.003
Atheliaceae	0.5418	1	0.736	0.007
Venturiaceae	0.5089	1	0.713	0.001
Glomerellaceae	1	0.5	0.707	0.003
Sordariales_fam_Incertae_sedis	1	0.5	0.707	0.005
Cantharellales_fam_Incertae_sedis	0.4939	1	0.703	0.003
Kriegeriaceae	0.4927	1	0.702	0.007
Sporocadaceae	0.9419	0.5	0.686	0.005

Ceratobasidiaceae	0.4611	1	0.679	0.007
Lichinaceae	0.5366	0.8333	0.669	0.002
Halosphaeriaceae	0.8672	0.5	0.658	0.009
Mycosphaerellaceae	0.4211	1	0.649	0.018
Cuniculitremaceae	0.5032	0.8333	0.648	0.006
Byssocorticiaceae	0.8378	0.5	0.647	0.01
Tremellaceae	0.4795	0.8333	0.632	0.009
Lentitheciaceae	0.779	0.5	0.624	0.04
Chaetomellaceae	0.5792	0.6667	0.621	0.03
Leptosphaeriaceae	1	0.3333	0.577	0.038
Sarcoscyphaceae	1	0.3333	0.577	0.033
Xylariales_fam_Incertae_sedis	0.9619	0.3333	0.566	0.042
Phleogenaceae	0.9278	0.3333	0.556	0.048
Neodevriesiaceae	0.4595	0.6667	0.553	0.049
<i>Genus</i> (n = 56)				
Polyscytalum	0.984	0.8333	0.906	0.001
Chrysozyma	0.9226	0.8333	0.877	0.001
Tetracladium	0.9076	0.8333	0.87	0.001
Davidhawksworthia	0.8906	0.8333	0.861	0.001
Cyphellophora	0.875	0.8333	0.854	0.001
Hymenoscyphus	0.9956	0.6667	0.815	0.001
Udeniozyma	0.9745	0.6667	0.806	0.001
Mollisina	0.6346	1	0.797	0.002
Pseudoanungitea	0.9228	0.6667	0.784	0.004
Luellia	0.7055	0.8333	0.767	0.009
Setomelanomma	0.8344	0.6667	0.746	0.001
Ophiognomonia	0.8269	0.6667	0.742	0.002
Athelia	0.5494	1	0.741	0.004
Phenoliferia	0.5327	1	0.73	0.005
Ceratobasidium	0.5232	1	0.723	0.005
Lachnum	0.6216	0.8333	0.72	0.003
Sympoventuria	0.7586	0.6667	0.711	0.019
Brunnipila	1	0.5	0.707	0.002
Clathrosporium	1	0.5	0.707	0.004
Colletotrichum	1	0.5	0.707	0.006
Scolecobasidium	1	0.5	0.707	0.005
Mycena	0.4982	1	0.706	0.013

Polydesmia	0.7332	0.6667	0.699	0.014
Gorgomyces	0.7237	0.6667	0.695	0.003
Collophora	0.5617	0.8333	0.684	0.036
Phacidium	0.4619	1	0.68	0.001
Krasilnikovozya	0.6857	0.6667	0.676	0.001
Xenochalara	0.4536	1	0.674	0.012
Phylliscum	0.5366	0.8333	0.669	0.004
Sistotrema	0.4371	1	0.661	0.022
Clavatospora	0.8672	0.5	0.658	0.007
Fellomyces	0.5032	0.8333	0.648	0.009
Coleophoma	0.6267	0.6667	0.646	0.008
Piskurozya	0.4807	0.8333	0.633	0.019
Keissleriella	0.779	0.5	0.624	0.025
Pilidium	0.5792	0.6667	0.621	0.04
Tympanis	0.756	0.5	0.615	0.032
Burgoa	0.7525	0.5	0.613	0.025
Anguillospora	1	0.3333	0.577	0.03
Apseudocercosporella	1	0.3333	0.577	0.031
Desmazierella	1	0.3333	0.577	0.038
Discosia	1	0.3333	0.577	0.029
Helicodendron	1	0.3333	0.577	0.029
Heterocephalacria	1	0.3333	0.577	0.031
Paraphoma	1	0.3333	0.577	0.031
Sarimanas	1	0.3333	0.577	0.022
Trochila	0.9974	0.3333	0.577	0.024
Dioszegia	0.9533	0.3333	0.564	0.048
Alatospora	0.9497	0.3333	0.563	0.023
Venturiocistella	0.9417	0.3333	0.56	0.03
Pseudosigmoidea	0.9412	0.3333	0.56	0.022
Atractidochium	0.9278	0.3333	0.556	0.044
Pseudocamaropycnis	0.8596	0.3333	0.535	0.05
Cylindrium	0.8014	0.3333	0.517	0.042
Hannaella	0.7797	0.3333	0.51	0.031
Lirula	0.7286	0.3333	0.493	0.046
CS-O				
<i>Class</i> (n = 5)				
Saccharomycetes	0.8071	1	0.898	0.001

Mucoromycetes	0.673	1	0.82	0.006
Tremellomycetes	0.6159	1	0.785	0.001
Rhizophydiomycetes	0.9911	0.5	0.704	0.004
Umbelopsidomycetes	0.4585	1	0.677	0.026
<i>Family (n = 14)</i>				
Trichosporonaceae	0.781	1	0.884	0.001
Trimorphomycetaceae	0.8403	0.8333	0.837	0.01
Piskurozymaceae	0.8006	0.8333	0.817	0.01
Mucoraceae	0.6417	1	0.801	0.002
Trichomonascaceae	0.7321	0.8333	0.781	0.001
Aspergillaceae	0.5268	1	0.726	0.004
Chaetosphaeriaceae	0.4977	1	0.705	0.008
Saccharomycetales_fam_Incertae_sedis	0.9836	0.5	0.701	0.046
Hypocreaceae	0.4701	1	0.686	0.018
Umbelopsidaceae	0.4585	1	0.677	0.019
Squamantitaceae	0.9101	0.5	0.675	0.007
Filobasidiaceae	0.8979	0.5	0.67	0.018
Thelephoraceae	0.4318	1	0.657	0.041
Suillaceae	0.5711	0.6667	0.617	0.05
<i>Genus (n = 22)</i>				
Chaetosphaeria	0.8809	1	0.939	0.001
Apiotrichum	0.7611	1	0.872	0.001
Saitozyma	0.8403	0.8333	0.837	0.005
Solicoccozyma	0.8284	0.8333	0.831	0.002
Mucor	0.6417	1	0.801	0.002
Sugiyamaella	0.7321	0.8333	0.781	0.003
Lachnellula	0.5516	1	0.743	0.005
Penicillium	0.5281	1	0.727	0.008
Clathrosphaerina	1	0.5	0.707	0.003
Goffeauzyma	0.9963	0.5	0.706	0.005
Sporormiella	0.5795	0.8333	0.695	0.01
Umbelopsis	0.4585	1	0.677	0.019
Cystoderma	0.9101	0.5	0.675	0.012
Lecanicillium	0.5411	0.8333	0.672	0.003
Trichoderma	0.448	1	0.669	0.037
Metarhizium	0.8419	0.5	0.649	0.014
Vanrija	0.8387	0.5	0.648	0.016

Hypomyces	1	0.3333	0.577	0.032
Tomentellopsis	0.4942	0.6667	0.574	0.044
Clavulinopsis	0.9873	0.3333	0.574	0.032
Ovicillium	0.9474	0.3333	0.562	0.023
Babjeviella	0.6176	0.5	0.556	0.028
CS-M				
<i>Class</i> (n = 3)				
Rozellomycotina_cls_Incertae_sedis	0.7706	0.6667	0.717	0.041
GS25	0.7543	0.6667	0.709	0.006
GS35	0.7307	0.6667	0.698	0.001
<i>Family</i> (n = 4)				
Tylosporaceae	0.674	0.8333	0.749	0.002
Inocybaceae	0.8169	0.6667	0.738	0.007
Sclerococcaceae	0.6377	0.8333	0.729	0.018
Sebacinaceae	0.4591	0.8333	0.619	0.016
Lipomycetaceae	1	0.3333	0.577	0.037
<i>Genus</i> (n = 16)				
Wilcoxina	0.9653	0.6667	0.802	0.001
Leohumicola	0.9381	0.6667	0.791	0.003
Humicolopsis	0.7208	0.8333	0.775	0.003
Amphinema	0.8884	0.6667	0.77	0.002
Tretomyces	0.8632	0.6667	0.759	0.001
Clavaria	0.8293	0.6667	0.744	0.005
Inocybe	0.8169	0.6667	0.738	0.002
Lamprospora	0.802	0.6667	0.731	0.001
Sclerococcum	0.6377	0.8333	0.729	0.015
Clonostachys	1	0.5	0.707	0.004
Sebacina	0.4605	0.8333	0.619	0.013
Hygrophorus	0.558	0.6667	0.61	0.038
Lipomyces	1	0.3333	0.577	0.04
Neonectria	0.9775	0.3333	0.571	0.032
Diplogelasinospora	0.3766	0.8333	0.56	0.048
Tylospora	0.4228	0.6667	0.531	0.047
ES-L				
<i>Class</i> (n = 5)				
Orbiliomycetes	0.5908	1	0.769	0.002
Lecanoromycetes	0.5602	1	0.748	0.006
Exobasidiomycetes	0.5083	1	0.713	0.003

Agaricostilbomycetes	0.5135	0.75	0.621	0.012
Leotiomycetes	0.3453	1	0.588	0.002
<i>Family (n = 36)</i>				
Mytiliniaceae	0.8218	1	0.907	0.001
Teratosphaeriaceae	0.6854	1	0.828	0.003
Epibryaceae	0.6779	1	0.823	0.001
Orbiliaceae	0.7221	0.9167	0.814	0.001
Alectoriaceae	0.9823	0.6667	0.809	0.001
Niessliaceae	0.8652	0.75	0.806	0.001
Phaeomoniellaceae	0.6238	1	0.79	0.001
Dothioraceae	0.5947	1	0.771	0.004
Capnodiales_fam_Incertae_sedis	0.5842	1	0.764	0.003
Chaetothyriaceae	0.5729	1	0.757	0.005
Phacidiaceae	0.5726	1	0.757	0.001
Botryosphaeriaceae	0.8205	0.6667	0.74	0.006
Fuscideaceae	0.58	0.9167	0.729	0.001
Dermateaceae	0.5316	1	0.729	0.013
Rhytismataceae	0.5211	1	0.722	0.001
Exobasidiaceae	0.5083	1	0.713	0.002
Helotiales_fam_Incertae_sedis	0.5054	1	0.711	0.009
Trichomeriaceae	0.5161	0.9167	0.688	0.004
Mniaeciaceae	0.7927	0.5833	0.68	0.024
Tephromelataceae	0.7832	0.5833	0.676	0.011
Amorosiaceae	0.7481	0.5833	0.661	0.016
Micareaceae	0.8644	0.5	0.657	0.007
Tympanidaceae	1	0.4167	0.645	0.017
Myriangiaceae	0.8	0.5	0.632	0.006
Phaeotremellaceae	0.472	0.8333	0.627	0.015
Parmeliaceae	0.5235	0.75	0.627	0.026
Xylariaceae	0.522	0.75	0.626	0.017
Chionosphaeraceae	0.5179	0.75	0.623	0.011
Pleosporaceae	0.4648	0.8333	0.622	0.035
Chrysozymaceae	0.3789	1	0.616	0.05
Microsporomycetaceae	0.871	0.4167	0.602	0.011
Cenangiaceae	0.535	0.6667	0.597	0.02
Cucurbitariaceae	0.9593	0.3333	0.565	0.026
Coryneliaceae	0.9495	0.3333	0.563	0.015

