

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RÉPONSES DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL FORESTIER À
LA RÉCOLTE INTENSIVE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS DES
PEUPLEMENTS DE PIN GRIS DU NORD-EST DE L'ONTARIO

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN SCIENCES BIOLOGIQUES

PAR
LAURENT ROUSSEAU

JUIN 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Si l'essence d'une vie naît des expériences parfois longues et difficiles qu'on choisit d'affronter, il est souvent impérieux de savoir aller chercher au-delà de soi-même la force nécessaire pour les surmonter. Il est ainsi venu le temps que je remercie tous celles et ceux qui m'ont permis de toutes les manières possibles de franchir celle qui a grandement composé mes quatre dernières années et que vous vous apprêtez à lire.

Je remercie tout d'abord le plus sincèrement possible mes deux directrices, I. Tanya Handa et Lisa Venier de m'avoir offert la chance de réaliser ce doctorat et surtout accompagné tout au long de ce dernier que ce soit dans les bons comme les mauvais moments. Grâce à votre soutien et vos conseils, j'ai pu mener à son terme ce projet de la meilleure façon possible tout en acquérant au mieux les compétences requises pour défendre ma légitimité scientifique avec la présente thèse.

Je suis également reconnaissant à ceux qui composèrent mon comité de doctorat: Tim Work (professeur au Département des Sciences biologiques (DSB) de l'Université du Québec à Montréal - UQÀM), Sandrine Salmon (chercheuse au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) et Marco Moretti (chercheur à l'Institut fédéral suisse de recherches sur la forêt, la neige et le paysage). Un remerciement particulier ira à Isabelle Aubin (chercheuse au Service Canadien des Forêts - SCF) qui fut disponible pour m'aider de la même manière dans mon projet de recherche tout comme Paul Hazlett et Rob Fleming (SCF) ainsi que Dave Morris du Ministère des Richesses naturelles et des Forêts de l'Ontario (MRNFO). Je remercie pareillement Daniel Kneeshaw (professeur au DSB de l'UQÀM) et Jean-Noël Candau (chercheur au SCF) d'avoir composé le jury de mon examen de synthèse. Enfin, je suis grandement reconnaissant à Zoë Lindo (University of Western Ontario), Nelson Tiffault (chercheur au SCF) et Tim Work d'avoir fait l'évaluation de cette thèse.

Mon projet de doctorat n'aurait pas été possible sans le financement de plusieurs organismes fédéraux (le SCF (Ressources Naturelles Canada - RNCAN) via le Bureau de recherche et de développement énergétiques (BRDE) et le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG)) et la collaboration de l'industrie forestière (Tembec et Ontario Power Generation), du MRNFO, des Premières Nations et des communautés locales. Je remercie aussi le DSB, la Faculté des Sciences et la Fondation de l'UQÀM de m'avoir octroyé les bourses ayant financé ma dernière année de doctorat ainsi que le Centre d'Étude de la Forêt (CEF) et le Centre pour la Science de la Biodiversité du Québec (CSBQ) pour leur soutien.

Il me faut aussi remercier tout spécialement Laurence Codebecq et Adriana Ramos Dias qui m'ont aidé à récolter les données présentées ici ainsi que les employés du SCF pour le travail de terrain et de laboratoire: Kerrie Waino-Keizer, Kevin Good, Johanna Curry, Tom Weldon, Jamie Stewart et Kevin Barber. Je remercie aussi tous les membres du laboratoire de Tanya, notamment Laura-Jeanne Raymond Léonard, puis ceux du DSB. Emily Smenderovac (University of Toronto), Idaline Laigle (Université de Sherbrooke), Jesse Hoage (Laurentian University) et Benoit Gendreau-Berthiaume (Institut des sciences de la forêt tempérée), je vous suis très obligé de nos collaborations respectives. Ma gratitude va aussi à Jan Addison (Royal Roads University) mais aussi à Zoë Lindo, Valérie Behan-Pelletier (Agriculture and Agri-Food Canada) et Roy Norton (State University of New York) pour m'avoir si agréablement initié à l'étude respective des collemboles et des acariens du sol!

Ma reconnaissance va enfin et surtout à celle qui partage ma vie et qui la remplit chaque jour de toutes les joies possibles au-delà de lui donner son sens le plus véritable. Merci Gwenaëlle. Cette dernière va également à ma famille. Vous n'avez jamais arrêté de croire en moi et de me soutenir quand bien même cela impliquait de vivre loin de vous. Ainsi, je dédie cette thèse à tous ceux qui m'entourent chaque jour car sans eux, ma conscience et ma curiosité du monde ne seraient pas aussi fécondes.

*“L’absurde naît de cette confrontation entre l’appel humain et
le silence déraisonnable du monde”*

Albert Camus, *Le mythe de Sisyphe* (1942)

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	XI
LISTE DES TABLES	XV
RÉSUMÉ	XIX
SUMMARY	XXI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	
0.1 La forêt boréale au Canada	1
0.2 Intensification de la récolte de la biomasse ligneuse en forêt boréale	4
0.3 La mésofaune du sol : indicateur écologique pour la gestion forestière ..	15
0.4 Intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels des espèces	26
0.5 Objectifs de recherche et hypothèses associées	36
CHAPITRE I	
RÉPONSES TAXONOMIQUES À COURT TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS UN PEUPLEMENT DE PIN GRIS (<i>PINUS BANKSIANA</i>) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)	
FOREST FLOOR MESOFAUNA COMMUNITIES RESPOND TO A GRADIENT OF WOODY BIOMASS HARVESTING IN A BOREAL JACK PINE (<i>PINUS BANKSIANA</i>) STAND OF NORTHEASTERN ONTARIO (CANADA)	
1.1 Résumé	40
1.2 Summary	42
1.3 Introduction	44
1.4 Materials and methods	46
1.4.1 Study area and experimental design.....	46
1.4.2 Forest floor mesofauna sampling	49
1.4.3 Assessment of environmental variables	51
1.4.4 Data analyses.....	52
1.5 Results	54

1.5.1 Summary of sampled mesofauna communities	54
1.5.2 The importance of mosses for boreal mesofaunal communities	54
1.5.3 Responses of Collembola and Oribatida communities to biomass removal treatment and sampling date	57
1.5.4 Effects of biomass removal treatments on environmental variables	61
1.5.5 Relationships between environmental variables and mesofauna communities.....	66
1.6 Discussion.....	69
1.6.1 Sampling effort of our mesofauna communities	69
1.6.2 Significant changes in forest floor mesofauna in response to biomass removal treatments	70
1.6.3 Collembola and Oribatida, a potential different response to biomass removal	73
1.6.4 Environmental changes due to biomass removal and links to mesofauna communities.....	74
1.7 Conclusion	75

CHAPITRE II

RÉPONSES FONCTIONNELLES À COURT TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS UN PEUPEMENT DE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA*) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)

INTENSE BIOMASS REMOVAL LEADS TO FUNCTIONAL HOMOGENIZATION OF BOREAL SOIL MESOFAUNAL COMMUNITIES

2.1 Résumé	78
2.2 Summary	80
2.3 Introduction	82
2.4 Materials and methods.....	85
2.4.1 Study area and experimental design	85
2.4.2 Forest floor mesofauna sampling	86
2.4.3 Selection and measurements of the response traits of mesofauna species	87
2.4.4 Environmental variables	96
2.4.5 Data analyses	97
2.5 Results	99

2.5.1 Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal gradient.....	99
2.5.2 Temporal changes of the functional structure of mesofaunal communities	104
2.5.3 Effects of environmental conditions on functional structure of mesofauna	105
2.6 Discussion	107
2.6.1 Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal gradient.....	107
2.6.2 Temporal changes in the functional structure of mesofaunal communities	111
2.6.3 Relevance of multi-taxa and trait-based approaches in forest management	112

CHAPITRE III

RÉPONSES TAXONOMIQUES ET FONCTIONNELLES À LONG TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS DES PEUPELEMENTS DOMINÉS PAR LE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA*) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)

LONG-TERM EFFECTS OF BIOMASS REMOVAL ON SOIL MESOFAUNAL COMMUNITIES IN NORTHEASTERN ONTARIO (CANADA) JACK PINE (*PINUS BANKSIANA*) STANDS

3.1 Résumé	116
3.2 Summary	118
3.3 Introduction	120
3.4 Materials and methods	123
3.4.1 Study sites and experimental design	123
3.4.2 Soil mesofauna sampling	125
3.4.3 Selection and measurements of the functional response traits of mesofaunal species	126
3.4.4 Assessment of the environmental variables	127
3.4.5 Data analyses.....	128
3.5 Results.....	131
3.5.1 Summary of sampled mesofaunal communities among all sites.....	131

3.5.2	Taxonomic responses of mesofaunal communities to biomass removal	131
3.5.3	Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal	134
3.5.4	Effects of the biomass removal treatments on soil environmental conditions.....	138
3.5.5	Associations of mesofaunal communities with environmental variables	143
3.6	Discussion.....	145
3.6.1	Responses of soil mesofauna to persistent environmental modifications	146
3.6.2	Significant differences of soil mesofauna among biomass removal treatments.....	147
3.6.3	Divergent responses of Oribatida and Collembola communities to biomass harvesting	151
3.6.4	Relevance of the functional trait-based approach.....	152
3.6.5	Management implications.....	152
CONCLUSION GÉNÉRALE		
0.1	Résultats majeurs	155
0.2	Limites et critiques	162
0.3	Perspectives de recherche	166
0.4	Recommandations pour la recherche scientifique et la gestion forestière	172
ANNEXE A		
TABLES DES DONNÉES.....		175
BIBLIOGRAPHIE		
LISTE DES RÉFÉRENCES.....		229

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 0.1 Photographies des trois grands ordres et catégories de collemboles suivant leur préférence de microhabitat: (A) <i>Lepidocyrtus helenae</i> Snider (1967 - Entomobryomorpha - espèce épiédaphique), (B) <i>Sminthurinus henshawi</i> Folsom (1896 - Symphypleona - espèce hémiédaphique) et (C) <i>Mesaphorura (Tullbergia) yosiii</i> Rusek (1967 - Poduromorpha - espèce euédaphique). Crédits: L. Rousseau (A et C) et A. Ramos Dias (B).....	17
Figure 0.2 Photographies des trois grandes catégories d'acariens oribates suivant leur préférence de microhabitat: (A) <i>Scheloribates pallidulus</i> Koch (1841 - Scheloribatidae - espèce hémiédaphique), (B) <i>Pilogalumna spl</i> Grandjean (1956 - Galumnidae - espèce épiédaphique) et (C) <i>Tectocepheus velatus</i> Michael (1880 - Tectocepheidae - espèce euédaphique). Crédits: L. Rousseau.	20
Figure 1.1 Map of the <i>Island Lake</i> Biomass Harvest Experiment area near Chapleau (Ontario, Canada) as indicated by the star. Each experimental plot is identified by the block number and the abbreviation of the harvesting treatment: C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor). Modified from Kwiaton <i>et al.</i> (2014).	47
Figure 1.2 Stacked barplots of density, biomass and α-diversity (exp^{Shannon index}) of Collembola (A) and Oribatida (B) communities in the moss and soil strata of the control plots (uncut stand) in June 2013, August 2013 and May 2014 at the <i>Island Lake</i> experimental site. Error bars are not shown for visual clarity. Lower case letters indicate significant differences (Kruskal-Wallis H-test) among forest floor strata at each sampling time. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.....	56
Figure 1.3 Principal component analysis (PCA) biplot of (A) environmental variables measured in May 2014 (except woody debris volumes measured in 2012) at the <i>Island Lake</i> experimental site and (B) shown by treatments. Percent inertia associated with each principal component is shown in parentheses. Ellipses represent 95 % of inertia attributed to environmental variables within each treatment. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B =	

bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor). The colour scale represents the increasing intensity of the disturbance among treatments.62

Figure 1.4 Ordination diagrams (RDA) of variance in Collembola community structure constrained by environmental variables in response to biomass removal treatments in June 2013 (A), August 2013 (B) and May 2014 (C) at the *Island Lake* experimental site. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor).67

Figure 1.5 Ordination diagrams (RDA) of variance in Oribatida community structure constrained by environmental variables in response to biomass removal treatments in June (A) and August 2013 (B) at the *Island Lake* experimental site. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and forest floor).68

Figure 2.1 Morphological traits of Collembola species (here, *Lepidocyrtus helenae*). Legend: (1) antennae length, (2) post-antennal organ (PAO), (3) ocelli number, (4) leg length, (5) mouthpart (mandible and maxilla) structure, (6) body length, (7) body pigmentation, (8) scales, (9) bothriotricha, (10) body width and (11) furcula length. Credits: L. Rousseau.91

Figure 2.2 Morphological traits of Oribatida species (here, *Nothrus monodactylus* Berlese, 1910). Legend: (1) body length, (2) cuticle sclerotization, (3) sensillus length, (4) chelicerae morphology (from Kaneko, 1988), (4') compacted chelicerae, (4'') normal chelicerae, (4''') elongated chelicerae, (5) claw length, (6) claw number and (7) body width. Pteromorphae (lateral cuticular extensions) are visible on *Pilogalumna spl* (Figure 0.2B). Credits: L. Rousseau.95

Figure 2.3 Mean values ($\pm$ 95 % confidence interval) of the functional diversity (FD_{Rao}) of Collembola (upper panels) and Oribatida (lower panels) communities in response to biomass removal treatment (excepted the bladed treatment for Oribatida communities - cf. section 2.4.5 Data analyses) and sampling date. C = control; T = tree-length; F = full-tree biomass; S = stumped; B = bladed. Significant differences from perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters (*p-values* are indicated in the text - cf. section 2.5. Results).100

Figure 2.4 Non-metrical distance scaling of the functional trait composition of Collembola (upper panels) and Oribatida (lower panels) communities in response to biomass removal treatment (left panels - excepted the bladed treatment for Oribatida communities - *cf.* section 2.4.5 Data analyses) and sampling date (right panels). C = control; T = tree-length; F = full-tree biomass; S = stumped; B = bladed. Significantly different composition between treatments and between sampling dates are indicated by different lowercase letters. R^2 is the inertia of the functional composition of communities explained by the respective factors in the perm-MANOVA. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ 101

Figure 3.1 Map of the experimental sites of the Long-Term Soil Productivity (*LTSP*) network in Northeastern Ontario considered in the present study. 124

Figure 3.2 Ordination diagrams (db-pRDA) of the taxonomic composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 is the inertia of the taxonomic composition of communities explained by the treatments and significantly different compositions among treatments are indicated by different lowercase letters. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), *** $p < 0.001$ 132

