



BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de la personne autrice de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'autrice ou l'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

MICROBIOME ASSOCIÉ AUX PEUPLEMENTS MULTI-CLONAUX DE
PEUPLIER FAUX-TREMBLE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE ET AMÉNAGEMENT
DES ECOSYSTÈMES FORESTIERS

PAR
OCÉANE FOGLIANI

OCTOBRE 2024

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier l'ensemble de ma direction composée de : Mebarek Lamara (UQAT), Christine Martineau (CFL) et Yves Bergeron (UQAT/UQAM). Merci pour leur suivi, leur disponibilité ainsi que leurs conseils, tout au long de cette aventure. Je vous remercie de m'avoir permis de réaliser ce projet et d'acquérir de nouvelles compétences dans de nombreux domaines. Je tiens aussi à remercier Mitacs pour le financement de ce projet (numéro de subvention : IT32351).

Je souhaite aussi remercier Mélanie Roy et Francine Tremblay d'être membres de mon comité de recherche et de m'avoir apporté leurs expertises.

Je tiens aussi à remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué de près ou de loin à ce projet. Tout d'abord, un grand merci à Lisa Jourdain qui par son aide à rendu cela bien plus agréable et à Tom Monet qui est toujours là si besoin pour récolter de la terre et m'aider avec mon code R. Sans oublier Danielle Charron qui a toujours la solution à tout et sans qui l'organisation du terrain serait bien plus difficile. Une mention spéciale à Marie, la cuisinière de la station de recherche qui savait comment nous reconforter avec ses petits plats.

Merci à David Paré d'avoir réalisé les analyses chimiques de mes échantillons au Centre de foresterie des Laurentides.

Un grand merci à Juanita Rodriguez pour son suivi et son énorme aide en statistique tout au long de ce projet, merci aussi à Mélissande Nagati sans qui les analyses de pistes seraient encore un mystère pour moi aujourd'hui. Sans oublier, Patrick Gagné

pour son traitement bio-informatique et pour la formation qu'il m'a apportée sur ce nouveau langage. Sans oublier Zofia Taranu pour son soutien statistique en ce qui concerne les analyses de piste. Merci à Marie-Hélène Longpré, Danièle Laporte et Melissa Lacroix pour leur sourire et leur aide. Merci à Maxence Martin pour son aide au niveau de la communication scientifique ainsi que son écoute.

Je remercie aussi mes collègues de l'IRF, avec une mention spéciale à Shawna et Lou pour leur soutien, leur écoute et tous ces moments partagés que ce soit autour d'un bon repas ou au bord d'une plage de Guadeloupe.

Les derniers, mais pas des moindres, merci à ma famille, mes parents pour leur soutien sans faille durant mes années d'études, même si cela signifie être à l'autre bout du monde et se voir si peu. Merci à mon frère, d'avoir accepté de finir de grandir sans moi et à mes grands-parents de supporter cette distance qu'eux seuls vivent pleinement.

Pour finir, merci à celle qui se reconnaîtra, qui m'a soutenue, écoutée et rassurée durant toute cette aventure, même si cela veut dire de déménager, de tout quitter pour vivre au grand froid à mes côtés. Je ne pourrais jamais assez te remercier pour ça.

AVANT-PROPOS

Le mémoire de maîtrise est structuré sous forme de trois chapitres. Le premier chapitre constitue une introduction générale à l'état des connaissances sur le sujet et se conclut par la présentation des objectifs et des hypothèses du projet de recherche. Le deuxième chapitre est sous forme d'un article rédigé en anglais qui sera soumis à la revue *Frontiers in Microbiology* avec comme auteur, Océane Fogliani, Christine Martineau, Yves Bergeron, Mélissande Nagati, Patrick Gagné, David Paré et Mebarek Lamara. Je suis la première auteure de cet article que j'ai entièrement rédigé. Je suis responsable de la majorité de la collecte des données, de l'ensemble des manipulations en laboratoire et de l'ensemble des analyses statistiques. Christine Martineau m'a apporté son expertise en ce qui concerne les analyses et interprétations des données sur le microbiome. Elle m'a guidé dans la rédaction et la correction de cet article. Yves Bergeron a participé à la conception de l'étude, à la collecte des données foliaires, à l'obtention des fonds et il a révisé l'article. Mélissande Nagati m'a aidé dans la réalisation des analyses de piste. Patrick Gagné a réalisé les analyses bio-informatiques dans QIIME2. David Paré a réalisé les analyses physico-chimiques. Mebarek Lamara a participé à la conception de l'étude, à l'interprétation des résultats et à la révision critique et constructive de l'article et à l'obtention des fonds. Le troisième chapitre constitue une conclusion générale de ce projet de recherche.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|-----|
| REMERCIEMENTS..... | II |
| AVANT-PROPOS..... | IV |
| LISTE DES FIGURES..... | VII |
| LISTE DES TABLEAUX..... | IX |
| RÉSUMÉ..... | X |
| CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 1 |
| 1.1 Mise en contexte et problématique | 1 |
| 1.2 État des connaissances | 4 |
| 1.2.1 La forêt boréale canadienne..... | 4 |
| 1.2.2 La composition du sous-bois en forêt boréale mixte | 5 |
| 1.2.3 Le genre <i>Populus</i> | 6 |
| 1.2.4 Les interactions plantes/micro-organismes..... | 10 |
| 1.2.5 Impact du génotype sur différents compartiments de l'arbre | 17 |
| 1.2.6 Les outils actuels de génomique | 21 |
| 1.2.7 Les indices de diversité..... | 21 |
| 1.3 Hypothèses et objectif de l'étude..... | 22 |

| | |
|---|----|
| CHAPITRE II MICROBIOME ASSOCIATED WITH MULTI-CLONAL STANDS OF TREMBLING ASPEN..... | 24 |
| 2.1 Abstract..... | 25 |
| 2.2 Résumé..... | 27 |
| 2.3 Introduction..... | 29 |
| 2.4 Material and methods..... | 31 |
| 2.4.1 Study site | 31 |
| 2.4.2 Sampling methodology and sample preparation..... | 32 |
| 2.4.3 Physico-chemical analysis | 34 |
| 2.4.4 DNA extraction and sequencing..... | 34 |
| 2.5 Data analyses..... | 35 |
| 2.5.1 Bioinformatic analyses | 35 |
| 2.5.2 Statistical analysis..... | 36 |
| 2.6 Results | 41 |
| 2.6.1 Effect of genotype on each compartment | 41 |
| 2.6.2 Path analysis | 54 |
| 2.7 Discussion | 60 |
| 2.8 Conclusion | 66 |
| CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE | 68 |
| ANNEXE A SUPPLEMENTARY INFORMATION CHAPTER II | 74 |
| BIBLIOGRAPHIE | 82 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | Page |
|---|------|
| 1.1 Aire de répartition initiale de <i>Populus tremuloïdes</i> | 9 |
| 2.1 Map of trembling aspen clones in the studied 1-ha stand | 32 |
| 2.2 Schematic diagram of the different path analysis models..... | 40 |
| 2.3 Principal components analysis (PCA) of the chemical properties of the leaves from trees of different genotypes..... | 42 |
| 2.4 Principal Coordinates Analysis (PCoA) of the understory plant community of different genotypes..... | 43 |
| 2.5 Alpha diversity of the understory plant community in quadrat located near different trembling aspen genotypes : (A) Specific richness, (B) Shannon index, (C) Simpson index..... | 44 |
| 2.6 Principal components analysis (PCA) of the soil physico-chemical properties in the organic (A) and mineral (B) layer for the different genotypes..... | 46 |
| 2.7 Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity of bacterial ASVs in the organic (A) and mineral (B) soil from the different genotypes..... | 48 |
| 2.8 Taxonomic profiles at the genus level (relative abundance > 1%) for the bacterial community in the organic (A) and mineral layer (B)..... | 49 |
| 2.9 Effect of genotype on bacterial specific richness of the organic (A) and mineral (B) soil..... | 50 |
| 2.10 Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity of fungal ASVs in the organic (A) and mineral | |

| | |
|---|----|
| soil (B) from the different genotypes..... | 51 |
| 2.11 Taxonomic profile of relative abundance at the genus level (relative abundance > 1%) for the fungi community in the organic (A) and mineral layer (B)..... | 52 |
| 2.12 Percentages of trophic mode abundance between genotypes for the fungi community in the organic (A) and mineral layer (B) | 53 |
| 2.13 Impact of genotypes on specific richness of the organic (A) and mineral fungal community B)..... | 54 |
| 2.14 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for organic bacterial communities..... | 56 |
| 2.15 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for mineral bacterial communities..... | 57 |
| 2.16 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for organic fungal community..... | 58 |
| 2.17 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for mineral fungal community..... | 59 |

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | Page |
|--|------|
| 1.1 Statistical results of PERMANOVA on Bray-Curtis dissimilarities showing the effect of genotype on each compartment..... | 41 |
| 1.2 Statistical results of the Chi-square test p-value, the Comparative Fit Index (CFI) and Tucker-Lewis Index (TFI) of the global model for each compartment..... | 55 |
| S1 Results of One-Way ANOVA assessing the effect of each chemical property of the eaf..... | 74 |
| S2 List of the vascular species identified at a species levels. | 75 |
| S3 Results of One-Way ANOVA test performed on each understory plant community individually to show the effect of the enotype..... | 77 |
| S4 Results of One-Way ANOVA or Kruskal test performed on each chemical property and pH of organic soil to show the effect of the enotype..... | 80 |
| S5 Results of One-Way ANOVA or Kruskal test performed on each chemical property and pH of mineral soil to show the effect of the enotype..... | 81 |

RÉSUMÉ

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes* L.) est l'espèce à croissance rapide la plus largement répandue dans la forêt boréale mixte de l'Est canadien. Cette espèce a la capacité de se reproduire facilement par drageonnement, phénomène par lequel des individus génétiquement identiques apparaissent de manière clonale. Ce phénomène peut conduire à la création de zones d'arbres de même génotype. Les objectifs de ce projet sont de déterminer l'influence du génotype sur la composition chimique des feuilles et du sol ainsi que sur la composition et la diversité des communautés microbiennes de celui-ci et sur le sous-bois environnant. Des échantillons de feuilles et de sol de 10 clones de peupliers faux-trembles situés à la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet ont été récoltés pour ensuite être analysés en termes de composition chimique (feuilles et sols) et microbienne (sols). Un inventaire du sous-bois environnant a aussi été réalisé. Les résultats montrent une variation au niveau de la composition chimique des feuilles et du sol entre les génotypes ; en particulier au niveau des minéraux comme le manganèse (Mn), le magnésium (Mg), le calcium (Ca) ou encore l'azote (N). En ce qui concerne les communautés, végétale d'une part et microbienne d'autre part, leur diversité et leur composition étaient aussi significativement impactées par le génotype. En effet, pour ce qui est des communautés microbiennes, l'abondance relative de la majorité des genres bactériens (parmi les 20 plus abondants) différait entre les génotypes dans les couches de sol organique et minéral. L'effet du génotype sur les communautés fongiques était moins important, surtout dans le sol minéral. Une analyse de piste globale intégrant les différentes composantes de l'écosystème ayant été mesurées (i.e. chimie du sol et des feuilles, composition du sous-bois et du microbiome) a révélé une influence directe du génotype du peuplier faux-tremble sur la composition chimique du sol et sur la communauté bactérienne du sol organique. Cependant, l'influence du génotype sur la communauté végétale du sous-étage et sur les communautés fongiques (dans les deux couches du sol) et bactériennes (dans le sol minéral) est indirecte. Cette étude apporte de nouvelles informations sur l'effet que peut avoir la variabilité génétique intraspécifique d'une espèce sur différentes variables de l'écosystème.

Mots clés : Microbiome du sol, peuplier faux-tremble, sous-bois, propriétés physico-chimiques du sol, variation intraspécifique.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Mise en contexte et problématique

La forêt boréale est un biome très représenté au Canada et se situe au cœur des préoccupations sociales, économiques et environnementales (Gauthier et al., 2015). Les changements climatiques menacent le maintien des fonctions de cet écosystème, telles que le stockage du carbone ou encore le maintien de la biodiversité (Thom et Seidl, 2016; Díaz-Yáñez et al., 2021). Des projections de modèles climatiques ont montré qu'une augmentation de la température allant jusqu'à 4-5 degrés serait possible d'ici 2100 en forêt boréale (Price et al., 2013). Les changements climatiques peuvent affecter la communauté forestière, que ce soit à l'échelle du peuplement, en affectant les capacités de croissance et de régénération (i.e. les espèces se retrouvent mal adaptées à leurs nouvelles conditions climatiques), ou encore, à l'échelle du paysage, en affectant la compétition interspécifique et la succession (Boulanger et al., 2018). Les régimes de perturbations naturelles devraient eux aussi être affectés. Ainsi, une augmentation des feux de forêt et des épidémies de ravageurs pourrait aboutir à une modification de la structure et de l'âge des forêts ainsi que des communautés d'organismes associés aux arbres, tels que les microorganismes du sol (Price et al., 2013; Boulanger et al., 2014; Seidl et al., 2020). En effet, le microbiome du sol subira lui aussi des modifications directes ou indirectes des changements climatiques, que ce

soit au niveau de sa composition ou de ses fonctions (Hacquard et al., 2022; Baldrian et al., 2023).

L'Est canadien est composé de peuplements forestiers mixtes, au sein desquels le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes*) est l'une des espèces les plus abondantes. L'abondance de cette espèce est liée à plusieurs facteurs, dont une reproduction végétative par drageonnement, qui peut conduire à une diminution de la diversité clonale des populations (Bengtsson, 2003; Tinschert et al., 2020), et par conséquent à la prolifération d'un nombre limité de génotypes. Cette espèce montre une capacité de régénération notable après feu et de colonisation des sites perturbés (Marchais et al., 2022). Elle possède différentes caractéristiques qui font d'elle un excellent modèle d'étude dans un contexte de changements climatiques, que ce soit au niveau génétique ou au niveau des interactions plantes/micro-organismes (Bradshaw et al., 2000; Lin et al., 2018). Parmi ces caractéristiques figurent son génome de petite taille (<500 Mbp), sa capacité à subir des modifications génétiques, ainsi que sa facilité de propagation en culture de tissus (Bradshaw et al., 2000; Lin et al., 2018).

L'omniprésence des micro-organismes dans nos écosystèmes, leur rôle fonctionnel ou encore leur diversité à tous les niveaux rend leur étude indispensable. La multifonctionnalité du sol est liée à la communauté microbienne qui le compose, les micro-organismes y jouant un rôle central dans différents processus chimiques et biochimiques (Luo et al., 2017; Jiang et al., 2021). De plus, les interactions plantes/micro-organismes sont considérées comme un élément clé en ce qui concerne la santé de l'arbre, la productivité et la fonctionnalité des écosystèmes (Berg et al., 2014; Berg et al., 2015). En forêt boréale, ces interactions sont réalisées soit avec les espèces de la canopée ou celles du sous-bois composé d'arbuste ligneux, de graminées et d'herbes. La composition végétale de ce sous-bois est étroitement liée à la richesse en espèces de cet écosystème, car il abrite la majeure partie de la diversité des plantes forestières (Gilliam, 2007; Barbier et al., 2008). La couche inférieure à ces différentes

strates est le ‘sol forestier’, composé de mousses, de lichens, mais aussi de la litière, influencée elle-même par les strates supérieures notamment à travers l'apport de la matière organique, la modulation de la lumière et la régulation de l'humidité (Majasalmi & Rautiainen, 2020).

De nombreuses recherches se sont concentrées sur les effets de la diversité interspécifique des arbres sur le microbiome du sol (Nagati et al., 2019 ; Gao et al., 2024). En ce qui concerne l'impact la variation génétique à l'intérieur d'une même espèce sur les différentes composantes de l'écosystème forestier, un certain nombre d'étude a été réalisé. En effet, ces recherches ont montré que les différences génétiques au sein d'une espèce, comme celles observées chez les arbres, peuvent moduler la composition des communautés au sol, tels que les communautés végétales et les communautés microbiennes (Whitham et al., 1999; Iason et al., 2005; Lamit et al., 2016; Bonito et al., 2019; Rheault et al., 2020). La structuration des communautés biologiques et de leurs relations écologiques sont également modulées par l'identité génétique sous-jacente des plantes individuellement (Witham et al., 2012; Lamit et al., 2015). Les processus écosystémiques tels que la décomposition et le cycle des nutriments peuvent eux aussi être influencés (Schweitzer et al. 2004). Ces variations intraspécifiques jouent donc un rôle notable dans la structuration des écosystèmes forestiers. Pour ces raisons, notre étude s'intéressera à la compréhension de l'impact du génotype du peuplier sur la composition chimique de ses feuilles, de son sous-bois ainsi que sur la composition en éléments chimiques et en communautés microbiennes du sol (couches organique et minérale du sol). Les résultats de cette étude apporteront de nouvelles connaissances sur l'effet de la variabilité génétique intraspécifique sur l'environnement qui viendront compléter les connaissances déjà acquises.

1.2 État des connaissances

1.2.1 La forêt boréale canadienne

La forêt boréale est le deuxième plus grand biome terrestre, elle est considérée comme l'une des forêts les plus 'intactes' au monde (Astrup et al., 2018, Watson et al., 2018). Elle est présente en Amérique du Nord, en Russie et dans une partie de l'Europe et de l'Asie. La forêt boréale canadienne représente à elle seule 28% de la forêt boréale mondiale et couvre environ 270 millions d'hectares sur le territoire canadien (Brand et al., 2013). Les bénéfices associés à celle-ci sont nombreux, que ce soit au niveau économique par le biais des ressources forestières telles que le bois d'œuvre et la pâte à papier, des ressources minières ou encore des ressources énergétiques (Bogdanski, 2008, Eggers et al., 2022). Au niveau culturel, la forêt boréale prend une place importante dans la vie de la population, particulièrement pour la population autochtone (Smith, 2015). En plus d'être un lieu de vie, elle permet la pratique de nombreuses activités essentielles pour la population, tels que la chasse, la pêche, la cueillette, le piégeage, mais aussi des activités touristiques et récréatives (Teitelbaum et al., 2023). Enfin, au niveau environnemental, les services écosystémiques qu'elle rend sont multiples et incluent son rôle de réservoir de biodiversité et de carbone biogénique ainsi que son impact sur la régulation du climat. En effet, plusieurs études ont montré que les forêts boréales stockent près de 33% du carbone mondial (Pan et al., 2011; Gauthier et al., 2015).

Le climat particulier des forêts boréales est caractérisé par des hivers longs et froids ainsi que des étés courts qui condensent les précipitations (Hui et al., 2015). Il existe un gradient de température entre le Sud et le Nord ainsi qu'un gradient d'humidité entre l'Est et l'Ouest (Brandt et al., 2013). On distingue trois aires du Sud au Nord le long d'un gradient, dans un premier temps la forêt fermée, suivie de la forêt ouverte, puis la

tundra forestière (Payette, 1992). La forêt boréale reste dominée par des conifères tels que les genres *Abies*, *Picea*, et *Larix*. Malgré cette dominance coniférienne, certains feuillus occupent de plus ou moins grandes portions de la forêt boréale, tels que le genre *Populus* dont *Populus tremuloïdes* et le genre *Betula* dont *Betula papyrifera*; on parle alors de forêt boréale mixte (Hämäläinen et al., 2023).

Les changements climatiques influencent l'ensemble des écosystèmes sur terre et la forêt boréale n'y échappe pas. En effet, elle est confrontée à de nombreuses perturbations, qu'elles soient anthropiques, tel que l'aménagement forestier, en particulier la production de bois, ou encore naturelles, tels que les feux de forêt et les invasions d'insectes (Burton et al., 2007; Boucher et al., 2014). Ces perturbations impactent la dynamique forestière et de ce fait l'hétérogénéité des paysages (Bergeron et Fenton, 2012; Thompson et al., 2013).

Le maintien de la biodiversité et des processus écologiques est nécessaire au maintien dans le temps d'une production forestière raisonnée et contrôlée, ce qui fait de la gestion forestière une préoccupation majeure des communautés et gouvernements.

1.2.2 La composition du sous-bois en forêt boréale mixte

La composition et la structure de la forêt boréale influencent la composition de son sous-bois (Légaré et al., 2002). En effet, le peuplement forestier impacte directement les espèces de sous-bois à un niveau local, par le biais de l'accès à la lumière, à l'eau, aux nutriments ou encore en influençant les propriétés physico-chimiques du sol par le biais de la litière (Ewers et al., 2002; Bartemucci et al., 2006; Yu et Sun, 2013). Par exemple, les espèces à croissance rapide comme le peuplier faux-tremble facilitent, par apport en litière, le remplacement d'une proportion significative de nutriments dans le

sol (González et al., 2020). Cela impacte directement les autres espèces de la canopée, telle que l'épinette noire (*Picea mariana*) en forêt boréale mixte, mais aussi la composition du sous-bois (Légaré et al., 2005; Laganière et al., 2010; Errington et Pinno, 2021). L'influence de la canopée et d'autres facteurs environnementaux sur les espèces de sous-bois a été largement étudiée (Fourrier et al., 2015; Kumar et al., 2018). Le génotype exerce une influence sur divers traits susceptibles d'affecter les plantes du sous-bois. Par exemple, il peut affecter le contenu nutritionnel des feuilles, et par conséquent celui de la litière, ainsi que la phénologie de celles-ci, qui peuvent, par la suite, influencer la transmission de la lumière. Ainsi, il devient essentiel d'examiner les liens entre le génotype des arbres et la composition du sous-bois.

1.2.3 Le genre *Populus*

1.2.3.1 Taxonomie

Le peuplier appartient au genre *Populus* qui, avec le genre *Salix*, composent la famille des Salicaceae, de l'ordre des Salicales (Cronquist, 1981). Les peupliers sont au nombre de 13 espèces au Canada dont 9 sont indigènes : peuplier baumier (*Populus balsamifera*), peuplier de l'Ouest (*Populus trichocarpa*), peuplier deltoïde (*Populus deltoides*) composé de 2 sous-espèces (*Populus deltoides* ssp. *deltoides* & *Populus deltoides* ssp. *monilifera*), peuplier hybride de Jack (*Populus xjackii*), peuplier à feuilles accumulées (*Populus xacuminata*), peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*), peuplier à feuilles étroites (*Populus angustifolia*) et peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes*) (Farrar, 2017).

1.2.3.2 Caractéristiques du genre *Populus*

Le genre *Populus* est un groupe pionnier très représenté en Amérique en général avec une importance particulière au Canada. Il s'agit d'une espèce de feuillue intolérante à l'ombre dont le système racinaire est étendu et profond (Braatne et al., 1996). Il impacte positivement l'écosystème forestier via son effet sur le cycle des éléments nutritifs sur la fertilité du sol (Pardon et al., 2017). Le peuplier a longtemps été utilisé en foresterie comme source de combustible et de fibre, l'ensemble des espèces du genre *Populus* représentant 8,3% des approvisionnements de l'industrie forestière au Québec (Royer et al., 2012). D'autres applications environnementales sont étudiées, comme la phytoremédiation ainsi que la production de biomasse et de biocarburant (Dias et al., 2019; De Oliveira et al., 2020; Zadeh et al., 2021; Abreu et al., 2022).

Le peuplier démontre des attributs fonctionnels et physiologiques telle qu'une croissance rapide, qui lui permet d'arriver à maturité en 40 ans, mais aussi une propagation végétative par le processus de drageonnement (Cooke et Rood, 2007). En effet, la reproduction sexuée chez le peuplier est faible parce que les conditions nécessaires à la germination de la graine sont rarement réunies (Romme et al., 2005), ce qui favorise la régénération végétative. L'aire de répartition importante de cette espèce est en partie expliquée par sa capacité à utiliser les deux modes de reproduction, sexuée et asexuée (Mackenzie, 2010).

Le peuplier possède aussi des caractéristiques moléculaires et génétiques qui font de cette espèce un modèle d'étude. Parmi ces caractéristiques, on retrouve des variations génétiques importantes dans les populations naturelles, une facilité d'hybridation interspécifique ou encore un génome de petite taille (Bradshaw et al., 2000). En effet, le génome de *P. trichocarpa* est le premier génome d'arbre à avoir été séquencé, il contient 485 Mb répartis sur 19 chromosomes (Tuskan et al., 2006). Un grand nombre d'études a été réalisé pour mettre au point des plants de peupliers transgéniques ayant

une meilleure résistance aux perturbations, un meilleur taux de croissance ou encore un bois de meilleure qualité (Thakur et al., 2021). Cette effervescence a abouti à la mise à disposition de nombreuses séquences génomiques et transcriptomiques du genre *Populus*, dont celle de *P. tremuloïdes* (Tuskan et al., 2004; Kim et al., 2021).

1.2.3.4 *Populus tremuloïdes*, une espèce d'intérêt

1.2.3.4.1 Importance écologique

Le peuplier faux-tremble est l'espèce feuillue la plus abondante au Canada (Fig. 1.1). Grâce à une régénération rapide, cette espèce a la particularité d'être l'une des premières, avec le bouleau à papier (*Betula papyrifera*), à coloniser et dominer la canopée en forêt boréale après une perturbation importante, qu'il s'agisse d'un feu ou d'une coupe (Bergeron, 2000). Cependant, la faible longévité du peuplier aboutit à son remplacement lors de la succession écologique. En effet, des espèces de conifères telles que les épinettes noires et blanches ou le sapin baumier, dont la croissance est lente, mais la tolérance à l'ombre est importante, transforment le peuplement de feuillus en peuplement mixte (Lecomte et al., 2006). Pour compléter son intérêt environnemental, les caractéristiques uniques du peuplier faux-tremble influencent la composition et la diversité du sous-bois en modifiant les conditions de lumière, en enrichissant le sol, en se régénérant après des perturbations et en créant des micro-habitats variés (Macdonald et Fenniak, 2007; Powell et Bork, 2007; Bergeron et al., 2014). Ces facteurs augmentent la richesse et la diversité des espèces végétales et animales dans les écosystèmes où il est dominant.

De plus, le peuplier faux-tremble sert également aux animaux sauvages qui l'utilisent comme habitat. Il sert notamment de lieu de nidification et de repos pour les communautés d'oiseaux cavicoles (Blanc et Martin, 2012; Cadieux et al., 2023) en plus

d'être l'un des bois préférés des castors (Rosell et al., 2005). Pour l'ensemble de ces raisons, *Populus tremuloïdes* joue un rôle fondamental dans le maintien de la biodiversité.