Tremellales_fam_Incertae_sedis	0.4658	0.6667	0.557	0.033
Coniophoraceae	0.85	0.3333	0.532	0.026
<i>Genus</i> (n = 54)				
Phaeotheca	0.8598	1	0.927	0.001
Lophium	0.8414	1	0.917	0.001
Lapidomyces	0.8317	1	0.912	0.001
Dermea	0.7554	1	0.869	0.001
Retiarius	0.8686	0.8333	0.851	0.001
Phaeomoniella	0.691	1	0.831	0.001
Scleropezicula	0.6866	1	0.829	0.002
Neocatenulostroma	0.6837	1	0.827	0.001
Epibryon	0.6779	1	0.823	0.001
Pseudohyphozyma	0.7221	0.9167	0.814	0.001
Alectoria	0.9823	0.6667	0.809	0.001
Capnobotryella	0.6501	1	0.806	0.001
Lophodermium	0.6097	1	0.781	0.001
Colacogloea	0.7079	0.8333	0.768	0.001
Vestigium	0.6338	0.9167	0.762	0.001
Hormonema	0.5715	1	0.756	0.002
Camptophora	0.5688	1	0.754	0.001
Chalara	0.5575	1	0.747	0.001
Yamadamyces	0.5503	1	0.742	0.001
Fellozyma	0.6498	0.8333	0.736	0.004
Tremella	0.5414	1	0.736	0.002
Fuscidea	0.58	0.9167	0.729	0.001
Leptodontidium	0.7809	0.6667	0.722	0.043
Oberwinklerozyma	0.6109	0.8333	0.713	0.007
Exobasidium	0.5083	1	0.713	0.001
Ceramothyrium	0.6066	0.8333	0.711	0.002
Phaeosclera	1	0.5	0.707	0.001
Venturia	0.4917	1	0.701	0.002
Epithamnolia	0.7927	0.5833	0.68	0.019
Neophaeomoniella	0.6165	0.75	0.68	0.004
Violella	0.7832	0.5833	0.676	0.008
Infundichalara	0.4792	0.9167	0.663	0.022
Angustimassarina	0.7481	0.5833	0.661	0.014
Micarea	0.8644	0.5	0.657	0.004

Diplodia	0.8643	0.5	0.657	0.027
Exophiala	0.5142	0.8333	0.655	0.011
Pragmopora	0.718	0.5833	0.647	0.006
Bryochiton	1	0.4167	0.645	0.011
Capturomyces	1	0.4167	0.645	0.015
Anhelia	0.8	0.5	0.632	0.006
Phaeotremella	0.472	0.8333	0.627	0.009
Mycodiella	0.5879	0.6667	0.626	0.016
Hypogymnia	0.5822	0.6667	0.623	0.007
Alternaria	0.4648	0.8333	0.622	0.019
Symptodiella	0.6607	0.5833	0.621	0.046
Xenomeris	0.7407	0.5	0.609	0.003
Codinaea	0.5364	0.6667	0.598	0.036
Cenangium	0.535	0.6667	0.597	0.02
Cystobasidiopsis	0.5022	0.6667	0.579	0.014
Hyalodendriella	0.7936	0.4167	0.575	0.022
Godronia	0.5668	0.5833	0.575	0.019
Ramularia	0.4817	0.6667	0.567	0.044
Kwoniella	0.4658	0.6667	0.557	0.034
Coniophora	0.85	0.3333	0.532	0.028
ES-O				
<i>Class</i> (n = 3)				
Sanchytriomycetes	0.8889	0.5	0.667	0.004
Mortierellomycetes	0.4241	1	0.651	0.006
Eurotiomycetes	0.3453	1	0.588	0.007
<i>Family</i> (n = 19)				
Lycoperdaceae	0.7118	1	0.844	0.003
Serendipitaceae	0.7616	0.9167	0.836	0.002
Lasiosphaeriaceae	0.9622	0.6667	0.801	0.002
Gloniaceae	0.6343	1	0.796	0.001
Cortinariaceae	0.6305	1	0.794	0.005
Tubeufiaceae	0.655	0.9167	0.775	0.001
Syzygosporaceae	0.5809	1	0.762	0.001
Herpotrichiellaceae	0.5538	1	0.744	0.001
Clavicipitaceae	0.5393	1	0.734	0.002
Leotiaceae	0.5475	0.9167	0.708	0.017
Trichocomaceae	0.4705	1	0.686	0.002

Ophiocordycipitaceae	0.4652	1	0.682	0.006
Schizoporaceae	0.7948	0.5833	0.681	0.015
Sanchytriaceae	0.8889	0.5	0.667	0.007
Ophiostomataceae	0.8538	0.5	0.653	0.004
Mortierellaceae	0.4233	1	0.651	0.006
Cephalothecaceae	0.5789	0.5833	0.581	0.032
Helotiaceae	0.3207	1	0.566	0.047
Botryobasidiaceae	0.4788	0.5833	0.529	0.048
<i>Genus (n = 27)</i>				
Talaromyces	0.7569	1	0.87	0.001
Acremonium	0.8933	0.8333	0.863	0.002
Lycoperdon	0.7118	1	0.844	0.006
Metapochonia	0.6605	1	0.813	0.001
Serendipita	0.7163	0.9167	0.81	0.007
Fimetariella	0.9622	0.6667	0.801	0.001
Cenococcum	0.6391	1	0.799	0.001
Cortinarius	0.6288	1	0.793	0.002
Mycosymbioces	0.6634	0.9167	0.78	0.002
Helicoon	0.655	0.9167	0.775	0.001
Syzygospora	0.5809	1	0.762	0.002
Pezoloma	0.6748	0.8333	0.75	0.011
Dictyolus	0.8803	0.5833	0.717	0.002
Squamanita	0.9941	0.5	0.705	0.007
Sanchytrium	0.8889	0.5	0.667	0.007
Meliniomyces	0.4294	1	0.655	0.028
Sporothrix	0.8538	0.5	0.653	0.009
Xylodon	0.8468	0.5	0.651	0.022
Mortierella	0.4233	1	0.651	0.006
Tolypocladium	0.4613	0.9167	0.65	0.009
Serpula	0.7759	0.5	0.623	0.038
Hebeloma	0.5653	0.6667	0.614	0.03
Volutella	0.6277	0.5833	0.605	0.015
Roesleria	0.8571	0.4167	0.598	0.012
Schwanniomyces	1	0.3333	0.577	0.008
Hyalorbilia	0.6163	0.5	0.555	0.034
Botryobasidium	0.4788	0.5833	0.529	0.029
ES-M				

<i>Class (n = 3)</i>				
Tritirachiomycetes	0.7832	0.6667	0.723	0.005
Entorrhizomycetes	1	0.3333	0.577	0.014
Geminibasidiomycetes	0.6551	0.5	0.572	0.047
<i>Family (n = 4)</i>				
Bankeraceae	0.9933	0.5833	0.761	0.039
Tritirachiaceae	0.7785	0.6667	0.72	0.004
Hygrophoraceae	0.585	0.6667	0.624	0.028
Russulaceae	0.7731	0.5	0.622	0.022
<i>Genus (n = 7)</i>				
Paratritirachium	0.7785	0.6667	0.72	0.002
Sagenomella	0.7053	0.6667	0.686	0.006
Hydnellum	0.9705	0.4167	0.636	0.034
Rhodosporidiobolus	0.8059	0.5	0.635	0.019
Phellodon	0.7929	0.5	0.63	0.008
Russula	0.7731	0.5	0.622	0.029
Geminibasidium	0.6551	0.5	0.572	0.042

ANNEXE Q - EFFECT OF SOIL TYPE AND HORIZONS ON FUNGAL RELATIVE ABUNDANCES

Effect of soil types (esker and clayey soils), horizons (litter, organic and mineral) and their interaction, including Site as a random factor, on relative abundance of ASVs assigned to fungal guilds, phyla, classes and ectomycorrhizal (EcM) and saprotrophic families. Significant influence by factor is indicated in bold (perMANOVA).

	Factor	Df	F-value	<i>p</i>	Significance
Guild					
EcM	Soil type	1	2.78	0.10	ns
	Horizon	2	14.63	<0.01	***
Saprotroph	Soil_type:Horizon	2	0.78	0.46	ns
	Soil type	1	4.14	0.04	*
	Horizon	2	0.37	0.70	ns
	Soil_type:Horizon	2	1.07	0.35	ns
Global fungal phyla					
<i>Ascomycota</i>	Soil type	1	0.00	9.585613e-01	ns
	Horizon	2	26.13	< 0.001	***
<i>Basidiomycota</i>	Soil_type:Horizon	2	0.46	0.64	ns
	Soil type	1	0.14	0.71	ns
	Horizon	2	11.64	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	2	0.41	0.67	ns
<i>Mucoromycota</i>	Soil type	1	2.38	0.13	ns
	Horizon	2	4.55	0.02	*
	Soil_type:Horizon	2	1.07	0.35	ns
<i>Mortierellomycota</i>	Soil type	1	2.54	0.12	ns
	Horizon	2	16.61	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	2	2.33	0.11	ns
<i>Rozellomycota</i>	Soil type	1	0.13	0.72	ns
	Horizon	2	1.30	0.28	ns
	Soil_type:Horizon	2	0.13	0.88	ns
	Soil type	1	12.00	<0.01	**
<i>Chytridiomycota</i>	Horizon	2	0.91	0.41	ns
	Soil_type:Horizon	2	4.94	0.01	*
	Soil type	1	1.52	0.22	ns
	Horizon	2	3.03	0.06	ns
<i>Entorrhizomycota</i>	Soil_type:Horizon	2	1.52	0.23	ns
	Soil type	1	3.29	0.08	ns
	Horizon	2	4.60	0.01	*
<i>Monoblepharomycota</i>	Soil_type:Horizon	2	1.63	0.21	ns
Global fungal classes					
<i>Agaricomycetes</i>	Soil type		0.78	3.818941e-01	ns
	Horizon		10.49	< 0.001	***
	Soil_type:Horizon		0.68	0.51	ns
<i>Leotiomycetes</i>	Soil type		6.03	0.02	*
	Horizon		38.34	<0.01	***
	Soil_type:Horizon		0.72	0.49	ns
<i>Dothideomycetes</i>	Soil type		0.02	0.89	ns
	Horizon		29.32	<0.01	***
	Soil_type:Horizon		0.14	0.87	ns

<i>Eurotiomycetes</i>	Soil type	3.44	0.07	ns
	Horizon	27.02	<0.01	***
<i>Sordariomycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.56	0.57	ns
	Soil type	3.01	0.09	ns
	Horizon	0.11	0.90	ns
<i>Umbelopsidaceae</i>	Soil_type:Horizon	2.72	0.08	ns
	Soil type	2.48	0.12	ns
	Horizon	4.34	0.02	*
<i>Mortierellomycetes</i>	Soil_type:Horizon	1.06	0.36	ns
	Soil type	2.54	0.12	ns
	Horizon	16.61	<0.01	***
<i>Microbotryomycetes</i>	Soil_type:Horizon	2.33	0.11	ns
	Soil type	0.00	0.99	ns
	Horizon	2.62	0.08	ns
<i>Tremellomycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.66	0.52	ns
	Soil type	11.03	<0.01	**
	Horizon	6.95	<0.01	**
<i>Saccharomycetes</i>	Soil_type:Horizon	8.82	<0.01	***
	Soil type	3.17	0.08	ns
	Horizon	1.66	0.20	ns
GS25	Soil_type:Horizon	3.38	0.04	*
	Soil type	3.52	0.07	ns
	Horizon	12.19	<0.01	***
<i>Pezizomycetes</i>	Soil_type:Horizon	3.50	0.04	**
	Soil type	0.81	0.37	ns
	Horizon	2.54	0.09	ns
<i>Mucoromycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.60	0.55	ns
	Soil type	0.90	0.35	ns
	Horizon	6.78	<0.01	**
<i>Lecanoromycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.88	0.42	ns
	Soil type	2.24	0.14	ns
	Horizon	11.49	<0.01	***
<i>Archaeorhizomycetes</i>	Soil_type:Horizon	1.71	0.19	ns
	Soil type	2.54	0.12	ns
	Horizon	4.60	0.01	*
<i>Exobasidiomycetes</i>	Soil_type:Horizon	1.22	0.31	ns
	Soil type	0.41	0.52	ns
	Horizon	32.56	<0.01	***
<i>Tritirachiomycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.48	0.62	ns
	Soil type	2.12	0.15	ns
	Horizon	9.90	<0.01	***
<i>Geminibasidiomycetes</i>	Soil_type:Horizon	2.11	0.13	ns
	Soil type	0.39	0.54	ns
	Horizon	5.54	0.01	**
<i>Cystobasidiomycetes</i>	Soil_type:Horizon	0.39	0.68	ns
	Soil type	0.06	0.81	ns
	Horizon	1.96	0.15	ns
GS35	Soil_type:Horizon	0.22	0.80	ns
	Soil type	2.17	0.15	ns
	Horizon	4.43	0.02	*
<i>Orbiliomycetes</i>	Soil_type:Horizon	2.17	0.12	ns
	Soil type	2.31	0.13	ns
	Horizon	8.24	<0.01	***
<i>Endogonomycetes</i>	Soil_type:Horizon	4.76	0.01	*
	Soil type	0.17	0.69	ns
	Horizon	2.07	0.14	ns
	Soil_type:Horizon	0.27	0.77	ns