Figure 3.3 Comparison of mean (± 95 % confidence intervals) density, biomass and species α -diversity of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. Significant differences from perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters. *** $p < 0.001$ 133

Figure 3.4 Ordination diagrams (db-pRDA) of the functional composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 is the inertia of the functional composition of communities explained by the treatments considered and significantly different compositions among treatments are indicated by different lowercase letters. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. 137

Figure 3.5 Principal component analysis (PCA) biplot of the soil environmental variables according to the biomass removal treatments across all *LTSP* experimental sites. Ellipses represent 95 % of the environmental inertia of the treatments and the percentage of inertia associated with each principal

component is indicated in parentheses. R^2 is the total inertia explained by the treatments and significantly different environmental conditions among treatments are indicated by different lowercase letters, based on db-pRDA (** $p < 0.001$). C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. The colour scale (from light grey to black) represents increasing intensity of disturbance including removal among treatments.....139

Figure 3.6 Ordination diagrams (pRDA) of the taxonomic composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the environmental variables measured across all biomass removal treatments in all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 adj. is the adjusted inertia of the taxonomic composition explained by the environmental variables. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$143

LISTE DES TABLES

Table	Page
Table 1.1 Comparison of mean density, biomass and species α -diversity ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and mosses) Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment, sampling date and their interaction at the <i>Island Lake</i> experimental site. Significant differences from linear mixed models are indicated by different lowercase letters.....	58
Table 1.2 Changes in taxonomic composition (similarity and variation) of forest floor (soil and mosses) Collembola and Oribatida communities in response to biomass removal treatment, sampling date and their interaction at the <i>Island Lake</i> experimental site. Significant differences in composition (similarity) from the perm-MANOVA are indicated by different colors (R^2 corresponds to the inertia explained). Significant differences in compositional variation from Betadisper tests are indicated by different lowercase letters.	60
Table 1.3 Comparison of mean values ($\pm$ standard error) of environmental variables among the biomass removal treatments at each sampling date at the <i>Island Lake</i> experimental site. Significant differences among treatments from linear mixed models are indicated by different lowercase letters. Data in grey were not included in the linear mixed models due to no variance.....	63
Table 2.1 Description of the Collembola response traits considered in our study. All morphological traits were measured directly on specimens while mouthpart morphology was validated when necessary in existing literature. Microhabitat preference and dispersal ability (ecological traits) were determined based on associations of various morphological traits. Hypotheses for each trait are based on the references cited below ¹	88
Table 2.2 Description of the Oribatida response traits considered in our study. All morphological traits were measured directly on specimens while mouthpart morphology was validated when necessary in existing literature. Microhabitat preference and dispersal ability (ecological traits) were determined based on associations of various morphological traits. Hypotheses for each trait are based on the references cited below ¹	92
Table 2.3 Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of the functional response traits of forest floor Collembola species in response to biomass removal treatment, sampling date and their overall interaction ("I.") at the <i>Island Lake</i> experimental site. Significant differences coming from the perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters.	102

Table 2.4	Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of the functional response traits of forest floor Oribatida species in response to biomass removal treatment (excepted the bladed treatment - <i>cf.</i> section 2.4.5 Data analyses), sampling date and their overall interaction ("I.") at the <i>Island Lake</i> experimental site. Significant differences coming from the perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters.....	103
Table 2.5	Synthesis of significant relationships ($p < 0.05$ after <i>fdr</i> correction) from the Fourth-Corner analysis between the Collembola response traits and the environmental variables measured in the biomass removal treatments at each sampling date at the <i>Island Lake</i> experimental site. Black, white and grey boxes mean respectively significant positive, negative and non-significant relationships for the date considered.	106
Table 3.1	Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of species response traits and functional diversity (FD_{Rao}) of moss and soil Collembola communities in response to the biomass removal treatment across all <i>LTSP</i> experimental sites. Significant differences among treatments (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.....	135
Table 3.2	Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of species response traits and functional diversity (FD_{Rao}) of moss and soil Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all <i>LTSP</i> experimental sites. Significant differences among treatments (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.....	136
Table 3.3	Comparison of soil environmental variables (mean $\pm$ standard error) among biomass removal treatments in each <i>LTSP</i> experimental site and across all sites (general). Significant general differences (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.....	140
Table 3.4	Synthesis of significant relationships ($p < 0.05$ after <i>fdr</i> correction) between functional traits of moss and soil Oribatida species and environmental variables measured across treatments in all <i>LTSP</i> experimental sites according to the Fourth-Corner analysis. Grey and white colored cells indicate positive and negative relationships respectively.....	145
Table A.1	Collembola species mean density (individuals dm^{-3} ($\pm$ standard error) of forest floor) per sample type and sampling date in response to biomass removal treatments at the <i>Island Lake</i> experimental site.	175
Table A.2	Oribatida species mean density (individuals dm^{-3} ($\pm$ standard error) of forest floor) per sample type and sampling date in response to biomass removal treatments at the <i>Island Lake</i> experimental site.	188

Table A.3 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of forest floor Collembola species found at the <i>Island Lake</i> experimental site.	196
Table A.4 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of forest floor Oribatida species found at the <i>Island Lake</i> experimental site.	200
Table A.5 Collembola species mean density (individuals dm^{-3} ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and moss)) in response to biomass removal treatments across all <i>LTSP</i> experimental sites.....	203
Table A.6 Oribatida species mean density (individuals dm^{-3} ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and moss)) in response to biomass removal treatments across all <i>LTSP</i> experimental sites.....	207
Table A.7 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of moss and soil Collembola species found across all <i>LTSP</i> experimental sites.	213
Table A.8 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of moss and soil Oribatida species found across all <i>LTSP</i> experimental sites.	216
Table A.9 Métadonnées des tables de données taxonomiques des communautés de collemboles et d'acariens oribates échantillonnées sur les sites expérimentaux d' <i>Island Lake</i> (Chapitre 1) et du réseau <i>LTSP</i> (Chapitre 3)	220
Table A.10 Métadonnées des tables de données fonctionnelles des communautés de collemboles et d'acariens oribates échantillonnées sur les sites expérimentaux d' <i>Island Lake</i> (Chapitre 2) et du réseau <i>LTSP</i> (Chapitre 3)	224

RÉSUMÉ

Les forêts boréales canadiennes fournissent d'importants services écosystémiques dont bénéficie l'industrie forestière. L'intérêt grandissant d'une intensification de l'exploitation de ces forêts par la récolte de biomasse ligneuse incluant les débris (*e.g.*, branches) pour la production de bioénergie soulève néanmoins des craintes quant aux conséquences écosystémiques potentielles pouvant entraver leur gestion durable. Cependant, cette évaluation reste limitée dans ces forêts, notamment en ce qui concerne la biodiversité.

La présente thèse contribue à l'évaluation des effets de cette récolte intensive de biomasse sur la biodiversité du sol en étudiant la réponse des communautés de deux taxa abondants de la mésofaune, les collemboles (*Collembola*) et les acariens oribates (*Oribatida*), par des approches taxonomiques et fonctionnelles.

Le premier objectif de cette thèse fut (1) d'évaluer les effets à court terme (2 ans) d'un gradient d'intensification de récolte de biomasse (du tronc seul jusqu'à celle de l'arbre entier (tronc, branches et cime), de sa souche et des couches organiques du sol), établi lors de la coupe d'un peuplement de pin gris (*Pinus banksiana* Lambert, 1803) du Nord-est de l'Ontario, sur la structure taxonomique des communautés de ces deux taxa et (2) d'identifier les changements environnementaux associés les expliquant. Bien que les deux taxons eurent des réponses quelque peu contrastées, leurs communautés respectives présentèrent de manière significative une densité et diversité spécifique plus faibles ainsi que des changements compositionnels suite à l'enlèvement de la biomasse comparativement à la forêt non coupée. Ces modifications furent particulièrement visibles suite aux pratiques intensives de récolte de l'arbre entier avec sa souche et avec l'élimination supplémentaire des couches organiques du sol. Le gradient sembla entraîner une perte de microhabitats favorables par la baisse du couvert organique du sol par la végétation herbacée (mousses) et les débris ligneux.

Le deuxième objectif consista à (1) déterminer, avec la même expérimentation à court terme, la modification de la structure fonctionnelle des communautés de collemboles et d'acariens oribates en réponse au gradient de récolte et (2) interpréter si des modifications observées étaient reliées aux changements environnementaux. Des traits morphologiques et d'histoire de vie des deux taxa furent mesurés et leurs préférence de microhabitat et capacité de dispersion active déterminées afin d'évaluer la diversité et composition communautaire des traits. Une récolte intensive de la biomasse engendra une homogénéisation fonctionnelle des communautés d'acariens oribates avec une diversité réduite et une composition des traits modifiée par la perte d'espèces inféodées à la surface du sol (généralement plus grandes, sexuée et micro-détritivores). Ce phénomène fut moins marqué chez les collemboles. Exacerbées

durant l'été, les modifications environnementales furent liées à la réduction de la couverture organique du sol et au microclimat altéré.

Le troisième objectif visa à (1) examiner les effets de cette récolte intensive sur la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés des deux taxa après 20 ans et (2) identifier si des changements environnementaux persistants du sol expliquaient leur modification. Cinq sites expérimentaux ayant un gradient similaire d'élimination de la biomasse établis il y a 20 ans dans des peuplements de pins gris dans le nord-est de l'Ontario ont été échantillonnés. Comparées à la forêt mature non coupée, les communautés des deux taxa, surtout celles des acariens oribates, étaient toujours modifiées taxonomiquement par la récolte, notamment par la pratique la plus intensive, avec une densité et diversité plus faible ainsi qu'une composition changée. Mais fonctionnellement, seules ces dernières étaient encore homogénéisées avec un manque d'espèces de surface, principalement micro-détritivores et dispersantes rapidement après la récolte intensive contrairement à celles de collemboles. Le manque persistant de microhabitats favorables dans les parcelles récoltées provenait surtout d'une plus faible couverture organique du sol par la végétation herbacée (mousses) et les débris ligneux.

En conclusion, la mésofaune du sol fut plus modifiée et ne se rétablit pas 20 ans après la récolte très intense de la biomasse ligneuse (récolte de la souche et des couches organiques du sol suite à la récolte de l'arbre entier) par rapport aux pratiques actuellement autorisées (récolte du tronc seul et de l'arbre entier) et aux forêts non coupées de pins gris du Nord-est de l'Ontario. Un suivi à plus long terme couvrant les étapes de développement ultérieures de ces forêts et incluant également la comparaison de réponse de cette mésofaune du sol à leurs perturbations naturelles telles que le feu est nécessaire pour confirmer ces résultats qui, à leur tour, aideront à développer et à évaluer les pratiques de gestion forestière durable.

MOT-CLÉS : Gestion forestière durable, Débris ligneux, Collemboles, Acariens oribates, Assemblage communautaire, Trait fonctionnel de réponse

SUMMARY

Canadian boreal forests support key ecosystem services of benefit to the forestry industry. Recent interest in intensifying woody biomass harvesting including debris (e.g., branches) for bioenergy production has raised concern regarding potential ecosystem consequences that might hinder sustainable forestry practices. However, assessments in Canadian boreal forests remain limited, especially based on biodiversity.

This thesis offers a contribution by evaluating how biomass removal may influence soil biodiversity by studying two highly abundant taxa of mesofauna, Collembola and Oribatida, using taxonomic and functional approaches.

The first objective was to (1) evaluate short-term effects (2 years) of an intensification gradient of biomass removal in jack pine (*Pinus banksiana* Lambert, 1803) stands following a clear-cut (harvesting of stem only, whole-tree (trunk, top and branches) as well as stump and organic soil removal) on the taxonomic structure of the communities of Collembola and Oribatida. The related environmental changes that may explain observed responses were also assessed (2). While both taxa showed somewhat contrasting responses, each community had significantly lower density and species diversity and more compositional shifts in response to biomass removal compared to uncut mature forest stands. These differences were especially marked with intensive practices of whole-tree harvesting with stump and that with additional organic soil removal. The harvesting gradient appeared to lead to a loss of suitable microhabitats through reduced organic cover including ground vegetation (mosses) and woody debris.

The second objective was to (1) determine, for the same short-term experiment, whether the functional structure of Collembola and Oribatida communities changed in response to a gradient of biomass removal and (2) interpret if observed responses were linked to environmental changes. Morphological and life-history traits of both soil taxa were measured and their microhabitat preference and active dispersal ability were determined in order to assess community trait diversity and composition. Community trait structure of both soil taxa was modified by intense biomass removal showing lower diversity and shifts in trait composition. This functional homogenization was especially important for Oribatida with the loss of surface-dwelling species (larger, more sexually reproducing and mostly micro-detritivorous), while Collembola were more resilient. Environmental changes were mostly associated with a lower soil organic cover and modified microclimate and were exacerbated by drier conditions in the summer.

The third objective was to (1) assess long-term effects (after 20 years) of intensive biomass removal on the taxonomic and functional structure of Collembola and

Oribatida communities and (2) identify if persistent changes in soil conditions explained observed responses. Five long-term study sites established in jack pine stands with a similar biomass removal gradient in northeastern Ontario were sampled. Compared to uncut mature forest, taxonomic community structure of both taxa, especially Oribatida, were still modified by harvesting, especially in the most intensive removal practice, where significantly lower density and diversity as well as a shifted composition were observed. But functionally, responses differed. Oribatida communities still showed functional homogenization after 20 years, with few surface-dwelling, mostly micro-detritivorous and rapidly dispersing species after intensive removal, whereas trait structure of Collembola communities did not differ. Harvested plots still had reduced organic soil cover including the absence of moss and less woody debris, suggesting that the lack of suitable microhabitats persisted through time.

In conclusion, soil mesofaunal communities were more modified and did not recover 20 years after very intense woody biomass removal (stump and organic soil removal after whole-tree harvesting) compared to currently approved practices (stem-only and whole-tree harvesting) and to uncut jack pine forests in northeastern Ontario. Longer-term monitoring that covers later development stages of these forests as well as comparing the mesofaunal community patterns following natural disturbance (*e.g.*, wildfire) are needed to confirm these findings which, in turn, will assist in the development and assessment of sustainable forest management practices.