Figure 1.1 Aire de répartition initiale de *Populus tremuloïdes* (d'après Perala, 1990)

1.2.3.4.2 Importance économique

L'importance économique du peuplier faux-tremble est loin d'être négligeable. En effet, il fait partie des 5 essences forestières ayant les plus grands volumes marchands au Québec (Boulanger et al., 2021). Malgré une utilisation tardive de cette essence due à une sous-estimation du potentiel de son bois, elle est aujourd'hui une essence fortement recherchée dans l'industrie forestière, le besoin de bois à bas prix ne cessant d'augmenter. Une des particularités du bois de peuplier est sa faible densité, ce qui est

un grand avantage lors de son utilisation (Balatinecz et Kretschmann, 2001; Isebrands et Zalesny, 2020). Le peuplier faux-tremble est principalement utilisé en industrie de première transformation, comme pour la production de fibre de bois (Thiffault et al., 2020). D'autres applications telles que l'utilisation potentielle du peuplier faux-tremble en tant que matière première pour la production de biocarburant, ou encore l'utilisation de sa biomasse résiduelle comme source de composés antimicrobiens, sont aujourd'hui étudiées (Cregger et al., 2018; St-Pierre et al., 2018).

1.2.3.4.3 Importance sociale

En ce qui concerne l'aspect social, le peuplier faux-tremble a longtemps été utilisé par les Premières Nations nord-américaines dans un but médicinal. Par exemple, les différentes parties de l'arbre peuvent servir à soigner les coupures, les maladies cardiaques et les rhumes ou encore comme purgatifs (Dickmann et al., 2001). Cette espèce était aussi utilisée dans d'autres aspects de la vie courante comme l'alimentation, l'hygiène ou durant des cérémonies (Arnason et al., 1981).

1.2.4 Les interactions plantes/micro-organismes

Le microbiote représente l'ensemble des micro-organismes tels que les champignons, bactéries, archées, et protistes colonisant un écosystème. Étant considéré comme un facteur clé de productivité et de santé chez la plante, il a beaucoup été étudié dans le domaine de l'agronomie (Hartman et al., 2008; Trivedi et al., 2021). Le microbiome caractérise l'ensemble des génomes du microbiote (Marchesi et al., 2015). La colonisation de la plante par le microbiote peut s'effectuer à différents sites spécifiques de la plante, telles que ses racines (rhizosphère), ses tiges, ses feuilles (phyllosphère)

et même à l'intérieur de ses tissus (endosphère) de la plante (Gopal et Gupta, 2016). Les micro-organismes peuvent exercer une influence positive ou négative sur leurs hôtes, allant du mutualisme au parasitisme en passant par le commensalisme (Hirsch, 2004). Les bénéfices des micro-organismes sont variés, ils facilitent l'absorption de phosphore, de potassium ou encore de micronutriments ainsi que de l'eau par le biais des racines (Van der Heijden et al., 2015). Ils contribuent également à la nutrition azotée, notamment grâce à la capacité de certaines bactéries à fixer l'azote (Burns et al., 2012; Pii et al., 2015). Leurs implications ont été mises en évidence dans la stimulation de la résistance systémique et la protection contre les pathogènes par le biais de la production d'antibiotiques (Berendsen et al., 2012, Pineda et al., 2015), ou encore la croissance des plantes et leur tolérance aux stress abiotiques (Taghavi et al., 2009; de Zelicourt et al., 2013).

L'importance des micro-organismes du sol dans les écosystèmes par le biais du soutien à la croissance des plantes, du recyclage des nutriments et de la séquestration de carbone, fait du sol un compartiment d'étude idéal (Jansson et Hofmockel, 2018).

1.2.4.1 Les champignons

Les champignons jouent un rôle clé dans nos écosystèmes, et plus particulièrement en forêt boréale où ils influencent la résilience des écosystèmes forestiers face aux changements environnementaux (Taylor et al., 2010; Whitman et al., 2022). Leur omniprésence dans l'environnement, leur rôle fonctionnel ainsi que leur diversité à tous les niveaux poussent la communauté scientifique à s'y intéresser. Ce sont des organismes eucaryotes hétérotrophes, ils possèdent un appareil végétatif sous forme de thalle qui peut être soit unicellulaire (levure), soit pluricellulaire, on parle de mycélium (champignons filamenteux) (Webster et Weber, 2007). Les champignons sont

regroupés à l'heure actuelle en 19 phyla en considérant les champignons fossiles, mais ce nombre est en constante discussion (Wijayawardene et al., 2020). Ils possèdent différents modes de vie leur permettant d'acquérir du carbone, issu de la photosynthèse des plantes, soit par une acquisition en surface par le biais de la litière, soit au niveau souterrain par le biais des racines (Högberg et al., 2001).

Tout d'abord, il y a les champignons mycorhiziens, qui, en réalisant une symbiose avec les plantes, favorisent la nutrition en eau et minéraux (tels que : N, P, K) de ces dernières par le biais d'hyphes, mais aussi une résistance aux pathogènes et à la sécheresse (Smith et Read, 2010; Tedersoo et al., 2014). Il existe sept différents types de symbioses mycorhiziennes : les mycorhizes à arbuscules, les ectomycorhizes, les ectendomycorhizes ainsi que les mycorhizes arbutoïdes, monotropoïdes, éricoïdes et orchidoïdes, ces symbioses permettent aux champignons mycorhiziens d'interagir avec environ 90% des espèces terrestres (Brundrett et Tedersoo, 2018). Elles se différencient par le groupe taxonomique de leurs partenaires, pouvant être des Ascomycètes, des Basidiomycètes, des Gloméromycètes et des Mucoromycètes (Smith et Read, 2010). Les symbioses mycorhiziennes les plus présentes en forêt boréale sont, d'une part, celles en lien avec une famille de plantes dominantes, les Éricacées, qui forment des mycorhizes éricoïdes (ERM) dont le partenaire fongique est généralement un Ascomycète, ou plus rarement un Basidiomycète (Weiß et al., 2016; Fanin et al., 2022). D'autre part, les champignons ectomycorhiziens (ECM) qui eux s'associent avec un grand nombre d'espèces de la strate arborée telles que celles de la famille des Pinacées et dont le phylum associé est le plus souvent un Basidiomycète, ou plus rarement un Ascomycète ou un Zygomycète (Read et al., 2004 ; Tedersoo et al., 2010). La symbiose ectomycorhizienne touche près de 10% des espèces végétales terrestres et son importante adaptation aux conditions environnementales explique sa dominance en forêt boréale mixte (Després, 2012). En effet, en forêt boréale, les conditions extrêmes aboutissent à un sol faible en nutriment, à tendance acide et humide. L'azote est limitant dans cet écosystème, ce qui peut impacter la croissance des plantes et la productivité

de la forêt boréale (Maynard et al., 2014; Kieloaho et al., 2016). L'assimilation de l'azote par la plante est possible à 80% grâce aux champignons mycorhiziens (Högberg et al., 2021). Le transfert de carbone provenant de la photosynthèse des arbres vers les champignons en échange d'azote peut aussi conduire au maintien d'un écosystème forestier limité en azote (Franklin et al., 2014; Högberg et al., 2017). Concernant le stockage du carbone, il est principalement régulé en forêt boréale par les interactions plantes/champignons (Baskaran et al., 2017). Il a été mis en évidence que les écosystèmes ECM présentent une capacité de stockage plus élevée de carbone dans le sol que ceux où les champignons mycorhiziens à arbuscules (MA) dominant (Wu et al., 2022). Néanmoins, ces écosystèmes sont plus vulnérables aux changements climatiques et à l'impact de certaines pratiques humaines comme l'augmentation de l'utilisation des terres. L'anthropisation conduit à une augmentation de la quantité d'azote dans le sol, ce qui entraîne une transition des forêts à dominance ectomycorhizienne vers des forêts à dominance arbusculaire (Jo et al., 2019).

La symbiose endomycorhizienne, dont les mycorhizes à arbuscules (MA) sont les plus répandues, est quant à elle classée dans un phylum distinct, les Gloméromycètes (Smith et Read, 2010). Bien que les MA soient les plus communes au niveau mondial, 84% des Angiospermes étant mycorhizés, elles sont moins abondantes que les ECM et les mycorhizes éricoïdes (ERM) en forêt boréale (Brundrett, 2009). Certaines graminées et herbacées ainsi que des espèces d'arbres telles que celles des genres *Populus* et *Salix* peuvent former des symbioses avec des MA en forêt boréale (Öpik et al., 2008).

Les champignons saprophytes, quant à eux, se nourrissent de la matière organique en décomposition et leur rôle dans le recyclage des nutriments est donc important (Thormann, 2006). Leur capacité à pénétrer dans les cellules et à dégrader des substrats telle que le bois est lié au nombre important d'enzymes extracellulaires qu'ils sont capables de synthétiser (Baldrian, 2008 ; Després, 2012).

Cependant, les bactéries aussi ont leurs rôles à jouer dans les écosystèmes terrestres, en particulier en forêt boréale.

1.2.4.1 Les bactéries

Les bactéries sont très abondantes et diversifiées dans le sol, de l'ordre 10^{10} - 10^{11} bactéries et 55 000 espèces bactériennes par gramme de sol (Horner-Devine et al., 2003; Roesch et al., 2007). Ce sont des organismes unicellulaires procaryotes, leur classification peut être basée sur leurs caractéristiques (morphologie, métabolisme, coloration), leurs fonctions ou encore sur la base de leurs génomes. Une étude de grande ampleur réalisée sur 6 continents a permis de caractériser les phylotypes les plus abondants dans le sol. Elle a mis en évidence que 5 phylotypes (Alphaprotéobactéries, Bêtaprotéobactéries, Actinobactéries, Acidobactéries et Planctomycètes) représentaient à eux seuls 42% de l'abondance relative bactérienne du sol. En forêt boréale, les Protéobactéries représentent 30% de l'abondance relative dans les sols (Delgado-Baquerizo et al., 2018). Les bactéries appartenant à ce phylum bactérien sont reconnues pour leur capacité à utiliser une gamme importante de substrats carbonés dérivés des racines et pour leur croissance rapide (Philippot et al., 2013). Le pH du sol joue un rôle important dans la structuration de la communauté bactérienne, le pH faible qui prévaut dans les sols de la forêt boréale a donc une importante conséquence à ce niveau (Xiong et al., 2018).

Dans le sol, les bactéries sont responsables de plusieurs activités telles que la décomposition de la matière organique ainsi que le recyclage et l'acquisition des nutriments (Khatoon et al., 2017). Par exemple, les bactéries sont nécessaires à de nombreuses étapes du cycle biogéochimique de l'azote, telles que la fixation biologique de l'azote, la minéralisation, la nitrification et la dénitrification (et al.,

2019). Les bactéries fixatrices d'azote atmosphérique peuvent notamment contribuer à la nutrition azotée des plantes. Ces bactéries peuvent être présentes de manière indépendante dans le sol ou établir des symbioses (Mahmud et al., 2020). En forêt boréale, ce sont des bactéries en association avec des arbres comme le genre *Alnus*, des lichens et en grande partie des mousses qui réalisent la fixation biologique de l'azote (Myrold et Huss-Danell, 2003; DeLuca et al., 2008; Darnajoux et al., 2017). Les cyanobactéries sont prédominantes dans cet écosystème et leurs associations avec les mousses représentent une source indispensable de N pour les écosystèmes boréaux, allant jusqu'à 50% des apports (Rousk et al., 2013; Renaudin et al., 2022). Les bactéries peuvent aussi impacter négativement la plante. C'est le cas des bactéries pathogènes, comme *Pseudomonas syringae*, qui peut infecter le peuplier faux-tremble en causant la nécrose des tissus et la pourriture des racines (La Porta et al., 2023). De nombreuses rhizobactéries, regroupées sous le terme Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) sont pour leur part connues pour leurs effets positifs sur les plantes (Olanrewaju et al., 2017). Les PGPR peuvent notamment améliorer la croissance des plantes, l'acquisition des nutriments et la résistance aux stress abiotiques (Grobelak et al., 2015; Pii et al., 2015; Pérez-Jaramillo et al., 2016).

La spécificité, l'abondance et la diversité des micro-organismes présents dans un écosystème, quelle que soit la niche écologique visée, dépendent de l'hôte avec lequel ils sont en interaction ainsi que de différents facteurs biotiques et abiotiques.

1.2.4.2 Structuration des communautés microbiennes du sol

Différents facteurs ont un impact sur la structuration des communautés microbiennes du sol, tels que, les paramètres physico-chimiques du sol, les facteurs géographiques, la matière organique, le type de végétation ainsi que la diversité génotypique et

phénotypique de celle-ci, en plus des interactions entre ces variables (Weinert et al., 2009; Aira et al., 2010; Lundberg et al., 2012; Bonito et al., 2014; Hacquard et Schadt, 2015). Les facteurs physico-chimiques, notamment le pH, sont des prédicteurs importants de la composition et l'abondance des communautés microbiennes dans les sols de surface (Zheng et al., 2019). Cependant, le pH influence de façon plus importante la communauté bactérienne (Rousk et al., 2010; Lladó et al., 2017), alors que la communauté fongique est plus influencée par la composition de la végétation (Baldrian, 2017).

Il est important de considérer le sol comme une niche écologique, avec ses propres moteurs structurant la communauté microbienne (Brown et al., 2020). Les sols des forêts boréales se caractérisent par une stratification distincte comprenant des couches de litière, de sol organique et de sol minéral. La couche de matière organique, peut, par paludification, s'accumuler à la surface du sol et augmenter l'humidité au niveau du sol (Laamrani et al., 2014). Ces couches possèdent des propriétés variées qui influencent de manière significative la diversité et la composition des communautés microbiennes (Naylor et al., 2022).

1.2.4.3 Communautés microbiennes du sol associées au peuplier

La composition des communautés microbiennes qui interagissent avec le peuplier a largement été étudiée (Beckers et al., 2017; Hacquard et al., 2017; Zanin et al., 2024). De nombreuses interactions ont été développées par le genre *Populus*, qu'elles soient mutualistes avec des champignons mycorrhiziens, des champignons endophytes et des bactéries, ou encore parasitiques avec des champignons saprophytes et pathogènes (Bonito et al., 2017; Cregger et al., 2018; Bonito et al., 2019). Le peuplier a la particularité de pouvoir à la fois développer des associations ECM et arbusculaires ; le

ratio entre ces deux types de mycorhizes dépend du génotype de l'hôte ainsi que de facteurs externes tels que le type de sol, l'aération du sol et la teneur en eau (Karliński et al., 2010; Ghotsa Mekontchou et al., 2022).

Malgré une connaissance du microbiome du peuplier dans ces différents compartiments et de l'impact de différents facteurs environnementaux ou de l'espèce de plante sur celui-ci, le degré de spécificité plantes-microorganismes pour différents génotypes d'une même espèce reste peu connu (Beckers et al., 2017 ; Cregger et al., 2021). Explorer comment les variations génétiques au sein d'une même espèce peuvent moduler ces interactions spécifiques pourrait nous aider à mieux comprendre comment les génotypes influencent la structuration et la fonctionnalité des communautés microbiennes associées. Comprendre comment ces interactions microbiennes affectent la capacité des plantes à s'installer et à survivre dans divers environnements peut être intéressant à approfondir. Une telle compréhension pourrait également ouvrir la voie à des stratégies de gestion des sols, optimisant les interactions bénéfiques entre plantes et microorganismes pour améliorer la santé des écosystèmes et la productivité, particulièrement dans les systèmes pérennes.

1.2.5 Impact du génotype sur différents compartiments de l'arbre

1.2.5.1 Impact du génotype sur la composition chimique des feuilles et la composition du sous-bois

La variation génétique influence les populations et les écosystèmes à différents niveaux. Au niveau de la plante, le génotype influence de nombreux traits phénotypiques foliaires, dont la composition chimique des feuilles (Whipps et al., 2008 ; Vorholt, 2012 ; Bodenhausen et al., 2014). Une différence significative a

notamment été établie au niveau foliaire entre différents clones de peuplier faux-tremble en ce qui concerne l'azote, l'amidon et les métabolites secondaires, tels que les glycosides phénoliques ainsi que les tanins condensés (Lindroth et Hwang, 1996 ; Osier et Lindroth, 2001).

La variation intraspécifique des métabolites secondaires influence aussi la décomposition de la litière, qui a lieu suite de la chute des feuilles (Schweitzer et al., 2004). La décomposition de la litière est un processus clé du recyclage des nutriments en forêt boréale (Prescott, 2010). La composition en nutriment de la litière du peuplier faux-tremble varie entre différents génotypes et cela peut se traduire en une variation du taux de décomposition, mais aussi par une variation du taux de nutriments libérés (Madritch et al., 2006; Leroy et al., 2012). La variation du taux de décomposition semblait plus importante entre différentes espèces qu'entre différents génotypes dans d'autres écosystèmes (Li et al., 2017). Le facteur génotypique a toutefois un rôle à jouer qu'il convient d'examiner.

En effet, la litière agit à son tour de manière directe ou indirecte sur l'écosystème. Au niveau chimique, la litière influence le cycle du carbone et des nutriments dans les écosystèmes forestiers, par le procédé de minéralisation de la matière organique (Prescott, 2010; Mueller et al., 2015; Hobbie, 2015). C'est par ce procédé que la microflore ainsi que la faune du sol décomposent la litière et rendent disponibles les nutriments et le dioxyde de carbone (Berg et al., 2014). Concernant la disponibilité du sol en nutriment, il a été mis en évidence qu'elle est positivement corrélée avec le taux de décomposition de la litière foliaire (Prescott, 2002). Par ailleurs, la teneur en minéraux du sol ainsi que du pH au niveau de la couche organique du sol influence la composition et la diversité des espèces du sous-étage, celle-ci ayant des exigences différenciées les unes des autres (Hedwall et al., 2021). Cependant, la litière n'est pas le seul facteur influençant la composition du sous-bois en forêt boréale.

Un principe de mosaïque génétique a été mis en évidence dans différentes études. Il s'agit d'un principe selon lequel la variation intraspécifique crée des parcelles aux fonctions écosystémiques variables, en ce qui concerne par exemple la décomposition, la production primaire, le taux de minéralisation de l'azote (Whitham et al., 2006; Madritch et al., 2009). Cela appuie l'importance de la diversité génétique et de ses effets sur les processus écosystémiques.

L'effet du génotype peut aussi agir au niveau de traits phénotypiques racinaires, un effet largement documenté par diverses études. En effet, il a été démontré que les traits racinaires tels que le diamètre des racines ou encore l'abondance des extrémités racinaires varient significativement d'un individu à l'autre, soulignant l'importance de la diversité génétique dans la structuration de l'architecture racinaire (Hajek et al., 2013; Bui et al., 2015). De plus, il est important de considérer que ces effets sont spécifiques aux espèces, ce qui montre que la réponse phénotypique des racines est étroitement liée aux dynamiques génétiques propres à chaque espèce (Weemstra et al., 2020; Guo et al., 2024). D'autres traits phénotypiques, comme la croissance des arbres, l'efficacité hydraulique et l'anatomie du bois, ont révélé des variations intraspécifiques significatives, ce qui a des implications importantes pour la sélection des arbres mieux adaptées aux conditions environnementales spécifiques (Clair et al., 2010; Schreiber et al., 2011).

1.2.5.2 Impact du génotype sur la communauté microbienne

Les communautés microbiennes associées aux arbres sont aussi influencées par le biais des métabolites et de la concentration des éléments dans les différents compartiments (Cordovez et al., 2019; Veach et al., 2019). Au niveau du sol, l'impact du génotype sur la communauté microbienne a été étudié dans différentes conditions, qu'il s'agisse de conditions contrôlées dans des serres, de conditions naturelles dans des peuplements

forestiers, ou encore entre les deux dans des plantations, mais aussi dans différentes niches telles que la rhizosphère ou l'endosphère racinaire. Au niveau de la rhizosphère, des études menées en serre sur *P. balsamifera* et *P. deltoïdes* ont mis en évidence que le génotype influence la composition de la communauté microbienne via les propriétés physico-chimiques du sol (Bonito et al., 2019; Rheault et al., 2020). Une étude réalisée sur les champignons ECM associés à *P. angustiflora* dans une plantation a aussi démontré une différence au niveau de la communauté ECM, mais aussi au niveau des phyla fongiques dominants entre les génotypes (Lamit et al., 2016). Cette étude avance l'idée que la variation au niveau de la communauté fongique observée entre les génotypes d'arbres pourrait avoir une origine génétique et être liée avec les communautés de pathogènes fongiques foliaires; par le biais d'un seul gène qui affecte plusieurs traits phénotypiques différents (pleiotropie) ou de plusieurs gènes différents, mais liés non aléatoirement (déséquilibre de liaison). En utilisant le rapport de la biomasse champignons/bactéries (C:B), il a été mis en évidence que les bactéries et les champignons présents dans la rhizosphère de *P. deltoïdes* et leurs contributions sont influencés par le génotype de l'arbre et l'environnement du sol (Karliński et al., 2020). De plus, la composition chimique des exsudats racinaires, qui est en partie déterminée par le génotype, peut moduler la composition et l'abondance des communautés microbiennes dans la rhizosphère. Des études ont montré que différentes lignées de plantes peuvent excréter des métabolites spécifiques qui favorisent la prolifération de certaines espèces microbiennes tout en inhibant d'autres (Bulgarelli et al., 2013). La structure physique des racines, influencée par le génotype, peut également affecter le microbiome en créant des niches micro-environnementales favorables à certaines communautés microbiennes (Badri et Vivanco, 2009). Cependant, cette étude ne s'est pas intéressée aux mécanismes internes à ces différenciations.

1.2.6 Les outils actuels de génomique

Les techniques d'isolement et de culture des micro-organismes permettent de dénombrer seulement 1 à 10% du microbiome du sol, cette faible proportion de micro-organismes cultivables étant due à leurs besoins parfois inconnus et leurs dépendances à d'autres organismes (Nannipieri et al., 2003). Ces techniques laborieuses et peu représentatives ont laissé la place aux techniques du type « omique » telles que la métagénomique. La métagénomique est définie comme un séquençage 'aléatoire' de l'ADN collecté dans l'environnement (Thomas et al., 2012; Brag et Tyson., 2014). La technique du métabarcoding environnemental permet de réaliser un séquençage à haut débit sur une région spécifique utilisée pour l'identification taxonomique d'un groupe d'organismes, que ce soit chez les champignons, les bactéries ou d'autres groupes taxonomiques d'intérêt. Les séquences issues du métabarcoding, c'est-à-dire les variants de séquence d'amplicon (ASVs), dans notre cas, seront ensuite identifiées en comparant ces séquences à celles d'une banque de référence (Callahan et al., 2017).

1.2.7 Les indices de diversité

Les indices de diversité sont des outils quantitatifs utilisés pour mesurer la biodiversité au sein d'une communauté ou d'un écosystème (Morris et al., 2014). Dans le cas de notre étude, la diversité alpha (α) ou diversité locale a été calculée pour les communautés végétales du sous-bois ainsi que les communautés microbiennes. Différents indices ont été mesurés, tels que :

- La richesse spécifique qui indique le nombre d'espèces présentes dans une communauté sans considérer l'abondance relative de chacune d'elles.

- L'indice de Shannon qui prend en compte à la fois la richesse spécifique (le nombre total d'espèces) et l'équitabilité (la répartition des individus entre ces espèces).
- L'indice de Pielou, ou équitabilité de Pielou qui est une mesure de l'équitabilité dans une communauté, c'est-à-dire de la façon dont les individus sont répartis entre les différentes espèces.

1.3 Hypothèses et objectif de l'étude

1.3.1 Objectif de l'étude

Ce travail de recherche a pour objectif de déterminer l'influence du génotype du peuplier faux-tremble sur la chimie de ses feuilles, la communauté végétale de son sous-bois ainsi que sur la chimie et le microbiome du sol sur lequel il se développe. Un sous-objectif est de mettre en contexte les effets du génotype sur ces différents groupes de variables dans une analyse globale intégrant les interactions entre ces groupes ainsi que différents facteurs environnementaux.

1.3.2 Hypothèses de l'étude

Nous avons formulé trois hypothèses :

- La première hypothèse est qu'il existe une différence en termes de composition chimique des feuilles, de composition de la strate de sous-bois et de propriétés physico-chimiques du sol (organique et minéral) environnant les différents génotypes du peuplier faux-tremble.

- La deuxième hypothèse est que le microbiome du sol organique et minéral du peuplier faux-tremble varie également entre les géotypes.
- La troisième hypothèse est que le géotype agit directement sur la chimie des feuilles et indirectement sur l'ensemble des autres compartiments, tels que le sous-bois, le sol et le microbiome.

CHAPITRE II

MICROBIOME ASSOCIATED WITH MULTI-CLONAL STANDS OF TREMBLING ASPEN

Ce chapitre a été rédigé sous forme d'article scientifique en anglais afin de le soumettre à la revue *Frontiers in Microbiology*.

Océane Fogliani¹, Christine Martineau², Yves Bergeron¹, Mélissande Nagati², Patrick Gagné², David Paré², Mebarek Lamara^{1*}

¹ Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445, boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, Canada, J9X 5E4.

² Natural Resources Canada, Laurentian Forestry Centre, 1055 Rue du Peps, Québec, QC G1V 4C7, Canada.

* Corresponding author

2.1 Abstract

Trembling aspen (*Populus tremuloïdes* L.) is a fast-growing species and widely distributed species of boreal forests having the ability to reproduce easily by suckering, a phenomenon by which genetically identical individuals appear clonally. This phenomenon can lead to the creation of areas of trees of the same genotype. This project aimed at determining how the trembling aspen genotype influences the chemical composition of leaves and soil as well as the composition and diversity of surrounding undergrowth and of soil microbial communities. Leaf and soil samples from 10 aspen clones forming discrete patches in a natural forest stand located at the Lac Duparquet teaching and research forest were collected and analysed for their chemical composition (leaves and soil) and microbial taxonomic composition (soil). An inventory of the undergrowth was also carried out. The results showed a variation in the chemical composition of leaves and soil among genotypes, particularly for minerals such as manganese (Mn), magnesium (Mg), calcium (Ca) and nitrogen (N). The diversity and composition of plant communities (undergrowth) and microbial communities (bacteria and fungi of the organic and mineral soil) were also significantly affected by the genotype. The relative abundance of a higher number of bacterial genera (among the 20 most abundant) than fungal genera differed between genotypes, and the effect on fungal genera was only detected in the organic soil. A global path analysis integrating the various ecosystem components measured (i.e. soil and leaf chemistry, understory composition and microbiome) revealed a direct influence of trembling aspen genotype on soil chemical composition and on organic soil bacterial community. However, the influence of the genotype on the understory plant community and on the fungal (in both soil layers) and bacterial (in the mineral soil) communities is indirect. This study provides new information on the effect of intraspecific genetic variability on different ecosystem variables, including the understory, an aspect that has been little explored to date in the scientific literature.