<i>Rhizophydiomycetes</i>	Soil type	9.43	<0.01	**
	Horizon	4.62	0.01	*
	Soil_type:Horizon	9.25	<0.01	***
<i>Laboulbeniomycetes</i>	Soil type	1.15	0.29	ns
	Horizon	1.79	0.18	ns
	Soil_type:Horizon	1.15	0.33	ns
<i>Geoglossomycetes</i>	Soil type	1.03	0.32	ns
	Horizon	2.68	0.08	ns
	Soil_type:Horizon	0.26	0.77	ns
EcM families				
<i>Cortinariaceae</i>	Soil type	3.85	5.575379e-02	ns
	Horizon	10.17	< 0.001	***
	Soil_type:Horizon	1.26	0.29	ns
<i>Pilodermataceae</i>	Soil type	0.08	0.78	ns
	Horizon	0.99	0.38	ns
	Soil_type:Horizon	0.32	0.73	ns
<i>Thelephoraceae</i>	Soil type	1.31	0.26	ns
	Horizon	1.37	0.26	ns
	Soil_type:Horizon	0.48	0.62	ns
<i>Gloniaceae</i>	Soil type	0.96	0.33	ns
	Horizon	13.32	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	1.43	0.25	ns
<i>Sebacinaceae</i>	Soil type	0.08	0.78	ns
	Horizon	5.47	0.01	**
	Soil_type:Horizon	0.21	0.82	ns
<i>Russulaceae</i>	Soil type	0.80	0.38	ns
	Horizon	12.31	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.93	0.40	ns
<i>Tylosporaceae</i>	Soil type	15.50	<0.01	***
	Horizon	1.64	0.20	ns
	Soil_type:Horizon	3.16	0.05	ns
<i>Hygrophoraceae</i>	Soil type	0.06	0.80	ns
	Horizon	3.36	0.04	*
	Soil_type:Horizon	0.17	0.85	ns
<i>Bankeraceae</i>	Soil type	1.00	0.32	ns
	Horizon	1.22	0.30	ns
	Soil_type:Horizon	0.57	0.57	ns
<i>Hymenogastraceae</i>	Soil type	1.24	0.27	ns
	Horizon	2.01	0.15	ns
	Soil_type:Horizon	0.36	0.70	ns
<i>Suillaceae</i>	Soil type	3.01	0.09	ns
	Horizon	0.56	0.58	ns
	Soil_type:Horizon	0.73	0.49	ns
<i>Elaphomycetaceae</i>	Soil type	2.53	0.12	ns
	Horizon	1.23	0.30	ns
	Soil_type:Horizon	3.55	0.04	*
<i>Inocybaceae</i>	Soil type	9.43	<0.01	**
	Horizon	3.66	0.03	*
	Soil_type:Horizon	7.58	<0.01	**
<i>Hydnangiaceae</i>	Soil type	0.37	0.54	ns
	Horizon	1.55	0.22	ns
	Soil_type:Horizon	1.03	0.37	ns
<i>Lyophyllaceae</i>	Soil type	0.56	0.46	ns
	Horizon	0.83	0.44	ns
	Soil_type:Horizon	0.40	0.67	ns
<i>Hydnaceae</i>	Soil type	2.28	0.14	ns
	Horizon	1.29	0.28	ns

	Soil_type:Horizon	2.77	0.07	ns
<i>Pyronemataceae</i>	Soil type	5.27	0.03	*
	Horizon	3.03	0.06	ns
	Soil_type:Horizon	6.13	<0.01	**
<i>Rhizopogonaceae</i>	Soil type	0.47	0.50	ns
	Horizon	1.07	0.35	ns
	Soil_type:Horizon	0.50	0.61	ns
<i>Clavulinaceae</i>	Soil type	0.47	0.50	ns
	Horizon	1.07	0.35	ns
	Soil_type:Horizon	0.50	0.61	ns
Saprotrophic families				
<i>Umbelopsidaceae</i>	Soil type	0.16	0.70	ns
	Horizon	27.76	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.72	0.49	ns
<i>Hyaloscyphaceae</i>	Soil type	0.45	0.50	ns
	Horizon	2.88	0.07	ns
	Soil_type:Horizon	1.41	0.25	ns
<i>Hydnodontaceae</i>	Soil type	0.84	0.36	ns
	Horizon	5.98	0.00	**
	Soil_type:Horizon	1.89	0.16	ns
<i>Dermateaceae</i>	Soil type	1.22	0.28	ns
	Horizon	7.09	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	0.86	0.43	ns
<i>Sarcosomataceae</i>	Soil type	0.11	0.74	ns
	Horizon	4.14	0.02	*
	Soil_type:Horizon	0.74	0.48	ns
<i>Helotiaceae</i>	Soil type	0.54	0.47	ns
	Horizon	42.22	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.25	0.78	ns
<i>Herpotrichiellaceae</i>	Soil type	0.02	0.89	ns
	Horizon	6.09	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	0.04	0.96	ns
<i>Dothioraceae</i>	Soil type	0.50	0.48	ns
	Horizon	9.17	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.47	0.63	ns
<i>Clavariaceae</i>	Soil type	3.56	0.07	ns
	Horizon	1.86	0.17	ns
	Soil_type:Horizon	1.89	0.16	ns
<i>Tritirachiaceae</i>	Soil type	1.03	0.32	ns
	Horizon	14.28	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	1.24	0.30	ns
<i>Tricholomataceae</i>	Soil type	1.51	0.23	ns
	Horizon	1.05	0.36	ns
	Soil_type:Horizon	1.34	0.27	ns
<i>Trichocomaceae</i>	Soil type	3.99	0.05	ns
	Horizon	9.11	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	1.71	0.19	ns
<i>Symptoventuriaceae</i>	Soil type	0.58	0.45	ns
	Horizon	5.60	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	0.49	0.62	ns
<i>Mytiliniaceae</i>	Soil type	1.45	0.23	ns
	Horizon	4.11	0.02	*
	Soil_type:Horizon	1.41	0.25	ns
<i>Geminibasidiaceae</i>	Soil type	0.03	0.87	ns
	Horizon	9.86	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.03	0.97	ns
<i>Pseudeurotiaceae</i>	Soil type	0.37	0.55	ns

	Horizon	7.21	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	2.31	0.11	ns
<i>Pyronemataceae</i>	Soil_type	2.20	0.14	ns
	Horizon	0.96	0.39	ns
	Soil_type:Horizon	1.86	0.17	ns
<i>Cenangiaceae</i>	Soil_type	0.50	0.48	ns
	Horizon	6.21	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	0.46	0.63	ns
<i>Chaetosphaeriaceae</i>	Soil_type	2.50	0.12	ns
	Horizon	5.89	<0.01	**
	Soil_type:Horizon	2.29	0.11	ns
<i>Teratosphaeriaceae</i>	Soil_type	1.28	0.26	ns
	Horizon	9.17	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	1.17	0.32	ns
<i>Cunninghamellaceae</i>	Soil_type	0.27	0.60	ns
	Horizon	4.38	0.02	*
	Soil_type:Horizon	0.26	0.77	ns
<i>Sporormiaceae</i>	Soil_type	0.19	0.66	ns
	Horizon	4.33	0.02	*
	Soil_type:Horizon	0.06	0.94	ns
<i>Trichosporonaceae</i>	Soil_type	0.29	0.59	ns
	Horizon	11.99	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	0.37	0.69	ns
<i>Chaetothyriaceae</i>	Soil_type	1.14	0.29	ns
	Horizon	8.91	<0.01	***
	Soil_type:Horizon	1.05	0.36	ns
<i>Orbiliaceae</i>	Soil_type	2.46	0.12	ns
	Horizon	4.17	0.02	*
	Soil_type:Horizon	1.79	0.18	ns

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Aakala, T., Remy, C. C., Arseneault, D., Morin, H., Girardin, M. P., Gennaretti, F., ... & Girona, M. M. (2023). Millennial-scale disturbance history of the boreal zone. In *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 53-87). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_2
- Aartolahti, T. (1973). Morphology, vegetation and development of Rokuanvaara, an esker and dune complex in Finland. *Fennia-International Journal of Geography*, 127(1).
- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K. H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., Erland, S., ... & Kõljalg, U. (2010). The UNITE database for molecular identification of fungi—recent updates and future perspectives. *New Phytologist*, 186(2), 281-285.
- Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Larsson, K. H., Taylor, A. F., May, T. W., Frøslev, T. G., ... & Kõljalg, U. (2024). The UNITE database for molecular identification and taxonomic communication of fungi and other eukaryotes: sequences, taxa and classifications reconsidered. *Nucleic Acids Research*, 52(D1), D791-D797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkad1039>
- Achim, A., Moreau, G., Coops, N. C., Axelson, J. N., Barrette, J., Bédard, S., ... & White, J. C. (2022). The changing culture of silviculture. *Forestry*, 95(2), 143-152. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpab047>
- Ahokangas, E., Ojala, A. E., Tuunainen, A., Valkama, M., Palmu, J. P., Kajuutti, K., & Mäkinen, J. (2021). The distribution of glacial meltwater routes and associated murtoo fields in Finland. *Geomorphology*, 389, 107854-107873. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.107854>
- Alem, D., Dejene, T., Geml, J., Oria-de-Rueda, J. A., & Martín-Pinto, P. (2022). Metabarcoding analysis of the soil fungal community to aid the conservation of underexplored church forests in Ethiopia. *Scientific Reports*, 12(1), 4817. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08828-3>
- Ameray, A., Bergeron, Y., Valeria, O., Montoro Girona, M., & Cavard, X. (2021). Forest carbon management: A review of silvicultural practices and management strategies across boreal, temperate and tropical forests. *Current Forestry Reports*, 1-22. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00151-w>
- Anderson, M. J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3), 626-639. <https://doi.org/10.1139/f01-004>
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap

- for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19-28.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2304663120>
- Asplund, J., Kauserud, H., Ohlson, M., & Nybakken, L. (2019). Spruce and beech as local determinants of forest fungal community structure in litter, humus and mineral soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(2), fyy232.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fyy232>
- Auer, L., Buée, M., Fauchery, L., Lombard, V., Barry, K. W., Clum, A., ... & Martin, F. M. (2023). Metatranscriptomics sheds light on the links between the functional traits of fungal guilds and ecological processes in forest soil ecosystems. *New Phytologist*.
<https://doi.org/10.1111/nph.19471>
- Auvinen, A. P., Hildén, M., Toivonen, H., Primmer, E., Niemelä, J., Aapala, K., ... & Virkkala, R. (2007) Evaluation of the Finnish National Biodiversity Action Plan 1997-2005. *Monographs of the Boreal Environment Research*, 29, 1–55.
- Baldrian, P. (2009). Ectomycorrhizal fungi and their enzymes in soils: is there enough evidence for their role as facultative soil saprotrophs? *Oecologia*, 161(4), 657-660.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1433-7>
- Baldrian, P., Kohout, P., & Větrovský, T. (2023). Global Fungal Diversity Estimated from High-Throughput Sequencing. In Pöggeler, S., & James, T. (Eds), *Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms* (pp. 227-238). Cham: Springer International Publishing, Aargau, Switzerland.
- Baldrian, P., Větrovský, T., Lepinay, C., & Kohout, P. (2022). High-throughput sequencing view on the magnitude of global fungal diversity. *Fungal Diversity*, 114(1), 539-547.
<https://doi.org/10.1007/s13225-021-00472-y>
- Banerjee, I., & McDonald, B. C. (1975). Nature of esker sedimentation. In A.V. Jopling & B. C. McDonald (Eds.), *Glaciofluvial and Glaciolacustrine Sedimentation* (pp. 132–154). Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 23, Tulsa, USA.
- Bass, D., & Richards, T. A. (2011). Three reasons to re-evaluate fungal diversity ‘on Earth and in the ocean’. *Fungal Biology Reviews*, 25(4), 159-164.
<https://doi.org/10.1016/j.fbr.2011.10.003>
- Beaud, F., Flowers, G. E., & Venditti, J. G. (2018). Modeling sediment transport in ice-walled subglacial channels and its implications for esker formation and proglacial sediment yields. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 123(12), 3206-3227. <https://doi.org/10.1029/2018JF004779>