KEYWORDS: Sustainable forest management, Woody debris, Collembola, Oribatida, Community assemblage, Functional response trait

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 La forêt boréale au Canada

Les forêts boréales se réfèrent à la large zone circumpolaire de végétation des latitudes nordiques (50 - 60°) formant, avec leurs 19 millions de km², l'un des plus grands biomes terrestres (Brandt, 2009; Brandt *et al.*, 2013). Elles représentent 33 % des forêts mondiales en surface et s'étalent sur de nombreux pays tels que le Canada où elles y couvrent d'est en ouest plus de 3 millions de km² soit 30 % de sa superficie terrestre et 77 % de sa surface forestière. Dans la province canadienne de l'Ontario où la présente étude a lieu, ces forêts couvrent ainsi plus de 500,000 km² dont 32 % (soit 16 % du territoire en surface) sont gérés surtout pour la production de pâte à papier (Watkins, 2011; Canadian Forest Service, 2016). Relativement jeunes au Canada (environ 6,000 ans avec la fin de la dernière glaciation) et caractérisées par des conditions climatiques précises, ces forêts se délimitent au nord par la toundra et au sud par la forêt tempérée (Brandt, 2009). Au-delà des forêts, la zone boréale canadienne se définit aussi par une très grande présence de lacs, rivières et zones humides dont l'importance écologique est primordiale (Brandt, 2009; Kreutzweiser *et al.*, 2013; Webster *et al.*, 2015). Au Canada, ces forêts sont dominées par des essences conifériennes telles que *Picea glauca* (Moench) Voss (1907), *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenburg (1888), ainsi que *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch (1873), *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller (1768) et *Pinus banksiana* notamment à l'est et par *Pinus contorta* var. *latifolia* Engelmann (1871) et *Abies lasiocarpa* (Hooker) Nuttall (1849) à l'ouest. Elles deviennent mixtes au sud par la présence d'espèces feuillues telles que *Populus tremuloides* Michaux (1803), *Populus balsamifera* Linnæus (1753) ainsi que *Betula papyrifera* Marshall (1785). Les différents habitats des forêts boréales canadiennes abritent aussi un très grand nombre

d'espèces animales et végétales qui leur sont inféodées à l'échelle locale, voire continentale (Brandt *et al.*, 2013; Venier *et al.*, 2014) telle que certaines espèces emblématiques comme le grizzli (*Ursus arctos* Linnaeus (1758)) et le caribou forestier (*Rangifer tarandus* Linnaeus (1758)) ainsi que 150 espèces d'oiseaux, soit plus de la moitié des espèces canadiennes. La très grande majorité de ces espèces animales et végétales se trouve surtout au niveau du sol avec la végétation (*e.g.*, mousses), les invertébrés (*e.g.*, insectes) et la microflore (*e.g.*, champignons) bien qu'elles demeurent très méconnues. Depuis 6,000 ans, le climat, le feu, les insectes ravageurs, les maladies et leurs interactions ont été les grands moteurs naturels de la dynamique structurelle des forêts boréales canadiennes à l'échelle locale et continentale (Barbosa *et al.*, 2012; Brandt *et al.*, 2013; Maynard *et al.*, 2014). Ces forêts ont aussi via leur fonctionnement un rôle biogéophysicochimique majeur à ces mêmes échelles: citons la régulation de la température atmosphérique par leur albédo relativement fort (Bonan, 2008) et des cycles des nutriments via leur stockage important de carbone notamment dans le sol et le bois mort (Smeets et Faaij, 2007; Hunt *et al.*, 2010; Kurz *et al.*, 2013; Price *et al.*, 2013), le grand stockage de ressources hydrologiques et le contrôle de l'érosion (Brandt, 2009; Maynard *et al.*, 2014; Lemprière *et al.*, 2013).

Les forêts boréales canadiennes soutiennent aussi un grand nombre d'activités humaines qu'elles soient économiques avec l'industrie forestière, mais aussi culturelles ou récréatives (Brandt *et al.*, 2013). Elles possèdent ainsi une valeur économique et environnementale évaluée actuellement à plus de 100 milliards de dollars canadiens (Canadian Forest Service, 2016). Les bénéficiaires de ces forêts dépendent donc très fortement de leur état écologique incluant leur structure (*e.g.*, biodiversité) et fonctionnement (*e.g.*, productivité). Quand 500 communautés en sont directement tributaires pour assurer leur maintien (Bogdanski, 2008; Patriquin *et al.*, 2009; Brandt *et al.*, 2013), leur exploitation par l'industrie est une composante économique majeure des provinces telles que l'Ontario (Puddister *et al.*, 2011).

Bien qu'essentielles d'un point de vue écologique et socioéconomique, de nombreux risques pèsent de plus en plus sur la structure et le fonctionnement de ces forêts boréales canadiennes. Tout d'abord, les changements climatiques d'origine anthropique observés à l'échelle globale depuis plusieurs décennies, en raison de l'augmentation de la concentration de gaz à effet de serre (GES), sont très rapides et intenses au Canada (IPCC, 2013). Ils se manifestent par une hausse des températures moyennes et par la modification du régime des précipitations conduisant d'ores et déjà à une plus forte fréquence d'événements majeurs tels que les feux ou les sécheresses en leur sein (Bonan, 2008; Price *et al.*, 2013). Les feux en ont ainsi détruit plus de 40,000 km² en 2015 (Canadian Forest Service, 2016). Ces changements climatiques entraînent également une hausse de la présence de maladies et d'insectes ravageurs générant de fortes mortalités dans ces forêts (200,000 km² détruits en 2015). De surcroît, cela engendre une rétroaction positive en raison du relargage massif de carbone dû à la décomposition des arbres morts (Kurz *et al.*, 2013). Enfin, la présence grandissante d'espèces exotiques comme les lombrics est clairement délétère via la perte d'espèces indigènes (Sanderson *et al.*, 2012; Langor *et al.*, 2014). La croissance et concomitance de ces perturbations semblerait donc entraîner une modification rapide et visible de la structure des forêts boréales canadiennes incluant une perte de leur biodiversité ainsi qu'une altération de leur fonctionnement (Brandt *et al.*, 2013; Maynard *et al.*, 2014; Venier *et al.*, 2014).

À l'échelle mondiale, l'intensification de l'utilisation des terres est reconnue comme une des menaces majeures des écosystèmes suivant la modification de leur structure incluant la baisse de leur biodiversité (Foley *et al.*, 2005; Newbold *et al.*, 2015). Les forêts boréales canadiennes n'échappent pas à ce constat en raison de leur utilisation de plus en plus grande de la part des industries minière, pétrolière (*e.g.*, sables bitumineux) et hydroélectrique, mais surtout forestière (plus de 7,000 km² récoltés en 2014 - Canadian Forest Service, 2016). Cette utilisation grandissante altère la structure de ces forêts incluant une perte de leur biodiversité ainsi que leur

fonctionnement sur l'ensemble du pays, surtout via leur fragmentation (Brandt *et al.*, 2013). Depuis plusieurs années, un nouveau paradigme de la gestion des forêts boréales au Canada se déploie pourtant autour de sa durabilité par l'intégration de pratiques imitant au mieux les perturbations naturelles incluant leur dynamique (*e.g.*, le feu) telles que les coupes de rétention ou le maintien des arbres morts (Burton *et al.*, 2003; Gauthier *et al.*, 2008). Ces forêts continuent néanmoins d'être exploitées assez intensivement et à large échelle notamment par l'industrie forestière via différentes pratiques comme la coupe totale ou l'application de pesticides (Lattimore *et al.*, 2009; Brandt *et al.*, 2013). Dans ce contexte, une récolte plus intensive de la biomasse ligneuse lors de la coupe totale de ces forêts par le retrait des résidus (*e.g.*, branches) pourrait constituer une nouvelle perturbation pour ces écosystèmes et ses effets restent encore sous-évalués aujourd'hui.

0.2 Intensification de la récolte de la biomasse ligneuse en forêt boréale

Au Canada, la récolte traditionnelle de la biomasse ligneuse au cours d'une coupe totale d'un peuplement forestier boréal consiste à prélever uniquement le tronc en laissant sur place les autres parties de l'arbre (cime, branches et souche) sous forme de résidus ou débris ligneux, bien que dans certaines provinces notamment à l'est tel que le Nouveau-Brunswick, le Québec et l'Ontario, les branches et la cime soient généralement transportées aux abords des parcelles récoltées, correspondant ainsi à une récolte de l'arbre entier (Burton *et al.*, 2003; Puddister *et al.*, 2011; Thiffault *et al.*, 2011). Cependant, ces débris ligneux au sol ainsi que les arbres non commercialisables, les arbres morts sur pied ou à terre représentent une biomasse résiduelle non négligeable qui pourrait être exploitée par des pratiques de récoltes plus intensives (Berch *et al.*, 2011; Puddister *et al.*, 2011; Paré *et al.*, 2011). En effet, ils peuvent représenter jusqu'à parfois plus de $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (sans compter les souches) dans les forêts de pin gris du Nord-est canadien selon leur âge et leur type de gestion

(Hunt *et al.*, 2010; Vanderwel *et al.*, 2010; Work *et al.*, 2014). Paré *et al.* (2011) ont estimé que dans les forêts canadiennes, il pourrait être possible de récolter jusqu'à $66 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ dépendamment du type, de la qualité et de la gestion des peuplements utilisés dans cette optique. La récolte additionnelle des souches permettrait une augmentation significative de ce volume via leur contribution substantielle aux stocks de débris ligneux post-récolte (Palviainen, 2005; Dahlberg *et al.*, 2011; Berch *et al.*, 2012; Persson, 2012). Enfin, la pratique extrêmement intensive du retrait des couches organiques du sol (incluant tous les plus petits débris ligneux) suite à la récolte complète des arbres (employée lors de la préparation du sol avant la plantation afin de favoriser la survie des plantules) permettrait de tester les effets d'une récolte intégrale de la biomasse ligneuse résiduelle bien qu'elle soit généralement prohibée durant la gestion des forêts boréales au Canada (Jeglum *et al.*, 2003; Gauthier *et al.*, 2009).

L'objectif principal de cette intensification de la récolte de biomasse ligneuse en forêt boréale au Canada est de permettre la production de bioénergie (Wood et Layzell, 2003; Paré *et al.*, 2011; Lemprière *et al.*, 2013). Cette idée n'est cependant pas nouvelle, car depuis les années 1930, les résidus issus de l'exploitation des ressources ligneuses (*e.g.*, sciure) par les scieries et les usines de pâte à papier sont généralement utilisés notamment sous la forme de granulés pour générer de l'énergie thermique via l'utilisation de chaudières (Hoogwijk *et al.*, 2003). À l'heure actuelle, une production de bioénergie renforcée dans le secteur forestier pourrait donc être soutenue par l'utilisation de cette biomasse ligneuse résiduelle ayant un bon rendement énergétique via sa combustion directe ou sa transformation en éthanol et autres produits de remplacement des dérivés pétroliers (Hoogwijk *et al.*, 2003; Wihersaari, 2005; Paré *et al.*, 2011). La biomasse ligneuse fournit actuellement 5 à 6 % de l'approvisionnement énergétique au Canada, ce qui pourrait donc croître rapidement par la mise en place d'une utilisation relativement substantielle de ces débris ligneux (Wood et Layzell, 2003; Paré *et al.*, 2011; Natural Resources Canada, 2016).

En effet, il faut premièrement savoir que la croissance populationnelle et technologique de la société canadienne requiert des besoins énergétiques de plus en plus conséquents: plus de 15 % d'augmentation prévue dans les 25 prochaines années (Canada National Energy Board, 2016). Malheureusement, plus de 50 % de ces besoins sont à l'heure actuelle couverts par l'utilisation de ressources d'origine fossile telles que les hydrocarbures (Wood et Layzell, 2003), dont les graves effets de l'exploitation et de l'utilisation sont clairement reconnus (Brandt *et al.*, 2013; IPCC, 2013; Kreutzweiser *et al.*, 2013). Ces énergies fossiles étant de plus en plus rares et onéreuses à exploiter, leur utilisation devient de plus en plus limitante pour le développement socioéconomique surtout à l'échelle locale. Il serait donc primordial de pouvoir assurer une transition énergétique par leur abandon progressif et la valorisation de nouvelles sources d'énergie alternatives plus renouvelables, abordables et ayant moins de répercussions notables dans leur exploitation et utilisation (Wood et Layzell, 2003; Dhillon et von Wuehlisch, 2013; Lemprière *et al.*, 2013). Deuxièmement, les changements climatiques modifiant grandement la forêt boréale canadienne (*cf. supra*), le Canada souhaite donc réduire son incidence sur ces derniers en limitant ses émissions de GES (Environnement et Changement climatique Canada, 2016). L'utilisation de la biomasse ligneuse résiduelle pourrait être un substitut très pertinent aux énergies fossiles via sa plus faible émission de GES (Wihersaari, 2005; Cherubini *et al.*, 2011; Dhillon et von Wuehlisch, 2013) bien qu'elle ne soit pas totalement neutre en carbone (Paré *et al.*, 2011; Holtsmark, 2012). Troisièmement, il faut aussi savoir que l'industrie forestière canadienne connaît actuellement un déclin en raison de la baisse d'activité des marchés des produits traditionnels en bois avec des répercussions socioéconomiques conséquentes, notamment en Ontario (Puddister *et al.*, 2011). De 2005 à 2010, le montant de la forêt récoltée annuellement dans cette province est ainsi passé d'environ 2,100 à 1,000 km² (Watkins, 2011). L'industrie forestière ontarienne souhaiterait donc redynamiser et diversifier ses activités avec l'exploitation de la biomasse ligneuse résiduelle notamment. En 2008, le gouvernement de l'Ontario a appuyé cette démarche en

adoptant une directive dans l'optique de stimuler sa bioéconomie via l'utilisation accrue de cette ressource naturelle (Puddister *et al.*, 2011). Enfin, le Canada possède potentiellement une forte capacité de production bioénergétique suivant la quantité de biomasse résiduelle disponible dans ses forêts boréales gérées. Son développement pourrait donc être socioéconomiquement viable surtout à l'échelle locale (Wood et Layzell, 2003; Smeets et Faaij, 2007; Paré *et al.*, 2011; Lemprière *et al.*, 2013) avec par exemple, des communautés isolées pour qui cette ressource serait plus facilement disponible et abordable (McCallum, 1997; Canadian Forest Service, 2016).