Key words: Soil microbiome, trembling aspen, understory vegetation, soil physico-chemical properties, intraspecific variation.

2.2 Résumé

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes* L.) est l'espèce à croissance rapide la plus largement répandue dans la forêt boréale mixte de l'Est canadien. Cette espèce a la capacité de se reproduire facilement par drageonnement, phénomène par lequel des individus génétiquement identiques apparaissent de manière clonale. Ce phénomène peut conduire à la création de zones d'arbres de même génotype. Les objectifs de ce projet sont de déterminer l'influence du génotype sur la composition chimique des feuilles et du sol ainsi que sur la composition et la diversité des communautés microbiennes de celui-ci et sur le sous-bois environnant. Des échantillons de feuilles et de sol de 10 clones de peupliers faux-trembles situés à la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet ont été récoltés pour ensuite être analysés en termes de composition chimique (feuilles et sols) et microbienne (sols). Un inventaire du sous-bois environnant a aussi été réalisé. Les résultats montrent une variation au niveau de la composition chimique des feuilles et du sol entre les génotypes ; en particulier au niveau des minéraux comme le manganèse (Mn), le magnésium (Mg), le calcium (Ca) ou encore l'azote (N). En ce qui concerne les communautés, végétale d'une part et microbienne d'autre part, leur diversité et leur composition étaient aussi significativement impactées par le génotype. En effet, pour ce qui est des communautés microbiennes, l'abondance relative de la majorité des genres bactériens (parmi les 20 plus abondants) différait entre les génotypes dans les couches de sol organique et minéral. L'effet du génotype sur les communautés fongiques était moins important, surtout dans le sol minéral. Une analyse de piste globale intégrant les différentes composantes de l'écosystème ayant été mesurées (i.e. chimie du sol et des feuilles, composition du sous-bois et du microbiome) a révélé une influence directe du génotype du peuplier faux-tremble sur la composition chimique du sol et sur la communauté bactérienne du sol organique. Cependant, l'influence du génotype sur la communauté végétale du sous-étage et sur les communautés fongiques (dans les deux

couches du sol) et bactériennes (dans le sol minéral) est indirecte. Cette étude apporte de nouvelles informations sur l'effet que peut avoir la variabilité génétique intraspécifique d'une espèce sur différentes variables de l'écosystème.

Mots clés : Microbiome du sol, peuplier faux-tremble, sous-bois, propriétés physico-chimiques du sol, variation intraspécifique.

2.3 Introduction

Southern boreal forests are made of mixed forest stands in which trembling aspen (*Populus tremuloïdes*) is one of the most abundant species. Trembling aspen is a key species in boreal forest. It contributes to biodiversity by providing essential habitats for many species, such as cavity-nesting bird communities (Cadieux et al., 2023). Additionally, it contributes to the end cycling of soil nutrients by replacing, through its litter, a significant proportion of soil nutrients (González et al., 2020). Thanks to its rapid regeneration, trembling aspen is one of the first species, along with paper birch (*Betula papyrifera*), to colonize and dominate the boreal mixedwood forest canopy after a major disturbance, such as fire or logging (Bergeron, 2000). This species has a number of characteristics that makes it an excellent model to study intraspecific variations, both at the genetic level, as it is one of the most genetically diverse plant species on the record, and in terms of plant/micro-organism interactions (Lin et al., 2018). Trembling aspen also has the capacity to reproduce vegetatively through suckering, which leads to the formation of areas dominated by a single genotype with ramets that vary in number (Whitham et al., 2003). Suckering leads to a reduction in the clonal diversity of poplar populations (Bengtsson, 2003; Namroud et al., 2005, 2006; Tinschert et al., 2020).

Genotype is a fundamental factor in the structuration of biodiversity and ecological processes (Vellend et al., 2005; Hughes et al., 2008). While studying the impact of tree species on their environment has been the focus of numerous previous studies, it has been shown more recently that intraspecific variations could also influence the surrounding environment of trees, and in turn the communities associated to them, through effects on primary production, plant inputs (including root tissues and exudates), litter decomposition, and nitrogen mineralization (Whitham et al., 2006; Crutsinger et al., 2008; Genung et al., 2012; Schweitzer et al., 2018). In fact, the study of DesRoches et al. (2018) showed that ecological effects of intraspecific variation can

be similar or even stronger than those of interspecific variation, mainly due to indirect responses induced by trophic cascades. The principle of genetic mosaic, refers to the concept where different areas within a single species' habitat develop distinct genetic variations, leading to spatial patches with unique ecosystem functions. These patches, each influenced by the genetic differences within the species, contribute to the overall diversity and complexity of the ecosystem. This idea has been highlighted by research showing that intraspecific variation (variation within a species) can create areas with specific ecological roles and functions (Madritch et al., 2009).

Links between the host genotype and the chemistry of its leaves have been demonstrated for species of the *Populus* genus (Osier et Lindroth, 2001; Bodenhausen et al., 2014). Such links were also found with the surrounding soil, the associated microbial communities and the understory plant communities (Iason et al., 2005; Schweitzer et al., 2011; Lamit et al., 2016; Perez-Iquierdo et al., 2017, 2019). The genetic identity of individual plants also affects the organization of biological communities and their ecological interactions (Whitham et al., 2012; Lamit et al., 2015). Additionally, ecosystem processes such as decomposition and nutrient cycling are influenced by these genetic variations (Schweitzer et al., 2004). This highlights the importance of genetic diversity and its effects on ecosystem processes, as microorganisms play key roles in multiple soil functions such as biogeochemical cycling of nutrients, tree productivity, water and mineral nutrition, and resistance to pathogens and drought (Smith et Read, 2010; Tedersoo et al., 2014; Högberg et al., 2021). This is especially true in boreal forest, where nitrogen is a major limiting factor to tree growth (Maynard et al., 2014). At the soil level, micro-organisms interact with plants, which may be a species of the canopy and/or those of the understory community (i.e. woody shrubs, grass, and herbs), which harbors most of the plant diversity in forest ecosystems (Gilliam, 2007; Barbier et al., 2008). All of these elements (litter quality, understory vegetation and soil microbial communities) are essential components of

forest ecosystems that can be affected by the host genotype and interact with each other. Tree genetics can therefore play an important role in ecosystem function and dynamics.

In this study, we worked in a mapped and genotyped hectare of trembling aspen where clone identity was shown to influence leaf spring phenology, growth response to climatic variables and insect epidemics, and long-term growth rate (Drobyshev et al., 2019). We focused on understanding the impact of the poplar genotype on leaf chemistry, understory plant communities, soil chemistry, and soil microbial communities. The results of this study will provide new knowledge on the effect of intraspecific genetic identity on the tree environment.

2.4 Material and methods

2.4.1 Study site

Study site is located in the Lake Duparquet Research and Teaching Forest (FERLD), a forest area of 8045 hectares in the northwest of Abitibi, Quebec (79°10 W, 48°300 N). The FERLD is dominated on clay soils by mixed boreal forest composed of different species, such as trembling aspen (*Populus tremuloïdes*), balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*) or white cedar (*Thuja occidentalis*) depending on the successional stage (Bergeron, 2000). An area of one hectare in size of the FERLD is dominated by a trembling aspen population originating from a fire that occurred in 1923. This controlled area is part of a larger-scale silviculture project, called the SAFE (Sylviculture et Aménagement Forestiers Écosystémique) (Brais et al., 2004). Genotyping of every trembling aspen was carried out using 7 nuclear microsatellites

and led to the identification of 17 clones (Drobyshev et al., 2019). Ten clones were selected for this study (Fig. 2.1).

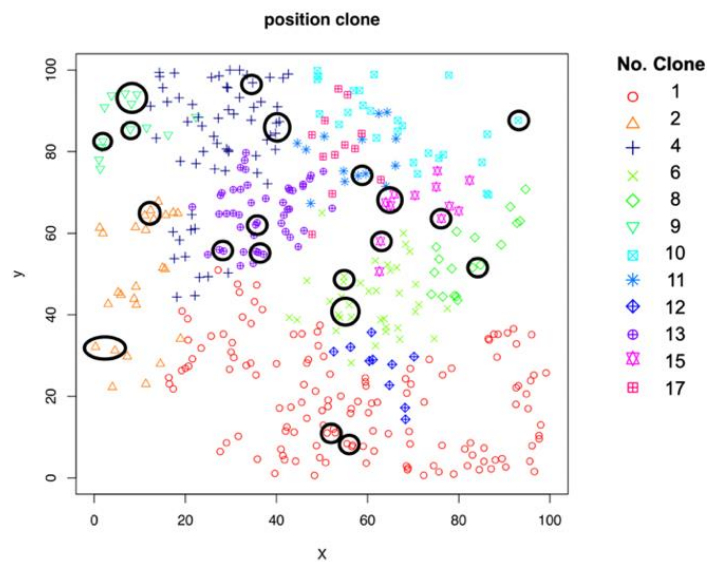


Figure 2.1 Map of trembling aspen clones in the studied 1-ha stand. Selected individuals are indicated by black circles (Drobyshev et al., 2019).

2.4.2 Sampling methodology and sample preparation

2.4.2.1 Foliar sampling

A total of 30 trees from 10 clones (3 trees/clone) were sampled. Leaves from the top third of the crown of each tree were collected using a shotgun. The leaves sampled were dried in an oven for at least 24 hours at 60 °C and ground to 0.5 mm (Carter et Gregorich, 2007) prior to further analyses.

2.4.2.2 Inventory of the understory plant community

Five individual trees per clone were selected for the inventory of the understory, resulting in a total of 50 individuals, some of them being different from those from which the leaves were sampled. The selection was made by considering clones with many spatially grouped individuals. Within each clone, five individuals with the greatest possible distance from individuals of neighboring clones were selected. For that reason, some of the selected individuals were different from those used for the foliar sampling. Three replicates of a 1 m² quadrat were established around each individual at a distance of 2 m from the tree. The understory plant community in the quadrat was inventoried in the summer of 2022 by assessing the cover of each species (%) and the percentage of soil covered by litter; the total cover exceeds 100% due to species overlapping.

2.4.2.3 Soil sampling

Soil samples were collected in the center of each quadrat (3 quadrats per individual) established previously for the understory plant community (5 individual/genotype). At each sampling location, litter was first removed, and then the organic soil layer (approximately 5 cm depth) and mineral soil (10 cm depth) were collected separately. The soil samples of the 3 quadrats from each individual tree and depth were mixed to make a composite sample. The utensils were cleaned with 90% alcohol before and between each individual in order to reduce cross contamination. All samples were kept on ice in a sterile bag and transported the same day to the laboratory for further processing. Each composite sample was passed through a 6 mm sieve for the organic layer and 2 mm sieve for the mineral soil layer. A 15 mL tube was filled with homogenized soil and stored at -80 °C for molecular analyses. The remaining soil was dried at 30 °C in an oven for 48 hours for organic soil and 24 hours for mineral soil (Gauthray-Guyénet et al., 2021). Dried soil samples were sent to the soil laboratory of the Laurentian Forestry Centre of the Canadian Forest Service for physico-chemical analyses.

2.4.3 Physico-chemical analysis

Foliar total carbon and nitrogen concentrations were measured by dry combustion using a Leco TruMac (Leco Corp., St-Joseph, MI, USA). Major and minor nutrients (P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, Al, Fe, Mn, B, Sr, Na) were analyzed by inductively coupled plasma (ICP) using an optical emission spectrometer (Optima 7300 DV, PerkinElmer, Waltham, MA, USA) after ashing at 500°C for 2 hours and recovery in 1M HCl following Kalra (1997).

Soil pH was measured both in CaCl₂ and demineralized water solutions with a glass electrode and a pH meter (Orion 2 Star) (Carter et Gregorich 2007). Phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), magnesium (Mg), manganese (Mn), aluminum (Al), iron (Fe), and sodium (Na) were extracted with a Mehlich III extraction (Carter and Gregorich 2007) and analyzed by inductively coupled plasma (ICP) using an optical emission spectrometer (Optima 7300 DV, PerkinElmer, Waltham, MA, USA). The effective cation exchange capacity (CEC) was computed as the sum of exchangeable base cations (K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na). Total carbon (TC), total nitrogen (TN) concentrations were measured by dry combustion using a Leco TruMac CNS analyzer (Leco Corp., St-Joseph, MI, USA) after grinding the samples to 0.5 mm.

2.4.4 DNA extraction and sequencing

DNA was extracted from 250 mg of soil using the DNeasy PowerSoil Pro kit (Qiagen, United States) following the manufacturer's protocol. One negative control by groups of 20 DNA extraction samples was processed and sequenced following the same conditions. A total of 100 DNA extracts (95 soil DNA extracts and 5 negative controls) were shipped to the Centre d'expertise et de services Génome Québec

(Montréal, Canada) for metabarcoding library preparation and sequencing of prokaryotic and fungal communities. Primers used for PCR amplification were the primers 515F-Y/926R (515F-Y: GTGYCAGCMGCCGCGGTAA, 926R: CCGYCAATTYMTTTRAGTTT) targeting the V4-V5 region of the 16S ribosomal DNA for the prokaryotic community (Parada et al., 2016; Edge et al., 2020) and primers ITS9F/ITS4R (ITS9F: GAACGCAGCRAAIIGYGA, ITS4R: TCCTCCGCTTATTGATATGC) targeting the ITS2 region of ribosomal DNA of fungi (White et al., 1990; Menkis et al., 2014). Sequencing was conducted on an Illumina MiSeq platform using a PE300 kit (Illumina).

2.5 Data analyses

2.5.1 Bioinformatic analyses

We obtained 12,867,679 raw reads for both the ITS and the 16S sequences from the MiSeq platform. Bioinformatic analyses for each sequence dataset obtained from soil DNA extracts were performed using QIIME2 V. 2020.8 (Bolyen et al., 2019) within the Q2Pipe bioinformatic pipeline (<https://github.com/NRCan/Q2Pipe>). Briefly, sequencing reads were truncated at their 5' and 3' ends based on 1) the length of the primer (16S) or specific primer sequence (ITS) and 2) per base sequence quality score. The QIIME2 plugin DADA2 (Callahan et al., 2016) was selected as the denoising method, which allowed for filtering, dereplication, merging paired-end reads, and chimera identification. This resulted in inferences of amplicon sequence variants (ASVs). The least abundant ASVs were filtered if their frequency was less than 5% of the mean ASV frequency. A naive Bayes trained SILVA classifier was generated from the corrected and amended SILVA SSU database V.138-99 (Quast et al., 2013). Taxonomic assignment of 16S and ITS sequences was then performed, using the

QIIME2 plugin feature-classifier classify-sklearn, which is a machine-learning-based classification method that requires trained classifiers. For the 16S rRNA gene, ASVs assigned to Eukaryota, mitochondria, chloroplast, as well as ASVs unassigned at the kingdom level were filtered out. For the fungal ITS2 region, taxonomic assignment followed the same process but using UNITE v8.3 dynamic fungal database (Kõljalg et al., 2013), whereas taxonomic filtering was performed to keep only Fungi. ASV tables of the fungal ITS region were further analysed with FUNGuild (Nguyen et al., 2016) to infer the ecological guilds of fungi based on their taxonomy. The data have been rarefied: 47,866 sequences for the ITS and 17,496 sequences for the 16S rRNA gene.

2.5.2 Statistical analysis

Effects of the *P. tremuloides* genotype on different response variables (leaf chemistry, understory plant communities, soil chemistry, and microbial communities) were assessed. All statistical analyses were performed using the R software, version 4.2.2 (R Core Development Team, 2021) and the graphic representations using R packages *ggplot2* version 3.4.1 and *ordiplot* (Wickham, 2016). In all tests, differences were deemed statistically significant when $P < 0.05$.

Principal component analyses (PCA) were performed using the *prcomp* function of the R package *stats* (Chamber et al., 1992) to explore the variation in both leaves and soil (organic and mineral) physico-chemical properties and to visually observe potential clustering by genotype. Prior to this analysis, the physico-chemical concentration data were standardised to ensure comparability, as the measurements were in different units.

To investigate and explore the patterns of variation in the understory plant community, a Principal Coordinate Analysis (PCoA) was conducted using the *cmdscale* function from the basic R package *stats*. The analysis was based on a Bray-Curtis dissimilarity

matrix calculated with 9999 permutations using the *vegdist* function of the *vegan* R package. The principal coordinate calculation was based on the square root of dissimilarity values, providing a solution that entirely relies on Euclidean distance (Borcard et al., 2018).

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis based on Bray–Curtis dissimilarities with 9999 permutations was performed to visualize microbial community compositional differences among samples. (*metaMDS* function in the *vegan* package). A total of 4 distinct NMDS were performed for the bacterial and fungal communities of the organic soil layer and the mineral soil, respectively. Taxonomic profiles of the 20 most abundant genera were created for bacterial and fungal community and for both soil layers.

Statistical significance between genotypes, in terms of composition, was assessed by PERMANOVA using the *adonis2* function from the *vegan* R-package (version 2.6-2) due to data not meeting linearity, normality, or homoscedasticity assumptions. The analysis used Bray-Curtis dissimilarities with 9999 permutations to evaluate differences in both leaves and soil physico-chemical properties (organic and mineral), understory plant community as well as bacterial and fungal communities also across the two soil layers.

In terms of diversity, the understory plant community and microbial community (bacteria and fungi) in each layer between the different genotypes was analyzed. We used specific richness and alpha diversity indices, such as Shannon and Pielou indices for microbial communities and Shannon and Simpson for understory plant communities, calculated with the “diversity” function from the *vegan* package (Oksanen et al., 2022).

Effect of genotypes on each individual chemical property and understory plant community was also assessed. We used a one-way ANOVA with the function *aov*

(basic *stats* R package) to test if all the assumptions, including linearity, normality (function *shapiro.test*), homoscedasticity (function *leveneTest* of the *car* package), were met. Diagnostic graphs were used to validate these assumptions. If any of the assumptions was not met, the Kruskal-Wallis test was applied using the *kruskal.test* function from the basic R package *stats*. When the ANOVA was significant, the Tukey's post-hoc multiple comparison test was performed with the function *emmeans* in the *emmeans* R package, version 1.8.3 (Lenth, 2022) to identify significant differences between genotypes. Similarly, when the Kruskal-Wallis test was significant, a post-hoc test was conducted using the *pairwise.t.test* function with *Bonferroni* correction, from the R package *stats*. The same approach was applied to all univariate analyses for the assessment of the genotype effect on alpha diversity indices index (plant and microbial communities) and the relative abundance of every microbial genera (fungi and bacteria).

Path analysis

We used structural equation models (SEM) with *lavaan* R-package (Rosseel et al., 2017) to test the direct and indirect correlation of the genotype with each compartment analysed (leaf chemistry, understory plant communities, soil chemistry, microbial communities). Different set of variables were used to represent each of the compartments. For the understory communities, soil chemistry, and microbial communities, we used the first and second axis of their respective multivariate analyses (i.e., PCoA for the understory plant community, PCA for soil chemical properties and the NMDS for the soil microbiome as input variables in the SEM, as the first two axes capture the main patterns of our data. For the leaf chemistry, average values for each individual property had to be included in the SEM because the number of replicates for these analyses was not the same as for the other compartments (3 replicates against 5 for the other analyses).

Based on literature, we chose 3 path analysis models (Fig. 2.2), each of which was applied to the 4 types of microbial community: fungi in the organic layer, fungi in the mineral layer, bacteria in the organic layer, and bacteria in the mineral layer.

A- Model 1, based on leaves:

In the first model was based on several hypotheses, the first one being that the genotype has a direct impact on nitrogen, carbon, and phosphorus concentrations of trembling aspen leaves (Madritch et al., 2009). The nutrients in the leaves would then have an impact on the composition of the soil chemistry and pH through litter decomposition, and in turn on the understory (Wherry, 1927). Finally, these changes in soil physico-chemical properties and understory would have an impact on the composition of the soil microbial communities (Cox et al., 2010, Maynard et al., 2014, Leff et al., 2015).

B- Model 2, based on soil:

The second model was based on the hypothesis that genotype influences soil composition directly through its root system (Lindroth et Hwang, 1996, Madritch et al., 2009). The assumptions derived from the soil are the same as in model 1.

C- Model 3:

In the third model, genotype influences each compartment directly: the leaf nutrients, soil chemistry, understory, and soil microbial composition (Korkama et al., 2006; Leski et al., 2010; Lamit et al., 2016). The assumptions derived from leaves and soil are the same used in model 1.

In each model, we added the percentage of conifers and the topography from FERLD's permanent hectare monitoring program. The percentage of conifers was calculated considering living trees with a minimum diameter of 5 cm on the entire hectare. The topography was determined using a ZIPLEVEL® PRO-2000 high-precision altimeter

at each post positioned every 10 meters throughout the hectare. By interpolation, it was possible to associate a topography value with each individual of interest by considering its geographical position in the hectare. The best model was selected on the basis of goodness-of-fit indices such as the Chi-squared p-value ($P > 0.05$), Comparative Fit Index (CFI) and Tucker-Lewis Index (TLI) (as close as possible to 1 for both).

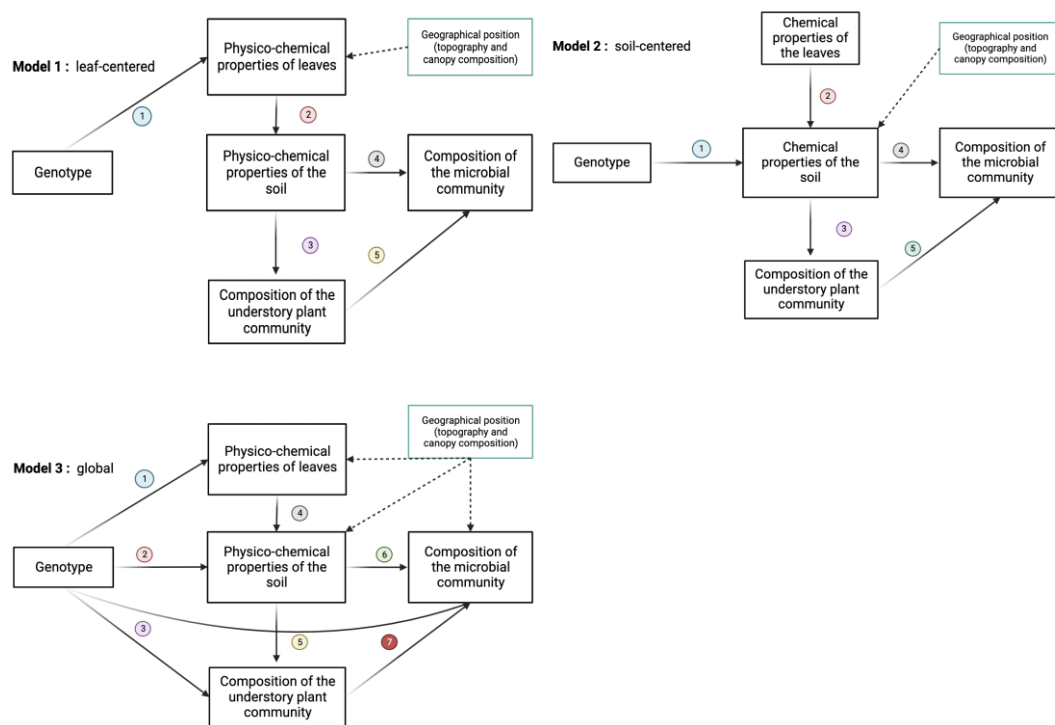


Figure 2.2 Schematic diagram of the different path analysis models.

2.6. Results

2.6.1 Effect of genotype on each compartment

A significant effect of the genotype on the various compartments (i.e. chemical composition of leaves and soil, understory plant communities, bacterial and fungal communities) was detected. Results of PERMANOVA are summarized in Table 1.

Table 1 Statistical results of PERMANOVA on Bray-Curtis dissimilarities showing the effect of genotype on each compartment.

| Compartments | P-value | R² | F | Df |
|--|----------------|----------------------|----------|-----------|
| Leaf chemical composition | 0.001 | 0.66 | 4.34 | 9 |
| Organic soil composition | 0.001 | 0.40 | 3.48 | 9 |
| Mineral soil composition | 0.001 | 0.49 | 15.88 | 9 |
| Understory plant community | 0.0001 | 0.21 | 4.27 | 9 |
| Bacterial composition in the organic layer | 0.001 | 0.40 | 2.79 | 9 |
| Bacterial composition in the mineral layer | 0.001 | 0.49 | 4.19 | 9 |
| Fungal composition in the organic layer | 0.001 | 0.30 | 1.76 | 9 |
| Fungal composition in the mineral layer | 0.001 | 0.26 | 1.58 | 9 |

2.6.1.1 Effect of genotype on the leaf chemical composition

Leaf samples were grouped by genotype in a PCA based on their chemical composition (Fig. 2.3), and the genotype effect was found significant by PERMANOVA ($R^2 = 0.66$, $P = 0.001$), with genotypes C1 and C10 harboring the most distinct properties. When analyzed individually, a significant effect of the genotype was detected for most of the leaf chemical elements. This was the case for the main elements, such as carbon (ANOVA, F-value = 4.388, $P < 0.001$), nitrogen (ANOVA, F-value = 9.797, $P < 0.0001$), and phosphorus (ANOVA, F-value = 5.147, $P < 0.001$), as well as macronutrients like potassium (ANOVA, F-value = 2.417, $P < 0.05$), calcium (ANOVA, F-value = 7.309, $P < 0.0001$), magnesium (ANOVA, F-value = 15.82, $P < 0.0001$) and other micronutrients (Table S1).