- Beaupré, S. (2012). Des risques, des mines et des hommes : la perception du risque chez les mineurs de fond de l'Abitibi-Témiscamingue. Presses de l'Université du Québec, Québec, vol. 2 édition.
- Béland, M., & Bergeron, Y. (1996). Height growth of jack pine (*Pinus banksiana*) in relation to site types in boreal forests of Abitibi, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(12), 2170-2179. <https://doi.org/10.1139/x26-246>
- Beng, K. C., & Corlett, R. T. (2020). Applications of environmental DNA (eDNA) in ecology and conservation: opportunities, challenges and prospects. *Biodiversity and Conservation*, 29, 2089-2121. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01980-0>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: series B (Methodological)*, 57(1), 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Benzie, J. W. (1977). Manager's handbook for jack pine in the north central states. General Technical Report NC-32. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 32. <https://www.fs.usda.gov/research/treearch/10097>
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., & Lecomte, N. (2007). Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 326-337. <https://doi.org/10.5558/tfc83326-3>
- Bergeron, Y., Lefort, P., Gauthier, S., Kafka, V., & Flannigan, M. (2003). Le régime de feux de la forêt mixte et boréale de l'Ouest du Québec. Chaire en aménagement forestier durable–5e note de recherche, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Beule, L., & Karlovsky, P. (2020). Improved normalization of species count data in ecology by scaling with ranked subsampling (SRS): application to microbial communities. *PeerJ*, 8, e9593. <https://doi.org/10.7717/peerj.9593>
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., ... & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 148-155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Blaalid, R., Kumar, S., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Kirk, P. M., & Kauserud, H. (2013). ITS 1 versus ITS 2 as DNA metabarcodes for fungi. *Molecular Ecology Resources*, 13(2), 218-224. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12065>
- Blouin J, Berger JP. (2002). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 5a – Plaine de l'Abitibi. Québec City : Ministère des Ressources naturelles du Québec, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.

- Bödeker, I. T., Clemmensen, K. E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å., & Lindahl, B. D. (2014). Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, *203*(1), 245-256. <https://doi.org/10.1111/nph.12791>
- Bödeker, I. T., Lindahl, B. D., Olson, Å., & Clemmensen, K. E. (2016). Mycorrhizal and saprotrophic fungal guilds compete for the same organic substrates but affect decomposition differently. *Functional Ecology*, *30*(12), 1967-1978. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12677>
- Boucher, Y., Grondin, P., & Auger, I. (2014). Land use history (1840–2005) and physiography as determinants of southern boreal forests. *Landscape Ecology*, *29*(3), 437-450. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9974-x>
- Bolduc, A., Paradis, S. J., Riverin, M. N., Lefebvre, R., & Michaud, Y. (2005). A 3D esker geomodel for groundwater research: the case of the Saint-Mathieu-Berry esker, Abitibi, Québec, Canada. In H. A. J. Russell, R. C. Berg, & H. L. Thorleifson (Eds.), *Three-Dimensional Geologic Mapping for Groundwater Applications: workshop extended abstracts* (pp. 17-20). Geological Society of America, Salt Lake City, USA.
- Bolyen, E., Rideout, J. R., Dillon, M. R., Bokulich, N. A., Abnet, C. C., Al-Ghalith, G. A., ... & Caporaso, J. G. (2019). Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature Biotechnology*, *37*(8), 852-857. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0209-9>
- Bourgeois, G., & Nadeau, S. (2013). Portrait de l'esker aquifère Saint-Mathieu-Berry. Société de l'eau souterraine Abitibi-Témiscamingue (SESAT), Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Bouyoucos, G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils 1. *Agronomy Journal*, *54*(5), 464-465. <https://doi.org/10.2134/agronj1962.00021962005400050028x>
- Bradshaw, M. J., Aime, M. C., Rokas, A., Maust, A., Moparthy, S., Jellings, K., ... & Pfister, D. H. (2023). Extensive intragenomic variation in the internal transcribed spacer region of fungi. *IScience*, *26*(8). <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107317>
- Briand, C. H., Schwilk, D. W., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2015). Does fire regime influence life history traits of jack pine in the southern boreal forest of Québec, Canada? *Plant Ecology*, *216*(1), 157–164. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0424-x>
- Bridge, P., & Spooner, B. (2001). Soil fungi: diversity and detection. *Plant and Soil*, *232*, 147-154. <https://doi.org/10.1023/A:1010346305799>

- Brouard, E., Dubé-Loubert, H., Roy, M., Lamarche, O. & Hébert, S. (2020). Carte des dépôts de surface de la province de Québec. 1 : 2 500 000. Ministère de l'Énergie et des Ressources Naturelles du Québec.
- Brūmelis, G., Zviedre, E., Dauškane, I., Treimane, A., Ikauniece, S., & Grebeža, A. (2019). Habitat restoration of coniferous forests on glaciofluvial eskers—four-year results. *Environmental & Experimental Biology*, 17(1).
- Burke, M. J., Brennand, T. A., & Sjogren, D. B. (2015). The role of sediment supply in esker formation and ice tunnel evolution. *Quaternary Science Reviews*, 115, 50-77. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.02.017>
- Buurman, P., & Jongmans, A. G. (2002). Podzolization—an additional paradigm. *Edafologia*, 9(2), 107-114.
- Buurman, P., Jongmans, A. G., & Nierop, K. G. (2008). Comparison of Michigan and Dutch podzolized soils: organic matter characterization by micromorphology and pyrolysis-GC/MS. *Soil Science Society of America Journal*, 72(5), 1344-1356. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0352>
- Burton, P. J. (2013). Exploring complexity in boreal forests. In C. Messier, K. J. Puettmann, & K. D. Coates (Eds.), *Managing forests as complex adaptive systems: Building resilience to the challenge of global change* (pp. 79–109). Routledge, New York.
- Burton, P. J., Messier, C., Weetman, G. F., Prepas, E. E., Adamowicz, W. L., & Tittler, R. (2003). The current state of boreal forestry and the drive for change. In P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith, & W. L. Adamowicz (Eds.), *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest* (pp. 1–40). NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Cáceres, M. D., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- 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>
- Carcaillet, C., Despons, M., Robin, V., & Bergeron, Y. (2019). Long-term steady-state dry boreal forest in the face of disturbance. *Ecosystems*, 23, 1075-1092. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00455-w>
- Cardinale, B. J., Nelson, K., & Palmer, M. A. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*, 91(1), 175-183. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>

- 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*, 82(2), 377-390. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01540-7>
- Cayford, & McRae, D. J. (1983). The ecological role of fire in jack pine forests. In R. W. Wein & D. A. MacLean (Eds.), *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*. NY: John Wiley and Sons. Retrieved from <https://www.frames.gov/catalog/1446>
- Cazabonne, J., Bartrop, L., Dierickx, G., Gafforov, Y., Hofmann, T. A., Martin, T. E., ... & Haelewaters, D. (2022). Molecular-based diversity studies and field surveys are not mutually exclusive: On the importance of integrated methodologies in mycological research. *Frontiers in Fungal Biology*, 3, 860777. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2022.860777>
- Chell, R. J. 1982. The depositional history of an esker near Ottawa, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19(7), 1417-1427. <https://doi.org/10.1139/e82-123>
- Clark, P. U., & Walder, J. S. (1994). Subglacial drainage, eskers, and deforming beds beneath the Laurentide and Eurasian ice sheets. *Geological Society of America Bulletin*, 106(2), 304-314. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1994\)106<0304:SDEADB>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1994)106<0304:SDEADB>2.3.CO;2)
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., ... & Lindahl, B. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339(6127), 1615-1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
- Cloutier, V., Aubert, T., Audet-Gagnon, F., Blanchette, D., Castelli, S., Cheng, L. Z., ... & Veillette, J. J. (2011). Projet d'acquisition de connaissances sur les eaux souterraines de l'Abitibi-Témiscamingue, Québec. Proceedings, Geohydro.
- Cloutier, V., Pitre, O., Blanchette, D., Dallaire, P. L., Gourde-Bureau, C., Nadeau, S., & Rosa, E. (2013). Recherche sur les impacts de l'exploitation des ressources naturelles et des dépôts en tranchée sur l'eau souterraine des eskers et moraines de l'Abitibi-Témiscamingue. Rapport de recherche, (P004), R2.
- Cloutier, V., Rosa, E., Roy, M., Nadeau, S., Blanchette, D., Dallaire, P. L., ... & Veillette, J. (2016). Atlas hydrogéologique de l'Abitibi-Témiscamingue. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Cloutier, V., Veillette, J., Roy, M., Bois, D., Gagnon, F., & de Corta, H. (2007). Atlas sur les eaux souterraines de la MRC d'Abitibi. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Québec. 24 p. (36 cartes)

- Colombo, F., Macdonald, C. A., Jeffries, T. C., Powell, J. R., & Singh, B. K. (2016). Impact of forest management practices on soil bacterial diversity and consequences for soil processes. *Soil Biology and Biochemistry*, *94*, 200-210.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.029>
- Cooke, B. J., Nealis, V. G., & Régnière, J. (2021). Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. In E. A. Johnson & K. Miyanishi (Eds.), *Plant Disturbance Ecology (Second Edition)* (pp. 423–461). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818813-2.00012-5>
- Cross, J. R. (1992). The distribution, character and conservation of woodlands on esker ridges in Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science* (pp. 1-19). Royal Irish Academy.
- Cummings, D. I., Kjarsgaard, B. A., Russell, H. A. J., & Sharpe, D. R. (2011). Eskers as mineral exploration tools. *Earth-Science Review*, *109*, 32–43.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.08.001>
- D’Amato, A. W., Palik, B. J., Raymond, P., Puettmann, K. J., & Girona, M. M. (2023). Building a Framework for Adaptive Silviculture Under Global Change. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 359-381). Cham: Springer International Publishing.
- Danielson, R. M. (1984). Ectomycorrhizal associations in jack pine stands in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, *62*(5), 932-939. <https://doi.org/10.1139/b84-132>
- Dannehyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., ... & Arseneault, D. (2019). Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature communications*, *10*(1), 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- Davies, B. E. (1974). Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, *38*(1), 150-151.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1974.03615995003800010046x>
- Delaney, C. (2001). Esker formation and the nature of deglaciation: the Ballymahon Esker, Central Ireland. *North West Geography*, *1*(2), 23-33.
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Gundale, M.J. & Nilsson, M.C. (2008). Ecosystem feedbacks and nitrogen fixation in boreal forests. *Science*, *320*(5880), 1181-1181.
<https://doi.org/10.1126/science.1154836>
- Despouts, M., & Payette, S. (1992). Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, *70*(6), 1157-1167.
<https://doi.org/10.1139/b92-144>

- Dewald, N., Lewington, E. L., Livingstone, S. J., Clark, C. D., & Storrar, R. D. (2021). Distribution, characteristics and formation of esker enlargements. *Geomorphology*, 392, 107919. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2021.107919>
- Dickie, I. A., & Reich, P. B. (2005). Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology*, 93(2), 244-255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00977.x>
- Dickie, I. A., Xu, B., & Koide, R. T. (2002). Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist*, 156(3), 527-535. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00535.x>
- Dighton, J. (2018). Fungi in ecosystem processes. Boca Raton, CRC press (434 pp.). <https://doi.org/10.1201/9781315371528>
- Drapeau, P., Leduc, A., Kneeshaw, D., & Gauthier, S. (2008). Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessière à mousses. In S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, & Y. Bergeron (Eds.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Drew, M. C. (1975). Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytologist*, 75(3), 479-490. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1975.tb01409.x>
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3): 345–66. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2)
- Dupuis, S., Danneyrolles, V., Laflamme, J., Boucher, Y., & Arseneault, D. (2020). Forest transformation following European settlement in the Saguenay-Lac-St-Jean valley in eastern Québec, Canada. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 257. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00257>
- Environment Canada. (2023). Canadian climate normals 1981-2010. Environment Canada, National Meteorological Service, Downsview, ON. Consulté le 23 juin 2023.
- FAO. (2015). Global Forest Resources Assessment 2015: Terms and definitions. Rome, Italy: FAO.
- 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), 1382-1394. <https://doi.org/10.1111/nph.13648>