Pour alimenter cette production de bioénergie, le Canada voudrait s'inspirer des pratiques intensives utilisées depuis de nombreuses années en Scandinavie, notamment en Suède et en Finlande (Rudolphi et Gustafsson, 2005; Björgheden, 2006; Berch *et al.*, 2011, 2012) avec la récolte de l'arbre entier (Clarke, 2012), mais surtout l'enlèvement de la souche (Lindroos, 2011; Walmsley et Godbold, 2011; Persson, 2012). À ce jour au Canada, la récolte de l'arbre entier est surtout utilisée dans les provinces susmentionnées (*cf.* Burton *et al.*, 2003) quand celle des souches fut uniquement employée pour réduire la propagation de maladies racinaires (Clearly *et al.*, 2013). La mise en place d'une récolte intensive de biomasse à l'échelle locale, voire régionale, dans les forêts boréales canadiennes avec ces pratiques nécessite cependant d'en connaître au maximum possible les conséquences écologiques à court et long terme sur leur structure et fonctionnement (Dagg *et al.*, 2011). Par souci de concision et d'objectivité, seules les modifications écologiques du sol seront abordées ici bien que cette récolte intensive est d'ores et déjà connue pour altérer d'autres composantes écologiques essentielles de ces forêts telles que les communautés d'oiseaux et de mammifères (Freeman, 2007; Berch *et al.*, 2011; Riffell *et al.*, 2011).

Avant de s'intéresser à la récolte de la biomasse ligneuse résiduelle *per se*, il faut rappeler que la coupe totale des forêts boréales, que ce soit au Canada ou encore en Scandinavie par exemple, est déjà connue pour modifier très rapidement les

conditions environnementales du sol. Elle entraîne notamment des changements dans son microclimat avec une augmentation de la température et une forte altération de son régime hydrique via la hausse de la luminosité et du vent et l'absence d'interception des précipitations suite à la suppression du couvert arboré (Ballard, 2000; Jeglum *et al.*, 2003; Bourgeois *et al.*, 2004). La récolte mécanique amène aussi des changements dans la physicochimie du sol forestier comme une compaction ainsi qu'une érosion parfois importante, car directement exposé au vent et aux précipitations (Battigelli *et al.*, 2004; Maynard *et al.*, 2014), pouvant engendrer une perte majeure en nutriments qui peut néanmoins être compensée par l'apport de matière organique avec les débris ligneux (*e.g.*, branches - Clarke, 2012). À travers ces modifications, la récolte totale est aussi associée à une perte de microhabitats favorables pour les organismes du sol, altérant ainsi la structure taxonomique de leurs communautés via une abondance et/ou une richesse/diversité spécifique réduite ainsi qu'une composition souvent modifiée. Cela fut observé pour la microflore (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001), la mésofaune (taille: 0.1-4 mm) avec les collemboles, acariens et enchytréides (Bird et Chatarpaul, 1986; Addison et Barber, 1997; Lindo et Visser, 2004; Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009), la macrofaune (taille: 4-80 mm) avec les coléoptères et araignées (Addison et Barber, 1997; Pearce et Venier, 2006; Buddle *et al.*, 2006; Venier *et al.*, 2017) ainsi que la végétation (Palviainen *et al.*, 2005; Venier *et al.*, 2014). Suivant ces différents changements des conditions biotiques et abiotiques du sol forestier, certains processus écologiques tels que la décomposition de la matière organique peuvent être clairement altérés (Symonds *et al.*, 2013).

Quand on s'intéresse à la récolte de la biomasse ligneuse résiduelle, il faut savoir qu'elle engendre par définition une diminution de la présence en volume du bois mort sous forme de débris ligneux au sol, qu'ils soient grossiers (diamètre généralement supérieur à 5 voire 10 cm, "CWD") tels que les arbres morts, les souches et les grosses branches au sol, ou plus fins (diamètre inférieur à 5 cm, "FWD") avec les plus petites branches ou des morceaux d'écorce par exemple. Dans les forêts boréales

scandinaves, il est d'ores et déjà connu que cette récolte plus intensive a réduit à très grande échelle la présence du bois mort au sol, parfois à plus de 90 % (Stockland *et al.*, 2012). Pourtant, celui-ci a une importance écologique très importante pour le maintien de la biodiversité forestière. Il fournit, en tant que support, suivant la taille et le niveau de décomposition des débris, une multitude de microhabitats favorables et dynamiques à de très nombreux organismes (Kuuluvainen et Laiho, 2004) en maintenant un microclimat relativement stable tout en fournissant un abri physique puis des ressources alimentaires abondantes et variées (Stockland *et al.*, 2012). On citera en premier lieu les organismes saproxyliques, dont le cycle de vie dépend de ce bois mort et qui participent à sa décomposition, tels que certaines familles d'hyménoptères, de diptères et surtout de coléoptères (Vanderwel *et al.*, 2006; Jacobs *et al.*, 2007; Langor *et al.*, 2008; Work et Hibbert, 2011) - ces organismes ont d'ailleurs un taux d'extinction très élevé dans les forêts scandinaves suite à la disparition massive de ce bois mort (Jonsell, 2008) - et les communautés microbiennes incluant surtout les champignons (Jacobs et Work, 2012; Toivanen *et al.*, 2012; Juutilainen *et al.*, 2014). Mais une multitude d'autres organismes présents au sol dépendent tout autant de ces conditions favorables pour leur pérennité tels que la macrofaune avec les coléoptères, hyménoptères et les araignées (Freeman, 2007; Work *et al.*, 2013, 2014; Venier *et al.*, 2017) et la mésofaune (dominée par les collembolés et acariens) pouvant notamment s'alimenter des communautés fongiques susmentionnées (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Dechêne et Buddle, 2010; Malmström, 2012a). La végétation, incluant les bryophytes (mousses), et les lichens profitent aussi des conditions bénéfiques de ce support pour s'établir, survivre et se reproduire via des sites de germination propices (Stockland *et al.*, 2012; Venier *et al.*, 2014). D'autre part, le bois mort contribue à un stockage relativement important de carbone au sein des forêts boréales (*cf. supra* - Laiho et Prescott, 2004; Hunt *et al.*, 2010; Stockland *et al.*, 2012) ainsi qu'à l'apport de matière organique au sol à travers sa décomposition. Cette dernière permet la libération par lixiviation ou transfert microbien d'une grande quantité de nutriments tels que l'azote et le phosphore, mais

aussi le calcium, le potassium et le magnésium (Laiho et Prescott, 2004). L'importance des CWD est, d'une manière générale, largement reconnue dans la littérature, car plus considérés (Vanderwel *et al.*, 2006, 2010; Riffell *et al.*, 2011; Stupak *et al.*, 2011). Les souches, constituant une large proportion des nouveaux CWD présents après une coupe, représentent par exemple un microhabitat spécifique et essentiel pour de nombreux organismes précédemment cités (Walmsley et Goldbold, 2010; Persson, 2012). Cependant, il a également été montré que les FWD ont un rôle bénéfique tout aussi important pour l'écologie du sol notamment en abritant des communautés fongiques distinctes, voire plus riches en espèces (Toivanen *et al.*, 2012; Juutilainen *et al.*, 2014) ainsi qu'une charge nutritive supérieure (Laiho et Prescott, 2004). Le bois mort au sol constitue donc un élément fondamental de la structure forestière tout en étant nécessaire au fonctionnement du sol de par le maintien d'une grande diversité d'organismes (Stokland *et al.*, 2012).

En plus des débris ligneux, une attention particulière doit aussi être apportée à la couche de mousses (Bryophyta), ou bryosphère, présente au sol des forêts boréales matures. En effet, de par sa structure tridimensionnelle et sa très grande diversité de ressources disponibles, cette couche est un microhabitat très hétérogène permettant la survie ainsi que la dispersion de nombreuses espèces d'invertébrés du sol (Salmane et Brumelis, 2008; Lindo et Gonzalez, 2010; Bokhorst *et al.*, 2014). De plus, elle est essentielle au maintien du fonctionnement de ces forêts suivant sa capacité de stockage important d'eau et de nutriments, son rôle de tampon microclimatique pour le sol sous-jacent et pour la décomposition de la litière (Lindo et Gonzalez, 2010). Sa disparition rapide et prolongée souvent observée après la récolte forestière (Olsson et Staaf, 1995; Fenton *et al.*, 2003; Åström *et al.*, 2005 - mais *cf.* Venier *et al.* (2014) pour le phénomène de paludification) semble altérer les conditions environnementales du sol (*e.g.*, température plus élevée en été - Startsev *et al.*, 2007) et son biote (*e.g.*, abondance et diversité réduite de la mésofaune - Salmane et Brumelis, 2008; Bokhorst *et al.*, 2014). Pourtant, cette évaluation reste encore très limitée au Canada.

Quand on s'intéresse aux conséquences des pratiques intensives de récolte de cette biomasse ligneuse résiduelle sur l'écologie du sol à court terme (moins de 5 ans après la récolte), il fut tout d'abord montré que la récolte de l'arbre entier (tronc, cime et branches) réduisait significativement le volume de bois mort présent au sol en comparaison de la seule récolte du tronc (Littlefield et Keeton, 2012; Work *et al.*, 2013; Kwiaton *et al.*, 2014). Pareillement, elle modifie la chimie du sol à travers un appauvrissement nutritif général s'expliquant par le retrait des branches et aiguilles, relativement riches en nutriments (*e.g.*, calcium), et une baisse du pH (Staaf et Olsson, 1991; Thiffault *et al.*, 2011; Clarke, 2012). Cette pratique intensive modifie aussi le microclimat du sol avec une augmentation de la température associée à une baisse de l'humidité due à la perte de couverture organique du sol par les débris (Proe *et al.*, 2001; Roberts *et al.*, 2005; Thiffault *et al.*, 2011). Pour les communautés biotiques, il a été montré que le retrait de l'arbre entier par rapport au tronc seul pouvait nuire à la croissance des plantules d'arbres tels que celles du pin gris, bien que leur survie n'en soit pas affectée (Bhatti *et al.*, 1998; Fleming *et al.*, 2006 b; Thiffault *et al.*, 2011), et également réduire la présence des champignons décomposeurs (Toivanen *et al.*, 2012). Cette récolte plus intensive modifie aussi la structure taxonomique des communautés de macrofaune du sol via une composition différente (*e.g.*, araignées; Work *et al.*, 2013, 2014) ou une perte d'espèces (*e.g.*, diptères saproxyliques; Work et Hibbert, 2011) par manque de bois mort disponible. Enfin, elle semble engendrer une décomposition plus rapide de la litière versus la seule récolte du tronc à cause d'une température plus élevée du sol (Kranabetter et Chapman, 1999) bien que cela ne soit pas généralisé (Symonds *et al.*, 2013).

En ce qui concerne le retrait mécanique de la souche, cette pratique représente une perturbation relativement plus importante via la réduction voire la suppression des couches organiques du sol autour de cette dernière plus une certaine compaction du sol à cause de la machinerie utilisée (Hope, 2007; Persson, 2012). Cela engendre ainsi l'exposition majeure des couches minérales du sol (jusqu'à 90 % contre 40 % par la

récolte du tronc seul - Kataja-aho *et al.*, 2016) avec une perte plus importante de nutriments, notamment via la lixiviation, et une érosion plus rapide du sol ainsi qu'un microclimat plus sec et fluctuant (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003; Walmsley et Godbold, 2010; Persson, 2012). De plus, via une diminution des conditions abiotiques favorables (*cf.* Walmsley et Godbold, 2010), le retrait des souches modifie la structure taxonomique des communautés de plusieurs taxa comme les champignons décomposeurs (Toivanen *et al.*, 2012), les invertébrés saproxyliques (Jonsell *et al.*, 1998) ou la macrofaune du sol avec les araignées et coléoptères (Kataja-aho *et al.*, 2016). Kataja-aho *et al.* (2011 b) ont eux ainsi observé une baisse de l'abondance des enchytréides (vers décomposeurs) suite à cette pratique, ce qui pourrait engendrer une baisse de la décomposition et du recyclage des nutriments. Cependant, la plus forte exposition de la matière organique du sol par cette pratique peut aussi conduire à sa minéralisation rapide malgré une baisse du stockage édaphique de carbone via la génération d'un fort efflux de CO₂ (Walmsley et Godbold, 2010; Persson, 2012). Webster *et al.* (2016) ont ainsi montré que cette pratique engendrait après une année une respiration hétérotrophe du sol plus faible que la récolte du tronc seul et de l'arbre entier dans une forêt de pin gris du nord de l'Ontario. Enfin, elle semblerait ne pas affecter les communautés microbiennes et végétales (Kataja-aho *et al.*, 2011a,b).

Enfin, la pratique la plus intensive de récolte de la biomasse ligneuse à travers l'enlèvement total de l'arbre incluant sa souche, mais surtout celui des couches organiques du sol forestier est une méthode de préparation des sols déjà connue pour engendrer les modifications les plus fortes des conditions écologiques du sol au travers d'une exposition intégrale des couches minérales (Jeglum *et al.*, 2003). Comme après le dessouchage, elle entraîne un microclimat du sol plus sec et très variable (Ballard, 2000; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003; Battigelli *et al.*, 2004) ainsi qu'une chimie du sol significativement différente incluant peu de nutriments de par le manque total de couverture organique (Schmidt *et al.*, 1996). Vis-à-vis des pratiques moins intensives, cette récolte extrême génère des conditions abiotiques très délétères

pour les communautés de microflore du sol, diminuant leur biomasse et activités enzymatiques (Tan *et al.*, 2008; Smenderovac, 2014) tout en altérant la composition de la macrofaune (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003; Venier *et al.*, 2017) et de la végétation (Åström *et al.*, 2005). Elle entraîne via ces modifications, une réduction de la décomposition de la litière (Kranabetter et Chapman, 1999; Symonds *et al.*, 2013) et de la respiration hétérotrophe du sol (Fleming *et al.*, 2006a; Webster *et al.*, 2016).