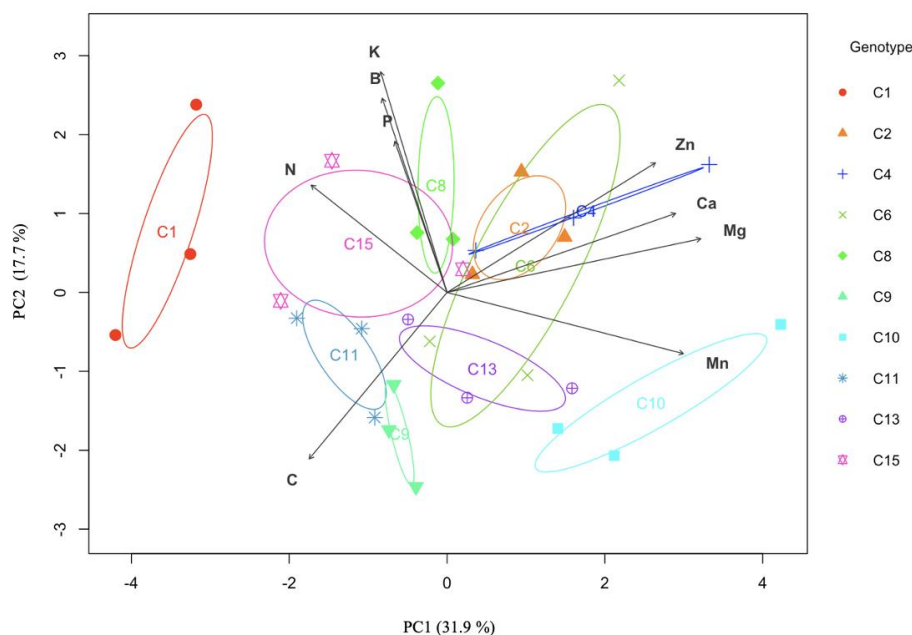


Figure 2.3 Principal components analysis (PCA) of the chemical properties of the leaves from trees of different genotypes (in color). The ellipse provides a graphical representation of the data dispersion for each genotype. Arrows represent the correlation between leaf chemical properties and ordination axes ($P < 0.05$).

2.6.1.2 Effect of the genotype on the understory plant diversity and composition

Thirty-two plant species were identified (5 woody and 27 herbaceous species) during the inventory of the understory community. Two of them were only identified at the genus level (Table S2). A significant effect of genotype on the plant community composition was detected (PERMANOVA, $R^2 = 0.21$, $P = 0.0001$), although grouping of samples in the ordination (Fig. 2.4) was not as clear as for the chemical properties of the leaves. When analyzed individually, a significant effect of the genotype was detected for 15 species of the understory plant community with the top 5 most impacted being *Dryopteris spinulosa* (Mueller) Watt.; *Mitella nuda* L.; *Pyrola elliptica* Nutt.; *Maianthemum canadense* Desf.; *Acer spicatum* Lam. (Table S3).

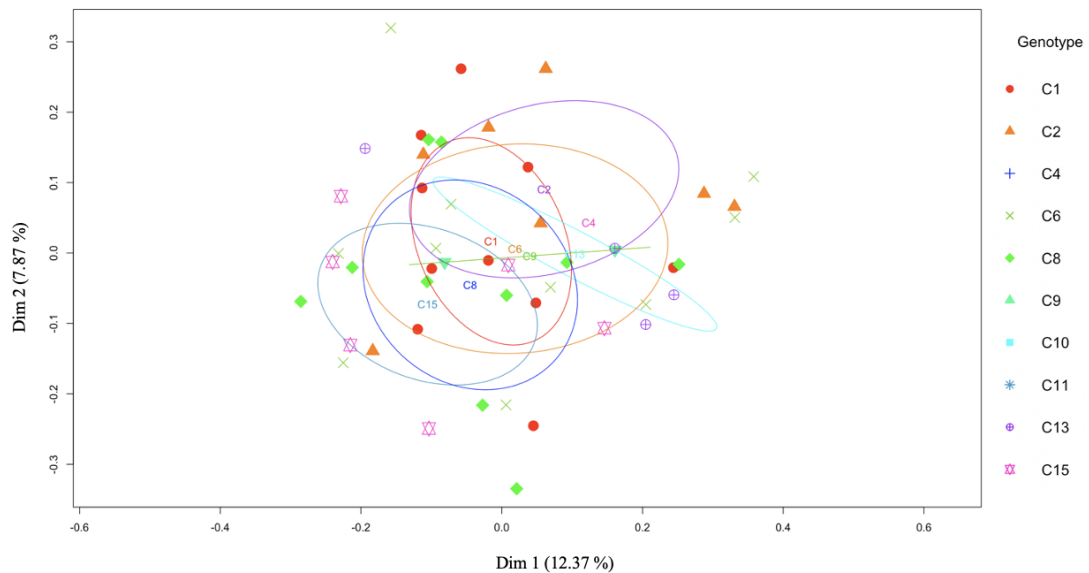


Figure 2.4 Principal Coordinates Analysis (PCoA) of the understory plant community of different genotypes (in color). The ellipse provides a graphical representation of the data dispersion for each clone.

In terms of alpha diversity, the genotype had a significant effect on specific richness (Kruskal-Wallis, chi-squared = 32.799, $P < 0.001$), Shannon's index (Kruskal-Wallis, chi-squared = 30.327, $P < 0.001$) and Simpson's index (Kruskal-Wallis, chi-squared = 34.285, $P < 0.0001$) (Fig. 2.5) of underground plants. Of note, alpha diversity indices had higher values near genotypes C6 and C10 and lower near genotypes C2 and C4.

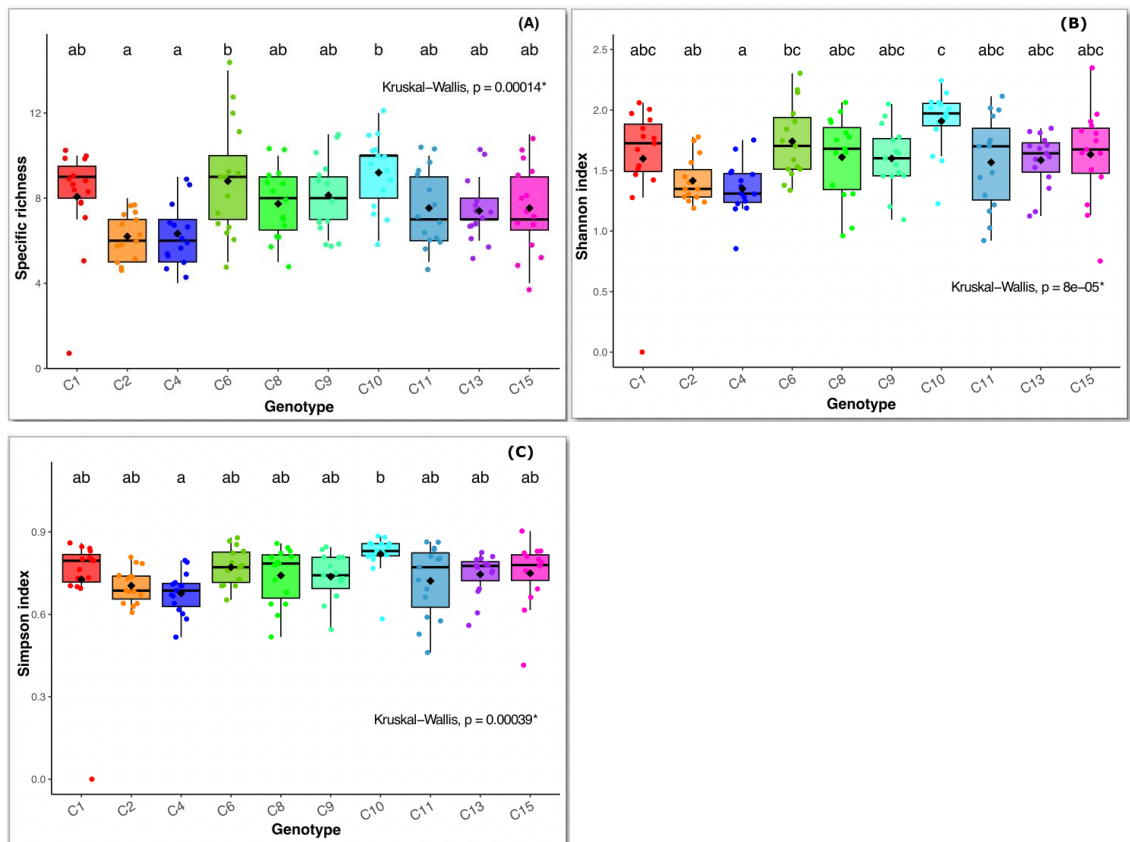


Figure 2.5 Alpha diversity of the understory plant community in quadrat located near different trembling aspen genotypes: (A) Specific richness, (B) Shannon index, (C) Simpson index.

2.6.1.3 Correlation between genotype and soil chemical composition

A significant effect of the genotype on the soil chemical composition was detected in both the organic layer (PERMANOVA, $R^2 = 0.43$, $P = 0.001$) and the mineral soil (PERMANOVA, $R^2 = 0.78$, $P = 0.001$) (Fig. 2.6), with the C1 and C9 genotypes leading to the most distinct soil properties in both layers. When analyzed individually, most of the chemical elements of the organic layer and the mineral soil were significantly affected by the genotype. The genotype effect was only significant for carbon in the mineral soil (Kruskal-Wallis, chi-squared = 18.27, $P < 0.05$) and nitrogen in the organic layer (ANOVA, F-value = 3.28, $P = 0.004$), while phosphorus was significant in both (organic: ANOVA, F value = 2.40, $P = 0.003$, mineral: ANOVA, F-value = 6.75, $P < 0.0001$). The effect of genotype was significant for all macronutrients in both the organic layer and the mineral soil: potassium (organic : ANOVA, F-value = 4.08, $P < 0.0001$, mineral : Kruskal-Wallis, chi-squared = 16.95, $P < 0.0001$), calcium (organic : ANOVA, F-value = 4.32, $P < 0.0001$, mineral : Kruskal-Wallis, chi-squared = 38.35, $P < 0.0001$), magnesium (organic : ANOVA, F-value = 9.06, $P < 0.0001$, mineral : Kruskal-Wallis, chi-squared = 35.53, $P < 0.0001$). A significant effect of genotype on pH (organic: ANOVA, F-value = 5.60, $P < 0.0001$, mineral: ANOVA, F-value = 9.69, $P < 0.0001$) and cation exchange capacity (CEC) (organic: ANOVA, F-value = 5.61, $P < 0.0001$, mineral ANOVA, F-value = 9.68, $P < 0.0001$) were also observed. Genotype effect on micronutrients concentrations varied according to the soil layers (list of elements, Table S4).

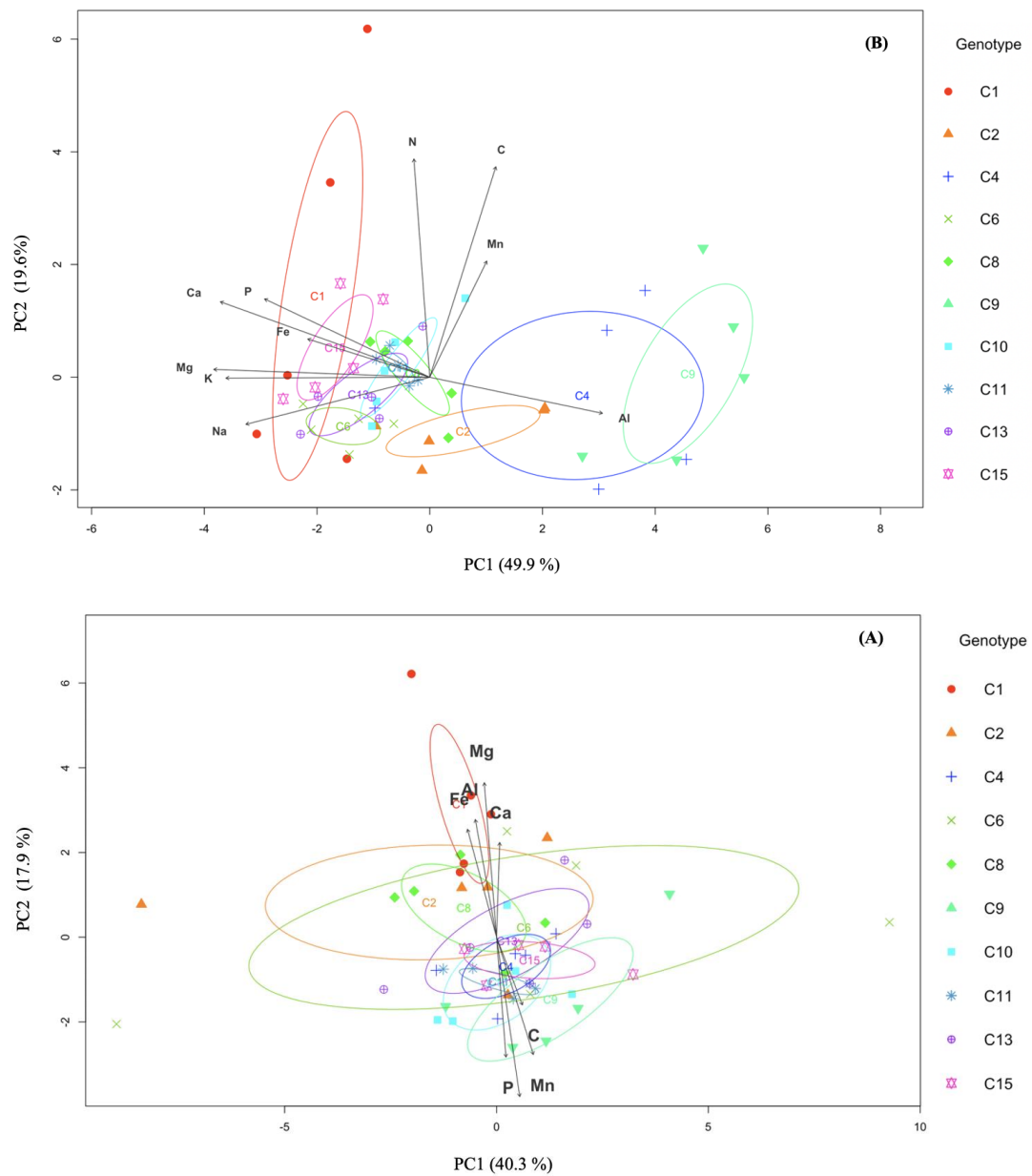


Figure 2.6 Principal components analysis (PCA) of the soil physico-chemical properties in the organic (A) and mineral (B) layer for the different genotypes (in color). The ellipse provides a graphical representation of the data dispersion for each clone. Arrows represent the correlation between soil chemical properties and ordination axes ($P < 0.05$).

2.6.1.4 Effect of genotype on microbial community composition and diversity

A total number of 17,496 bacterial ASVs assigned to 36 phyla and 432 genera were detected across all soil samples. When considering the diversity and composition of the microbiota, the effect of genotype was different according to the soil type (organic *vs* mineral) and the group of organisms (bacteria *vs* fungi). Bacterial community composition was significantly impacted by the genotype in both the organic layer (PERMANOVA, $R^2 = 0.40$, $P = 0.001$) and mineral soil (PERMANOVA, $R^2 = 0.49$, $P = 0.001$) (Fig. 2.7). While genotypes C1 and C9 had the most distinct bacterial communities in both the organic and mineral soil layers, genotype C13 and C15 were relatively close. Several soil chemical properties were significantly correlated to the bacterial community composition (Fig. 2.7).

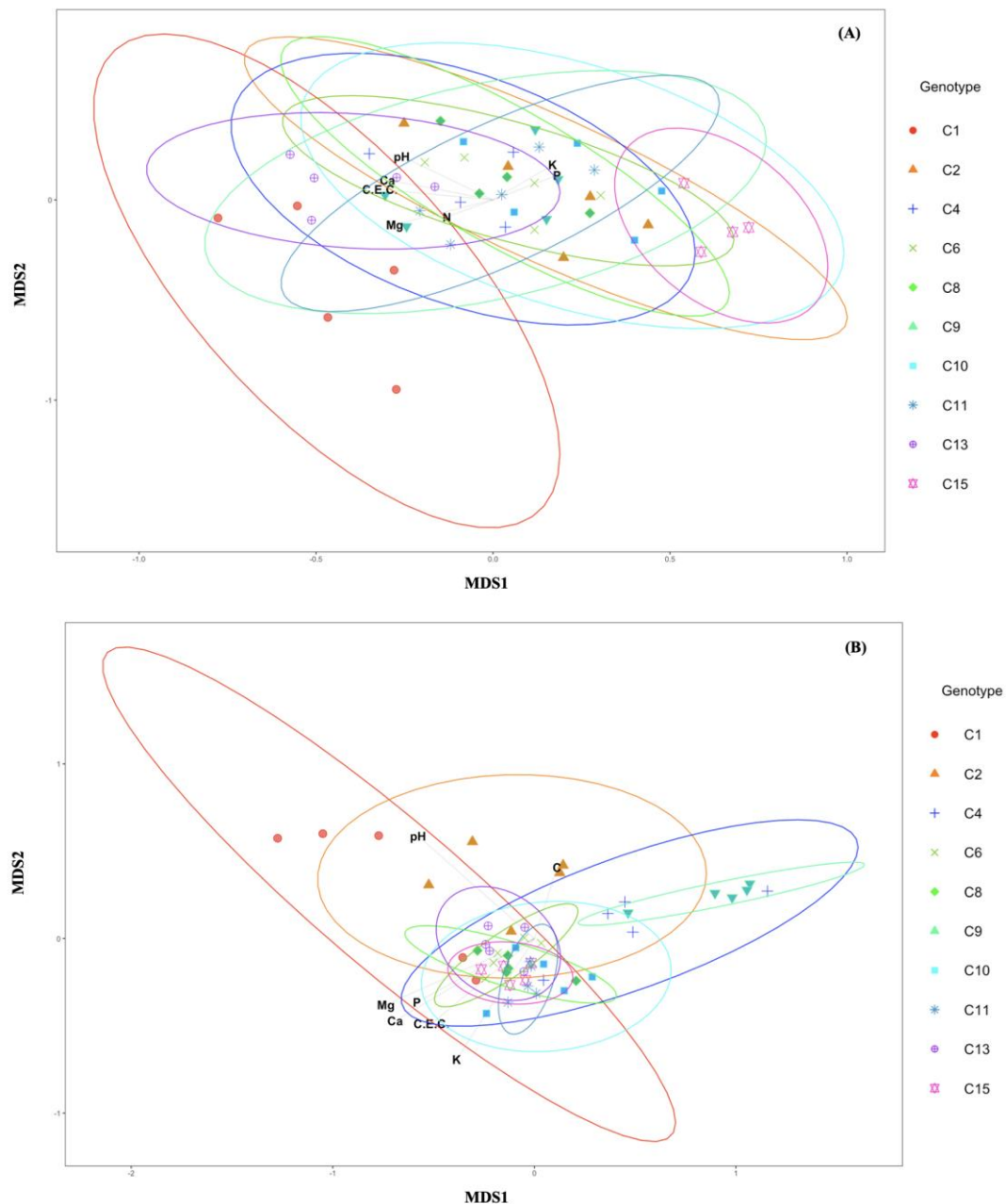


Figure 2.7 Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity of bacterial ASVs in the organic (A) and mineral (B) soil from the different genotypes (in color). Arrows were added a posteriori and represent the correlation between soil chemical properties and ordination axes ($P < 0.05$).

Relative abundances of individual taxa varied depending on the soil type (organic vs mineral) and the genotype. The relative abundance of the most abundant bacterial genera (relative abundance > 1%) as a function of the genotype is shown in Fig. 2.8. Taxonomic profiling of the bacterial communities showed a considerable heterogeneity at the genus level between soil layers. Moreover, the number of genera was high, and their respective relative abundance was low. The relative abundance of 16 bacterial genera was significantly impacted by the genotype in both the organic layer and mineral soil. Of note, the genera *Bradyrhizobium* was among the most abundant in both soil layers and its relative abundance varied according to the genotype.

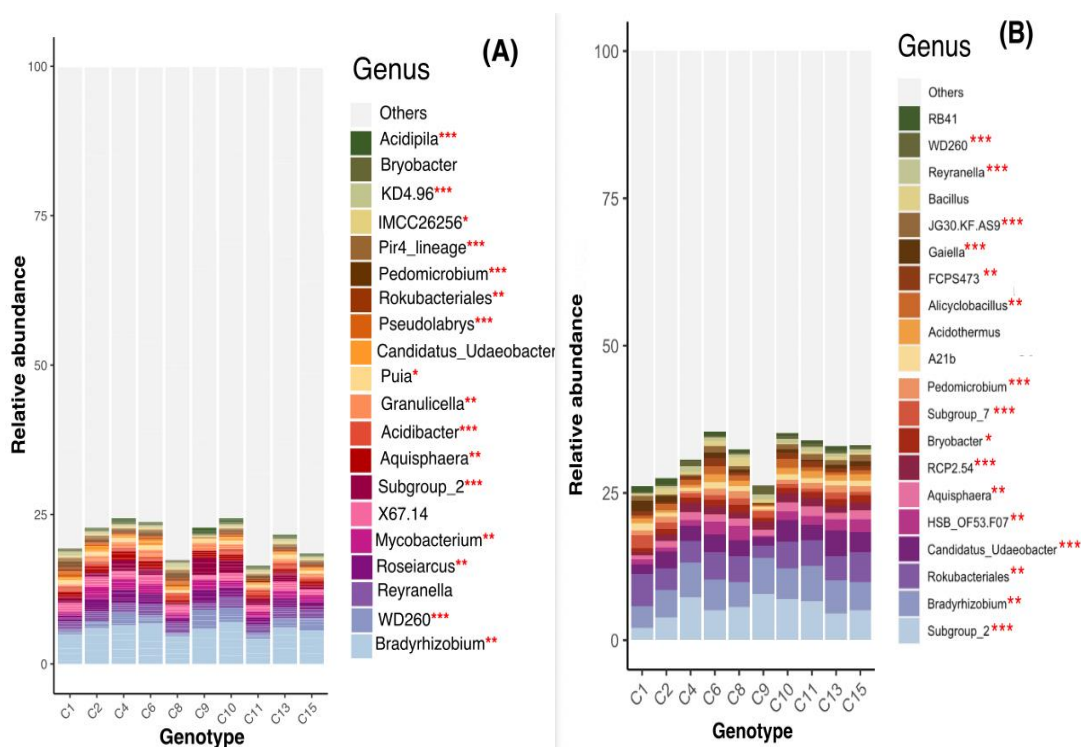


Figure 2.8 Taxonomic profiles at the genus level (relative abundance > 1%) for the bacterial community in the organic (A) and mineral layer (B). The red stars represent genera that are significantly different between genotypes, determined using ANOVA test. The significance of the values is * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$.

In the organic soil layer, genotype had a significant effect on specific bacterial richness only (Kruskal-Wallis chi-squared = 17.831, $P = 0.037$) (Fig. 2.9.), while the Shannon and Pielou indices were not significantly affected. Alpha diversity of the mineral bacterial community was more affected by the genotype, with significant effects detected for the specific richness (ANOVA, F-value = 3.63, $P = 0.002$) (Fig.2.9.), Shannon's index (Kruskal-Wallis, chi-squared = 24.43, $P = 0.003$) and Pielou's index (Kruskal-Wallis, chi-squared = 24.43, $P = 0.003$).

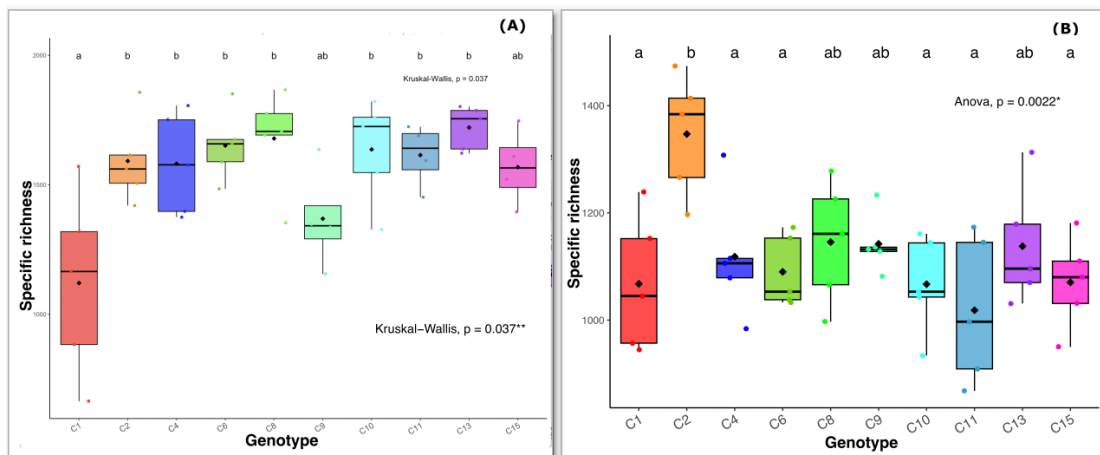


Figure 2.9 Effect of genotype on bacterial specific richness of the organic (A) and mineral (B) soil

The number of fungal ASVs in the soil was 47,866 distributed between 6 phyla and 61 genera representing different proportions depending on the soil type and the genotype. Fungal community composition was also significantly influenced by the genotype in both soil types (organic: PERMANOVA, $R^2 = 0.30$, $P = 0.001$, mineral: PERMANOVA, $R^2 = 0.26$, $P = 0.001$) (Fig. 2.10).