- Fernandez, C. W., McCormack, M. L., Hill, J. M., Pritchard, S. G., & Koide, R. T. (2013). On the persistence of *Cenococcum geophilum* ectomycorrhizas and its implications for forest carbon and nutrient cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, *65*, 141-143. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.05.022>
- Frøslev, T. G., Kjøller, R., Bruun, H. H., Ejrnæs, R., Hansen, A. J., Læssøe, T., & Heilmann-Clausen, J. (2019). Man against machine: Do fungal fruitbodies and eDNA give similar biodiversity assessments across broad environmental gradients?. *Biological conservation*, *233*, 201-212. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.038>
- Furneaux, B., Bahram, M., Rosling, A., Yorou, N. S., & Ryberg, M. (2021). Long-and short-read metabarcoding technologies reveal similar spatiotemporal structures in fungal communities. *Molecular Ecology Resources*, *21*(6), 1833-1849. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13387>
- Gadgil, R. L., & Gadgil, P. D. (1971). Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, *233*(5315), 133-133. <https://doi.org/10.1038/233133a0>
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, *349*(6250), 819-822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Gauthier, S., Kuuluvainen, T., Macdonald, S. E., Shorohova, E., Shvidenko, A., Bélisle, A. C., ... & Girona, M. M. (2023). Ecosystem management of the boreal forest in the era of global change. In M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Eds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 3-49). Cham: Springer International Publishing.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Québec: Presses de l'Université du Québec.
- Geethanjali, P., & Jayashankar, M. (2016). A review on litter decomposition by soil fungal community. *IOSR Journal of Pharmacy and Biological Sciences*, *11*(4), 1-3.
- Genney, D. R., Anderson, I. C., & Alexander, I. J. (2006). Fine-scale distribution of pine ectomycorrhizas and their extramatrical mycelium. *New Phytologist*, *170*(2), 381-390. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01669.x>
- Gibson, J. F., Shokralla, S., Curry, C., Baird, D. J., Monk, W. A., King, I., & Hajibabaei, M. (2015). Large-scale biomonitoring of remote and threatened ecosystems via high-throughput sequencing. *PloS one*, *10*(10), e0138432. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138432>
- Girona, M. M., Aakala, T., Aquilué, N., Bélisle, A. C., Chaste, E., Danneyrolles, V., ... & Gauthier, S. (2023a). Challenges for the sustainable management of the boreal forest

- under climate change. In *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 773-837). Cham: Springer International Publishing.
- Girona, M.M., Morin, H., Lussier, J. M., & Ruel, J. C. (2019). Post-cutting mortality following experimental silvicultural treatments in unmanaged boreal forest stands. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 4.
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00004>
- Girona, M. M., Moussaoui, L., Morin, H., Thiffault, N., Leduc, A., Raymond, P., Bosé, A., Bergeron, Y., & Lussier, J.-M. (2023b). Innovative Silviculture to Achieve Sustainable Forest Management in Boreal Forests: Lessons from Two Large-Scale Experiments. In M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Eds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 417–440). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_16
- Girona, M. M., Pajares, M. A., & Martin, M. (2023c). Ecological Silviculture of Black Spruce in Canadian Boreal Forests. In B. J. Palik & A. W. D’Amato (Eds.), *Ecological Silvicultural Systems: Exemplary Models for Sustainable Forest Management* (p. 128). John Wiley & Sons Ltd.
- Gorzak, M. (2023). Phylogenetic classification of Laboulbeniomyces in the context of other entomopathogenic fungi. Thèse de doctorat, Warszawski Uniwersytet, Warsaw, Pologne.
- Gould, W. (2000). Remote sensing of vegetation, plant species richness, and regional biodiversity hotspots. *Ecological Applications*, 10(6), 1861-1870.
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[1861:RSOVPS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[1861:RSOVPS]2.0.CO;2)
- Gouvernement du Québec. (2022). Plan de conservation, réserve de biodiversité de la Moraine-d’Harricana. Québec: Ministère de l’Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Direction des aires protégées.
- Grandtner, M. (1966). *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l’Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada.
- Grosbois, G., Lau, D. C. P., Berggren, M., Girona, M. M., Goedkoop, W., Messier, C., ... & del Giorgio, P. (2023). Land and Freshwater Complex Interactions in Boreal Forests: A Neglected Topic in Forest Management. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 719-745). Cham: Springer International Publishing.
- Gromtsev, A. (2002). Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva fennica*, 36(1), 41-55.
- Grondin, P. (1996). Écologie forestière. In J. Bérard & M. Côté (Eds.), *Manuel de foresterie* (pp. 133–279). Presses de l’Université Laval, Québec.

- Gustafsson, L., Kouki, J., & Sverdrup-Thygeson, A. (2010). Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(4), 295–308. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.497495>
- Haelewaters, D., Matthews, T. J., Wayman, J. P., Cazabonne, J., Heyman, F., Quandt, C. A., & Martin, T. E. (2024). Biological knowledge shortfalls impede conservation efforts in poorly studied taxa—A case study of Laboulbeniomycetes. *Journal of Biogeography*, 51(1), 29-39. <https://doi.org/10.1111/jbi.14725>
- Harmon, M. E., & Hua, C. (1991). Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41(9), 604-610. <https://doi.org/10.2307/1311697>
- Hasan, A., Girona, M. M., Imbeau, L., Lento, J., Hof, A. R., & Grosbois, G. (2023). Indicator species reveal the physical and biological singularity of esker ecosystems. *Ecological Indicators*, 154, 110612. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110612>
- Hatva, T. (1989). Iron and manganese in groundwater in Finland: Occurrence in glacifluvial aquifers and removal by biofiltration. National Board of Waters and the Environment, Helsinki, Finland.
- Hawkins, H. J., Cargill, R. I., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., ... & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Current Biology*, 33(11), R560-R573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
- Hebrand, M., & Åmark, M. (1989). Esker formation and glacier dynamics in eastern Skane and adjacent areas, southern Sweden. *Boreas*, 18(1), 67-81. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1989.tb00372.x>
- Heleno, R., Devoto, M., & Pocock, M. (2012). Connectance of species interaction networks and conservation value: is it any good to be well connected? *Ecological Indicators*, 14(1), 7-10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.032>
- Heilmann-Clausen, J., Bruun, H. H., Ejrnæs, R., Frøslev, T. G., Læssøe, T., & Petersen, J. H. (2019). How citizen science boosted primary knowledge on fungal biodiversity in Denmark. *Biological Conservation*, 237, 366-372. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.008>
- Heinen, J. H., Rahbek, C., & Borregaard, M. K. (2020). Conservation of species interactions to achieve self-sustaining ecosystems. *Ecography*, 43(11), 1603-1611. <https://doi.org/10.1111/ecog.04980>
- Heinonsalo, J., Jørgensen, K. S., & Sen, R. (2001). Microcosm-based analyses of Scots pine seedling growth, ectomycorrhizal fungal community structure and bacterial carbon utilization profiles in boreal forest humus and underlying illuvial mineral horizons. *FEMS Microbiology Ecology*, 36(1), 73-84. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00827.x>

- Heinselman, M. L. (1981). Fire and Succession in the Conifer Forests of Northern North America. In D. C. West, H. H. Shugart, & D. B. Botkin (Eds.), *Forest Succession: Concepts and Application* (pp. 374–405). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5950-3_23
- Hermans, S. M., Buckley, H. L., Case, B. S., Curran-Cournane, F., Taylor, M., & Lear, G. (2017). Bacteria as emerging indicators of soil condition. *Applied and Environmental Microbiology*, *83*(1), e02826-16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02826-16>
- Hewitt, I. J., & Creyts, T. T. (2019). A model for the formation of eskers. *Geophysical Research Letters*, *46*(12), 6673–6680. <https://doi.org/10.1029/2019GL082304>
- Ho, A., Di Lonardo, D. P., & Bodelier, P. L. (2017). Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, *93*(3), fix006. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix006>
- Hodge, A. (2005). Nitrogen in soils. Plant uptake. In D. Hillel (Ed.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (pp. 39–46). MA: Academic Press.
- Hof, A. R., Montoro Girona, M., Fortin, M. J., & Tremblay, J. A. (2021). Using landscape simulation models to help balance conflicting goals in changing forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 795736. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.795736>
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, *470*(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Hofstetter, V., Buyck, B., Eyssartier, G., Schnee, S., & Gindro, K. (2019). The unbearable lightness of sequenced-based identification. *Fungal Diversity*, *96*(1), 243–284. <https://doi.org/10.1007/s13225-019-00428-3>
- Högberg, M. N., Bååth, E., Nordgren, A., Arnebrant, K., & Högberg, P. (2003). Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs—a hypothesis based on field observations in boreal forest. *New Phytologist*, *160*(1), 225–238. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00867.x>
- Holec, J., & Kučera, T. (2018). Hydroid fungi of the family Bankeraceae—their assemblages and vegetation ecology in Central Europe, Czech Republic. *Fungal Ecology*, *32*, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.11.007>
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A., & Liukko, U-M. (Eds.). (2019). *Suomen lajien uhanalaisuus - Punainen kirja 2019/The 2019 Red List of Finnish Species*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus/Ministry of the Environment & Finnish Environment Institute, Helsinki.
- Ihrmark, K., Bödeker, I. T., Cruz-Martinez, K., Friberg, H., Kubartova, A., Schenck, J., ... & Lindahl, B. D. (2012). New primers to amplify the fungal ITS2 region—evaluation by

- 454-sequencing of artificial and natural communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(3), 666-677. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01437.x>
- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2012). The boreal forest as a cultural landscape. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1), 151-165. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06312.x>
- Jones, M. D., Durall, D. M., & Cairney, J. W. (2003). Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157(3), 399-422. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>
- Jones, C., & Jacobsen, J. (2005). Plant nutrition and soil fertility. *Nutrient Management Module*, 2(11), 1-11.
- Jumpponen, A., Jones, K. L., & Blair, J. (2010). Vertical distribution of fungal communities in tallgrass prairie soil. *Mycologia*, 102(5), 1027-1041. <https://doi.org/10.3852/09-316>
- Kalliovirta, M., Rytteri, T., & Heikkinen, R. K. (2006). Population structure of a threatened plant, *Pulsatilla patens*, in boreal forests: modelling relationships to overgrowth and site closure. *Biodiversity & Conservation*, 15, 3095-3108. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5403-z>
- Kasischke, E. S. (2000). Boreal ecosystems in the global carbon cycle. In E. S. Kasischke & B. J. Stocks (Eds.), *Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest* (pp. 19-30). NY: Springer New York.
- Khadempour, L., LeMay, V., Jack, D., Bohlmann, J., & Breuil, C. (2012). The relative abundance of mountain pine beetle fungal associates through the beetle life cycle in pine trees. *Microbial Ecology*, 64(4), 909-917. <https://doi.org/10.1007/s00248-012-0077-z>
- Kløve, B., Ala-Aho, P., Okkonen, J., & Rossi, P. (2012). Possible effects of climate change on hydrogeological systems: results from research on esker aquifers in northern Finland. In H. Treidel, J. J. Martin-Bordes, & J. J. Gurdak (Eds.), *Climate Change Effects on Groundwater Resources: A Global Synthesis of Findings and Recommendations* (pp. 305–322). International Association of Hydrogeologists (IAH) – International Contributions to Hydrogeology, FL: Taylor & Francis Publishing, Boca Raton, USA.
- Kim, S., Axelsson, E. P., Girona, M. M., & Senior, J. K. (2021). Continuous-cover forestry maintains soil fungal communities in Norway spruce dominated boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 480, 118659. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118659>
- Kim, B. R., Shin, J., Guevarra, R. B., Lee, J. H., Kim, D. W., Seol, K. H., ... & Isaacson, R. E. (2017). Deciphering diversity indices for a better understanding of microbial