À plus long terme (5 ans après la récolte) et au travers du développement des nouveaux peuplements forestiers boréaux (*cf.* Chen et Popadiouk, 2002), il a été observé que certaines conséquences associées à la récolte de l'arbre entier à court terme par rapport à la récolte du tronc seul semblaient s'estomper. Par exemple, Hazlett *et al.* (2014) ont montré que la perte en nutriment entre la récolte du tronc seul et celle de l'arbre entier dans des peuplements de pin gris du nord de l'Ontario ne présentait plus de différence significative après 15 ans, bien que cela ne soit pas le cas de façon générale (Thiffault *et al.*, 2011). De même, Webster *et al.* (2010) ont trouvé, dans un de ces mêmes peuplements, que la respiration hétérotrophe du sol n'était pas significativement différente entre ces deux pratiques après 17 ans. Cependant, certaines des conséquences de cette récolte par rapport à celle du tronc seul étaient toujours visibles à long terme. Bengtsson *et al.* (1997) ont, par exemple, démontré que la structure taxonomique des communautés d'organismes de la macrofaune (*e.g.*, araignées) et de la mésofaune (*e.g.*, acariens mésostigmates) du sol était toujours modifiée avec des densités plus faibles et des compositions différentes ainsi qu'un réseau trophique altéré après 17 ans dans une forêt suédoise de pin sylvestre. La végétation herbacée semblait pareillement modifiée à long terme qu'à court terme via un couvert réduit de mousses et de graminées et la dominance des lichens et éricacées due au microclimat du sol plus sec (Olsson et Staaf, 1995; Åström *et al.*, 2005). En comparaison, la récolte de la souche et des couches organiques du sol engendre cependant toujours l'altération du sol la plus marquée de par une déplétion nutritive clairement persistante (Hazlett *et al.*, 2014), une structure modifiée des communautés

microbiennes (Hartmann *et al.*, 2012) et végétales (Kaye *et al.*, 2008) ainsi qu'une respiration hétérotrophe constamment plus faible (Webster *et al.*, 2010).

Bien qu'un certain nombre de conséquences écologiques des pratiques intensives de récolte de la biomasse ligneuse en forêt boréale fut présenté ici, cette évaluation reste cependant et dans une certaine mesure relativement incomplète au Canada. Dans l'optique d'une gestion durable des forêts boréales canadiennes, il est pourtant impérieux d'acquiescer ou de renforcer rapidement toutes les connaissances possibles sur les effets de cette récolte intensive à court et surtout à long terme. En effet, l'une des priorités actuelles est d'apporter des informations fiables et précises sur l'ensemble des méthodes de récolte envisagées, incluant possiblement des seuils en termes de volume de biomasse ligneuse soustrayable, dans les forêts boréales canadiennes suite à leur coupe sans altérer leur intégrité écosystémique suivant leur structure, dynamique et fonctionnement (Berch *et al.*, 2011; Work *et al.*, 2014). Il est pour cela nécessaire d'avoir des critères et indicateurs écologiques adaptés permettant d'assurer leur gestion durable via le développement de législations incluant des procédures de certification (Lattimore *et al.*, 2009; Janowiak et Webster, 2010; Abbas *et al.*, 2011; McBride *et al.*, 2011; Puddister *et al.*, 2011; Stupak *et al.*, 2011).

C'est tout l'objet de la présente thèse qui s'insère dans deux projets de recherche visant l'évaluation des conséquences écologiques de différentes pratiques forestières incluant une récolte intensive de la biomasse ligneuse au sein de forêts aménagées de pin gris du Nord-est de l'Ontario à deux échelles spatiales (locale et régionale) et temporelles (2 et 20 ans). Le premier projet s'inscrit autour du dispositif expérimental *Island Lake* né d'un consortium d'agences gouvernementales (Service Canadien des forêts (SCF) de Ressources Naturelles Canada (RNCan) et le Ministère des Richesses Naturelles et des Forêts de l'Ontario (MRNFO)), de l'industrie forestière (Tembec et Ontario Power Generation), des Premières Nations et communautés locales (Forum du chef régional du Nord-Est supérieur, Communauté de la forêt supérieure du Nord-

Est) et de nombreuses universités et centres d'étude (Kwiaton *et al.*, 2014). Il fut implémenté en 2011 afin d'évaluer à court terme et localement les effets d'un gradient d'intensité de récolte, incluant les différentes pratiques présentées, sur un grand nombre de composantes écologiques dans une approche écosystémique et interdisciplinaire. Le deuxième projet est inclus dans le programme "Long-term Soil Productivity" (*LTSP*) visant à suivre les effets à long terme d'un gradient quasi similaire sur l'écologie du sol et la productivité forestière à travers plus de 100 sites expérimentaux mis en place dans les années 1990 (20 ans) dans les forêts nord-américaines incluant les forêts susmentionnées à l'échelle régionale en collaboration avec le SCF (RNCAN) et le MRNFO (Tenhagen *et al.*, 1996; Powers, 2006).

Au sein de ces projets, l'utilisation d'indicateurs écologiques et notamment de bio-indicateurs avec des taxa du sol pourrait se révéler pertinente. En effet, ils permettent d'évaluer à diverses échelles spatiotemporelles et de manière intégrative tout changement d'état structurel d'un écosystème suite à une perturbation via leur sensibilité aux changements environnementaux associés (van Straalen, 1998; Lattimore *et al.*, 2009; Berch *et al.*, 2011, 2012). Leur modification suivant un gradient d'intensité de récolte de biomasse ligneuse incluant des changements environnementaux précis fournirait ainsi des informations objectives pour évaluer la durabilité des pratiques envisagées.

0.3 La mésofaune du sol : indicateur écologique pour la gestion forestière

Au Canada, la faune du sol des forêts boréales est très abondante et diversifiée bien qu'encore méconnue (Petersen et Luxton, 1982; Behan-Pelletier, 1993). Parmi ses organismes déjà considérés comme bio-indicateurs dans le présent contexte (*e.g.*, coléoptères - Pearce et Venier, 2006; Work *et al.*, 2014), la mésofaune, dominée par les collembolles et acariens oribates, reste minoritaire (Langor et Spence, 2006).

Les collemboles (classe Collembola) sont des arthropodes hexapodes aptères entognates (pièces buccales invaginées) considérés comme primitifs et répartis en quatre ordres: Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona et Neelipleona (**Figure 0.1** - Deharveng, 2004; Timmermans *et al.*, 2008; Bellinger *et al.*, 2017). Mesurant généralement de 0,1 à de 3-4 mm, ils possèdent notamment un tube ventral ou "collophore" indispensable à leur équilibre hydrique et, chez beaucoup d'espèces, un appendice abdominal appelé "furcula" leur permettant de sauter pour fuir face aux prédateurs (Hopkin 1997). Il existe environ 8,000 espèces décrites dans le monde (Bellinger *et al.*, 2017), dont 412 connues au Canada (Skidmore, 1995) bien qu'il en existerait plus de 500 (Behan-Pelletier, 2003). Leurs communautés peuvent compter de 50,000 à plus de 100,000 individus m⁻² de sol pour une cinquantaine d'espèces en forêt boréale au Canada (Petersen et Luxton, 1982; Addison et Barber, 1997; Addison, 2006). La plupart des espèces se caractérisent par une stratégie d'histoire de vie plus de type "r" (*cf.* MacArthur et Wilson, 1967) incluant une reproduction très rapide sexuée ou parthénogénétique (asexuée) par thelytokie (femelles produisant uniquement une progéniture femelle par clonage) et en général itéropare (plusieurs pontes d'œufs séparées dans le temps), une forte fécondité, une durée de vie courte (1-2 ans) et un taux métabolique élevé (MacLean *et al.*, 1977; Siepel, 1994; Petersen, 2002). À travers l'observation directe du contenu intestinal (Addison *et al.*, 2003), l'utilisation d'isotopes (Chahartaghi *et al.*, 2005) ou bien encore l'activité enzymatique (Berg *et al.*, 2004), différentes stratégies alimentaires ont été déterminées chez les collemboles (souvent spécifique pour chaque espèce) allant de la détritivorie primaire et secondaire (incluant une forte microbivorie et notamment des champignons (Klironomos et Kendrick, 1995), dominant dans les sols boréaux (Wallwork, 1970)), jusqu'à de la phyco-phytophagie et de la nécro-carnivorie (Hopkin, 1997; Rusek, 1998). En favorisant l'activité, la dynamique et la dispersion microbienne dans les sols (Hopkin, 1997; Rusek, 1998; Addison *et al.*, 2003), les collemboles sont surtout impliqués de manière majoritairement indirecte dans la décomposition de la litière et le recyclage nutritif (Filser, 2002; Neher *et al.*, 2012).



Figure 0.1 Photographies des trois grands ordres et catégories de collemboles suivant leur préférence de microhabitat: (A) *Lepidocyrtus helenae* Snider (1967 - Entomobryomorpha - espèce épiedaphique), (B) *Sminthurinus henshawi* Folsom (1896 - Symphypleona - espèce hémiedaphique) et (C) *Mesaphorura (Tullbergia) yosii* Rusek (1967 - Poduromorpha - espèce euédaphique). Crédits: L. Rousseau (A et C) et A. Ramos Dias (B).

Ils influencent notamment ces processus écologiques via leur importante production de boulettes fécale, leur conférant par ailleurs un rôle majeur et cette fois-ci direct dans la microstructuration du sol (Maaß *et al.*, 2015a). D'autre part, les communautés de collemboles sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales du sol forestier en termes de microclimat (température et humidité - Pflug et Wolters, 2001; Juceviča et Melecis, 2006; Lindberg *et al.*, 2002), de chimie avec le pH (Van Straalen et Verhoef, 1997; Loranger *et al.*, 2001) et la richesse nutritive (Cassagne *et al.*, 2003; Heiniger *et al.*, 2015) et en termes de structure physique via la porosité (Lindo et Visser, 2004; Larsen *et al.*, 2004). Elles sont également influencées par la diversité des microhabitats disponibles (Chauvat *et al.*, 2003) ainsi que par les interactions biotiques via le couvert végétal (Ponge *et al.*, 2003), la compétition intra- et interspécifique pour les ressources alimentaires et surtout la prédation en étant une proie très commune des réseaux trophiques édaphiques (contrôle top-down par les araignées, les coléoptères et les acariens mésostigmatés en majorité - Hopkin, 1997; Lawrence et Wise, 2004; Schneider et Maraun, 2009). Par conséquent, l'ensemble de ces facteurs abiotiques et biotiques ainsi que leur changement régissent globalement leur structure (ou assemblage) taxonomique en termes d'abondance, de diversité et de composition spécifique. Concernant plus précisément le bois mort au sol, il semblerait être un microhabitat essentiel pour cet organisme de par les conditions favorables qu'il fournit (Snider, 1996; Marra et Edmonds, 1998; Skarżyński *et al.*, 2016) et notamment les souches ayant des communautés différentes du sol (Setälä et Marshall, 1994; Malmström, 2012a) surtout à cause de leurs champignons saproxyliques que ses espèces consomment et dispersent, participant ainsi également à sa décomposition. Enfin, ces communautés peuvent présenter des variations temporelles notables dans leur structure taxonomique, qu'elles soient saisonnières, incluant aussi une modification de leur distribution verticale dans le sol, via les changements des conditions environnementales (*e.g.*, microclimat estival plus sec - Bird et Chatarpaul, 1986; Addison et Barber, 1997; Huhta et Hänninen, 2001) ou interannuelles (Juceviča et Melecis, 2006; Malmström *et al.*, 2009).

Autre taxon majeur de la mésofaune édaphique, les acariens oribates (ordre Oribatida) appartiennent à la classe des arachnides (Arachnida), à la sous-classe des acariens (Acari) et au superordre des Acariformes (Krantz et Walter, 2009). Ils se caractérisent par un corps ayant une cuticule sclérifiée, divisé en deux parties avec le céphalothorax portant les pièces buccales et les 8 pattes et le notogaster non segmenté (**Figure 0.2**). Comparés aux collemboles, les acariens oribates sont généralement plus petits (de 150 μm à 1,5 mm), mais beaucoup plus abondants et diversifiés avec plus de 10,000 espèces connues mondialement (Subías *et al.*, 2012), dont 435 sont présentes au Canada (Behan-Pelletier, 1993). Leurs communautés peuvent ainsi compter de 100,000 à plus de 500,000 individus avec parfois plus de 80 espèces par m^2 de sol en forêt boréale (Battigelli *et al.*, 2004; Lindo et Visser, 2004; Déchéne et Buddle, 2010). Aussi, les espèces d'acariens oribates sont plus généralement caractérisées par une stratégie d'histoire de vie plus de type "K" incluant une reproduction plus lente (sexuée ou parthénogénétique par thelytokie) et globalement itéropare, de plus faibles fécondité et taux métaboliques et une durée de vie longue (jusqu'à 5-7 ans - Gergócs et Hufnagel, 2009). Leurs guildes trophiques (déterminées pareillement à celles des collemboles) sont aussi diversifiées, bien que relativement stables pour chaque espèce, incluant majoritairement de la micro-détritivorie, mais aussi de la phyco-phytophagie et de la nécro-carnivorie (Luxton, 1972; Siepel et Ruiter-Dijkman, 1993; Schneider *et al.*, 2004). Associées aux communautés microbiennes dont ils participent également à la dynamique et dispersion dans le sol forestier (Behan-Pelletier, 1999), les acariens oribates présentent ainsi des rôles relativement similaires aux collemboles dans le fonctionnement du sol incluant la décomposition de la litière et le recyclage des nutriments, mais aussi la microstructuration physique du sol via leurs boulettes fécales (Petersen et Luxton, 1982; Neher *et al.*, 2012; Maaß *et al.*, 2015a). Pareillement, la structure taxonomique de leurs communautés dépend des conditions du sol incluant notamment sa chimie (pH, disponibilité nutritive - Van Straalen *et al.*, 1988; Maraun et Scheu, 2000; Battigelli *et al.*, 2004), son microclimat (Lindberg *et al.*, 2002) et sa structure