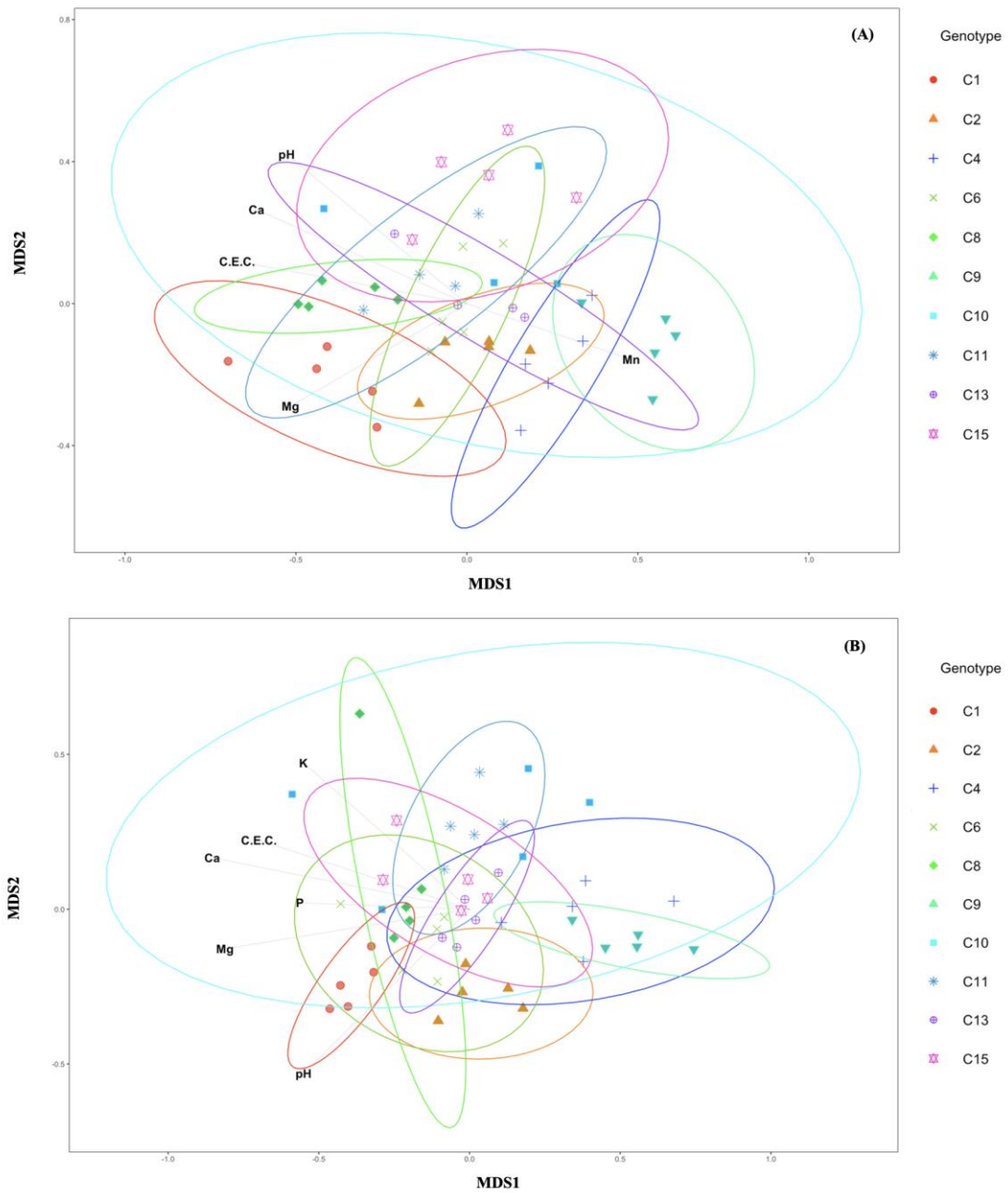


Figure 2.10 Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity of fungal ASVs in the organic (A) and mineral soil (B) from the different genotypes (in color). Arrow was added a posteriori and represent the correlation between soil chemical properties and ordination axes ($P < 0.05$).

Taxonomic profiling of fungal community revealed less heterogeneity between soil layers than observed for bacteria (Fig. 2.12). The relative abundance of some genera, such as *Piloderma*, was higher in the organic soil whereas *Leohumicola* was higher in the mineral soil. The organic soil had more genera (11 genera) significantly influenced by the genotype compared to the mineral soil (4 genera).

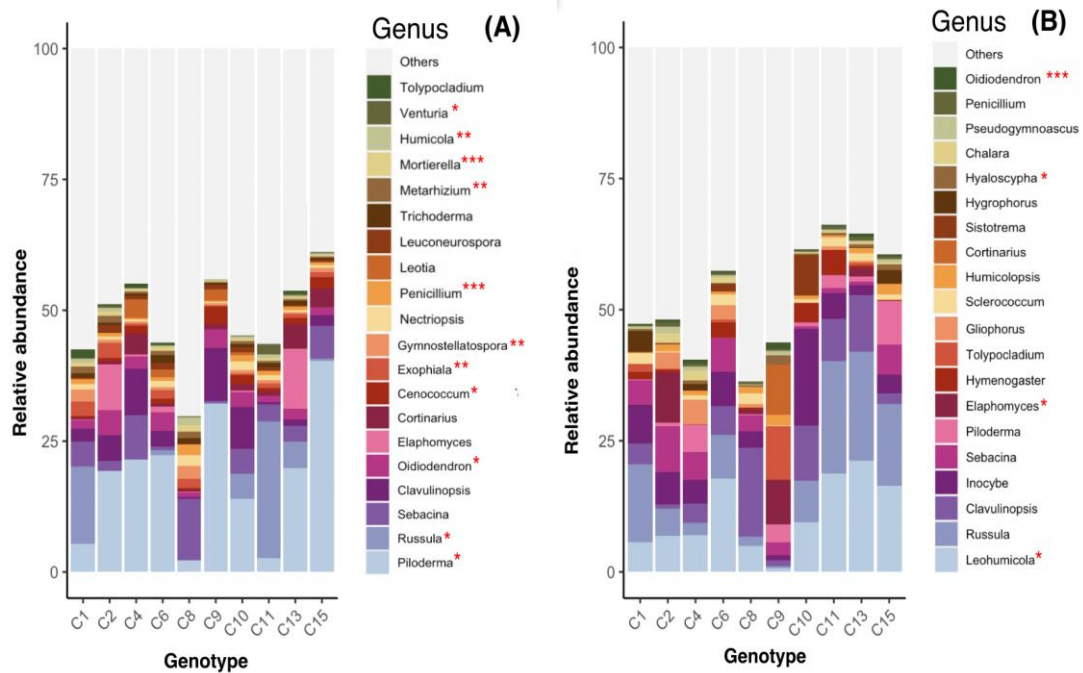


Figure 2.11 Taxonomic profile of relative abundance at the genus level (relative abundance > 1 %) for the fungi community in the organic (A) and mineral layer (B). The red stars represent genera that are significantly different between genotypes, determined using an ANOVA test. The significance of the values are * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$.

The fungal community trophic mode within the soil primarily consisted of ectomycorrhiza, followed by saprotrophs and pathogens. The difference between genotype was significant for the relative abundance of pathogens in the organic layer and both pathogens and saprotrophs in the mineral layer (Fig. 2.12).

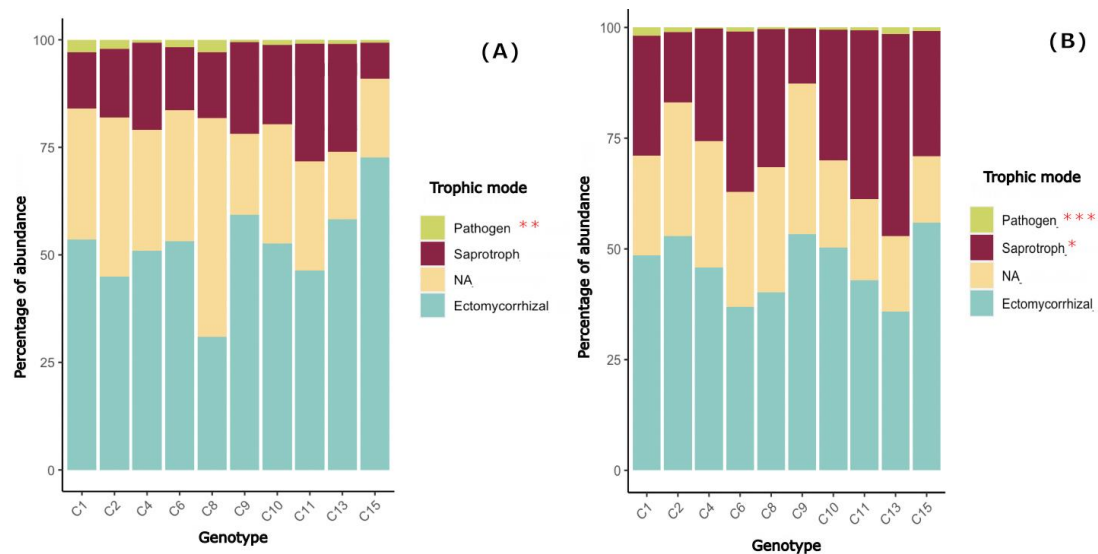


Figure 2.12 Percentages of trophic mode abundance between genotypes for the fungi community in the organic (A) and mineral layer (B). The red stars represent genera that are significantly different between genotypes, determined using an ANOVA test. The significance of the values are * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$.

In terms of alpha diversity, the impact of the genotype was less important than for bacteria with only specific richness being significantly affected for both organic (ANOVA, F-value = 4.695, $P = 0.00032$) and mineral soil (ANOVA, F-value = 2.42, $P = 0.027$) (Fig. 2.13).

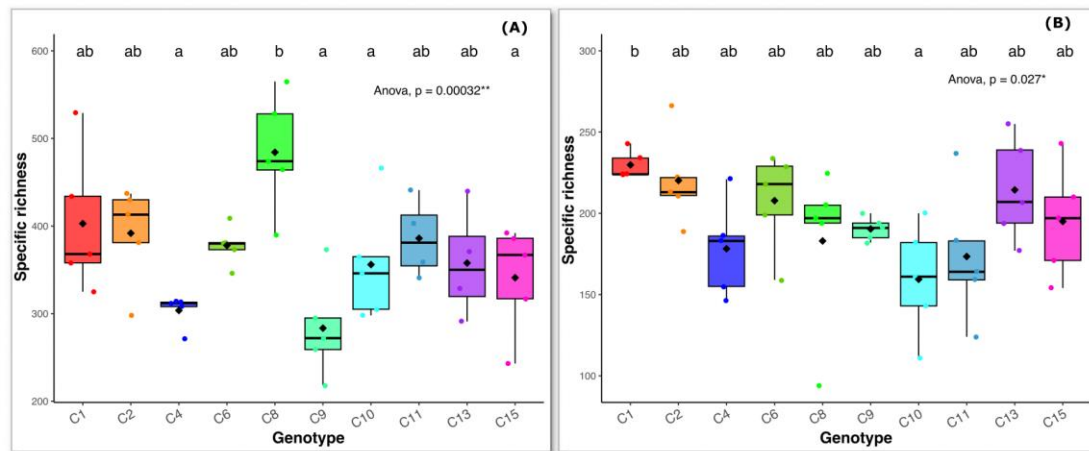


Figure 2.13 Impact of genotypes on specific richness of the organic (A) and mineral fungal community (B).

2.6.2 Path analysis

The global model had the best data fit and was the most significant (model 3, Fig. 3). The p-value of Fischer's test was between 0.351 and 0.446, the CFI was between 0.987 and 0.999, the TLI was between 0.973 and 0.997 (Table 1). Model 1 did not show significant correlations, while model 2 showed significant correlations at a threshold of 0.05 (Table S4). For all models, canopy composition and topography were not selected in the best statistical model, therefore they are not represented in the following graphs.

Table 2 Statistical results of the Chi-square test p-value, the Comparative Fit Index (CFI) and Tucker-Lewis Index (TLI) of the global model for each compartment.

| Compartment | P-value (Chi-square) | CFI | TLI |
|------------------|----------------------|-------|-------|
| Organic bacteria | 0.431 | 0.997 | 0.993 |
| Mineral bacteria | 0.450 | 0.999 | 0.999 |
| Organic fungi | 0.316 | 0.973 | 0.955 |
| Mineral fungi | 0.351 | 0.987 | 0.973 |

To begin with bacteria in the organic soil layer (Fig. 2.14), the genotype was significantly correlated with the second axis of the bacterial community NMDS (axis 2: 0.025) and the first axis of soil chemical composition PCA (axis 1: 0.540). Total leaf phosphorus (P) and carbon (C) were significantly correlated with the first axis of the soil chemical composition PCA (axis 1: -0.893, axis 2: 1.096). Both axes of the soil chemical composition PCA were correlated with the first axis (axis 1: 0.064, axis 2: -0.071) of the bacterial community NMDS, as well as the first axis (axis 1: 0.050, axis 2: -0.041) and second axis (axis 1: 0.009, axis 2: 0.005) of the understory plant community PCoA. The soil pH was correlated with each axis of the bacterial community NMDS (axis 1: -0.170, axis 2: 0.127) and the second axis of the understory plant community PCoA (axis 2: 0.044).

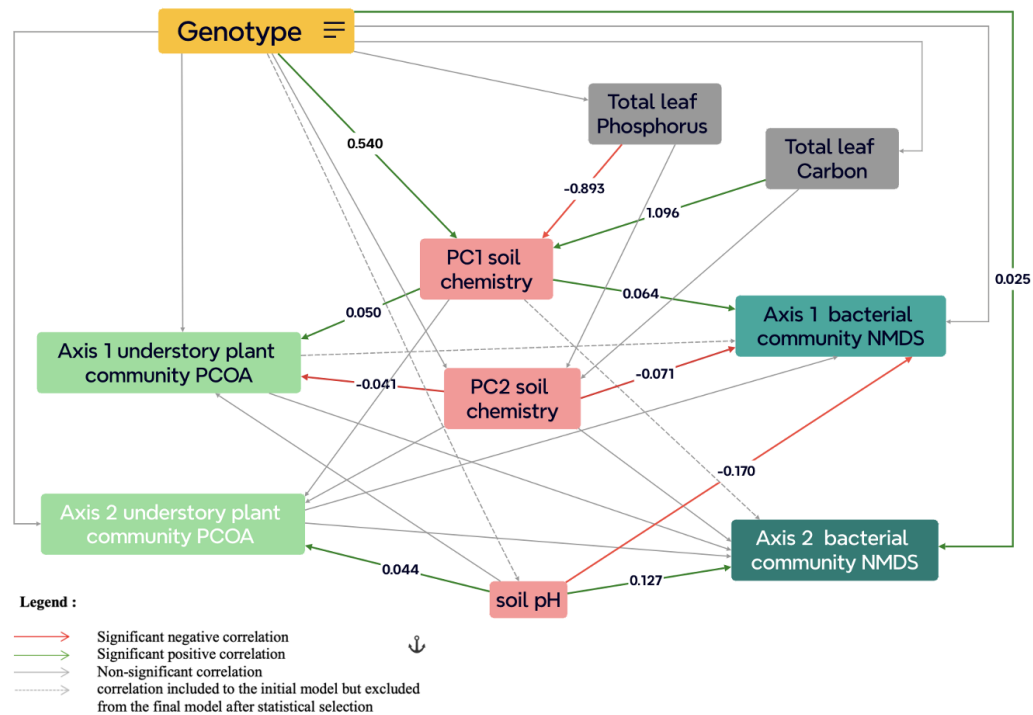


Figure 2.14 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for organic bacterial communities. Significant interactions are represented by 2 types of arrows (green arrows: positive interaction, red arrows: negative interaction).

For the bacterial community of the mineral soil (Fig. 2.15), the genotype was significantly correlated with the first axis of soil chemical composition PCA (axis 1: 0.480). PCA soil axes were significantly correlated to the first understory plant community axis (axis 1: 0.041, axis 2: -0.037) and on the first axis (axis 1: 0.133, axis 2: -0.049) and second axis (axis 1: 0.086, axis 2: 0.031) of the bacterial community NMDS. Finally, the soil pH showed a significant correlation with both axes of the understory plant community (axis 1: 0.058, axis 2: 0.068). The soil pH was also correlated with the second axis of the NMDS bacterial community (axis 2: 0.200).

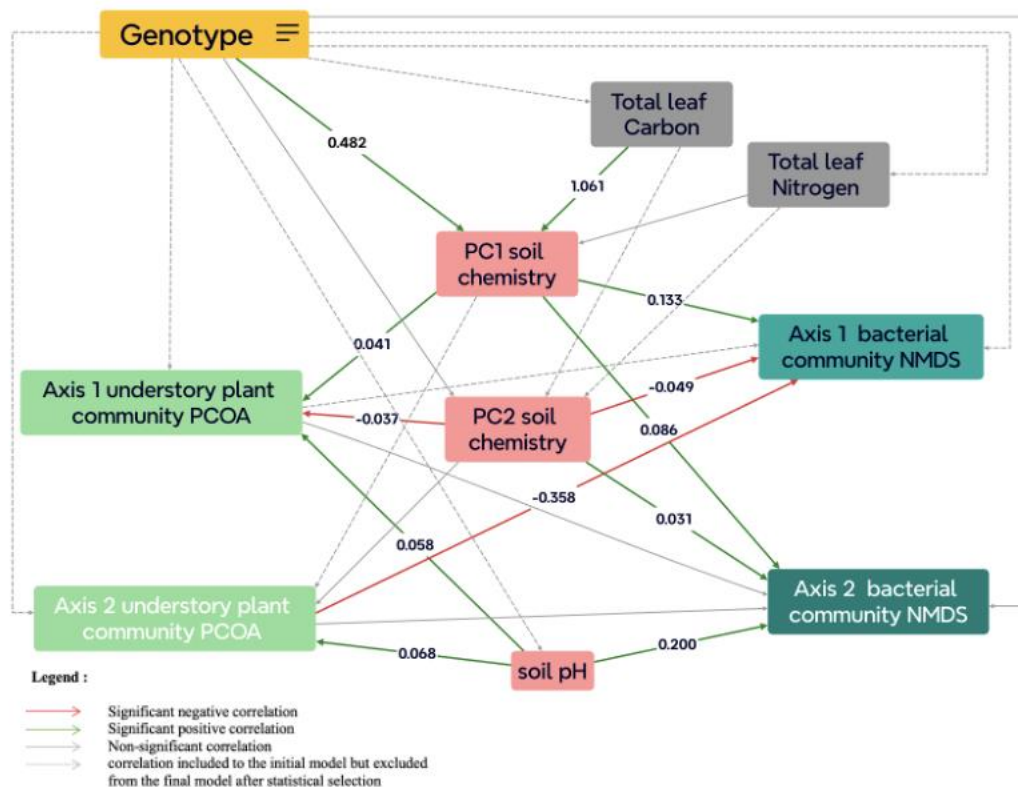


Figure 2.15 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for mineral bacterial communities. Significant interactions are represented by 2 types of arrows (green arrows: positive interaction, red arrows: negative interaction).

In the analysis of the organic fungal compartment (Fig. 2.16), the genotype was again significantly correlated with the first axis of the soil PCA (axis 1: 0.571). The total leaf phosphorus (P) and carbon (C) were also significantly correlated with the first axis of the soil PCA (P: 1.240, C: -0.944). The first and second axis of the soil PCA were correlated to the first axis of the understory plant community PCoA (axis 1: 0.050, PC2 : - 0.037) and the first axis of the fungal community NMDS (axis 1: 0.060, axis 2: - 0.053). Both axes of the understory plant community PCoA was significantly correlated with the second axis of fungal community NMDS (axis 1: -0.372, axis 2: -

0.418). In contrast, the soil pH was significantly correlated with the second axis of the understory plant community PCoA (axis 2: 0.045) and with both axes of the fungal community NMDS (axis 1: -0.111, axis 2: 0.056).

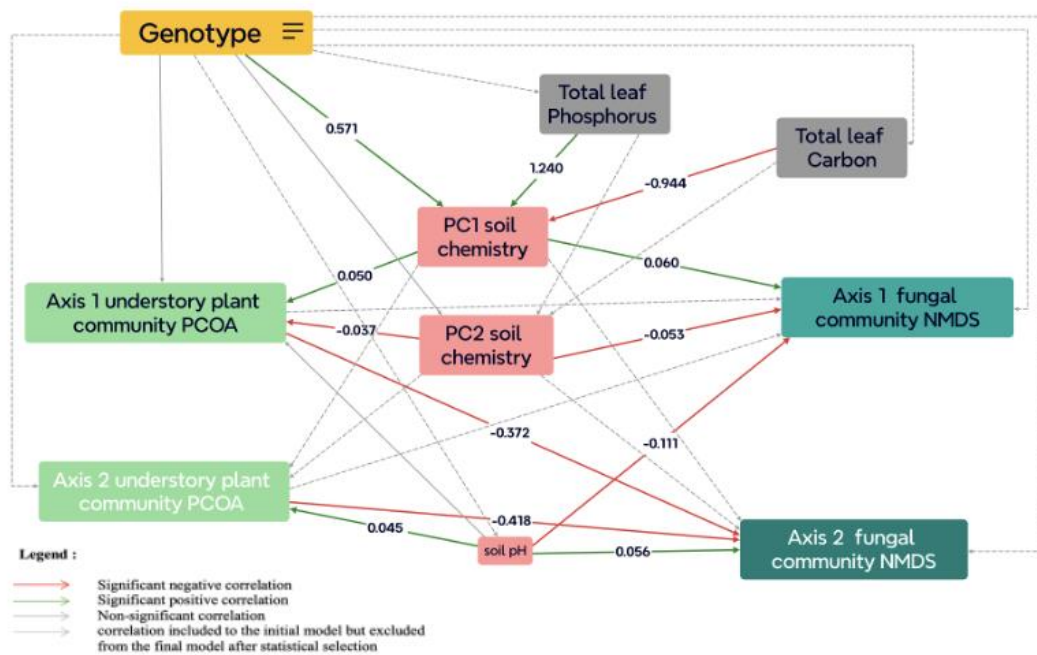


Figure 2.16 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for organic fungal community. Significant interactions are represented by 2 types of arrows (green arrows: positive interaction, red arrows: negative interaction).

For the fungal community of the mineral soil (Fig. 2.17), the genotype was correlated with the second axis of the fungal community NMDS (axis 2: -0.028) and the first axis of the soil chemical PCA (0.511). The total leaf carbon (C) was also correlated with the first axis of the soil chemical PCA (axis 1: 0.866). The first axis of the soil chemical PCA was only correlated with the first axis of the understory plant community PCoA (axe 1: 0.041) and the first axis of the fungal community NMDS (axis 1: 0.103). The

second axis of the soil chemical PCA only impacted the first axis of the understory plant community PCoA (axis 1: -0.037) and the first axis of the understory plant community (axis 1: -0.037). The soil pH was correlated with both axes of the understory plant community PCoA (axis 1: 0.058, axis 2: 0.045) and of the fungal community NMDS (axis 1: -0.094, axis 2: -0.125).

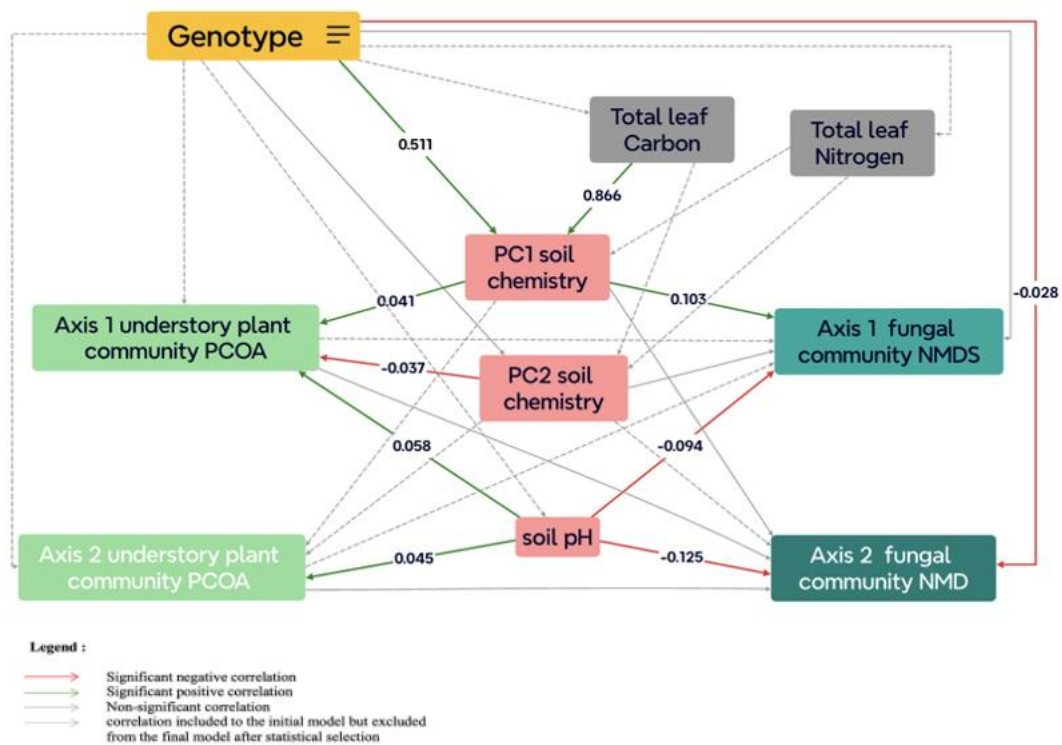


Figure 2.17 Direct acyclic interaction diagram of the path analysis model for mineral fungal community. Significant interactions are represented by 2 types of arrows (green arrows: positive interaction, red arrows: negative interaction).

2.7 Discussion

This study explored the effects of intraspecific genetic diversity on various components of the forest ecosystem under natural conditions in a unique experimental site characterized by the presence of discrete areas of various genotypes of *P. tremuloïdes* showing distinct characteristics, including leaf spring phenology and long-term growth rate (Drobyshev et al., 2019). Correspondingly, our results showed significant differences among these genotypes in terms of understory plant community, leaf and soil chemistry, and soil microbial diversity and composition when the analysis was performed separately for each compartment. However, a path analysis integrating the various compartments suggested that the genotype is influencing some compartments more than others and that its effect is not always direct. The path analysis also highlighted the complexity of the interactions between the various compartments of the ecosystem and the importance of considering multiple layers (i.e. understory plants, organic soil layer, mineral soils) and types of variables (i.e. biotic and abiotic properties) to better assess the impact of tree genetic diversity on forest ecosystems, as different layers and variables respond differently, as discussed in the following sections.

First of all, natural spatial clustering of individuals by clone raises questions of spatial autocorrelation. In fact, the difference between genotypes could have more to do with geographical position than intraspecific variation. To best account for structure, we used environmental parameters such as canopy composition (i.e. percentage of conifers) and topography (i.e. depth) in the path analysis model, but they were not retained in our best model. This indicates that the variation does indeed appear to be genotype related even if we include spatial variable.