- communities. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27(12), 2089-2093. <https://doi.org/10.4014/jmb.1709.09027>
- Kõljalg, U., Larsson, K. H., Abarenkov, K., Nilsson, R. H., Alexander, I. J., Eberhardt, U., ... & Ursing, B. M. (2005). UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. *New phytologist*, 166(3), 1063-1068. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01376.x>
- Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F., Bahram, M., ... & Larsson, K. H. (2013). Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22(21), 5271-5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>
- Kittamaa, S., Rytteri, T., Ajospenpää, T., Aapala, K., Hallman, E., Lehesvirta, T., & Tukia, H. (2009). Harjumetsien paahdeympäristöt—nykytila ja hoito. (Sun—exposed esker forest habitats—state and management). *The Finnish Environment*, 25/2009, 88.
- Kohout, P., Charvátová, M., Štursová, M., Mašínová, T., Tomšovský, M., & Baldrian, P. (2018). Clearcutting alters decomposition processes and initiates complex restructuring of fungal communities in soil and tree roots. *The ISME Journal*, 12(3), 692-703. <https://doi.org/10.1038/s41396-017-0027-3>
- Kõljalg, U., Tammi, H., Timonen, S., Agerer, R., & Sen, R. (2002). ITS rDNA sequence-based phylogenetic analysis of *Tomentellopsis* species from boreal and temperate forests, and the identification of pink-type ectomycorrhizas. *Mycological Progress*, 1, 81-92. <https://doi.org/10.1007/s11557-006-0007-x>
- Kome, G. K., Enang, R. K., Tabi, F. O., & Yerima, B. P. K. (2019). Influence of clay minerals on some soil fertility attributes: a review. *Open Journal of Soil Science*, 9(9), 155-188. <https://doi.org/10.4236/ojss.2019.99010>
- Kontula, T., & Raunio, A. (2019). Threatened Habitat Types in Finland 2018. Red List of Habitats – Results and Basis for Assessment. Finnish Environment Institute and Ministry of the Environment, Helsinki. *The Finnish Environment*, 2/2019, 254 p.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592-599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Krieger, D. J. (2001). Economic value of forest ecosystem services: a review. The Wilderness Society, Washington.
- Labrecque-Foy, J. P., & Montoro Girona, M. (2023). The global potential of log-driven trees for reconstructing forest ecosystems dynamics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1232543>

- Labrecque-Foy, J. P., Morin, H., & Girona, M. M. (2020). Dynamics of territorial occupation by North American beavers in Canadian boreal forests: A novel dendroecological approach. *Forests, 11*(2), 221. <https://doi.org/10.3390/f11020221>
- Landeweert, R., Leeflang, P., Kuyper, T. W., Hoffland, E., Rosling, A., Wernars, K., & Smit, E. (2003). Molecular identification of ectomycorrhizal mycelium in soil horizons. *Applied and Environmental Microbiology, 69*(1), 327-333. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.1.327-333.2003>
- Laperriere, G., Pierre-Luc, C., Roxanne, G. T., Amélie, M., Danny, B., Vincent, M., & Hugo, G. (2019). Estimation of fungal diversity and identification of major abiotic drivers influencing fungal richness and communities in northern temperate and boreal Quebec forests. *Forests, 10*(12), 1096. <https://doi.org/10.3390/f10121096>
- LaSalle, P., Warren, B., & LaSalle, Y. R. (1986). Eskers de l'Abitibi: minéralogie et géochimie. Ministère de l'énergie et des ressources (Mines), Service de la géochimie et de la géophysique.
- Lavkulich, L. M., & Arocena, J. M. (2011). Luvisolic soils of Canada: Genesis, distribution, and classification. *Canadian journal of soil science, 91*(5), 781-806.
- Laverdière, M. R., & De Kimpe, C. R. (1984). Agronomic use of clay soils from Abitibi, Quebec: 1. soil-properties. *Soil science, 137*(1), 39-46.
- Lavoie, J., Montoro Girona, M., Grosbois, G., & Morin, H. (2021). Does the type of silvicultural practice influence spruce budworm defoliation of seedlings? *Ecosphere, 12*(4), e03506. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3506>
- Law, K. N., & Valade, J. L. (1994). Status of the utilization of jack pine (*Pinus banksiana*) in the pulp and paper industry. *Canadian Journal of Forest Research, 24*(10), 2078-2084. <https://doi.org/10.1139/x94-266>
- Lebreton, A., Zeng, Q., Miyauchi, S., Kohler, A., Dai, Y. C., & Martin, F. M. (2021). Evolution of the mode of nutrition in symbiotic and saprotrophic fungi in forest ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 52*, 385-404. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012021-114902>
- LeDuc, S. D., Lilleskov, E. A., Horton, T. R., & Rothstein, D. E. (2013). Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests. *Oecologia, 172*, 257-269.
- Legendre, P., & Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs, 69*(1), 1-24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)

- Lewis, W. V. (1949). An esker in process of formation: Böverbreen, Jotunheimen, 1947. *Journal of Glaciology*, 1(6), 314-319.
<https://doi.org/10.3189/S0022143000010066>
- Li, J., Delgado-Baquerizo, M., Wang, J. T., Hu, H. W., Cai, Z. J., Zhu, Y. N., & Singh, B. K. (2019). Fungal richness contributes to multifunctionality in boreal forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107526.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107526>
- Lilleskov, E. A., Hobbie, E. A., & Horton, T. R. (2011). Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 4(2), 174-183.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.008>
- Lindahl, B. D., & Clemmensen, K. E. (2016). Fungal ecology in boreal forest ecosystems. In F. Martin (Ed.), *Molecular Mycorrhizal Symbiosis* (pp. 387-404). NJ: John Wiley & Sons.
- 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>
- Lindahl, B. D., Kyaschenko, J., Varenus, K., Clemmensen, K. E., Dahlberg, A., Karlton, E., & Stendahl, J. (2021). A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest. *Ecology Letters*, 24(7), 1341-1351.
<https://doi.org/10.1111/ele.13746>
- Lindberg, H., Punttila, P., & Vanha-Majamaa, I. (2020). The challenge of combining variable retention and prescribed burning in Finland. *Ecological Processes*, 9, 1-12.
<https://doi.org/10.1186/s13717-019-0207-3>
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., & Botkin, D. B. (2000). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14(4), 941-950.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98533.x>
- Lindroos, A. J., Kitunen, V., Derome, J., & Helmisaari, H. S. (2002). Changes in dissolved organic carbon during artificial recharge of groundwater in a forested esker in Southern Finland. *Water Research*, 36(20), 4951-4958.
[https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(02\)00226-9](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(02)00226-9)
- Liu, C., Cui, Y., Li, X., & Yao, M. (2021). microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 97(2), fiae255.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiae255>
- Liu, M., Lv, X., Zhang, W., Jiang, M., Tian, L., Qin, L., & Zou, Y. (2024). Biological interactions control bacterial but not fungal β diversity during vegetation degradation

- in saline–alkaline soil. *Science of The Total Environment*, 170826.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.170826>
- Lonsdale, D., Pautasso, M., & Holdenrieder, O. (2008). Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127, 1-22. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0182-6>
- Lundström, U. S., van Breemen, N., & Bain, D. (2000). The podzolization process. A review. *Geoderma*, 94(2-4), 91-107. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1)
- Luo, X., Liu, K., Shen, Y., Yao, G., Yang, W., Mortimer, P. E., & Gui, H. (2021). Fungal community composition and diversity vary with soil horizons in a subtropical forest. *Frontiers in Microbiology*, 12, 650440.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.650440>
- MacKinnon, K., Richardson, K., & MacKinnon, J. (2020). Protected and other conserved areas: ensuring the future of forest biodiversity in a changing climate. *International Forestry Review*, 22(1), 93-103. <https://doi.org/10.1505/146554820829523943>
- Mager, E., Brockhage, R., Piepenbring, M., Segers, F., Yorou, N. S., Ebersberger, I., & Mangelsdorff, R. D. (2024). Soil Horizons Harbor Differing Fungal Communities. *Diversity*, 16(2), 97. <https://doi.org/10.3390/d16020097>
- Maillard, F., Schilling, J., Andrews, E., Schreiner, K. M., & Kennedy, P. (2020). Functional convergence in the decomposition of fungal necromass in soil and wood. *FEMS Microbiology Ecology*, 96(2), fiz209. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz209>
- Maneli, D. (2008). Écologie des champignons ectomycorhiziens comestibles en peuplements de pin gris (*Pinus banksiana*). Mémoire de maîtrise ès sciences, Centre d'études de la forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada. 74 pages.
- Männistö, M., Vuosku, J., Stark, S., Saravesi, K., Suokas, M., Markkola, A., ... & Rautio, P. (2018). Bacterial and fungal communities in boreal forest soil are insensitive to changes in snow cover conditions. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(9), fiy123. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy123>
- Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet. journal*, 17(1), 10-12. <https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200>
- Martin, M., Leduc, A., Fenton, N. J., Montoro Girona, M., Bergeron, Y., & Valeria, O. (2022). Irregular forest structures originating after fire: An opportunity to promote alternatives to even-aged management in boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 59(7), 1792-1803. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14186>
- Martin, F. M., & van Der Heijden, M. G. (2024). The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.19541>

- Martineau, P. (2022). *Plantes de l'enclave argileuse Barlow-Ojibway-3 Québec 2022*. Éditions P. Martineau.
- Marttila, H., Aurela, M., Büngeener, L., Rossi, P. M., Lohila, A., Postila, H., ... & Kløve, B. (2021). Quantifying groundwater fluxes from an aapa mire to a riverside esker formation. *Hydrology Research*, 52(2), 585-596. <https://doi.org/10.2166/nh.2021.064>
- Marupakula, S., Mahmood, S., Clemmensen, K. E., Jacobson, S., Högbom, L., & Finlay, R. D. (2021). Root associated fungi respond more strongly than rhizosphere soil fungi to N fertilization in a boreal forest. *Science of The Total Environment*, 766, 142597. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142597>
- Messier, C., Parent, S., & Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520. <https://doi.org/10.2307/3237266>
- McGuire, K. L., Allison, S. D., Fierer, N., & Treseder, K. K. (2013). Ectomycorrhizal-dominated boreal and tropical forests have distinct fungal communities, but analogous spatial patterns across soil horizons. *PLoS One*, 8(7), e68278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068278>
- Mehlich, A. (1984). Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 15(12), 1409-1416. <https://doi.org/10.1080/00103628409367568>
- Menzies, J., van der Meer, J. J., & Shilts, W. W. (2018). Subglacial processes and sediments. In J. Menzies & J. J. van der Meer (Eds.), *Past Glacial Environments* (pp. 105-158). Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Meyer, W., & Walter, G. A. M. S. (2003). Delimitation of Umbelopsis (Mucorales, Umbelopsidaceae fam. nov.) based on ITS sequence and RFLP data. *Mycological Research*, 107(3), 339-350. <https://doi.org/10.1017/S0953756203007226>
- Mikryukov, V., Dulya, O., Zizka, A., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Anslan, S., ... & Tedersoo, L. (2023). Connecting the multiple dimensions of global soil fungal diversity. *Science Advances*, 9(48), eadj8016. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adj8016>
- Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC). (2017). Développement du réseau d'aires protégées en Abitibi-Témiscamingue : consultation publique sur douze zones d'étude, rapport de consultation publique no 1. Direction des aires protégées. 67 pages.
- Miron, F. (1994). Champignons forestiers sauvages: potentiel de cueillette et de mise en marché, projet 4050 phase 2. Natural Resources Canada.