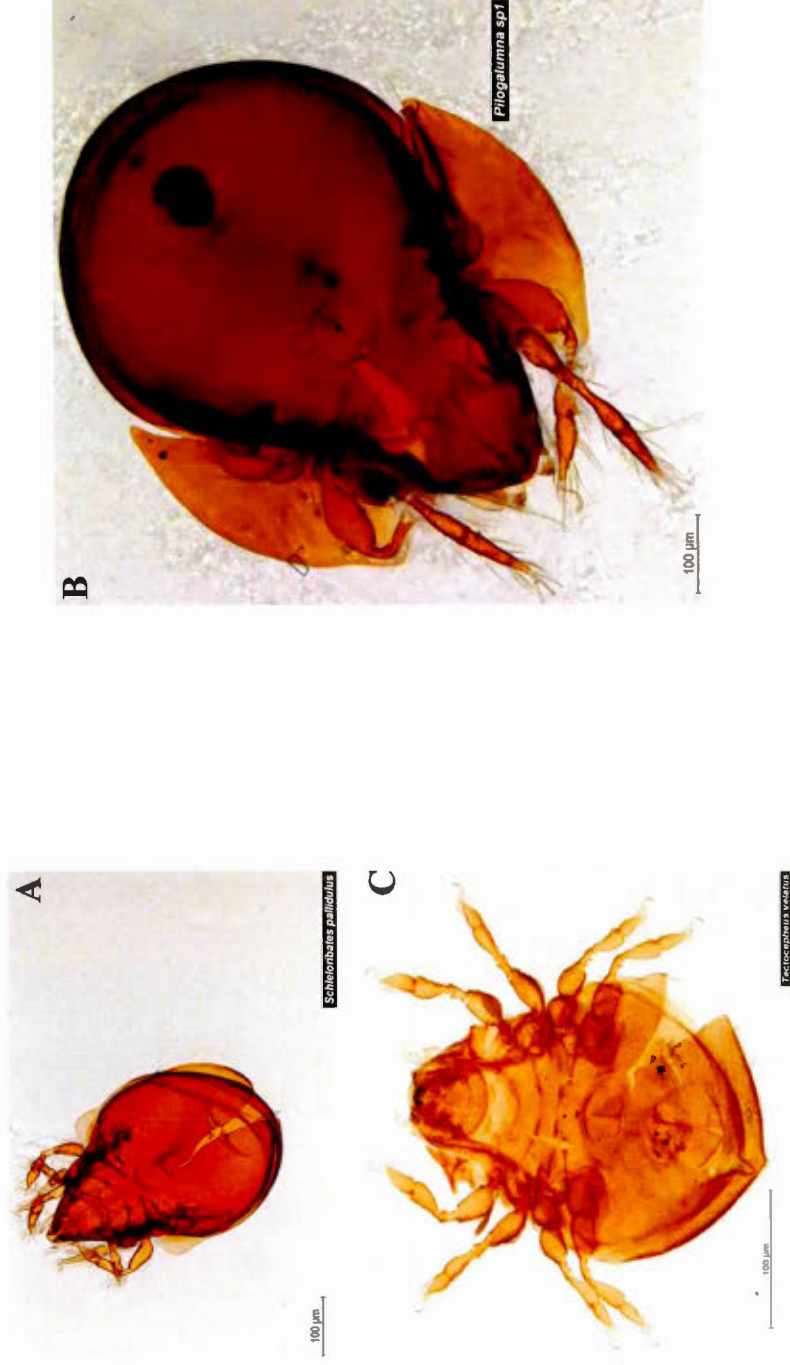


Figure 0.2 Photographies des trois grandes catégories d'acariens oribates suivant leur préférence de microhabitat: (A) *Schelioribates pallidulus* Koch (1841 - Scheloribatidae - espèce hémiedaphique), (B) *Pilogalumna sp1* Grandjean (1956 - Galumnidae - espèce épiédaphique) et (C) *Tectocephus velatus* Michael (1880 - Tectocephidae - espèce euédaphique).
 Crédits: L. Rousseau.

physique (Maraun *et al.*, 2003; Battigelli *et al.*, 2004; Lindo et Visser, 2004). Elle dépend aussi du couvert organique du sol avec la végétation ainsi que de la diversité des microhabitats présents (Gergócs et Hufnagel, 2009). Enfin et en comparaison des collemboles, cette structuration taxonomique des communautés d'acariens oribates semble plus influencée par la compétition intra- et interspécifique pour les ressources que par la prédation par les acariens mésostigmates par exemple, étant donné leur arsenal défensif plus développé (*e.g.*, sclérotisation cuticulaire - Norton, 1994; Behan-Pelletier, 1999; Maraun et Scheu, 2000; Schneider et Maraun, 2009). À l'instar des collemboles, il a finalement été démontré que le bois mort a un rôle important pour cette structure en étant un microhabitat spécifique pour les communautés de ce taxon via ses conditions bénéfiques incluant notamment une forte présence fongique (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Skubała et Duras, 2008). Déchêne et Buddle (2010) ont ainsi montré dans une forêt boréale mixte du nord du Québec que le bois mort au sol était caractérisé par des communautés d'acariens oribates ayant une richesse spécifique plus importante et une composition différente de celles du sol. Ces communautés participent aussi à sa décomposition quand certaines espèces se nourrissent directement de fibres ligneuses en plus des hyphes fongiques notamment pour acquérir le calcium nécessaire à leur sclérotisation cuticulaire (Johnston et Crossley, 2003). Enfin, ces communautés montrent aussi des variations saisonnières dans leur structure taxonomique et dans leur distribution verticale (Petersen et Luxton, 1982; Bird et Chatarpaul, 1986; Battigelli *et al.*, 2004).

Les collemboles et acariens oribates possèdent donc des écologies assez similaires bien que les stratégies d'histoire de vie de leurs espèces semblent différer globalement (plus "r" vs plus "K" respectivement - Norton, 1994). De plus, au-delà du fait qu'ils aient une vitesse ou capacité de dispersion active très faible (quelques centimètres par semaine) vis-à-vis d'autres taxa tels que les araignées (Hopkin, 1997; Gergócs et Hufnagel, 2009), cette dernière semblerait aussi plus élevée de façon générale chez les collemboles et surtout à la surface du sol bien que certaines espèces

d'acariens oribates puissent aussi disperser rapidement dans le sol (Ojala et Huhta, 2001; Åström et Bengtsson, 2011; Lehmitz *et al.*, 2012). Ces divergences ont ainsi justifié le fait que les communautés d'acariens oribates étaient généralement plus sensibles et se rétablissaient moins rapidement que celles des collemboles de manière taxonomique aux perturbations du sol forestier telles que le feu (Malström *et al.*, 2009), la sécheresse (Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006) et la coupe forestière (Lindo et Visser, 2004). D'autre part, les communautés de ces deux taxa ayant une contribution relativement plus importante dans certains processus écologiques comme la décomposition de la litière, de par la moindre présence de la macrofaune détritivore comme les lombrics (Petersen et Luxton, 1982), leur modification pourrait clairement altérer le fonctionnement du sol des forêts boréales. Il serait donc pertinent de considérer de façon conjointe ces deux taxa en tant que bio-indicateurs suivant la modification potentielle respective de la structure taxonomique de leurs communautés. Cela implique d'évaluer les changements en termes d'abondance, de diversité spécifique α (mesurable avec l'indice entropique de Shannon-Wiener, incluant la richesse et l'équitabilité - Magurran, 2004) et de composition en réponse aux différentes pratiques de récolte intensive envisagées ici. De surcroît, cela devrait être réalisé à différentes échelles temporelles (court et long terme) afin de suivre la dynamique de rétablissement de ces communautés suite à leurs modifications potentielles par ces différentes pratiques au cours du développement des peuplements forestiers et ainsi évaluer leur durabilité. Des changements potentiels dans la variation de leur composition taxonomique à différentes échelles spatiotemporelles correspondant à la diversité β incluant notamment le remplacement (turnover) des espèces (Maaß *et al.*, 2014; Legendre, 2014) devraient aussi être évalués afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes de leur réponse. Enfin, la biomasse de ces communautés, convenablement estimable via des équations allométriques (*cf.* Petersen et Luxton, 1982), devrait également être considéré comme un indice taxonomique pertinent, car elle contrôlerait celle des niveaux trophiques supérieurs (Taylor *et al.*, 2010). Cependant, à ce jour, aucune étude de ce genre n'a été réalisée.

Dans la littérature existante, il fut néanmoins montré qu'à court terme (moins de 5 ans après la récolte), les communautés de ces deux taxa sont significativement modifiées par l'intensification de la récolte de biomasse ligneuse en forêt boréale. Bird et Chatarpaul (1986) ont tout d'abord trouvé que la récolte entière d'arbres par rapport à l'élimination du tronc seul dans une forêt boréale mixte du nord de l'Ontario entraînait une abondance plus faible des communautés de collemboles et d'acariens oribates suite aux changements microclimatiques du sol en lien avec la perturbation de son couvert organique, mais sans changement clair de leur composition. Addison (2006) n'a pas observé cette diminution de l'abondance des collemboles en comparant ces deux pratiques dans des forêts d'épicéas en Colombie-Britannique ni en termes de diversité, mais s'accordait cependant avec l'étude précédente sur l'absence de changement compositionnel dans leurs communautés. Pourtant, Battigelli *et al.* (2004) a, dans la même région, montré que la richesse spécifique des acariens oribates avait diminué et que leur composition était modifiée suite à la récolte de l'arbre entier en raison d'une perte de microhabitats favorables pour certaines espèces due à la modification du microclimat. Dans une forêt coniférienne finlandaise, Dighton *et al.* (2012) a aussi observé qu'après la récolte du tronc seul, une rétention plus importante des débris ligneux était associée à une abondance plus grande d'acariens oribates. En ce qui concerne le dessouchage, bien qu'aucune étude dans les forêts boréales canadiennes n'existe, plusieurs études scandinaves ont montré que cette pratique diminuait l'abondance des collemboles et modifiait leur composition via une perte plus importante des espèces vivant plus à la surface du sol en réponse à la perte de la couverture organique et la forte exposition du sol minéral (Kataja-aho *et al.*, 2011a,b; Kataja-aho *et al.*, 2016) bien que ce phénomène ne soit pas généralisé (*cf.* Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003). Mais c'est surtout la pratique la plus intensive envisagée ici *i.e.*, la récolte totale de l'arbre dont sa souche et le retrait des couches organiques du sol forestier, qui a montré les effets les plus visibles par rapport à celles moins intensives (récolte du tronc seul ou de l'arbre entier). Ceux-ci incluaient de fortes modifications dans la structure des communautés de collemboles

et d'acariens oribates à travers une abondance et une richesse / diversité spécifique plus faible ainsi qu'une composition altérée (Addison, 2006; Battigelli *et al.*, 2004). Elles résultaient des conditions environnementales très perturbées incluant moins de ressources trophiques par la réduction de la matière organique disponible et un microclimat plus instable soit moins de microhabitats favorables pour moult espèces.

À plus long terme, Bengtsson *et al.* (1997) ont trouvé que l'abondance des communautés de collemboles était toujours plus faible et que leur composition était encore modifiée 17 ans après la récolte de l'arbre entier en comparaison d'une coupe avec une rétention des débris ligneux. Cependant, aucune étude n'existe à long terme pour les acariens oribates en ce qui concerne cette pratique ainsi que pour le dessouchage à l'instar des collemboles. Pour ce qui est de la récolte de l'arbre entier incluant sa souche et des couches organiques du sol, Addison (2006) a montré que 10 ans après son utilisation, les communautés de collemboles étaient toujours modifiées comme à court terme par rapport aux pratiques de récolte du tronc seul et de l'arbre entier. Berch *et al.* (2007) ont quant à eux trouvé que 7 ans après la coupe totale d'une forêt coniférienne subalpine en Colombie-Britannique incluant une exposition du sol minéral (préparation pour la plantation), l'abondance des collemboles était toujours plus faible et les communautés d'acariens oribates étaient toujours altérées avec une composition modifiée par rapport aux parcelles sans cette exposition. Cela semblait dû à un microclimat plus sec et variable et d'un manque de nutriments.

Au regard de ces études, il y a toujours peu d'informations sur le temps nécessaire au rétablissement (ou résilience) taxonomique complet des communautés de ces deux taxa dans le contexte d'une récolte intensive de la biomasse ligneuse. Bien que les travaux nécessaires à l'acquisition de telles informations soient souvent assez conséquents, complexes et onéreux à réaliser (et pas seulement pour la mésofaune du sol), ces dernières sont pourtant utiles aux gestionnaires forestiers pour évaluer la durabilité des pratiques de récolte envisagées. Addison (2006) a néanmoins observé

des signes de rétablissement des collemboles après 10 ans sauf dans le cas d'une récolte très intensive (arbre entier dont sa souche plus retrait des couches organiques du sol) alors que Battigelli *et al.* (2004) et Berch *et al.* (2007) estiment eux qu'il faudrait bien plus de 10 ans aux acariens oribates pour s'en rétablir. Il faut savoir que le processus de rétablissement des communautés biotiques incluant leur recolonisation dépend non seulement de la survie de leurs espèces aux conditions environnementales altérées par une perturbation, mais aussi de leur mode de reproduction (sexuée vs parthénogénétique), de leurs stratégies d'histoire de vie et enfin de leur capacité de dispersion active (*cf. supra* - Siepel, 1994; Debouzie *et al.*, 2002; Domes *et al.*, 2007; Chahartaghi *et al.*, 2009). Précisons qu'une dispersion passive, surtout par le vent et l'eau, est aussi connue chez ces deux taxa et pourrait aussi permettre cette recolonisation (Dunger *et al.*, 2002; Lehmitz *et al.*, 2011).

De surcroît, l'ensemble des études précédemment citées restent souvent limitées quant à leur compréhension assez précise des mécanismes écologiques des réponses des communautés de ces deux taxa à la perturbation du sol forestier par la récolte intensive des débris ligneux. En effet, bien qu'il soit tout de même possible d'établir des liens entre leurs réponses et les changements des conditions environnementales abiotiques voire biotiques du sol forestier (*cf. supra*), la connaissance limitée de l'écologie de l'ensemble des espèces de ces communautés reste un frein certain à une compréhension plus claire des processus écologiques associés aux modifications de leur assemblage taxonomique. Par cette récolte intensive de biomasse ligneuse et les fortes perturbations du sol associées, il pourrait notamment se produire un phénomène d'homogénéisation biotique de ces communautés au niveau de leur structure taxonomique *i.e.*, la prédominance de quelques espèces capables de survivre aux conditions environnementales altérées (Olden et Rooney, 2006; Pool et Olden, 2012). Cela serait notamment détectable par une diminution de leur diversité spécifique α (perte d'espèces), mais surtout β (baisse de la variation compositionnelle) suivant l'échelle spatiotemporelle considérée (Maaß *et al.*, 2014;

Mori *et al.*, 2015a,b). Observé à l'échelle mondiale en réponse à l'intensification de l'usage des terres notamment via l'agriculture et la foresterie, ce phénomène d'homogénéisation est d'ores et déjà connu pour altérer la structure, la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Ponge *et al.*, 2003; Foley *et al.*, 2005; Lôbo *et al.*, 2011; Tsiafouli *et al.*, 2015; Karp *et al.*, 2012; Mori *et al.*, 2015a,b). Il faudrait donc vérifier s'il serait présent ici et tenter d'en appréhender les mécanismes.