Effect on leaf chemistry

In terms of leaf chemistry, our findings indicated significant differences in the overall chemical composition between genotypes for all elements except iron. However, the influence of genotype was more pronounced for manganese, magnesium, nitrogen, calcium and phosphorus. This corroborates the results of a previous study on another poplar species (*P. angustifolia*), which found that the percentages of N and P in leaves varied between genotypes, supporting the idea that genetic variation within a single species can generate spatial patches with specific ecosystem functions (Madritch et al., 2009). Numerous studies showed that mineral nutrients, such as Mn, Mg and Ca, have a major role in plant energy metabolism, photosynthesis, and membrane transport of plants (Berg et al., 2013; Yu et al., 2021). The primary source of these nutrients is the decomposition of litter (Zhou et al., 2021). Litter decomposition, i.e. the availability of mineral resources, influences biochemical cycles and therefore the efficiency of decomposer organisms (Keiluweit et al., 2015).

Surprisingly, despite the clear genotype effect on the leaf chemical composition detected by PERMANOVA and by the comparison of individual properties, no significant correlation between the genotype and the leaf chemical properties was detected in the path analysis. It is important to consider, however, that the integration of leaves chemical composition into the path analysis showed some limitations. First, the individuals selected during leaf sampling were not exactly the same as for the understory inventory and the soil sampling. Moreover, the number of replicates was also different, forcing us to average out values. This could be the reason why the genotype effect on leaf chemistry was not detected using this approach. Nevertheless, we did, however, find a direct link in the path analysis between the leaf phosphorus (P) and nitrogen (N) content and the soil chemistry in both soil layers for P and in the mineral layer only for N, further highlighting the important role of litter in forest

ecosystems through its impact on soil nutrient cycling and availability (Prescott, 2010; Hobbie, 2015; Mueller et al., 2015).

Effect on understory plant communities

The link between genotype and the composition of the understory plant community was also assessed in our study. Although, the difference in composition was less pronounced than for other components of the ecosystems, such as the chemical composition of leaves, our results showed that genetic differences within the same tree species seems to have an influence on the diversity of the understory plant community. Moreover, the five most impacted species (Table S3) have ecological commonalities, such as their preference for moist, shaded forest habitats with soils rich in organic matter (Johnson et Smith, 2010), indicating that the tree phenology and the soil humidity, which were not included in our analysis, could also be factors to consider when trying to elucidate how the genotype is affecting its environment. Our results highlight differences in nitrogen concentration both in leaf tissues and in soil layers among genotypes. Specimens that accumulate more nitrogen in their leaves can enrich the surrounding soil with this nutrient through the decomposition of their litter (Prescott et al., 2010). This enrichment can promote the transition from communities dominated by dwarf shrubs (Ericaceae family) to those dominated by graminoids (Hedwall et Brunet., 2016; Hedwall et al., 2019). Concurrently, local variations in soil nitrogen availability may favor species that are better adapted to absorb this nutrient, leading to changes in the understory composition.

Interestingly, the path analysis indicated that the genotype is influencing the understory community composition indirectly, through its effect on soil properties of the organic soil layer and mineral soil, rather than directly. Edaphic factors, such as chemical properties of the soil, including pH, are known to influence understory plant communities, as shown in various studies (Hart et Chen., 2007; Perring et al., 2024). In fact, soil nutrients and pH shape the composition and diversity of understory species,

which have different growth requirements (Hedwall et al., 2021). Here, the correlation between the soil pH and at least one of the understory plant community compositions PCoA axis was significant in all path analyses, highlighting the importance of this parameter for understory plants. The composition and diversity of plant communities are complex and multifactorial.

Effect on soil physico-chemical properties

Soil physico-chemical properties showed the same general trend than other compartments, with both significant effects of genotype on chemical composition and on individual properties detected. In both soil layers, some of the elements that were significantly impacted were the same as in the leaves, including Ca, Mg, and N. Other studies have reported similar findings for soil elements such as carbon and nitrogen associated with various genotypes of *P. angustifolia* and *P. tremuloïdes* (Lindroth et Hwang, 1996; Madritch et al., 2009). The soil pH also differed between genotypes, which could impact directly or indirectly the other soil properties, notably Al and P concentrations, as well as other components of the ecosystem, such as the understory plant and microbial communities, which are known to be strongly influenced by the pH.

Path analysis revealed a direct link between the genotype and the soil properties, which appeared to play a central role in connecting the genotype to the understory community composition, as indicated above, but also to the microbial community composition. While the chemical composition of the litter is one of the factors that could explain the strong impact of the genotype on the soil properties, other factors, such as litter abundance, or the abundance, structure, and composition of the root system, could also be involved and would be interesting parameters to consider in future studies conducted on this experimental site. It is important to remember that when using path analysis, unidirectional relationships must be established. In this case, the focus is on the impact of the genotype on the physico-chemical composition of the soil, related to our research

hypotheses. However, the relationship could also go from soil to genotype, as the chemical properties of the soil can influence gene expression (phenotype). This, in turn, can affect natural selection and ultimately alter the frequency of certain genotypes within a population (Richards et al., 2017). This concept has not been evaluated here, but it could be interesting to explore this in a future study.

Effects on microbial communities

Our results also revealed links between host genotype and associated microbial communities. This confirms a large number of studies carried out on the topic (Schweitzer et al., 2011, Perez- Izquierdo et al., 2017, 2019) and suggested that the tree genotype could have an effect on the structuration of soil microbial communities in forest ecosystem by influencing the presence, the proportions, and the diversity of associated bacterial and fungal taxa.

Regarding the fungal communities, our results showed a significant effect of genotype on fungal richness and community composition. Of note, more genera were significantly impacted by the genotype in the organic layer, with 12 out of the 20 most abundant genera, in comparison with 4 out of 20 for the mineral soil. This highlights a differential effect of the genotype depending on the soil layer, with more effect on fungal communities in the organic layer than in the mineral soil. Similarly, the links between the fungal community composition and the various components of the ecosystem included in the path analysis were distinct in the organic soil layer and in the mineral soil. In the organic layer, the genotype effect on the fungal community composition occurred indirectly through its effects on soil properties and on understory plant communities, while in the mineral soil, an indirect effect through the soil properties, but also a direct effect of the genotype, were detected. This direct effect could be linked to differences in root system architecture, which can be impacted by intraspecific variation and influence microbial associations, especially mycorrhizae (Pérez-Jaramillo et al., 2017; Pu et al., 2023). The root system impacts soil biophysical

properties and create micro-environments and ecological niches for diverse microbial species (Saleem et al., 2018; Zhang et al., 2022). Root exudates, which can play a pivotal role in shaping the microbial community structure within the rhizosphere (Bais et al., 2006; Denis et al., 2010), may also vary between genotypes.

In terms of fungal guild, the ectomycorrhizal (ECM) community was the most abundant, especially in the organic layer. However, only the relative abundance of pathogens in the organic layer and both pathogens and saprotroph in the mineral layer were significantly different between genotypes. This indicates that while the relative abundance of some ECM genera, such as *Piloderma* and *Russula*, varied between genotypes, the overall proportion of ECM remained the same, potentially to maintain ecological balance (Trivedi et al., 2020). These results are in line with a study carried out on ECM fungi associated with *Populus angustiflora* in a plantation, which highlighted a difference in the ECM community, but also in the dominant fungal phyla between genotypes (Lamit et al., 2016). On another scale, significant differences in fungal communities were observed between individuals of *Populus deltoides* and hybrid individuals of *Populus trichocarpa* × *deltoides* during a study conducted in an experimental cultivar trial (Cregger et al., 2018). Studies carried out on other tree species, this time in a natural environment, produced contrasting results. For example, there was a significant effect of genotype on fungal community for *Pinus edulis*, but no significant effect for *Fagus sylvatica* (Gehring et al., 2013; Lang et al., 2013).

Regarding the bacterial community, our results also showed a significant difference between genotypes for the community composition. A study on 4 genotypes of *P. deltoides* in natural riparian habitats reported the same trend, i.e. an impact of the tree genotype on bacterial community composition (Bonito et al., 2018). Interestingly, a higher number of bacterial genera differed between genotypes in our study (16 of the 20 most abundant in both soil layers) when compared to fungi. Similar findings were reported in a study on the impact of the tree genotype on microbial assemblages in the

rhizosphere of balsam poplar, in which a stronger effect of genotype on bacterial communities than fungal communities was detected (Rheault et al., 2020). In line with our findings for fungal communities, the factors influencing bacterial community composition appeared to be different in the organic layer and the mineral soils. Indeed, while an indirect effect of genotype (*via* soil properties) was detected in both soil layers, a direct link between the genotype and the bacterial community composition was detected in the organic layer only. Although it is not clear why a direct link between genotype and community composition was detected in the mineral soil for fungi but in the organic layer for bacteria, these differences between soil layers highlight the importance of considering multiple soil depths when assessing the impact of tree genetic diversity on soil microbial communities.

As discussed in the case of soil chemistry, the choice of interactions direction can vary depending on the research question. Indeed, various studies have shown an impact of the microbial community on the genotype of the tree through ecological processes or their impact on soil chemistry (Schweitzer et al., 2008).

2.8 Conclusion

For the first time, this study provides simultaneous evidences that the tree genotype has an effect on (1) leaf chemical composition; (2) organic and mineral soil chemical composition; (3) understory plant community composition and alpha diversity; (4) bacterial and fungal community composition and alpha diversity. This study also revealed the direct and indirect links between intraspecific variation and all the compartments of forest ecosystems mentioned above. Further studies should target the root system in terms of root structure and root exudates but in a controlled environment to better capture the direct effect of intraspecific variation on soil properties and microbial communities.

Acknowledgements

We would like to thank Danielle Charron for organizing the fieldwork, providing data, and sharing her knowledge of the study site. Thanks to Francine Tremblay for her expertise on the subject and Melanie Roy for her knowledge on microbial communities. And let's not forget Juanita Rodriguez and Sofia Taranu for their help with statistics.

Funding

Funding for this project was obtained from Mitacs (Grant Number: IT32351) to ML and YB.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de ce projet était de déterminer l'influence du génotype du peuplier faux-tremble à différents niveaux, allant des feuilles au microbiome du sol, en passant par la communauté végétale de son sous-bois ; en contextualisant cette influence dans une analyse globale intégrant l'ensemble des interactions pour refléter au mieux l'écosystème forestier. Les variations fonctionnelles au sein d'une même espèce peuvent avoir un impact significatif sur les différentes composantes de l'écosystème forestier. Ces variations peuvent moduler les processus écosystémiques, la composition des communautés ainsi que leurs interactions (Schweitzer et al., 2004 ; Iason et al., 2005; Albert et al., 2011; Rheault et al., 2020). De plus, il a été mis en avant qu'elle pouvait être aussi importante que la variation interspécifique (DesRoches et al., 2018).

Le peuplier faux-tremble un bon modèle d'étude

Le peuplier faux-tremble est une espèce abondante en forêt mixte, jouant un rôle dans la stabilisation et les cycles géochimiques du sol (González et al., 2020). Cette espèce montre une capacité de régénération notable après feu ainsi qu'une colonisation des sites perturbés (Marchais et al., 2022). Elle a la capacité de se reproduire de façon végétative par drageonnement, ce qui aboutit à des individus de la même espèce, mais qui peuvent avoir des profils génétiques différents. Des études génétiques ont mis en évidence une diversité clonale significative au sein des populations naturelles de

trembles (Mock et al., 2008; De Woody et al., 2009). De plus, au niveau génétique, cette espèce dispose d'un petit génome (<500 Mbp) et présente une capacité à subir des modifications génétiques, ainsi qu'une grande facilité de propagation en culture de tissus (Bradshaw et al., 2000; Lin et al., 2018).

Un site d'étude particulier

Cette étude a été réalisée sur un hectare naturel dominé de peuplier faux-tremble issu d'un feu en 1923. Cet hectare a la particularité d'être composé de parcelles discrètes de divers génotypes de peuplier faux-tremble, cartographiés et génotypés (Drobyshev et al., 2019). Ce micro-écosystème a permis de cibler l'effet du génotype dans un milieu naturel. Cependant, la structure spatiale de l'hectare, c'est-à-dire le groupement naturel des individus par clones, a posé des questions d'autocorrélation spatiale.

Le génotype participe à la structuration de l'écosystème

Nos résultats ont révélé des différences significatives entre les génotypes en ce qui concerne la communauté végétale du sous-étage, la chimie des feuilles et du sol, ainsi que la diversité et la composition microbienne du sol, lorsque chaque compartiment a été analysé séparément. En ce qui concerne la chimie des feuilles, la concentration de la plupart des éléments chimiques varie selon les génotypes. Pour certains éléments, comme l'azote, cette variation se retrouve également dans la chimie du sol, cela pourrait s'expliquer par le processus de décomposition de la litière (Prescot et al., 2010). La chimie du sol quant-à-elle peut modifier la communauté de sous-bois et la communauté microbienne (Hedwall et al., 2019). Concernant les communautés microbiennes, nos résultats ont révélé un effet significatif du génotype sur la diversité et la composition des communautés, avec des variations selon la couche du sol (organique ou minérale). Pour les champignons, le génotype semble exercer une influence plus marquée sur la composition des genres fongiques dans la couche

organique du sol, tandis que pour les bactéries, l'effet du génotype est similaire entre les deux couches de sol.

Une analyse de piste entre les différents compartiments a par la suite démontré que le génotype influence certains compartiments de manière plus marquée que d'autres, et que cet effet est parfois indirect. En effet, il a été mis en évidence un effet direct du génotype sur la composition chimique du sol. Contraster avec un effet indirect du génotype sur la composition de la communauté végétale du sous-bois et la communauté microbienne. Cependant, le génotype n'est pas la seule variable responsable des différences observées, cela souligne l'importance de considérer l'écosystème dans sa globalité et sa complexité.

Une vision globale de l'écosystème

Les analyses de pistes ont permis d'obtenir une vision plus globale de l'écosystème, en considérant non seulement l'effet du génotype, mais aussi les interactions entre les différentes variables. Cela a notamment permis d'établir la notion de relation directe ou indirecte du génotype. Concernant la chimie des feuilles, bien que leur inclusion dans les modèles statistiques présente des limites qui seront discutées ultérieurement, il a été mis en évidence qu'elle avait un impact direct sur la chimie du sol. Nos modèles montrent que la chimie du sol joue un rôle central dans l'écosystème forestier. En effet, elle influence, dans la plupart des cas, la communauté végétale du sous-bois ainsi que la communauté microbienne. Il semble que le génotype impacte ces deux communautés principalement à travers son effet sur la chimie du sol.

Limites et améliorations de l'étude

Notre étude s'est concentrée sur l'effet des variations intraspécifique en milieu naturel, cela permet de comprendre comment ces variations se manifestent et influencent les écosystèmes dans des conditions réelles. De plus, cela donne des résultats plus représentatifs et applicables aux situations écologiques réelles. Cependant, une limite

de cette approche est que le milieu naturel comporte de nombreuses variables non contrôlées, ce qui peut rendre difficile l'isolation des effets des variations intraspécifiques ainsi que l'interprétation des résultats. Compléter notre étude avec des expériences menées dans des conditions contrôlées en serre pourraient être une solution, cela permettrait aux chercheurs de manipuler différents facteurs environnementaux tout en étudiant l'effet du génotype, mais aussi les systèmes racinaires des peupliers (difficiles à étudier en milieu naturel).

L'analyse des pistes révèle certaines limites liées à l'inclusion des données de chimie des feuilles. En effet, le nombre de réplicas a varié entre l'échantillonnage du sol et les autres types d'échantillonnages, ce qui nous a contraints à réaliser une moyenne des valeurs de concentration des éléments chimiques, pour obtenir une seule mesure par génotype. Cette approche complique la modélisation et l'interprétation des résultats, car elle ne permet pas d'évaluer la variance au sein des différents niveaux de facteur. Réaliser un nouvel échantillonnage, comprenant le même nombre de réplicas (5/individus) à la même période de l'année pourrait nous permettre d'éviter ce biais. De plus, cela permettrait d'explorer et de confirmer l'effet des variations intraspécifiques sur la chimie des feuilles de l'arbre et sur les autres composants de l'écosystème par le biais de la litière.

Les interactions unidirectionnelles imposées par l'analyse de pistes peuvent limiter la compréhension des mécanismes écologiques. En effet, la direction des relations établies repose sur nos hypothèses de recherche, mais d'autres relations pourraient également exister. Par exemple, l'effet du génotype sur la composition physico-chimique du sol pourrait être réciproque, avec la possibilité que la chimie du sol influence à son tour le génotype. Les propriétés chimiques du sol peuvent affecter l'expression des gènes (phénotype), influencer la sélection naturelle et, finalement, modifier la fréquence de certains génotypes au sein d'une population (Richards et al., 2017). De plus, les communautés microbiennes peuvent également impacter sur le

génotype de l'arbre à travers divers processus écologiques (Schweitzer et al., 2008). Au-delà de l'impact sur le génotype, d'autres interactions entre les éléments de l'écosystème méritent d'être explorées dans des directions variées. Les communautés microbiennes, par exemple, peuvent influencer la chimie du sol en participant à des processus tels que la décomposition de la matière organique ou encore la minéralisation des nutriments (Garbeva et al., 2004 ; Hermans et al., 2020). La communauté de sous-bois peut contribuer à la dynamique chimique du sol mais aussi être influencée par les cortèges microbiens présent dans le sol (Van der Putten et al., 2013). Examiner en profondeur ces interactions et leurs rétroactions pourrait fournir de nouvelles réponses concernant le fonctionnement des écosystèmes forestiers et l'implication des variations intraspécifique.

Futures recherches

Des recherches supplémentaires sont indispensables pour approfondir notre compréhension des effets des variations intraspécifiques. Un axe prioritaire serait d'explorer les aspects racinaires, notamment en examinant la phénologie et la structure des racines (Pérez-Jaramillo et al., 2017; Pu et al., 2023). Il serait également pertinent d'étudier les communautés associées à ces racines, telles que les champignons mycorhiziens à arbuscules (AMF), étant donné que les peupliers sont parmi les rares arbres à former à la fois des associations ectomycorhiziennes et arbusculaires (Karliński et al., 2010). Il serait intéressant d'examiner l'effet du genre pour déterminer si les réponses varient en fonction du sexe (mâle et femelle) de l'arbre. Par ailleurs, une étude comparative sur l'influence des feuilles et des racelles sur les composantes de l'écosystème pourrait offrir des perspectives supplémentaires. Il serait également pertinent de reproduire cette étude sur d'autres sites afin d'intégrer au contexte paysager les questions relatives aux variations intraspécifiques.

Notre étude est un premier pas vers la compréhension des interactions variation intraspécifique/environnement qui façonnent les écosystèmes forestiers dans leur ensemble.

ANNEXE A SUPPLEMENTARY INFORMATION CHAPTER II

Table S1 Results of One-Way ANOVA assessing the effect of each chemical property of the leaf. The significance of the values are * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$.

| Chemical component | DF | F-value | P-value | Code |
|---------------------------|-----------|----------------|----------------|-------------|
| Carbon | 9 | 4.388 | 0.00284 ** | C |
| Nitrogen | 9 | 9.797 | 1.34e-05 *** | N |
| Phosphorus | 9 | 5.147 | 0.00111 ** | P |
| Potassium | 9 | 2.417 | 0.0481 * | K |
| Calcium | 9 | 7.309 | 0.000113 *** | Ca |
| Magnesium | 9 | 15.82 | 2.9e-07 *** | Mg |
| Manganese | 9 | 18.1 | 9.26e-08 *** | Mn |
| Zinc | 9 | 5.168 | 0.00109 ** | Zn |
| Aluminium | 9 | 5.746 | 0.000562 *** | Al |
| Iron | 9 | 1.222 | 0.336 | Fe |
| Boron | 9 | 2.1707 | 0.0022 ** | B |

Table S2 List of the vascular species identified at a species levels.

| Species | Growth Habit | Code |
|---|---------------------|-------------|
| <i>Abies balsamea (L.) Mill.</i> | Woody | ABI |
| <i>Acer spicatum Lam.</i> | Woody | ACE |
| <i>Amelanchier Spp</i> | Herbaceous | AME |
| <i>Aralia nudicaulis L.</i> | Herbaceous | ARA |
| <i>Carex Spp</i> | Herbaceous | CAR |
| <i>Clintonia borealis (Aiton) Raf.</i> | Herbaceous | CLI |
| <i>Cornus canadensis L.</i> | Herbaceous | COR |
| <i>Corylus cornuta Marshall</i> | Woody | COC |
| <i>Diervilla lonicera Mill.</i> | Herbaceous | DIE |
| <i>Dryopteris disjuncta (Rupr.) Morton</i> | Herbaceous | DRD |
| <i>Dryopteris spinulosa (Mueller) Watt.</i> | Herbaceous | DRS |
| <i>Epipactis helleborine (L.) Crantz</i> | Herbaceous | EPI |
| <i>Euonymus obovatus Nutt.</i> | Herbaceous | EUO |
| <i>Eurybia macrophylla (L.) Cass.</i> | Herbaceous | EUR |
| <i>Lonicera canadensis W. Bartram ex Marshall</i> | Herbaceous | LOC |
| <i>Maianthemum canadense Desf.</i> | Herbaceous | MAI |

Table S2 Suite

| | | |
|---|------------|-----|
| <i>Mitella nuda</i> L. | Herbaceous | MIT |
| <i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray | Herbaceous | MON |
| <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss | Woody | PIC |
| <i>Pyrola asarifolia</i> Michx. | Herbaceous | PYA |
| <i>Pyrola elliptica</i> Nutt. | Herbaceous | PYE |
| <i>Pyrola secunda</i> (L.) | Herbaceous | PYS |
| <i>Ribes americanum</i> Mill. | Herbaceous | RIA |
| <i>Ribes lacustre</i> (Pers.) Poir. | Herbaceous | RIL |
| <i>Ribes triste</i> Pall. | Herbaceous | RIT |
| <i>Rosa acicularis</i> Lindl. | Herbaceous | ROA |
| <i>Rubus pubescens</i> Raf. | Herbaceous | RUB |
| <i>Sorbus americana</i> Marshall | Woody | SOR |
| <i>Streptopus roseus</i> <u>A. Michaux.</u> | Herbaceous | STR |
| <i>Thalictrum pubescens</i> Pursh. | Herbaceous | THA |
| <i>Trientalis borealis</i> Raf. | Herbaceous | TRI |
| <i>Viburnum edule</i> (Michx.) Raf. | Herbaceous | VIB |

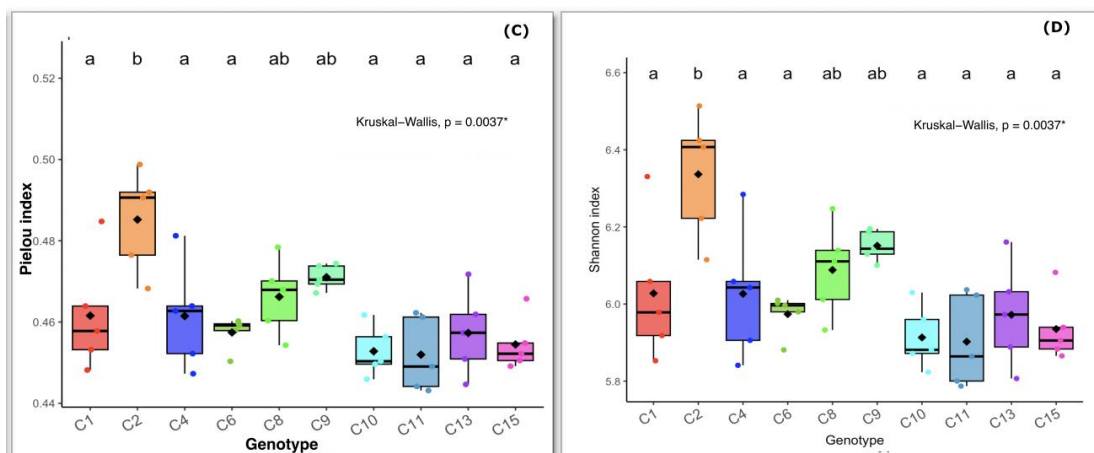


Figure S1 Effect of genotype on bacterial alpha diversity of the mineral soil : (C) Pielou index, (D) Shannon index.