- Miron, F. (Réd.). (2000). Abitibi- Témiscamingue. De l'emprise des glaces à un foisonnement d'eau et de vie : 10 000 ans d'histoire. Éditions MultiMondes. xx + 159 p., 276.
- Molina, E., Valeria, O., Martin, M., Montoro Girona, M., & Ramirez, J. A. (2022). Long-term impacts of forest management practices under climate change on structure, composition, and fragmentation of the Canadian boreal landscape. *Forests*, 13(8), 1292 <https://doi.org/10.3390/f13081292>
- Moore, T. (2021). Soils of Quebec. In M. Krzic, F.L. Walley, A. Diochon, M.C. Paré, & R.E. Farrell (Eds.), *Digging into Canadian soils: an introduction to soil science* (pp. 463-517). Canadian Society of Soil Science. <https://openpress.usask.ca/soilscience/chapter/soil-health-and-management/>
- Moussaoui, L., Leduc, A., Girona, M. M., Bélisle, A. C., Lafleur, B., Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2020). Success factors for experimental partial harvesting in unmanaged boreal forest: 10-year stand yield results. *Forests*, 11(11), 1199. <https://doi.org/10.3390/f11111199>
- Mujic, A. B., Durall, D. M., Spatafora, J. W., & Kennedy, P. G. (2016). Competitive avoidance not edaphic specialization drives vertical niche partitioning among sister species of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 209(3), 1174-1183. <https://doi.org/10.1111/nph.13677>
- Mustajärvi, K., Hyvärinen, M., Holmen, H., Erävuori, L. and Oksman, S. (2018). Analysing the road verges as ecological assets - Biodiversity as company. 5th European Congress of Conservation Biology. <https://doi.org/10.17011/conference/eccb2018/107455>
- Nadeau, S., Cloutier, V., Daigneault, R., & Veillette, J. (2011). Volume estimate of granular deposits and groundwater reserves of the Abitibi-Témiscamingue eskers, Québec.
- Nadeau, S., Rosa, E., Cloutier, V., Daigneault, R. A., & Veillette, J. (2015). A GIS-based approach for supporting groundwater protection in eskers: Application to sand and gravel extraction activities in Abitibi-Témiscamingue, Quebec, Canada. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 4, 535-549. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2015.05.015>
- Nagati, M., Roy, M., Manzi, S., Richard, F., Desrochers, A., Gardes, M., & Bergeron, Y. (2018). Impact of local forest composition on soil fungal communities in a mixed boreal forest. *Plant and Soil*, 432, 345-357. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3806-3>
- Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., ... & 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>

- Niego, A. G. T., Lambert, C., Mortimer, P., Thongklang, N., Rapior, S., Grosse, M., ... & Stadler, M. (2023). The contribution of fungi to the global economy. *Fungal Diversity*, *121*, 95-137. <https://doi.org/10.1007/s13225-023-00520-9>
- Nilsson, R. H., Anslan, S., Bahram, M., Wurzbacher, C., Baldrian, P., & Tedersoo, L. (2019). Mycobiome diversity: high-throughput sequencing and identification of fungi. *Nature Reviews Microbiology*, *17*(2), 95-109. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0116-y>
- Nilsson, R. H., Larsson, K. H., Taylor, A. F. S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., ... & Abarenkov, K. (2019). The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, *47*(D1), D259-D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Nilsson, R. H., Ryberg, M., Kristiansson, E., Abarenkov, K., Larsson, K. H., & Kõljalg, U. (2006). Taxonomic reliability of DNA sequences in public sequence databases: a fungal perspective. *PloS One*, *1*(1), e59. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000059>
- O'Brien, H. E., Parrent, J. L., Jackson, J. A., Moncalvo, J. M., & Vilgalys, R. (2005). Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. *Applied and Environmental Microbiology*, *71*(9), 5544-5550. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5544-5550.2005>
- Odrizola, I., Martinović, T., Mašínová, T., Bahmann, B. D., Machac, A., Sedlák, P., ... & Baldrian, P. (2024). The spatial patterns of community composition, their environmental drivers and their spatial scale dependence vary markedly between fungal ecological guilds. *Global Ecology and Biogeography*, *33*(1), 173-188. <https://doi.org/10.1111/geb.13772>
- OECD. (2010). Section 2 - Jack pine (*Pinus banksiana*). In Safety Assessment of Transgenic Organisms, Volume 3: OECD Consensus Documents. OECD Publishing. <https://doi.org/10.1787/9789264095434-6-en>
- Oettel, J., & Lapin, K. (2021). Linking forest management and biodiversity indicators to strengthen sustainable forest management in Europe. *Ecological Indicators*, *122*, 107275. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107275>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... & Imports, M. A. S. S. (2019). Package 'vegan'. Community ecology package, version 2.
- Ontario Ministry of Natural Resources (OMNR). (2004). Provincial wood supply strategy. OMNR, Queen's Printer for Ontario, Toronto, Ontario.
- Op De Beeck, M., Lievens, B., Busschaert, P., Declerck, S., Vangronsveld, J., & Colpaert, J. V. (2014). Comparison and validation of some ITS primer pairs useful for fungal

- metabarcoding studies. *PloS One*, 9(6), e97629.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097629>
- Orgiazzi, A., Dunbar, M. B., Panagos, P., de Groot, G. A., & Lemanceau, P. (2015). Soil biodiversity and DNA barcodes: opportunities and challenges. *Soil Biology and Biochemistry*, 80, 244-250. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.014>
- Ostry, M. E., & Laflamme, G. (2009). Fungi and diseases—natural components of healthy forests. *Botany*, 87(1), 22-25. <https://doi.org/10.1139/B08-090>
- Otsing, E., Anslan, S., Ambrosio, E., Koricheva, J., & Tedersoo, L. (2021). Tree species richness and neighborhood effects on ectomycorrhizal fungal richness and community structure in boreal forest. *Frontiers in Microbiology*, 264. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.567961>
- Pacé, M., Fenton, N. J., Paré, D., Stefani, F. O., Massicotte, H. B., Tackaberry, L. E., & Bergeron, Y. (2019). Lichens contribute to open woodland stability in the boreal forest through detrimental effects on pine growth and root ectomycorrhizal development. *Ecosystems*, 22, 189-201. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0262-0>
- Pacé, M., Gadet, B., Beguin, J., Bergeron, Y., & Paré, D. (2020). Drivers of boreal tree growth and stand opening: the case of jack pine on sandy soils. *Ecosystems*, 23, 586-601. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00425-2>
- Paloi, S., Luangsa-Ard, J. J., Mhuantong, W., Stadler, M., & Kobmoo, N. (2022). Intragenomic variation in nuclear ribosomal markers and its implication in species delimitation, identification and barcoding in Fungi. *Fungal Biology Reviews*, 42, 1-33. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2022.04.002>
- Pappas, C., Bélanger, N., Bergeron, Y., Blarquez, O., Chen, H. Y., Comeau, P. G., ... & Kneeshaw, D. (2022). Smartforests Canada: A network of monitoring plots for forest management under environmental change. In R. Tognetti, M. Smith, & P. Panzacchi (Eds.), *Climate-smart forestry in mountain regions* (pp. 521-543). Springer.
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parent, B. (2004). Ressources et industries forestières. Portrait statistique. Édition 2003. www.mrnfp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-statistiques-complete.jsp#0
- Parladé, J., Queralt, M., Pera, J., Bonet, J. A., Castaño, C., Martínez-Peña, F., ... & De Miguel, A. M. (2019). Temporal dynamics of soil fungal communities after partial and total clear-cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *Forest Ecology and Management*, 449, 117456. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117456>

- Pawłowska, J., Okraśińska, A., Kisło, K., Aleksandrak-Piekarczyk, T., Szatraj, K., Dolatabadi, S., & Muszewska, A. (2019). Carbon assimilation profiles of mucoralean fungi show their metabolic versatility. *Scientific Reports*, 9(1), 11864. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48296-w>
- Peltoniemi, K., Adamczyk, S., Fritze, H., Minkkinen, K., Pennanen, T., Penttilä, T., ... & Laiho, R. (2021). Site fertility and soil water-table level affect fungal biomass production and community composition in boreal peatland forests. *Environmental Microbiology*, 23(10), 5733-5749. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15368>
- Peltoniemi, K., Straková, P., Fritze, H., Iráizoz, P. A., Pennanen, T., & Laiho, R. (2012). How water-level drawdown modifies litter-decomposing fungal and actinobacterial communities in boreal peatlands. *Soil Biology and Biochemistry*, 51, 20-34. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.013>
- Pennock, D. J. (2021). Soil Classification and Distribution. In M. Krzic, F. L. Walley, A. Diochon, M. C. Paré, et al. (Eds.), *Digging into Canadian Soils: An introduction to Soil Science*. Canadian Society of Soil Science.
- Peršoh, D., Stolle, N., Brachmann, A., Begerow, D., & Rambold, G. (2018). Fungal guilds are evenly distributed along a vertical spruce forest soil profile while individual fungi show pronounced niche partitioning. *Mycological Progress*, 17, 925-939. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1405-6>
- Philippot, L., Chenu, C., Kappler, A., Rillig, M. C., & Fierer, N. (2024). The interplay between microbial communities and soil properties. *Nature Reviews Microbiology*, 22(4), 226-239. <https://doi.org/10.1038/s41579-023-00980-5>
- Piirainen, S., Finér, L., Mannerkoski, H., & Starr, M. (2002). Effects of forest clear-cutting on the carbon and nitrogen fluxes through podzolic soil horizons. *Plant and Soil*, 239, 301-311. <https://doi.org/10.1023/A:1015031718162>
- Pirkanmaan liitto. (2008). Pirkanmaan arvokkaat harjualueet. Pirkanmaan liiton julkaisu B 108.
- Plourde, A., Krause, C., & Lord, D. (2009). Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *Forest Ecology and Management*, 258(9), 2143-2152. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.016>
- Ponomareva, V. V. & Plotnikova, T. A. (1980). *Gumus i pochvoobrazovanie (Humus and Soil Formation)*. Nauka, Leningrad, Russia.
- Prieto-Fernández, Á., & Carballas, T. (2000). Soil organic nitrogen composition in *Pinus* forest acid soils: variability and bioavailability. *Biology and Fertility of Soils*, 32, 177-185.

- Qu, L., Makoto, K., Choi, D. S., Quoreshi, A. M., & Koike, T. (2010). The role of ectomycorrhiza in boreal forest ecosystem. *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests*, 413-425.
- Qu, Z. L., Santalahti, M., Köster, K., Berninger, F., Pumpanen, J., Heinonsalo, J., & Sun, H. (2021). Soil fungal community structure in boreal pine forests: From southern to subarctic areas of Finland. *Frontiers in Microbiology*, *12*, 653896. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.653896>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing (version 4.3.0). R Foundation for Statistical Computing. 2023. <https://www.R-project.org>
- Raimbault, A., Brin, A., Manzi, S., Savoie, J. M., Gandois, L., Oliva, P., ... & Roy, M. (2024). Influence of habitat fragmentation and habitat amount on soil fungi communities in ancient forests. *Landscape Ecology*, *39*(2), 1-16.
- Ranta, P., Viljanen, V., & Virtanen, T. (2013). Spatiotemporal dynamics of plant occurrence in an urban forest fragment. *Plant Ecology*, *214*, 669-683. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0198-6>
- Raunio, A., Schulman, A., & Kontula, T. (2008). Suomen luontotyypin uhanalaisuus - Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet [Assessment of threatened habitat types in Finland – Part 1: Results and basis for assessment]. Suomen ympäristö [The Finnish Environment], 8/2008. 264 p.
- Rawls, W. J., & Brakensiek, D. L. (1982). Estimating soil water retention from soil properties. *Journal of the Irrigation and Drainage Division*, *108*(2), 166-171. <https://doi.org/10.1061/JRCEA4.0001383>
- Raymond, P., Löf, M., Comeau, P., Rytter, L., Girona, M. M., & Puettmann, K. J. (2023). Silviculture of Mixed-Species and Structurally Complex Boreal Stands. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 403-416). Cham: Springer International Publishing.
- Redhead, S. A. (1997). The pine mushroom industry in Canada and the United States: Why it exists and where it is going. Parkway Publishers, Inc.
- Rice, A. V., Thormann, M. N., & Langor, D. W. (2007). Mountain pine beetle associated blue-stain fungi cause lesions on jack pine, lodgepole pine, and lodgepole× jack pine hybrids in Alberta. *Botany*, *85*(3), 307-315. <https://doi.org/10.1139/B07-014>
- Richard, P. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, *34*(1), 77-94. <https://doi.org/10.7202/1000385ar>

- Rivers, A. R. (2016). *iTag Amplicon Sequencing for Taxonomic Identification at JGI*. Available online at: <https://jgi.doe.gov/wp-content/uploads/2013/05/iTagger-methods.pdf> (Consulté en Avril 2024).
- Robitaille, A., & Saucier, J. P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des Ressources Naturelles du Québec.
- Rochon, C., Pare, D., Khasa, D. P., & Fortin, J. A. (2009). Ecology and management of the lobster mushroom in an eastern Canadian jack pine stand. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(11), 2080-2091. <https://doi.org/10.1139/X09-118>
- Rogers, B. M., Soja, A. J., Goulden, M. L., & Randerson, J. T. (2015). Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nature Geoscience*, 8(3), 228-234. <https://doi.org/10.1038/ngeo2352>
- Rogerson, R. J. (2013). Esker. The Canadian Encyclopedia, Anthony Wilson-Smith, Canada.
- Rompré, M. & Carrier, D. (1997). Étude pédologique des sols défrichés de l'Abitibi-Témiscamingue. Centre de recherche et d'expérimentation en sols, ministère de l'Agriculture, des pêcheries et de l'alimentation du Québec, Québec, Canada.
- Rosenvald, R., & Löhmus, A. (2008). For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management*, 255(1), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.016>
- Rosling, A., Cox, F., Cruz-Martinez, K., Ihrmark, K., Grelet, G. A., Lindahl, B. D., ... & James, T. Y. (2011). Archaeorhizomycetes—a new class of ancient, widespread soil fungi. *Science*, 333, 876-879.
- Rosling, A., Landeweert, R., Lindahl, B. D., Larsson, K. H., Kuyper, T. W., Taylor, A. F. S., & Finlay, R. D. (2003). Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytologist*, 159(3), 775-783. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00829.x>
- Rowe, J. S. (1972). Forest Regions of Canada. Canada Forestry Service Publication No. 1300. Department of the Environment, Ottawa.
- Royer-Tardif, S., & Bradley, R. L. (2011). Evidence that soil fertility controls the mixing of jack pine with trembling aspen. *Forest Ecology and Management*, 262(6), 1054-1060. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.042>
- Rudolph TD. Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb). Forest Service, US Department of Agriculture.