0.4 Intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels des espèces

Quand on s'intéresse à l'écologie des communautés, identifier et comprendre les facteurs régissant leur assemblage incluant la coexistence, distribution et dynamique de leurs espèces selon le partitionnement de leur niche écologique ainsi que leur réponse aux changements environnementaux liés aux perturbations est fondamental. Suivant les théories développées, l'assemblage des communautés et sa dynamique sembleraient ainsi déterminés, au-delà des processus de spéciation et stochasticité, par des mécanismes de dispersion puis de sélection des espèces en réponse aux conditions biotiques et abiotiques de leur environnement *i.e.*, le filtrage environnemental (Belyea et Lancaster, 1999; McGill *et al.*, 2006; Vellend, 2010; Weiher *et al.*, 2011; Götzenberger *et al.*, 2012). Plus précisément, trois filtres majeurs furent identifiés pour tenter d'expliquer conjointement l'assemblage local d'une communauté à partir de l'ensemble des espèces présentes à plus large échelle spatiotemporelle (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2012; Pey *et al.*, 2014; Kraft *et al.*, 2015; Brousseau *et al.*, 2018a): (1) le filtre de dispersion, sélectionnant les espèces suivant leur capacité à arriver dans un nouvel habitat ou à le recoloniser suite à sa perturbation, et deux filtres relativement plus intrinsèques à cet habitat sélectionnant ainsi les espèces suivant (2) leur capacité à survivre aux conditions abiotiques de cet habitat et suivant (3) leurs interactions biotiques intra- et interspécifiques (*e.g.*, prédation, compétition).

Pour évaluer l'action de ces différents filtres environnementaux de manière globale comme individuelle, il fut montré qu'une approche basée sur les traits fonctionnels des espèces semblait pertinente (Lavorel et Garnier, 2002; McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). Il s'agit de tout attribut morphologique (*e.g.*, longueur du corps), physiologique (*e.g.*, résistance à la dessiccation), phénologique et d'histoire de vie (*e.g.*, espérance de vie) ou comportemental (*e.g.*, mode de dispersion) associé à des fonctions spécifiques des espèces (déplacement, système sensoriel, alimentation, reproduction, défense). Mesurables à l'échelle de l'individu et comparables entre les espèces, ils sont liés à la performance de ce dernier donc à sa valeur sélective (survie, biomasse et succès reproducteur) suivant la plasticité phénotypique et la diversité génétique. En effet, les espèces seraient sélectionnées via les filtres susmentionnés selon les traits spécifiques qu'elles possèdent leur permettant de survivre dans un habitat, car adaptées à ses conditions environnementales. Suite à une perturbation environnementale, il serait ainsi possible d'évaluer les modifications de l'assemblage des communautés et surtout de mieux en comprendre les mécanismes écologiques sous-jacents via la réponse des espèces selon certains de leurs traits, appelés "traits de réponse", donc des changements de leur structure fonctionnelle selon la diversité et la composition de ces dits traits (Lavorel et Garnier, 2002; Violle *et al.*, 2007; Wellstein *et al.*, 2011; Lindo *et al.*, 2012). Il est aussi possible de considérer la diversité et la composition de certains traits des espèces ayant une influence concrète sur des processus écologiques spécifiques (*e.g.*, la production de boulettes fécales vs la microstructuration physique du sol), ainsi appelés "traits d'effet" (Hooper *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2010; Roscher *et al.*, 2012; Lavorel *et al.*, 2013).

L'utilisation des traits fonctionnels de réponse, initialement faite en écologie végétale (Garnier et Navas, 2012), est de plus en plus reconnue non pas comme une approche alternative, mais comme un complément pertinent à l'approche taxonomique (McGill *et al.*, 2006; Vanderwalle *et al.*, 2010; Mouillot *et al.*, 2013), bien que parfois plus informative (Cadotte *et al.*, 2011; Hedde *et al.*, 2012; Widenfalk *et al.*, 2015). Elle

reste cependant encore relativement peu utilisée dans les études de conservation de la biodiversité (Feld *et al.*, 2009). Depuis une quinzaine d'années, elle s'est popularisée dans l'étude de la faune du sol avec les coléoptères, les lombrics ou les araignées, permettant notamment de renforcer le rôle indicateur de ces taxa dans le contexte des perturbations (Ribera *et al.*, 2001; Decaëns *et al.*, 2011; Hedde *et al.*, 2012; Pey *et al.*, 2014). Par exemple, la taille (longueur, largeur ou volume) du corps des espèces est un trait de réponse généralement utilisé chez les communautés de ces organismes via sa grande sensibilité aux changements environnementaux (Moretti *et al.*, 2017) tout en étant relié à leur métabolisme général et utilisation des ressources dans leur habitat (Brown *et al.*, 2004; Chown *et al.*, 2007). L'utilisation des traits de réponse chez la faune du sol est cependant parfois critiquable par une identification floue des filtres environnementaux associés à la perturbation, une sélection inappropriée des traits de réponse suivant ces filtres et enfin un manque de précision sur les réponses attendues (Brousseau *et al.*, 2018). Pour les communautés de collemboles et d'acariens oribates du sol, il existe déjà de nombreuses études ayant néanmoins généralement employé avec rigueur et pertinence cette approche dans l'évaluation des effets de perturbations à différentes échelles spatiales telles que les changements climatiques (Lindberg et Bengtsson, 2005; Makkonen *et al.*, 2011; Bokhorst *et al.*, 2012; Lindo *et al.*, 2012), le feu (Huebner *et al.*, 2012; Malmström, 2012b), la pollution (Prinzing *et al.*, 2002; Hedde *et al.*, 2012; Santorufó *et al.*, 2014), l'utilisation des terres incluant la fragmentation des habitats (Martins da Silva *et al.*, 2012, 2016; Heiniger *et al.*, 2014; Santorufó *et al.*, 2015) ou encore la gestion forestière avec la plantation par exemple (Zaitsev *et al.*, 2002; Maraun *et al.*, 2003; Vanderwall *et al.*, 2010; Farská *et al.*, 2013, 2014a,b; Mori *et al.*, 2015a,b). Cependant, au-delà du fait que l'utilisation conjointe des traits de réponse chez ces deux taxa soit encore assez rare (Bokhorst *et al.*, 2012; Lindo *et al.*, 2012; Farská *et al.*, 2014a,b), elle n'a surtout jamais été utilisée pour chacun d'eux dans le cadre d'une récolte intensive de biomasse ligneuse. Cela aiderait pourtant la compréhension de leur réponse taxonomique respective à cette perturbation en dévoilant plus clairement les mécanismes écologiques associés.

En effet, les espèces de collemboles et les acariens oribates du sol possèdent une large gamme de traits de réponse utilisables incluant la taille du corps, la longueur des pattes, le niveau de pigmentation ou de sclérotisation cuticulaire, la présence d'organes sensoriels, le mode de reproduction, la morphologie des pièces buccales ou encore les attributs morphologiques associés à la défense face aux prédateurs (**Tables 2.1 et 2.2; Figures 2.1 et 2.2**). La plupart de ces traits varient notamment selon la distribution verticale des espèces dans le sol *i.e.*, leur préférence en termes de microhabitat (ou trait écologique - Pey *et al.*, 2014; Moretti *et al.*, 2017) suivant les conditions biotiques (*e.g.*, ressources trophiques) et abiotiques (*e.g.*, microclimat) permettant de les regrouper en trois grandes catégories (**Figures 0.1 et 0.2**): les espèces épiédaphiques vivant plus à la surface du sol, celles hémiedaphiques vivant dans les couches organiques et organominérales du sol et celles euédaphiques vivant dans les couches organominérales et minérales du sol (Gisin, 1943; Krivolutsky, 1995; Maraun et Scheu, 2000; Rusek, 2007). De plus, ces différentes espèces ayant des rôles distincts dans les processus écologiques du sol (*e.g.*, les espèces épiédaphiques influencent l'initiation de la décomposition de la litière quand celles euédaphiques en affectent les stades plus tardifs - Rusek, 1998; Behan-Pelletier, 2003; Berg et Bengtsson, 2007), la modification fonctionnelle des communautés de ces deux taxa suivant cette préférence pourrait donc altérer son fonctionnement.

À travers la littérature existante sur le filtrage abiotique, Lindo *et al.* (2012) a par exemple montré une diminution générale de la taille et du niveau de sclérotisation de la cuticule des espèces d'acariens oribates *i.e.*, une perte d'espèces majoritairement épiédaphiques en réponse à la sécheresse dans une expérimentation sur les changements climatiques dans le nord du Québec. En Allemagne, Zaitsev *et al.* (2014) ont eux mis en lumière un phénomène inverse en réponse aux modifications physicochimiques (*e.g.*, structure spatiale, ressources trophiques incluant la microflore) de la couche de litière via un changement dans sa composition (aiguilles seules vs aiguilles plus feuilles) suite à la conversion d'une monoculture d'épicéas en

une forêt mixte. Via un changement dans la structure spatiale de la litière suite à la conversion d'une forêt naturelle mixte en plantation de mélèze au Japon, Mori *et al.* (2015a,b) ont également observé une baisse généralisée de la taille des espèces d'acariens oribates. Pour les collemboles, Vanderwalle *et al.* (2010), étudiant la même perturbation au Portugal, ont eux trouvé moins d'espèces épiédaphiques, déterminées selon plusieurs traits morphologiques tels que la taille et la pigmentation du corps ainsi que le nombre d'ocelles (organe visuel), tout en invoquant les mêmes causes de changement. Suite au passage d'un feu dans une forêt tempérée du sud du Québec, Huebner *et al.* (2012) ont pareillement montré que cela avait un effet délétère sur les espèces ayant généralement un grand corps, une pigmentation élevée et beaucoup d'ocelles *i.e.*, majoritairement épiédaphiques que sur celles ayant les traits inverses (*i.e.*, plus euédaphiques) suivant la perte de leur microhabitat avec la disparition de la litière. Le changement brutal associé du microclimat du sol serait aussi délétère pour cette catégorie d'espèces de collemboles à court terme (Lensing *et al.*, 2005) comme cela fut observé suite à une coupe totale (Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009), le retrait de la couche muscinale (Bokhorst *et al.*, 2014) ou via l'exposition du sol minéral suite au dessouchage (Kataja-aho *et al.*, 2016). Cependant, Malmström (2012 b) a montré qu'après plusieurs années suite à la destruction complète de la litière par feu dans une forêt coniférienne suédoise, ce sont globalement ces espèces de collemboles qui se sont rétablies le plus rapidement via la recolonisation. En effet, elles seraient mieux adaptées aux habitats plus ouverts incluant des conditions environnementales plus variables, dont un microclimat fluctuant (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003; Makkonen *et al.*, 2011; Bokhorst *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2012, 2016; Salmon *et al.*, 2014) surtout par leur grande taille qui serait associée à une plus grande résistance à la dessiccation (Kærsgaard *et al.*, 2004), mais auraient aussi de plus fortes capacités de dispersion que celles plus euédaphiques (Ponge *et al.*, 2006). Cela semblerait aussi dû à leur reproduction majoritairement sexuée, comme observée par Malmström (2012 b), leur permettant de s'adapter rapidement à ces conditions instables via le maintien d'une plus forte

diversité génétique à l'instar des acariens oribates (Hamilton, 1980; Siepel, 1994; Domes *et al.*, 2007; mais *cf.* Norton (1994)). À l'inverse, la parthénogenèse chez ces deux taxa serait associée à des conditions environnementales plus stables comme dans les habitats plus fermés tels que les forêts, mais aussi plus pauvres en termes de ressources comme dans les couches plus profondes du sol, donc généralement présente chez les espèces euédaphiques (Norton et Palmer, 1991; Petersen, 2002; Chahartaghi *et al.*, 2006; Domes *et al.*, 2007; Chernova *et al.*, 2010; Salmon *et al.*, 2014). Ces espèces euédaphiques et parthénogénétiques sont parfois moins affectées et deviendraient dominantes suite aux perturbations en surface grâce à leur capacité morphologique à migrer plus profondément dans le sol pour y survivre (Behan-Pelletier, 1999; Maraun *et al.*, 2003; Malmström, 2012b; Farská *et al.*, 2014a; mais *cf.* Lindberg et Bengtsson, 2005; Makkonen *et al.*, 2011; Bokhorst *et al.*, 2012, 2014). Elles sont aussi associées au rétablissement des populations suite aux perturbations chez les deux taxa (Prinzing *et al.*, 2002; Maraun *et al.*, 2003; Lindberg et Bengtsson, 2006) notamment par une possible recolonisation dans le sol surtout chez les acariens oribates (Hågvar, 2010; Lehmitz *et al.*, 2012). Enfin, les traits des espèces des deux taxa reliés à la détection sensorielle des conditions du sol (*e.g.*, chemorécepteurs) suivant leur distribution verticale pourraient aussi affiner cette compréhension de leur réponse en changeant. Comparées aux espèces euédaphiques, celles épiédaphiques possèdent ainsi des antennes plus longues, des bothriotricha (soies modifiées) et pas d'organe post-antennaire (PAO) chez les collemboles (Salmon *et al.*, 2014) et un sensillus plus court chez les acariens oribates (Karasawa et Hijii, 2004).

Concernant le filtrage biotique, Santorufo *et al.* (2014) ont montré, en évaluant la préférence d'alimentation des espèces de collemboles via la structure morphologique de leurs pièces buccales (mandibules et maxilles), que la suppression progressive de la couche de litière et des ressources alimentaires conjointes (*i.e.*, feuilles en décomposition et microflore associée) par l'urbanisation affectait significativement les espèces ayant des pièces buccales plus développées *i.e.*, surtout micro-détritivores

(cf. Malcicka *et al.* (2017) - **Figure 2.1**). Bien que cette perte d'espèces micro-détritivores fut aussi observée pour les acariens oribates par Lindo et Visser (2004) suite à une coupe totale dans une forêt mixte en Alberta, leur étude ne se basait pas sur les pièces buccales des espèces. Néanmoins, Prinzing *et al.* (2002) ont démontré que l'application d'un pesticide inhibant la synthèse de chitine sur le sol d'une forêt allemande était mieux tolérée par les espèces d'acariens oribates se nourrissant de la litière *i.e.*, principalement micro-détritivores (préférence trophique majeure) suivant la morphologie de leurs chélicères (cf. **Figure 2.2** - Kaneko, 1988; Perdomo *et al.*, 2012), car les ressources de cette dernière furent moins altérées (*e.g.*, champignons). Ce trait pourrait donc, comme chez les collemboles, être considéré comme un trait de réponse pertinent chez ce taxon au vu des changements associés à la récolte intensive de biomasse ligneuse dans les ressources alimentaires disponibles notamment à la surface du sol avec la litière incluant le bois mort (*e.g.*, microflore). D'autre part, les espèces des deux taxa possèdent aussi certains traits impliqués dans la défense face aux prédateurs suivant leur préférence de microhabitat. Chez les collemboles, une furcula plus longue (Baeur et Christian, 1987), la présence d'écailles (soies modifiées) et une pigmentation forte et présentant des motifs (Hopkin, 1997) permettraient aux espèces épiédaphiques de fuir ou se camoufler des prédateurs (Salmon *et al.*, 2014), tout comme la présence de pseudocelles (répulsion chimique) chez les espèces plus hémi-euédaphiques (Negri, 2004). Chez les acariens oribates, cela passerait par une plus forte sclérotisation cuticulaire (Schneider et Maraun, 2009) et la présence des ptéromorphes (Krantz et Walter, 2009), aussi associés à la résistance à la dessiccation (Krantz et Walter, 2009; Lindo *et al.*, 2012), ainsi que par la capacité de ptychoidie (enroulement intégral - Schmelzle *et al.*, 2009) notamment chez les espèces plus épiédaphiques ou encore la présence de glandes exocrines (répulsion chimique - Heethoff *et al.*, 2011). Ces traits pourraient être considérés ici, car leurs prédateurs sont aussi affectés par une récolte intensive (Bengtsson *et al.*, 1997, Work *et al.*, 2014; Venier *et al.*, 2017) engendrant un changement potentiel de pression de prédation pouvant influencer sur leur réponse.