Table S3 Results of One-Way ANOVA test performed on each understory plant community individually to show the effect of the genotype. The significance of the values are * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$.

| Understory plant community code | DF | F-value | P-value |
|---------------------------------|----|---------|--------------|
| ABI | 9 | 2.46 | 0.0246 * |
| ACE | 9 | 4.494 | 0.000405 *** |
| AME | 9 | 1 | 0.456 |
| ARA | 9 | 4.001 | 0.00105 ** |
| CAR | 9 | 0.782 | 0.634 |
| CLI | 9 | 3.714 | 0.00184 ** |
| COC | 9 | 0.724 | 0.684 |
| COR | 9 | 1.254 | 0.291 |
| DIE | 9 | 0.83 | 0.593 |

Table S3 Suite

| | | | |
|-----|---|-------|--------------|
| DRD | 9 | 2.829 | 0.0113 * |
| DRS | 9 | 5.415 | 7.55e-05 *** |
| EPI | 9 | 1.327 | 0.254 |
| EUO | 9 | 1 | 0.456 |
| EUR | 9 | 1.254 | 0.292 |
| GAL | 9 | 1.427 | 0.209 |
| LIC | 9 | 1 | 0.456 |
| LIT | 9 | 1.967 | 0.0695 |
| LOC | 9 | 0.178 | 0.995 |
| LOH | 9 | 2.176 | 0.0448 * |
| LON | 9 | 1 | 0.456 |
| MAI | 9 | 6.133 | 2.2e-05 *** |
| MIT | 9 | 5.647 | 5.03e-05 *** |
| MON | 9 | 1 | 0.456 |
| MOU | 9 | 1.39 | 0.225 |
| PIC | 9 | 1.363 | 0.237 |
| POA | 9 | 0.8 | 0.618 |
| PYA | 9 | 1.107 | 0.38 |
| PYE | 9 | 6 | 2.75e-05 *** |
| PYS | 9 | 2.667 | 0.0159 * |
| RIA | 9 | 1.363 | 0.237 |
| RIL | 9 | 2.219 | 0.0409 * |

Table S3 Suite

| | | | |
|-----|---|-------|------------|
| RIT | 9 | 2.133 | 0.0491 * |
| ROA | 9 | 1 | 0.456 |
| RON | 9 | 2.641 | 0.0168 * |
| RUB | 9 | 3.564 | 0.00249 ** |
| SOR | 9 | 0.984 | 0.468 |
| STR | 9 | 2.667 | 0.0159 * |
| THA | 9 | 1 | 0.456 |
| TRI | 9 | 3.905 | 0.00126 ** |
| VIB | 9 | 0.66 | 0.739 |

Table S4 Results of One-Way ANOVA or Kruskal test performed on each chemical property and pH of organic soil to show the effect of the genotype.

| Chemical component | Code | Test type | DF | F-value or chi-squared | P-value |
|---------------------------|-------------|------------------|-----------|-------------------------------|----------------|
| Carbon | C | Kruskal-Wallis | 9 | 13.362 | 0.1469 |
| Nitrogen | N | ANOVA | 9 | 3.283 | 0.00442 ** |
| Phosphorus | P | ANOVA | 9 | 2.4026 | 0.00278 ** |
| Potassium | K | ANOVA | 9 | 4.084 | 0.00089 *** |
| Calcium | Ca | ANOVA | 9 | 4.322 | 0.000563 *** |
| Magnesium | Mg | ANOVA | 9 | 9.061 | 2.65e-07 *** |
| Manganese | Mn | Kruskal-Wallis | 9 | 34.309 | 7.885e-05*** |
| Aluminium | Al | Kruskal-Wallis | 9 | 19.094 | 0.0244* |
| Iron | Fe | ANOVA | 9 | 1.564 | 0.16 |
| Sodium | Na | Kruskal-Wallis | 9 | 13.939 | 0.1245 |
| Cation exchange capacity | C.E.C | ANOVA | 9 | 3.793 | 0.00158 ** |
| Hydrogen potential | pH | ANOVA | 9 | 5.605 | 5.41e-05 *** |

Table S5 Results of One-Way ANOVA or Kruskal test performed on each chemical property and pH of mineral soil to show the effect of the genotype.

| Chemical component | Code | Test type | DF | F-value or chi-squared | P-value |
|--------------------------|-------|----------------|----|------------------------|--------------|
| Carbon | C | Kruskal-Wallis | 9 | 18.271 | 0.03215* |
| Nitrogen | N | Kruskal-Wallis | 9 | 16.78 | 0.05228 |
| Phosphorus | P | ANOVA | 9 | 6.755 | 7.96e-06 *** |
| Potassium | K | ANOVA | 9 | 16.95 | 4.61e-11 *** |
| Calcium | Ca | Kruskal-Wallis | 9 | 38.347 | 1.51e-05*** |
| Magnesium | Mg | Kruskal-Wallis | 9 | 35.53 | 4.803e-05*** |
| Manganese | Mn | Kruskal-Wallis | 9 | 11.869 | 0.2208 |
| Aluminium | Al | Kruskal-Wallis | 9 | 33.817 | 9.615e-05*** |
| Iron | Fe | ANOVA | 9 | 3.426 | 0.00329 ** |
| Sodium | Na | ANOVA | 9 | 7.301 | 3.39e-06 *** |
| Cation exchange capacity | C.E.C | ANOVA | 9 | 11.61 | 1.07e-08 *** |
| Hydrogen potential | pH | ANOVA | 9 | 9.689 | 1.15e-07 *** |

The significance of the values are * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$; *** = $P < 0.0001$. We used a one-way ANOVA if all the assumptions, including linearity, normality, homoscedasticity were met, if not we used Kruskal-Wallis test.

BIBLIOGRAPHIE

- Abreu, M., Silva, L., Ribeiro, B., Ferreira, A., Alves, L., Paixão, S. M., ... et Gírio, F. (2022). Low indirect land use change (ILUC) energy crops to bioenergy and biofuels—A review. *Energies*, 15(12), 4348. . <https://doi.org/10.3390/en15124348>
- Aira, M., Gómez-Brandón, M., Lazcano, C., Bååth, E. et Domínguez, J. (2010). Plant genotype strongly modifies the structure and growth of maize rhizosphere microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12), 2276-2281. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.029>
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G. et Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Allison, S. D. (2005). Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters*, 8(6), 626-635. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00756.x>
- Arnason, T., Hebda, R. J. et Johns, T. (1981). Use of plants for food and medicine by Native Peoples of eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 59(11), 2189-2325. <https://doi.org/10.1139/b81-287>
- Astrup, R., Bernier, P. Y., Genet, H., Lutz, D. A. et Bright, R. M. (2018). A sensible climate solution for the boreal forest. *Nature Climate Change*, 8(1), 11-12. <https://doi.org/10.1038/s41558-017-0043-3>
- Badri, D. V. et Vivanco, J. M. (2009). Regulation and function of root exudates. *Plant, cell & environment*, 32(6), 666-681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>
- Balatinecz, J. J. et Kretschmann, D. E. (2001). Properties and utilization of poplar wood. *Poplar culture in North America*. Ottawa: NRC Research Press, 277-291.
- Baldrian, P. (2008). Wood-inhabiting ligninolytic basidiomycetes in soils: Ecology and constraints for applicability in bioremediation. *Fungal Ecology*, 1(1), 4-12. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2008.02.001>

- Baldrian, P. (2017). Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 41(2), 109-130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>
- Baldrian, P., López-Mondéjar, R. et Kohout, P. (2023). Forest microbiome and global change. *Nature Reviews Microbiology*, 21(8), 487-501. <https://doi.org/10.1038/s41579-023-00876-4>
- Barbier, S., Gosselin, F. et Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bartemucci, P., Messier, C. et Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2065-2079. <https://doi.org/10.1139/x06-088>
- Baskaran, P., Hyvönen, R., Berglund, S. L., Clemmensen, K. E., Ågren, G. I., Lindahl, B. D. et Manzoni, S. (2017). Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems. *New Phytologist*, 213(3), 1452-1465. <https://doi.org/10.1111/nph.14213>
- Beckers, B., Op De Beeck, M., Weyens, N., Boerjan, W. et Vangronsveld, J. (2017). Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees. *Microbiome*, 5(1), 25. <https://doi.org/10.1186/s40168-017-0241-2>
- Bengtsson, B. O. (2003). Genetic variation in organisms with sexual and asexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(2), 189-199. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00523.x>
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M. J. et Bakker, P. A. H. M. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478-486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Berg, B., Erhagen, B., Johansson, M. B., Vesterdal, L., Fauri, M., Sanborn, P., & Nilsson, M. (2013). Manganese dynamics in decomposing needle and leaf litter a synthesis. *Canadian journal of forest research*, 43(12), 1127-1136. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0097>
- Berg, G., Mahnert, A. et Moissl-Eichinger, C. (2014). Beneficial effects of plant-associated microbes on indoor microbiomes and human health? *Frontiers in Microbiology*, 5. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2014.00015>

- Berg, S., Pimenov, A., Palmer, C., Emmerson, M. et Jonsson, T. (2015). Ecological communities are vulnerable to realistic extinction sequences. *Oikos*, 124(4), 486-496. <https://doi.org/10.1111/oik.01279>
- Bergeron, Y. (2000). Species and Stand Dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal Forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:SASDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2)
- Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Kenkel, N. C., Leduc, A. L. et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(02), 202-213. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-039>
- Bergeron, Y. et Fenton, N. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: Old growth, fire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90, 509-523. <https://doi.org/10.1139/b2012-034>
- Blanc, L. A. et Martin, K. (2012). Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Forest Ecology and Management*, 286, 192-202. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.021>
- Boddy, L. et Heilmann-Clausen, J. (2008). Chapter 12 Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. Dans L. Boddy, J. C. Frankland et P. van West (dir.), *British Mycological Society Symposia Series* (vol. 28, p. 211-237). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0275-0287\(08\)80014-8](https://doi.org/10.1016/S0275-0287(08)80014-8)
- Bodenhausen, N., Bortfeld-Miller, M., Ackermann, M. et Vorholt, J. A. (2014). A Synthetic Community Approach Reveals Plant Genotypes Affecting the Phyllosphere Microbiota. *PLOS Genetics*, 10(4), e1004283. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004283>
- Bogdanski, B. (2008). *Canada's boreal forest economy: economic and socio-economic issues and research opportunities*.
- Bolyen, E., Rideout, J. R., Dillon, M. R., Bokulich, N. A., Abnet, C. C., Al-Ghalith, G. A., ... et Caporaso, J. G. (2019). Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature biotechnology*, 37(8), 852-857. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0209-9>
- Bonito, G., Benucci, G. M. N., Hameed, K., Weighill, D., Jones, P., Chen, K. H., ... et Vilgalys, R. (2019). Fungal-bacterial networks in the *Populus* rhizobiome are impacted by soil properties and host genotype. *Frontiers in Microbiology*, 10, 481. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2019.00481>

- Bonito, G., Hameed, K., Toome-Heller, M., Healy, R., Reid, C., Liao, H. L., ... et Vilgalys, R. (2017). *Atractiella rhizophila*, sp. nov., an endorrhizal fungus isolated from the *Populus* root microbiome. *Mycologia*, 109(1), 18-26. <https://doi.org/10.1080/00275514.2016.1271689>
- Bonito, G., Reynolds, H., Robeson, M. S., Nelson, J., Hodkinson, B. P., Tuskan, G., ... et Vilgalys, R. (2014). Plant host and soil origin influence fungal and bacterial assemblages in the roots of woody plants. *Molecular ecology*, 23(13), 3356-3370. <https://doi.org/10.1111/mec.12821>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., Borcard, D., Gillet, F. et Legendre, P. (2018). Unconstrained ordination. *Numerical ecology with R*, 151-201. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2_5
- Boucher, D., Gauthier, S., Noël, J., Greene, D. F. et Bergeron, Y. (2014). Salvage logging affects early post-fire tree composition in Canadian boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 325, 118-127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.002>
- Boulanger, Y., Gauthier, S. et Burton, P. (2014). A refinement of models projecting future Canadian fire regimes using homogeneous fire regime zones. *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 365-376. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0372>
- Boulanger, Y., Pascual, J., Bouchard, M., D'Orangeville, L., Périé, C. et Girardin, M. P. (2021). Multi-model projections of tree species performance in Quebec, Canada under future climate change. *Global Change Biology*, 28(5), 1884-1902. <https://doi.org/10.1111/gcb.16014>
- Braatne, J., Rood, S. et Heilman, P. (1996). Life history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America, 57-85.
- Bradshaw, H. D., Ceulemans, R., Davis, J. et Stettler, R. (2000). Emerging Model Systems in Plant Biology: Poplar (*Populus*) as A Model Forest Tree. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19(3), 306-313. <https://doi.org/10.1007/s003440000030>
- Bragg, L. et Tyson, G. W. (2014). Metagenomics Using Next-Generation Sequencing. *Environmental Microbiology: Methods and Protocols*, 183-201. Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-62703-712-9_15
- Brais, S., Harvey, B. D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A. et Paré, D. (2004). Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 431-446. <https://doi.org/10.1139/x03-144>

- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D. et Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0040>
- Brown, S. P., Grillo, M. A., Podowski, J. C. et Heath, K. D. (2020). Soil origin and plant genotype structure distinct microbiome compartments in the model legume *Medicago truncatula*. *Microbiome*, 8(1), 139. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00915-9>
- Brundrett, M. C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320(1), 37-77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Brundrett, M. C. et Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Bui, H. H., Serra, V. et Pagès, L. (2015). Root system development and architecture in various genotypes of the Solanaceae family. *Botany*, 93(8), 465-474. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0008>
- Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Van Themaat, E. V. L. et Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual review of plant biology*, 64(1), 807-838. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106>
- Burns, R. C. et Hardy, R. W. F. (2012). *Nitrogen Fixation in Bacteria and Higher Plants*. Springer Science & Business Media.
- Burton, P., Parisien, M.-A., Hicke, J., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Flannigan, M. (2007). Large fires as agents of ecological diversity in the North American boreal forest. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 754-767.
- Cadieux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, L., Deschênes, R. et Nappi, A. (2023). Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/ffgc.2023.1084696>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A. et Holmes, S. P. (2016). DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods*, 13(7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>

- Callahan, B., Mcmurdie, P. et Holmes, S. (2017). Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME Journal*, 11. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.119>
- Carter, M. R. et Gregorich, E. G. (2007). *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271>
- Clair, S. B. S., Mock, K. E., LaMalfa, E. M., Campbell, R. B. et Ryel, R. J. (2010). Genetic contributions to phenotypic variation in physiology, growth, and vigor of western aspen (*Populus tremuloïdes*) clones. *Forest Science*, 56(2), 222-230. <https://doi.org/10.1093/forestscience/56.2.222>
- Claire Horner-Devine, M., Leibold, M. A., Smith, V. H. et Bohannon, B. J. M. (2003). Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecology Letters*, 6(7), 613-622. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00472.x>
- Cooke, J. et Rood, S. (2007). Trees of the people: the growing science of poplars in Canada and worldwide. *Canadian Journal of Botany*, 85, 1103-1110. <https://doi.org/10.1139/B07-125>
- Cordovez, V., Dini-Andreote, F., Carrión, V. J. et Raaijmakers, J. M. (2019). Ecology and Evolution of Plant Microbiomes. *Annual Review of Microbiology*, 73(1), 69-88. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-090817-062524>
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E. A. et Bidartondo, M. I. (2010). Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters*, 13(9), 1103-1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01494.x>
- Cregger, M. A., Carper, D. L., Christel, S., Doktycz, M. J., Labbé, J., Michener, J. K., ... et Schadt, C. W. (2021). Plant–microbe interactions: from genes to ecosystems using *Populus* as a model system. *Phytobiomes Journal*, 5(1), 29-38. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-01-20-0009-FI>
- Cregger, M. A., Veach, A. M., Yang, Z. K., Crouch, M. J., Vilgalys, R., Tuskan, G. A. et Schadt, C. W. (2018). The *Populus* holobiont: dissecting the effects of plant niches and genotype on the microbiome. *Microbiome*, 6(1), 1-14. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0413-8>
- Cronquist, A. (1981). An integrated system of classification of flowering. *Columbia Univ. Press, N.Y.* <https://vdocuments.site/cronquist-1981.html>

- Crutsinger, G. M., Souza, L. et Sanders, N. J. (2008). Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters*, 11(1), 16-23. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01118.x>
- Darnajoux, R., Zhang, X., McRose, D. L., Miadlikowska, J., Lutzoni, F., Kraepiel, A. M. L. et Bellenger, J. P. (2017). Biological nitrogen fixation by alternative nitrogenases in boreal cyanolichens: importance of molybdenum availability and implications for current biological nitrogen fixation estimates. *New Phytologist*, 213(2), 680-689. <https://doi.org/10.1111/nph.14166>
- De Oliveira, V. H., Ullah, I., Dunwell, J. M. et Tibbett, M. (2020). Bioremediation potential of Cd by transgenic yeast expressing a metallothionein gene from *Populus trichocarpa*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 202, 110917. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110917>
- Delgado-Baquerizo, M., Oliverio, A. M., Brewer, T. E., Benavent-González, A., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., ... et Fierer, N. (2018). A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359(6373), 320-325. <https://doi.org/10.1126/science.aap9516>
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Gundale, M. J. et Nilsson, M.-C. (2008). Ecosystem Feedbacks and Nitrogen Fixation in Boreal Forests. *Science*, world. <https://doi.org/10.1126/science.1154836>
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., ... et Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature ecology & evolution*, 2(1), 57-64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- Després, J. (2012). *L'univers des champignons*. Les Presses de l'Université de Montréal.
- de Zelicourt, A., Al-Yousif, M. et Hirt, H. (2013). Rhizosphere Microbes as Essential Partners for Plant Stress Tolerance. *Molecular Plant*, 6(2), 242-245. <https://doi.org/10.1093/mp/sst028>
- Díaz-Yáñez, O., Pukkala, T., Packalen, P., Lexer, M. J. et Peltola, H. (2021). Multi-objective forestry increases the production of ecosystem services. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 94(3), 386-394. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpaa041>
- Dickmann, D., National Research Council Canada, Poplar Council of Canada et Poplar Council of the United States (dir.). (2001). *Poplar culture in North America*. NRC Research Press.
- Drobyshev, I., Picq, S., Ganivet, E., Tremblay, F. et Bergeron, Y. (2019). Decline in the strength of genetic controls on aspen environmental responses from seasonal to century-long phenomena. *Ecosphere*, 10(9). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2869>

- Echresh Zadeh, Z., Abdulkhani, A. et Saha, B. (2021). A comparative production and characterisation of fast pyrolysis bio-oil from *Populus* and *Spruce* woods. *Energy*, 214, 118930. <https://doi.org/10.1016/j.energy.2020.118930>
- Eggers, J., Lundström, J., Snäll, T. et Öhman, K. (2022). Balancing wood production and biodiversity in intensively managed boreal forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 37(3), 213-225. <https://doi.org/10.1080/02827581.2022.2066170>
- Errington, R. C. et Pinno, B. D. (2021). Relationships between Overstory and Understory Components of Young Natural and Reconstructed Boreal Aspen Stands. *Ecological Restoration*, 39(3), 182-193. <https://doi.org/10.3368/er.39.3.182>
- Ewers, B. E., Mackay, D. S., Gower, S. T., Ahl, D. E., Burrows, S. N. et Samanta, S. S. (2002). Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin: TREE SPECIES EFFECTS ON STAND TRANSPIRATION. *Water Resources Research*, 38(7), 8-1-8-11. <https://doi.org/10.1029/2001WR000830>
- Fanin, N., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., Kardol, P. et Wardle, D. A. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, 236(2), 684-697. <https://doi.org/10.1111/nph.18353>
- Farrar, J. L. (2017). Trees in Canada: revised centenary edition. *Trees in Canada: revised centenary edition*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20183082450>
- Fourrier, A., Bouchard, M. et Pothier, D. (2015). Effects of canopy composition and disturbance type on understorey plant assembly in boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1225-1237. <https://doi.org/10.1111/jvs.12323>
- Franklin, O., Näsholm, T., Högberg, P. et Högberg, M. N. (2014). Forests trapped in nitrogen limitation – an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 203(2), 657-666. <https://doi.org/10.1111/nph.12840>
- Frey-Klett, P., Burlinson, P., Deveau, A., Barret, M., Tarkka, M. et Sarniguet, A. (2011). Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists. *Microbiology and molecular biology reviews: MMBR*, 75(4), 583-609. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00020-11>
- Gao, L., Paré, D., Martineau, C., Yin, X., Rodríguez-Rodríguez, J. C., Gagné, P. et Bergeron, Y. (2024). Response of the soil microbial communities to forest ground cover manipulation in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 553, 121615. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121615>

- Garbeva, P. V., Van Veen, J. A. et Van Elsas, J. D. (2004). Microbial diversity in soil: selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 42(1), 243-270. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.012604.135455>
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z. et Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Gauthray-Guyénet, V., Schneider, R., Achim, A., Fortin, M., Paré, D. et Arseneault, D. (2021). Legacy of forest composition and changes over the long-term on tree radial growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(10), 1501-1511. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0395>
- Genung, M. A., Bailey, J. K. et Schweitzer, J. A. (2012). Welcome to the neighbourhood: interspecific genotype by genotype interactions in *Solidago* influence above- and belowground biomass and associated communities. *Ecology Letters*, 15(1), 65-73. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01710.x>
- Ghotsa Mekontchou, C., Houle, D., Bergeron, Y., Roy, M., Gardes, M., Séguin, A. et Drobyshev, I. (2022). Contrasting structure of root mycorrhizal communities of black spruce and trembling aspen in different layers of the soil profile in the boreal mixedwoods of eastern Canada. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05410-8>
- Gilliam, F. S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845-858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- González, I., Sixto, H., Rodríguez-Soalleiro, R. et Oliveira, N. (2020). Nutrient Contribution of Litterfall in a Short Rotation Plantation of Pure or Mixed Plots of *Populus alba* L. and *Robinia pseudoacacia* L. *Forests*, 11(11), 1133. <https://doi.org/10.3390/f11111133>
- Gopal, M. et Gupta, A. (2016). Microbiome Selection Could Spur Next-Generation Plant Breeding Strategies. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2016.01971>
- Grobelak, A., Naporá, A. et Kacprzak, M. (2015). Using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve plant growth. *Ecological Engineering*, 84, 22-28. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.07.019>
- Guo, S., Li, K. M., Liu, M., Wang, W., Fan, C., Xu, X. et Cui, X. (2024). Variations in plant root traits shaped by intraspecific interactions are species-specific. *Rhizosphere*, 30, 100889. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2024.100889>

- Hacquard, S. et Schadt, C. W. (2015). Towards a holistic understanding of the beneficial interactions across the *Populus* microbiome. *New Phytologist*, 205(4), 1424-1430. <https://doi.org/10.1111/nph.13133>
- Hacquard, S., Spaepen, S., Garrido-Oter, R. et Schulze-Lefert, P. (2017). Interplay Between Innate Immunity and the Plant Microbiota. *Annual Review of Phytopathology*, 55(1), 565-589. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035623>
- Hacquard, S., Wang, E., Slater, H. et Martin, F. (2022). Impact of global change on the plant microbiome. *New Phytologist*, 234(6), 1907-1909. <https://doi.org/10.1111/nph.18187>
- Hajek, P., Hertel, D. et Leuschner, C. (2013). Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (*Populus tremula* and *P. tremuloïdes*). *Frontiers in plant science*, 4, 415. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00415>
- Hämäläinen, A., Runnel, K., Mikusiński, G., Himelbrant, D., Fenton, N. J. et Löhmus, P. (2023). Living trees and biodiversity. In *boreal forests in the face of climate change: Sustainable Management* (pp. 145-166). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_5
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. H. (2006). Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397. <https://doi.org/10.1080/07352680600819286>
- Hartmann, A., Rothballer, M. et Schmid, M. (2008). Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil*, 312(1), 7-14. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9514-z>
- Hedwall, P. O. et Brunet, J. (2016). Trait variations of ground flora species disentangle the effects of global change and altered land-use in Swedish forests during 20 years. *Global change biology*, 22(12), 4038-4047. <https://doi.org/10.1111/gcb.13329>
- Hedwall, P. O., Gustafsson, L., Brunet, J., Lindbladh, M., Axelsson, A. L. et Strengbom, J. (2019). Half a century of multiple anthropogenic stressors has altered northern forest understory plant communities. *Ecological Applications*, 29(4), e01874. <https://doi.org/10.1002/eap.1874>
- Hedwall, P.-O., Uria-Diez, J., Brunet, J., Gustafsson, L., Axelsson, A.-L. et Strengbom, J. (2021). Interactions between local and global drivers determine long-term trends in boreal forest understory vegetation. *Global Ecology and Biogeography*, 30(9), 1765-1780. <https://doi.org/10.1111/geb.13324>

- Hermans, S. M., Buckley, H. L., Case, B. S., Curran-Cournane, F., Taylor, M. et Lear, G. (2020). Using soil bacterial communities to predict physico-chemical variables and soil quality. *Microbiome*, 8(1), 79. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00858-1>
- Hirsch, A. M. (2004). Plant-microbe symbioses: A continuum from commensalism to parasitism. *Symbiosis*, 37(1-3), 345-363.
- Hobbie, S. E. (2015). Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(6), 357-363. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.015>
- Högberg, M. N., Högberg, P., Wallander, H. et Nilsson, L.-O. (2021). Carbon–nitrogen relations of ectomycorrhizal mycelium across a natural nitrogen supply gradient in boreal forest. *New Phytologist*, 232(4), 1839-1848. <https://doi.org/10.1111/nph.17701>
- Högberg, P., Näsholm, T., Franklin, O. et Högberg, M. N. (2017). Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 403, 161-185. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.045>
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F., Ekblad, A., Högberg, M. N., ... et Read, D. J. (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411(6839), 789-792. <https://doi.org/10.1038/35081058>
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N. et Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11(6), 609-623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- Hui, D., Deng, Q. et Tian, H. (2015). Climate Change and Carbon Sequestration in Forest Ecosystems (p. 1-40). https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6431-0_13-2
- Iason, G. R., Lennon, J. J., Pakeman, R. J., Thoss, V., Beaton, J. K., Sim, D. A. et Elston, D. A. (2005). Does chemical composition of individual Scots pine trees determine the biodiversity of their associated ground vegetation?. *Ecology Letters*, 8(4), 364-369. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00732.x>
- Isebrands, J. G. et Zalesny, R. S. (2021). Reflections on the contributions of *Populus* research at Rhinelander, Wisconsin, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2), 139-153. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0248>
- Jansson, J. K. et Hofmockel, K. S. (2018). The soil microbiome—from metagenomics to metaphenomics. *Current Opinion in Microbiology*, 43, 162-168. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2018.01.013>

- Jiang, S., Xing, Y., Liu, G., Hu, C., Wang, X., Yan, G. et Wang, Q. (2021). Changes in soil bacterial and fungal community composition and functional groups during the succession of boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 161, 108393. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108393>
- Jo, I., Fei, S., Oswalt, C. M., Domke, G. M. et Phillips, R. P. (2019). Shifts in dominant tree mycorrhizal associations in response to anthropogenic impacts. *Science Advances*, 5(4), eaav6358. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav6358>
- Kalra, Y. (1997). *Handbook of reference methods for plant analysis*. CRC press. <https://doi.org/10.1201/9781420049398>
- Karliński, L., Ravnskov, S. et Rudawska, M. (2020). Soil Microbial Biomass and Community Composition Relates to Poplar Genotypes and Environmental Conditions. *Forests*, 11(3), 262. <https://doi.org/10.3390/f11030262>
- Karliński, L., Rudawska, M., Kieliszewska-Rokicka, B. et Leski, T. (2010). Relationship between genotype and soil environment during colonization of poplar roots by mycorrhizal and endophytic fungi. *Mycorrhiza*, 20(5), 315-324. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0284-8>
- Keiluweit, M., Nico, P., Harmon, M. E., Mao, J., Pett-Ridge, J. et Kleber, M. (2015). Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(38), E5253-E5260. <https://doi.org/10.1073/pnas.1508945112>
- Khatoon, H., Solanki, P., Narayan, M., Tewari, L. et Rai, J. (2017). Role of microbes in organic carbon decomposition and maintenance of soil ecosystem. *International Journal of Chemical Studies*, 9.
- Kieloaho, A.-J., Pihlatie, M., Dominguez Carrasco, M., Kanerva, S., Parshintsev, J., Riekkola, M.-L., Pumpanen, J. et Heinonsalo, J. (2016). Stimulation of soil organic nitrogen pool: The effect of plant and soil organic matter degrading enzymes. *Soil Biology and Biochemistry*, 96, 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.01.013>
- Kim, M., Xi, H., Park, S., Yun, Y. et Park, J. (2021). Genome-wide comparative analyses of GATA transcription factors among seven *Populus* genomes. *Scientific Reports*, 11, 16578. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95940-5>
- Koch, H., van Kessel, M. A. H. J. et Lückner, S. (2019). Complete nitrification: insights into the ecophysiology of comammox Nitrospira. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(1), 177-189. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-9486-3>