- Rudolph, T. D., & Laidly, P. R. (1990). *Pinus banksiana* Lamb. jack pine. In M. B. Russel & B. H. Honkala (Eds.), *Silvics of North America: Volume 1, Conifers* (pp. 280-293). United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Ruokamo, E., Savolainen, H., Seppälä, J., Sironen, S., Räisänen, M., & Auvinen, A. P. (2023). Exploring the potential of circular economy to mitigate pressures on biodiversity. *Global Environmental Change*, *78*, 102625. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2022.102625>
- Ruppert, K. M., Kline, R. J., & Rahman, M. S. (2019). Past, present, and future perspectives of environmental DNA (eDNA) metabarcoding: A systematic review in methods, monitoring, and applications of global eDNA. *Global Ecology and Conservation*, *17*, e00547. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00547>
- Samad, A., Degenhardt, D., Séguin, A., Morency, M. J., Gagné, P., & Martineau, C. (2023). Microbial community structural and functional differentiation in capped thickened oil sands tailings planted with native boreal species. *Frontiers in Microbiology*, *14*, 1168653.
- 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>
- Santalahti, M., Sun, H., Jumpponen, A., Pennanen, T., & Heinonsalo, J. (2016). Vertical and seasonal dynamics of fungal communities in boreal Scots pine forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, *92*(11), fiw170. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw170>
- Saucier, J. P., Baldwin, K., Krestov, P., & Jorgenson, T. (2015). Boreal forests. In K. S.-H. Peh, R. T. Corlett, & Y. Bergeron (Eds.), *Routledge Handbook of Forest Ecology* (pp. 7-29). Routledge.
- Selbmann, L., Benkő, Z., Coleine, C., De Hoog, S., Donati, C., Druzhinina, I., ... & Stajich, J. E. (2020). Shed light in the daRk lineagES of the fungal tree of life—STRES. *Life*, *10*(12), 362. <https://doi.org/10.3390/life10120362>
- Sietiö, O. M., Santalahti, M., Putkinen, A., Adamczyk, S., Sun, H., & Heinonsalo, J. (2019). Restriction of plant roots in boreal forest organic soils affects the microbial community but does not change the dominance from ectomycorrhizal to saprotrophic fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, *95*(9), fiz133. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz133>
- Sims, R. A., Kershaw, H. M., & Wickware, G. M. (1990). The Autecology of Major Tree Species in the North Central Region of Ontario. COFRDA Report.
- Smits, M. M. (2006). Ectomycorrhizal fungi and biogeochemical cycles of boreal forests. Wageningen University and Research.

- Song, B., Li, Y., Yang, L., Shi, H., Li, L., Bai, W., & Zhao, Y. (2023). Soil acidification under long-term N addition decreases the diversity of soil bacteria and fungi and changes their community composition in a semiarid grassland. *Microbial Ecology*, 85(1), 221-231. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01954-x>
- Ste-Marie, C., Paré, D., & Gagnon, D. (2007). The contrasting effects of aspen and jack pine on soil nutritional properties depend on parent material. *Ecosystems*, 10, 1299-1310. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9098-8>
- Sterkenburg, E., Bahr, A., Brandström Durling, M., Clemmensen, K. E., & Lindahl, B. D. (2015). Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient. *New Phytologist*, 207(4), 1145-1158. <https://doi.org/10.1111/nph.13426>
- Studel, B., Hector, A., Friedl, T., Löffke, C., Lorenz, M., Wesche, M., & Kessler, M. (2012). Biodiversity effects on ecosystem functioning change along environmental stress gradients. *Ecology Letters*, 15(12), 1397-1405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01863.x>
- Stoker, B. J., Livingstone, S. J., Barr, I. D., Ruffell, A., Storrar, R. D., & Roberson, S. (2021). Variations in esker morphology and internal architecture record time-transgressive deposition during ice margin retreat in Northern Ireland. *Proceedings of the Geologists' Association*, 132(4), 409-425. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2021.03.002>
- Storrar, R. D., Stokes, C. R., & Evans, D. J. (2013). A map of large Canadian eskers from Landsat satellite imagery. *Journal of Maps*, 9(3), 456-473. <https://doi.org/10.1080/17445647.2013.815591>
- Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23(3), 627-636. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x>
- Subedi, A., Marchand, P., Bergeron, Y., Morin, H., & Girona, M. M. (2023). Climatic conditions modulate the effect of spruce budworm outbreaks on black spruce growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 339, 109548. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109548>
- Tanttu, U., & Jokela, P. (2018). Sustainable drinking water quality improvement by managed aquifer recharge in Tuusula region, Finland. *Sustainable Water Resources Management*, 4, 225-235. <https://doi.org/10.1007/s40899-017-0198-0>
- Tinya, F., Doerfler, I., de Groot, M., Heilman-Clausen, J., Kovács, B., Mårell, A., ... & Ódor, P. (2023). A synthesis of multi-taxa management experiments to guide forest biodiversity conservation in Europe. *Global Ecology and Conservation*, e02553. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02553>

- Tarroux, E., & DesRochers, A. (2011). Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *American Journal of Botany*, *98*(6), 967-974. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000261>
- Taylor, D. L., Herriott, I. C., Stone, K. E., McFarland, J. W., Booth, M. G., & Leigh, M. B. (2010). Structure and resilience of fungal communities in Alaskan boreal forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, *40*(7), 1288-1301. <https://doi.org/10.1139/X10-081>
- Taylor, D. L., Hollingsworth, T. N., McFarland, J. W., Lennon, N. J., Nusbaum, C., & Rues, R. W. (2014). A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological Monographs*, *84*(1), 3-20. <https://doi.org/10.1890/12-1693.1>
- Tedersoo, L., Anslan, S., Bahram, M., Põlme, S., Riit, T., Liiv, I., ... & Abarenkov, K. (2015). Shotgun metagenomes and multiple primer pair-barcode combinations of amplicons reveal biases in metabarcoding analyses of fungi. *MycKeys*, *10*, 1-43.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., ... & Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, *346*(6213), 1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Puusepp, R., Nilsson, R. H., & James, T. Y. (2017). Novel soil-inhabiting clades fill gaps in the fungal tree of life. *Microbiome*, *5*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1186/s40168-017-0259-5>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Zinger, L., Nilsson, R. H., Kennedy, P. G., Yang, T., ... & Mikryukov, V. (2022). Best practices in metabarcoding of fungi: From experimental design to results. *Molecular Ecology*, *31*(10), 2769-2795. <https://doi.org/10.1111/mec.16460>
- Tedersoo, L., Kõljalg, U., Hallenberg, N., & Larsson, K. H. (2003). Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytologist*, *159*(1), 153-165. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00792.x>
- Tedersoo, L., Mikryukov, V., Anslan, S., Bahram, M., Khalid, A. N., Corrales, A., ... & Abarenkov, K. (2021). The Global Soil Mycobiome consortium dataset for boosting fungal diversity research. *Fungal Diversity*, *111*, 573-588. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00493-7>
- Tello, F., González, M. E., Valdivia, N., Torres, F., Lara, A., & García-López, A. (2020). Diversity loss and changes in saproxylic beetle assemblages following a high-severity fire in Araucaria–Nothofagus forests. *Journal of Insect Conservation*, *24*, 585-601. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00223-5>

- Terhonen, E. (2021). Dark septate endophytes of forest trees. In *Forest Microbiology* (pp. 207-220). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822542-4.00013-9>
- Thiffault, E. (2019). Boreal forests and soils. In M. Busse, C.P. Giardina, D.M. Morris (Eds.), *Developments in soil science* (Vol. 36, pp. 59-82). Elsevier.
- Thom, D., & Seidl, R. (2016). Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, *91*(3), 760-781. <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
- Thomas, G., & Rowntree, P. R. (1992). The boreal forests and climate. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, *118*(505), 469-497. <https://doi.org/10.1002/qj.49711850505>
- Thompson, I. D. (2006). Monitoring of biodiversity indicators in boreal forests: a need for improved focus. *Environmental Monitoring and Assessment*, *121*, 263-273. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-9119-z>
- Thulin, B., & Hahn, H. J. (2008). Ecology and living conditions of groundwater fauna. Swedish Nuclear Fuel and Waste Management Co Technical Report TR-08-06.
- Tomao, A., Bonet, J. A., Castano, 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>
- Tordoni, E., Ametrano, C. G., Banchi, E., Ongaro, S., Pallavicini, A., Bacaro, G., & Muggia, L. (2021). Integrated eDNA metabarcoding and morphological analyses assess spatio-temporal patterns of airborne fungal spores. *Ecological Indicators*, *121*, 107032. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107032>
- Tubridy, M., & Meehan, R. (2006). County Offaly esker survey 2006. Unpublished Report for Offaly County Council.
- Tukia, H., Hämäläinen, J., & Rytteri, T. (2015). Harjumetsien paahde-elinympäristöverkostot. Metsien luonnonhoidon vaikutukset harjuluontoon, maisemaan ja paahdelajiston monimuotoisuuteen [Sun-exposed esker forest habitat networks. The impact of forest management on esker habitats, landscape and the diversity of species in sun-exposed habitats]. Suomen ympäristökeskuksen raportteja [Reports of the Finnish Environment Institute], 2/2015. 102 p.
- Urbanová, M., Šnajdr, J., & Baldrian, P. (2015). Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry*, *84*, 53-64. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.011>

- Urusevskaya, I. S. (2020). Podzols on Esker in the Northern Taiga Zone of the Kola Peninsula. *Moscow University Soil Science Bulletin*, 75, 109-116.
<https://doi.org/10.3103/S0147687420030060>
- van Der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M. A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406-1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Veillette, J. J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13(9-10), 945-971.
[https://doi.org/10.1016/0277-3791\(94\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0277-3791(94)90010-8)
- Veillette, J., Cloutier, V., de Corta, H., Gagnon, F., Roy, M., Douma, M., & Bois, D. (2007, October). A complex recharge network, the Barraute esker, Abitibi, Quebec. In *Proceedings, 8th Joint CGS/IAH-CNC Conference, Ottawa*.
- Veillette, J., Maqsoud, A., de Corta, H., & Bois, D. (2004, October). Hydrogéologie des eskers de la MRC d'Abitibi, Québec. In *Proceedings, 5th Joint CGS/IAH-CNC Groundwater Conference, Quebec* (pp. 6-13).
- Venier, L. A., Walton, R., Thompson, I. D., Arsenault, A., & Titus, B. D. (2018). A review of the intact forest landscape concept in the Canadian boreal forest: its history, value, and measurement. *Environmental Reviews*, 26(4), 369-377.
<https://doi.org/10.1139/er-2018-0041>
- Visser, S. (1995). Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist*, 129(3), 389-401. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb04309.x>
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., ... & Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 599-610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S. J. W. T., & Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M. A. Innis & D. H. Gelfand (Eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications* (pp. 315-322). Academic Press.
- Willis, A. D. (2019). Rarefaction, alpha diversity, and statistics. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2407. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02407>
- Williston, P., Bartemucci, P., & Pojar, J. (2004). Eskers and outwash plains: skeins of connectivity in the Liard Basin. Canadian Parks and Wilderness Society.
- Wirth, C., Gleixner, G., & Heimann, M. (2009). *Old-growth forests: function, fate and value—an overview* (pp. 3-10). Springer Berlin Heidelberg.

- Wu, H., Cui, H., Fu, C., Li, R., Qi, F., Liu, Z., ... & Qiao, M. (2023). Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review. *Science of The Total Environment*, 168627. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168627>
- Zhang, S. Y., & Koubaa, A. (2009). Les résineux de l'Est du Canada: Écologie forestière, caractéristiques, transformation et usages. In FPIinnovations (Ed.), Publication spéciale—SP-526E (pp. 1-28). FPIinnovations-Forintek-division.