- Koide, R. T., Fernandez, C. et Malcolm, G. (2014). Determining place and process: functional traits of ectomycorrhizal fungi that affect both community structure and ecosystem function. *New Phytologist*, 201(2), 433-439. <https://doi.org/10.1111/nph.12538>
- 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. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>
- Korkama, T., Pakkanen, A. et Pennanen, T. (2006). Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytologist*, 171(4), 815-824. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01786.x>
- Kumar, P., Chen, H. Y. H., Thomas, S. C. et Shahi, C. (2018). Linking resource availability and heterogeneity to understorey species diversity through succession in boreal forest of Canada. *Journal of Ecology*, 106(3), 1266-1276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12861>
- Laamrani, A., Valeria, O., Fenton, N., Bergeron, Y. et Cheng, L. Z. (2014). The role of mineral soil topography on the spatial distribution of organic layer thickness in a paludified boreal landscape. *Geoderma*, 221, 70-81. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.01.003>
- La Porta, N., Hietala, A. M. et Baldi, P. (2023). Chapter 6 - Bacterial diseases in forest trees. Dans F. O. Asiegbu et A. Kovalchuk (dir.), *Forest Microbiology*, 3, 139-166. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-18694-3.00001-8>
- Laganière, J., Angers, D. et Paré, D. (2010). Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 16, 439-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01930.x>
- Lamit, L. J., Busby, P. E., Lau, M. K., Compson, Z. G., Wojtowicz, T., Keith, A. R., ... & Whitham, T. G. (2015). Tree genotype mediates covariance among communities from microbes to lichens and arthropods. *Journal of Ecology*, 103(4), 840-850. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12416>
- Lamit, L. J., Holeski, L. M., Flores-Rentería, L., Whitham, T. G. et Gehring, C. A. (2016). Tree genotype influences ectomycorrhizal fungal community structure: Ecological and evolutionary implications. *Fungal Ecology*, 24, 124-134. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.05.013>
- Lecomte, N., Simard, M., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2006). Fire Severity and Long-term Ecosystem Biomass Dynamics in Coniferous Boreal Forests of Eastern Canada. *Ecosystems*, 9(8), 1215-1230. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0168-x>

- Leff, J. W., Jones, S. E., Prober, S. M., Barberán, A., Borer, E. T., Firm, J. L., ... et Fierer, N. (2015). Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(35), 10967-10972. <https://doi.org/10.1073/pnas.1508382112>
- Légaré, S., Bergeron, Y. et Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fennica*, 36(1). <https://doi.org/10.14214/sf.567>
- Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005). Influence of Aspen on Forest Floor Properties in Black Spruce-dominated Stands. *Plant and Soil*, 275(1), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Lenth, R. (2022). emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.7. 2.
- LeRoy, C., Wooley, S. et Lindroth, R. (2012). Genotype and soil nutrient environment influence aspen litter chemistry and in-stream decomposition. *Freshwater Science*, 31, 1244-1253. <https://doi.org/10.1899/12-029.1>
- Leski, T., Aučina, A., Skridaila, A., Pietras, M., Riepšas, E. et Rudawska, M. (2010). Ectomycorrhizal community structure of different genotypes of Scots pine under forest nursery conditions. *Mycorrhiza*, 20(7), 473-481. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0298-2>
- Li, S., Tong, Y. et Wang, Z. (2017). Species and genetic diversity affect leaf litter decomposition in subtropical broadleaved forest in southern China. *Journal of Plant Ecology*, 10(1), 232-241. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw122>
- Lin, Y. C., Wang, J., Delhomme, N., Schiffthaler, B., Sundström, G., Zuccolo, A., ... et Street, N. R. (2018). Functional and evolutionary genomic inferences in *Populus* through genome and population sequencing of American and European aspen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(46), E10970-E10978. <https://doi.org/10.1073/pnas.1801437115>
- Lindroth, R. L. et Hwang, S.-Y. (1996). Clonal variation in foliar chemistry of quaking aspen (*Populus tremuloïdes* Michx.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 24(5), 357-364. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(96\)00043-9](https://doi.org/10.1016/0305-1978(96)00043-9)
- Lladó, S., López-Mondéjar, R. et Baldrian, P. (2017). Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(2), 10.1128/mubr.00063-16. <https://doi.org/10.1128/mubr.00063-16>

- Lundberg, D. S., Lebeis, S. L., Paredes, S. H., Yourstone, S., Gehring, J., Malfatti, S., ... et Dangl, J. L. (2012). Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*, 488(7409), 86-90. <https://doi.org/10.1038/nature11237>
- Luo, G., Rensing, C., Chen, H., Liu, M., Wang, M., Guo, S., ... et Shen, Q. (2018). Deciphering the associations between soil microbial diversity and ecosystem multifunctionality driven by long-term fertilization management. *Functional Ecology*, 32(4), 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13039>
- Macdonald, S. E. et Fenniak, T. E. (2007). Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34-48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.029>
- MacKenzie, N. (2010). Ecology, conservation and management of aspen: a literature review. *Ecology, conservation and management of aspen: a literature review*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20123318356>
- Madritch, M. D., Greene, S. L. et Lindroth, R. L. (2009). Genetic mosaics of ecosystem functioning across aspen-dominated landscapes. *Oecologia*, 160(1), 119-127. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1283-3>
- Madritch, M., Donaldson, J. R. et Lindroth, R. L. (2006). Genetic Identity of *Populus tremuloïdes* Litter Influences Decomposition and Nutrient Release in a Mixed Forest Stand. *Ecosystems*, 9(4), 528-537. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-0008-2>
- Mahmud, K., Makaju, S., Ibrahim, R. et Missaoui, A. (2020). Current Progress in Nitrogen Fixing Plants and Microbiome Research. *Plants*, 9(1), 97. <https://doi.org/10.3390/plants9010097>
- Majasalmi, T. et Rautiainen, M. (2020). The impact of tree canopy structure on understory variation in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 466, 118100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118100>
- Marchais, M., Arseneault, D. et Bergeron, Y. (2022). The rapid expansion of *Populus tremuloïdes* due to anthropogenic disturbances in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(7), 991-1001. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0082>
- Marchesi, J. R. et Ravel, J. (2015). The vocabulary of microbiome research: a proposal. *Microbiome*, 3, 1-3. <https://doi.org/10.1186/s40168-015-0094-5>
- Maynard, D. G., Paré, D., Thiffault, E., Lafleur, B., Hogg, K. E. et Kishchuk, B. (2014). How do natural disturbances and human activities affect soils and tree nutrition and

- growth in the Canadian boreal forest? *Environmental Reviews*, 22(2), 161-178. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0057>
- Menkis, A., Urbina, H., James, T. Y. et Rosling, A. (2014). Archaeorhizomyces borealis sp. nov. and a sequence-based classification of related soil fungal species. *Fungal biology*, 118(12), 943-955. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.08.005>
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., ... et Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and evolution*, 4(18), 3514-3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Mueller, K. E., Hobbie, S. E., Chorover, J., Reich, P. B., Eisenhauer, N., Castellano, M. J., ... et Oleksyn, J. (2015). Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. *Biogeochemistry*, 123, 313-327. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0083-6>
- Myrold, D. D. et Huss-Danell, K. (2003). Alder and lupine enhance nitrogen cycling in a degraded forest soil in Northern Sweden. *Plant and Soil*, 254(1), 47-56. <https://doi.org/10.1023/A:1024951115548>
- Nagati, M., Roy, M., Desrochers, A., Manzi, S., Bergeron, Y. et Gardes, M. (2019). Facilitation of Balsam Fir by Trembling Aspen in the Boreal Forest: Do Ectomycorrhizal Communities Matter? *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00932>
- Namroud, M. C., Leduc, A., Tremblay, F. et Bergeron, Y. (2006). Simulations of clonal species genotypic diversity–trembling aspen (*Populus tremuloïdes*) as a case study. *Conservation Genetics*, 7, 415-426. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9051-3>
- Namroud, M. C., Tremblay, F. et Bergeron, Y. (2005). Temporal variation in quaking aspen (*Populus tremuloïdes*) genetic and clonal structures in the mixedwood boreal forest of eastern Canada. *Ecoscience*, 12(1), 82-91. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-1-82.1>
- Nannipieri, P., Ascher, J., Ceccherini, M. T., Landi, L., Pietramellara, G. et Renella, G. (2003). Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 54(4), 655-670. <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x>
- Naylor, D., McClure, R. et Jansson, J. (2022). Trends in Microbial Community Composition and Function by Soil Depth. *Microorganisms*, 10(3), 540. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030540>

- Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J. S. et 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>
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K. et Alves da Silva, G. (2011). Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA fungus*, 2(2), 191-199. <https://doi.org/10.5598/ima fungus.2011.02.02.10>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. et Wagner, H. (2022). vegan: Community ecology package (2.6-4). <https://cran.r-project.org> .
- Olanrewaju, O. S., Glick, B. R. et Babalola, O. O. (2017). Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(11), 197. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2364-9>
- Öpik, M., Moora, M., Zobel, M., Saks, Ü., Wheatley, R., Wright, F. et Daniell, T. (2008). High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist*, 179(3), 867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02515.x>
- Osier, T. L. et Lindroth, R. L. (2001). Effects of genotype, nutrient availability, and defoliation on aspen phytochemistry and insect performance. *Journal of Chemical Ecology*, 27(7), 1289-1313. <https://doi.org/10.1023/a:1010352307301>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... et Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Pardon, P., Reubens, B., Reheul, D., Mertens, J., De Frenne, P., Coussement, T., Janssens, P. et Verheyen, K. (2017). Trees increase soil organic carbon and nutrient availability in temperate agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 247, 98-111. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.018>
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*, 144-169, Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565489.006>
- Perala, D. A., Burns, R. M. et Honkala, B. (1990). *Populus tremuloïdes* Michx.-Quaking Aspen. *Silvics of North America: Hardwoods*, 555-569.

- Pérez-Izquierdo, L., Zabal-Aguirre, M., Flores-Rentería, D., González-Martínez, S. C., Buée, M. et Rincón, A. (2017). Functional outcomes of fungal community shifts driven by tree genotype and spatial-temporal factors in Mediterranean pine forests. *Environmental Microbiology*, 19(4), 1639-1652. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13690>
- Pérez-Izquierdo, L., Zabal-Aguirre, M., González-Martínez, S. C., Buée, M., Verdú, M., Rincón, A. et Goberna, M. (2019). Plant intraspecific variation modulates nutrient cycling through its below ground rhizospheric microbiome. *Journal of Ecology*, 107(4), 1594-1605. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13202>
- Pérez-Jaramillo, J. E., Mendes, R. et Raaijmakers, J. M. (2016). Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 635-644. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0337-7>
- Pérez-Jaramillo, J. E., Carrión, V. J., Bosse, M., Ferrão, L. F. V., de Hollander, M., Garcia, A. A. F., Ramírez, C. A., Mendes, R. et Raaijmakers, J. M. (2017). Linking rhizosphere microbiome composition of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* to genotypic and root phenotypic traits. *The ISME Journal*, 11(10), 2244-2257. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.85>
- Perring, M. P., Du, E., Li, B., Verheyen, K., Hayes, F. et de Vries, W. (2024). Chapter 5 - Context dependent effects of nitrogen deposition on forest understory plant communities. Dans E. Du et W. de Vries (dir.), *Atmospheric Nitrogen Deposition to Global Forests* (p. 77-94). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91140-5.00008-7>
- Philippot, L., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P. et van der Putten, W. H. (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11(11), 789-799. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>
- Pii, Y., Mimmo, T., Tomasi, N., Terzano, R., Cesco, S. et Crecchio, C. (2015). Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. *Biology and Fertility of Soils*, 51(4), 403-415. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-0996-1>
- Pineda, A., Soler, R., Pozo, M. J., Rasmann, S. et Turlings, T. C. J. (2015). Editorial: Above-belowground interactions involving plants, microbes and insects. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00318>
- Powell, G. W. et Bork, E. W. (2007). Effects of aspen canopy removal and root trenching on understory microenvironment and soil moisture. *Agroforestry Systems*, 70(2), 113-124. <https://doi.org/10.1007/s10457-007-9051-z>

- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22(15-16), 1193-1200. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193>
- Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101(1), 133-149. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0>
- Price, D. T., Alfaro, R. I., Brown, K. J., Flannigan, M. D., Fleming, R. A., Hogg, E. H., ... et Venier, L. A. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21(4), 322-365. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- Pu, Z., Zhang, R., Wang, H., Li, Q., Zhang, J. et Wang, X.-X. (2023). Root morphological and physiological traits and arbuscular mycorrhizal fungi shape phosphorus-acquisition strategies of 12 vegetable species. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1150832>
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J. et Glöckner, F. O. (2013). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41(Database issue), D590-596. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1219>
- Read, D. J., Leake, J. R. et Perez-Moreno, J. (2004). Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1243-1263. <https://doi.org/10.1139/b04-123>
- Renaudin, M., Blasi, C., Bradley, R. L. et Bellenger, J.-P. (2022). New insights into the drivers of moss-associated nitrogen fixation and cyanobacterial biomass in the eastern Canadian boreal forest. *Journal of Ecology*, 110(6), 1403-1418. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13881>
- Rheault, K., Lachance, D., Morency, M.-J., Thiffault, É., Guittonny, M., Isabel, N., Martineau, C. et Séguin, A. (2020). Plant Genotype Influences Physicochemical Properties of Substrate as Well as Bacterial and Fungal Assemblages in the Rhizosphere of Balsam Poplar. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2020.575625>
- Richards, C. L., Alonso, C., Becker, C., Bossdorf, O., Bucher, E., Colomé-Tatché, M., Durka, W., ... et Verhoeven, K. J. (2017). Ecological plant epigenetics: Evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecology letters*, 20(12), 1576-1590. <https://doi.org/10.1111/ele.12858>

- Roesch, L. F., Fulthorpe, R. R., Riva, A., Casella, G., Hadwin, A. K., Kent, A. D., ... & Triplett, E. W. (2007). Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *The ISME journal*, 1(4), 283-290. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.53>
- Romme, W. H., Turner, M. G., Tuskan, G. A. et Reed, R. A. (2005). Establishment, Persistence, and Growth of Aspen (*Populus tremuloides*). Seedlings in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86(2), 404-418. <https://doi.org/10.1890/03-4093>
- Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P. et Parker, H. (2005). Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review*, 35(3-4), 248-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x>
- Rosseel, Y., Oberski, D., Byrnes, J., Vanbrabant, L., Savalei, V., Merkle, E., ... et Jorgensen, T. (2017). Package 'lavaan'. Retrieved June, 17(1), 2017.
- Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G., Knight, R. et Fierer, N. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4(10), 1340-1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- Rousk, K., Jones, D. et DeLuca, T. (2013). Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2013.00150>
- Royer, M., Houde, R., Viano, Y. et Stevanovic, T. (2012). Non-wood Forest Products Based on Extractives- A New Opportunity for Canadian Forest Industry Part 2- Softwood Forest Species. *Journal of Food Research*, 1. <https://doi.org/10.5539/jfr.v1n3p8>
- Schreiber, S. G., Hacke, U. G., Hamann, A. et Thomas, B. R. (2011). Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New phytologist*, 190(1), 150-160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03594.x>
- Schweitzer, J. A., Bailey, J. K., Fischer, D. G., LeRoy, C. J., Lonsdorf, E. V., Whitham, T. G. et Hart, S. C. (2008). Plant–soil–microorganism interactions: heritable relationship between plant genotype and associated soil microorganisms. *Ecology*, 89(3), 773-781. <https://doi.org/10.1890/07-0337.1>
- Schweitzer, J. A., Bailey, J. K., Rehill, B. J., Martinsen, G. D., Hart, S. C., Lindroth, R. L., Keim, P. et Whitham, T. G. (2004). Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7(2), 127-134. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00562.x>
- Schweitzer, J. A., Fischer, D. G., Rehill, B. J., Wooley, S. C., Woolbright, S. A., Lindroth, R. L., ... et Hart, S. C. (2011). Forest gene diversity is correlated with the composition

- and function of soil microbial communities. *Population Ecology*, 53, 35-46. <https://doi.org/10.1007/s10144-010-0252-3>
- Schweitzer, J. A., Van Nuland, M. et Bailey, J. K. (2018). Intraspecific plant–soil feedbacks link ecosystem ecology and evolutionary biology. *Aboveground–belowground community ecology*, 69-84. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_4
- Seidl, R., Honkaniemi, J., Aakala, T., Aleinikov, A., Angelstam, P., Bouchard, M., ... & Senf, C. (2020). Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*, 43(7), 967-978. <https://doi.org/10.1111/ecog.04995>
- Shakya, M., Gottel, N., Castro, H., Yang, Z. K., Gunter, L., Labbé, J., ... et Schadt, C. W. (2013). A multifactor analysis of fungal and bacterial community structure in the root microbiome of mature *Populus deltoides* trees. *PloS one*, 8(10), e76382. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076382>
- Smith, M. A. (2015). A Reflection on First Nations in their Boreal Homelands in Ontario: Between a Rock and a Caribou. *Conservation and Society*, 13(1), 23. <https://doi.org/10.4103/0972-4923.161214>
- Smith, S. E. et Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Soares Dias, A. P., Rego, F., Fonseca, F., Casquilho, M., Rosa, F. et Rodrigues, A. (2019). Catalyzed pyrolysis of SRC poplar biomass. Alkaline carbonates and zeolites catalysts. *Energy*, 183, 1114-1122. <https://doi.org/10.1016/j.energy.2019.07.009>
- St-Pierre, A., Blondeau, D., Lajeunesse, A., Bley, J., Bourdeau, N. et Desgagné-Penix, I. (2018). Phytochemical Screening of Quaking Aspen (*Populus tremuloides*) Extracts by UPLC-QTOF-MS and Evaluation of their Antimicrobial Activity. *Molecules*, 23(7), 1739. <https://doi.org/10.3390/molecules23071739>
- Taghavi, S., Garafola, C., Monchy, S., Newman, L., Hoffman, A., Weyens, N., Barac, T., Vangronsveld, J. et van der Lelie, D. (2009). Genome Survey and Characterization of Endophytic Bacteria Exhibiting a Beneficial Effect on Growth and Development of Poplar Trees. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(3), 748-757. <https://doi.org/10.1128/AEM.02239-08>
- Taylor, D. L., Herriott, I. C., Stone, K. E., McFarland, J. W., Booth, M. G. et 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>

- 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., May, T. W. et Smith, M. E. (2010). Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20(4), 217-263. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0274-x>
- Teitelbaum, S., Asselin, H., Bissonnette, J.-F. et Blouin, D. (2023). Governance in the Boreal Forest: What Role for Local and Indigenous Communities? Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier et Y. Bergeron (dir.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 513-532). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_20
- Thakur, A. K., Kumar, P., Parmar, N., Shandil, R. K., Aggarwal, G., Gaur, A. et Srivastava, D. K. (2021). Achievements and prospects of genetic engineering in poplar: a review. *New Forests*, 52(6), 889-920. <https://doi.org/10.1007/s11056-021-09836-3>
- Thiffault, N., Elferjani, R., Hébert, F., Paré, D. et Gagné, P. (2020). Intensive Mechanical Site Preparation to Establish Short Rotation Hybrid Poplar Plantations—A Case-Study in Québec, Canada. *Forests*, 11(7), 785. <https://doi.org/10.3390/f11070785>
- Thom, D. et 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, T., Gilbert, J. et Meyer, F. (2012). Metagenomics - a guide from sampling to data analysis. *Microbial Informatics and Experimentation*, 2(1), 3. <https://doi.org/10.1186/2042-5783-2-3>
- Thompson, J. R., Carpenter, D. N., Cogbill, C. V. et Foster, D. R. (2013). Four Centuries of Change in Northeastern United States Forests. *PLOS ONE*, 8(9), e72540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072540>
- Thormann, M. (2006). The Role of Fungi in Boreal Peatlands. Dans *Boreal Peatland Ecosystems* (vol. 188, p. 101-123). https://doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_6
- Tinschert, E., Egger, G., Wendelgaß, J., Heinze, B. et Rood, S. B. (2020). Alternate reproductive strategies of *Populus nigra* influence diversity, structure and successional processes within riparian woodlands along the Allier River, France. *Journal of Hydro-environment Research*, 30, 100-108. <https://doi.org/10.1016/j.jher.2020.03.004>

- Trivedi, P., Mattupalli, C., Eversole, K. et Leach, J. E. (2021). Enabling sustainable agriculture through understanding and enhancement of microbiomes. *New Phytologist*, 230(6), 2129-2147. <https://doi.org/10.1111/nph.17319>
- Turner, T. R., James, E. K. et Poole, P. S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, 14(6), 209. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-6-209>
- Tuskan, G. A., Difazio, S., Jansson, S., Bohlmann, J., Grigoriev, I., Hellsten, U., ... et Rokhsar, D. (2006). The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *science*, 313(5793), 1596-1604. <https://doi.org/10.1126/science.1128691>
- Tuskan, G. A., DiFazio, S. P. et Teichmann, T. (2004). Poplar Genomics is Getting Popular: The Impact of the Poplar Genome Project on Tree Research. *Plant Biology*, 6(1), 2-4. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44715>
- Van der Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M.-A. et 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>
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... et Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265-276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- Veach, A. M., Morris, R., Yip, D. Z., Yang, Z. K., Engle, N. L., Cregger, M. A., ... et Schadt, C. W. (2019). Rhizosphere microbiomes diverge among *Populus trichocarpa* plant–host genotypes and chemotypes, but it depends on soil origin. *Microbiome*, 7, 1-15. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0668-8>
- Vellend, M. et Geber, M. A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8(7), 767-781. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x>
- Vorholt, J. A. (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews. Microbiology*, 10(12), 828-840. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2910>
- Watson, J. E., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., ... et 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>
- Webster, J. et Weber, R. (2007). *Introduction to Fungi*. Cambridge University Press.

- Weemstra, M., Freschet, G. T., Stokes, A. et Roumet, C. (2021). Patterns in intraspecific variation in root traits are species-specific along an elevation gradient. *Functional Ecology*, 35(2), 342-356. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13723>
- Weinert, N., Meincke, R., Gottwald, C., Heuer, H., Gomes, N. C. M., Schloter, M., Berg, G. et Smalla, K. (2009). Rhizosphere Communities of Genetically Modified Zeaxanthin-Accumulating Potato Plants and Their Parent Cultivar Differ Less than Those of Different Potato Cultivars. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(12), 3859-3865. <https://doi.org/10.1128/AEM.00414-09>
- Weiß, M., Waller, F., Zuccaro, A. et Selosse, M.-A. (2016). Sebaciales – one thousand and one interactions with land plants. *New Phytologist*, 211(1), 20-40. <https://doi.org/10.1111/nph.13977>
- Wherry, E. T. (1927). Divergent Soil Reaction Preferences of Related Plants. *Ecology*, 8(2), 197-206. <https://doi.org/10.2307/1928959>
- Whipps, J. M., Hand, P., Pink, D. et Bending, G. D. (2008). Phyllosphere microbiology with special reference to diversity and plant genotype. *Journal of Applied Microbiology*, 105(6), 1744-1755. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2008.03906.x>
- White, T. J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols: A guide to methods and applications/Academic Press, Inc.*
- Whitham, T. G., Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., Bangert, R. K., LeRoy, C. J., ... et Wooley, S. C. (2006). A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics*, 7(7), 510-523. <https://doi.org/10.1038/nrg1877>
- Whitham, T. G., Young, W. P., Martinsen, G. D., Gehring, C. A., Schweitzer, J. A., Shuster, S. M., ... et Kuske, C. R. (2003). Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84(3), 559-573. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0559:CAEGAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0559:CAEGAC]2.0.CO;2)
- Whitman, T., Woolet, J., Sikora, M., Johnson, D. B. et Whitman, E. (2022). Resilience in soil bacterial communities of the boreal forest from one to five years after wildfire across a severity gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 172, 108755. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108755>
- Wijayawardene, N. (2020). Outline of Fungi and fungus-like taxa. *Mycosphere*, 11(1), 1060-1456. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>

- Wickham, H., et Wickham, H. (2016). *Data analysis* (pp. 189-201). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9
- Wu, Y., Deng, M., Huang, J., Yang, S., Guo, L., Yang, L., Ahirwal, J., Peng, Z., Liu, W. et Liu, L. (2022). Global patterns in mycorrhizal mediation of soil carbon storage, stability, and nitrogen demand: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 166, 108578. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108578>
- Xiong, W., Jousset, A., Guo, S., Karlsson, I., Zhao, Q., Wu, H., Kowalchuk, G. A., Shen, Q., Li, R. et Geisen, S. (2018). Soil protist communities form a dynamic hub in the soil microbiome. *The ISME Journal*, 12(2), 634-638. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.171>
- Yue, K., Ni, X., Fornara, D. A., Peng, Y., Liao, S., Tan, S., Wang, D., Wu, F. et Yang, Y. (2021). Dynamics of calcium, magnesium, and manganese during litter decomposition in alpine forest aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecosystems*, 24, 516-529. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00532-5>
- Yu, M. et Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 300, 14-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.039>
- Zanin, G., Rheault, K., Desrochers, A., Yin, X., Séguin, A. et Martineau, C. (2024). The Poplar Microbiome. Dans I. Porth, J. Klápště et A. McKown (dir.), *The Poplar Genome* (p. 107-123). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-50787-8_6
- Zheng, Q., Hu, Y., Zhang, S., Noll, L., Böckle, T., Dietrich, M., ... et Wanek, W. (2019). Soil multifunctionality is affected by the soil environment and by microbial community composition and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107521. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107521>
- Zhou, S., Yan, G., Hu, J., Liu, X., Zou, X., Tie, L., ... et Huang, C. (2021). The responses of leaf litter calcium, magnesium, and manganese dynamics to simulated nitrogen deposition and reduced precipitation vary with different decomposition stages. *forests*, 12(11), 1473. <https://doi.org/10.3390/f12111473>