Enfin, l'importance de la dispersion active chez ces deux taxa dans le processus de rétablissement de leurs communautés respectives fut déjà mentionnée et notamment dans leur dynamique de recolonisation suite à une perturbation (*cf. supra*). Certaines études ont déjà tenté d'utiliser plusieurs traits morphologiques conjointement pour évaluer la capacité de dispersion active des espèces chez les collemboles en déterminant que celles avec des pattes et des antennes plus longues ainsi qu'avec un système visuel complet (8 ocelles), des traits majoritairement associés aux espèces épiédaphiques, dispersaient plus rapidement notamment dans des conditions plus instables (Ponge *et al.*, 2006; mais *cf. Auclerc et al.*, 2009). Cependant, une telle approche n'a jamais été pareillement employée chez les acariens oribates bien que des études aient tout de même montré que des espèces euédaphiques (*e.g.*, *Oppiella nova* Oudemans, 1902) pouvaient se disperser relativement rapidement (Ojala et Huhta, 2001; Lehmitz *et al.*, 2012). Une des pistes possibles établissant ce lien entre la morphologie des espèces et leur capacité de dispersion active fut partiellement trouvée par Karasawa et Hijii (2004). Ces derniers déterminèrent que la longueur du sensillus et la morphologie des griffes divergeaient entre une espèce vivant dans le sol forestier (un sensillus plus long et une seule longue griffe) ou sur le tronc des arbres (un sensillus plus court et trois petites griffes), un microhabitat beaucoup plus instable et relièrent ces différences à la capacité des espèces à se déplacer activement dans ces deux microhabitats différents. Il serait donc pertinent d'évaluer la capacité potentielle de dispersion active (trait de réponse écologique) des espèces des deux taxa, suivant ces traits morphologiques, dans le processus de rétablissement.

Si on souhaite étudier la réponse fonctionnelle des communautés de ces deux taxa suite à la perturbation du sol, il est donc nécessaire d'évaluer les changements dans leur structure fonctionnelle en termes de diversité et de composition des traits de réponses de leurs espèces (Vanderwalle *et al.*, 2010; Moretti *et al.*, 2013; Mori *et al.*, 2015a,b). Pour cela, il est souvent conseillé d'utiliser ensemble les deux métriques suivantes au regard de leur pertinence et complémentarité (Ricotta et Moretti, 2011):

(1) la diversité fonctionnelle (FD pour "*functional diversity*", incluant la richesse, l'équitabilité et la divergence) correspondant à la variation (dissimilarité) présente dans l'espace multidimensionnel associé à l'assemblage d'une communauté d'espèces déterminé selon leurs traits et abondances relatives (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010). Elle permet de mesurer le nombre d'espèces maximale distinctes suivant leurs traits dans une communauté (FD α), mais aussi la variation de composition fonctionnelle des communautés à des échelles spatiotemporelles distinctes (FD β - Ricotta et Burrascano, 2008; Garnier et Navas, 2012); (2) la valeur moyenne pondérée (*i.e.*, dominante) de chacun de ces traits au sein de la communauté (CWM pour "*Community weighted mean*" - Garnier *et al.*, 2004; Ricotta et Moretti, 2011) informant précisément sur sa composition fonctionnelle. Ainsi, quand une diminution de la FD implique une plus faible variation dans la composition des traits des espèces à l'échelle communautaire suivant cette perturbation via le filtrage environnemental associé, les changements des CWM des traits permettent eux d'appréhender plus précisément les mécanismes écologiques en montrant les changements de cette composition (*e.g.*, baisse de la taille moyenne du corps). Pour mesurer la FD, plusieurs indices existent dont l'entropie quadratique de Rao dont l'utilisation est souvent recommandée, car elle permet de considérer plusieurs traits et indices de dissimilarité tout en intégrant au mieux ses trois composantes et est insensible à la richesse taxonomique des communautés (Botta-Dukát, 2005; Petchey et Gaston, 2006; Mouchet *et al.*, 2010).

Dans l'évaluation du phénomène d'homogénéisation biotique des communautés de faune du sol, les changements dans les traits fonctionnels de réponse des espèces suite aux perturbations du sol dans la littérature susmentionnée pourraient potentiellement se traduire par une homogénéisation, mais cette fois-ci fonctionnelle des communautés de mésofaune du sol. En effet, les espèces capables de survivre à ces perturbations partageraient des traits plus similaires (espèces plus généralistes ou tolérantes au stress) par le filtrage environnemental associé (Cornwell *et al.*, 2006;

Olden et Rooney, 2006; Weiher *et al.*, 2011; Pool et Olden, 2012). Ce phénomène de convergence serait ainsi détectable par une baisse de la FD (variation fonctionnelle) et par des changements de composition en traits (CWM) des communautés. Il fut déjà observé chez différents groupes taxonomiques tels que les mammifères en réponse à l'intensification de l'utilisation des terres à différentes échelles spatiales (Flynn *et al.*, 2009; Gámez-Virués *et al.*, 2015) ainsi que chez les collemboles et acariens oribates en réponse à la gestion forestière (Vanderwalle *et al.*, 2010; Mori *et al.*, 2015a,b). Mais cela n'a jamais été montré suite à la récolte intensive de biomasse. De plus, cette homogénéisation des communautés de mésofaune du sol pourrait altérer le fonctionnement du sol via l'importance de leur diversité et composition fonctionnelle (Cadotte *et al.*, 2011; Bardgett et Van der Putten, 2014; Handa *et al.*, 2014).

Il serait aussi nécessaire d'évaluer si et comment le phénomène inverse *i.e.*, une divergence fonctionnelle, se met en place au sein des communautés se rétablissant suite à la récolte intensive de biomasse à travers le retour au cours du temps d'espèces aux traits différents. Normalement associée à l'assemblage des communautés par le filtrage biotique via les interactions telles que la compétition, excluant les espèces trop semblables à coexister en leur sein, cette divergence est en effet aussi relié au rétablissement des communautés par le processus de recolonisation d'un habitat suite à une perturbation (Weiher *et al.*, 2011; Garnier et Navas, 2012; Mori *et al.*, 2015a,b; Widenfalk *et al.*, 2016). Détectable par une hausse de la FD et par des changements de composition des traits (CWM) des communautés, il serait donc pertinent d'évaluer si et comment cette divergence s'opère ici chez les deux taxa. Malmström (2012 b) a par exemple observé un rétablissement fonctionnel des collemboles 10 ans après un feu en forêt boréale en considérant la taille du corps, le mode de reproduction, la préférence de microhabitat et la capacité de dispersion des espèces. Lindberg et Bengtsson (2005, 2006) ont quant à eux observé un rétablissement plus rapide des communautés de collemboles que d'acariens oribates 6 ans après une sécheresse en forêt boréale via ces mêmes traits plus la stratégie d'histoire de vie des espèces.

0.5 Objectifs de recherche et hypothèses associées

La présente étude vise donc à évaluer la réponse taxonomique et fonctionnelle des communautés de collemboles et d'acariens oribates à la récolte intensive de biomasse ligneuse dans des forêts de pin gris du Nord-est de l'Ontario à deux échelles spatiotemporelles. Elle s'organise en trois chapitres aux objectifs respectifs suivants:

Objectif 1 (Chapitre I): il s'agira de (1) mesurer les effets d'un gradient d'intensité de récolte de la biomasse ligneuse et de perturbation du sol (du tronc seul à celle de l'arbre entier, de sa souche et du retrait des couches organiques du sol), implanté lors de la coupe totale d'un peuplement de pin gris sur le site expérimental *Island Lake*, à court terme (2 ans post-récolte) sur la structure taxonomique des communautés de collemboles et d'acariens oribates, et (2) d'évaluer si et comment les changements environnementaux associés au gradient pourraient être associés aux modifications taxonomiques possiblement observées au cours du temps incluant différentes saisons.

Objectif 2 (Chapitre II): il conviendra de déterminer plus clairement les mécanismes écologiques expliquant les réponses taxonomiques des communautés de collemboles et d'acariens oribates au gradient d'intensité de récolte de biomasse ligneuse observées à court terme (*cf. Chapitre I*). Pour cela, il faudra pareillement (1) évaluer les modifications potentielles dans leur structure fonctionnelle respective en considérant la diversité et la composition des traits de réponse spécifiques de leurs espèces et (2) les associer aux filtres environnementaux majeurs les expliquant.

Objectif 3 (Chapitre III): il s'agira de (1) déterminer l'évolution à plus long terme des effets potentiellement observés à court terme et localement de la récolte intensive de biomasse sur les communautés de collemboles et d'acariens oribates (*cf. Chapitres I et II*) en utilisant un gradient de récolte quasi similaire (souches et couches organiques du sol furent récoltées ensemble ici) appliqué il y a 20 ans suite à la coupe totale de 5 peuplements de pin gris (sites expérimentaux *LTSP*) ainsi que les

approches taxonomique et fonctionnelle. Il faudra enfin (2) relier leurs modifications possiblement persistantes aux conditions environnementales associées au gradient.

Pour l'*objectif 1*, il est estimé (i) qu'une modification claire de la structure taxonomique des communautés des deux taxa après la coupe totale devrait être observée avec une réduction de leurs densité, biomasse et diversité spécifique (α) ainsi qu'une altération compositionnelle suite aux changements environnementaux drastiques du sol (*e.g.*, microclimat modifié surtout en été). (ii) Cette modification devrait ensuite s'accroître selon le gradient de récolte et notamment après une récolte intensive par la disparition plus importante de microhabitats favorables pour de nombreuses espèces en raison de la réduction croissante de la couverture organique du sol forestier incluant les débris ligneux. (iii) Ces modifications pourraient enfin être plus marquées chez les acariens oribates via leur plus forte sensibilité aux perturbations du sol forestier en raison de leur stratégie d'histoire de vie plus lente et de leur plus faible vitesse de dispersion par rapport aux collembolés en général.

Pour l'*objectif 2*, il est supposé que (i) les modifications taxonomiques des deux taxa le long du gradient de récolte et notamment après une récolte intensive devraient être associées à une baisse de la diversité fonctionnelle et un changement de composition des traits des espèces. Ceci proviendrait d'une perte d'espèces inféodées à la surface du sol (plus grande, se reproduisant plus sexuellement et plus micro-détritivores) vs une survie majeure des espèces vivant plus en profondeur dans le sol et généralement parthénogénétiques. (ii) Cette homogénéisation fonctionnelle résulterait de la perte de couverture organique du sol et des ressources alimentaires associées ainsi que du microclimat altéré et pourrait être exacerbée durant l'été en raison des effets concomitants avec ceux de la récolte intensive (*e.g.*, microclimat plus variable). (iii) Elle pourrait enfin être plus prononcée chez les acariens oribates, car plus sensibles.

Pour l'*objectif 3*, il est fait l'hypothèse que (i) ces modifications taxonomiques (plus faibles densité, biomasse, et diversité spécifique ainsi qu'une composition altérée) et

fonctionnelles (diversité plus faible et composition modifiée avec moins d'espèces de surface) devraient être encore présentes dans les communautés des deux taxa en comparaison de la forêt mature non coupée (pas de rétablissement) et notamment chez celles des acariens oribates, car plus sensibles à la récolte de biomasse. (ii) Ces modifications persistantes devraient être plus marquées suite aux pratiques intensives de récolte et (iii) le manque persistant de microhabitats favorables à la surface du sol dans ces parcelles intensément récoltées devrait en être la raison suivant une couverture organique encore réduite incluant peu de débris ligneux.

Le **Chapitre I** est publié sous la forme de l'article scientifique suivant: Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D. & Handa, I.T. (2018). Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (*Pinus banksiana*) stand of northeastern Ontario (Canada). *Forest Ecology and Management*, 407, 155-165.

Le **Chapitre II** correspond au manuscrit de l'article scientifique: Rousseau, L., Venier, L., Aubin, I., Gendreau-Berthiaume, B., Moretti, M., Salmon, S. & Handa, T. Intense woody biomass removal leads to functional homogenization of boreal soil mesofaunal communities. *Soil Biology and Biochemistry* (soumission imminente).

Le **Chapitre III** est publié sous la forme de l'article scientifique suivant: Rousseau, L., Venier, L., Fleming, R., Hazlett, P. Morris, D. & Handa, I.T. Long-term effects of biomass removal on soil mesofaunal communities in northeastern Ontario (Canada) jack pine (*Pinus banksiana*) stands. *Forest Ecology and Management*, 421, 72-83.

L'innovation de ce doctorat est donc de considérer dans le présent contexte deux taxa majeurs de la mésofaune du sol aux écologies similaires, mais ayant des stratégies d'histoire de vie et vitesses de dispersion différentes, comme bio-indicateurs via la réponse conjointe de leurs communautés suivant deux échelles spatiotemporelles distinctes en utilisant des approches taxonomique et fonctionnelle de concert.

CHAPITRE I

RÉPONSES TAXONOMIQUES À COURT TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS UN PEUPLEMENT DE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA*) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)

FOREST FLOOR MESOFAUNA COMMUNITIES RESPOND TO A GRADIENT OF WOODY BIOMASS HARVESTING IN A BOREAL JACK PINE (*PINUS BANKSIANA*) STAND OF NORTHEASTERN ONTARIO (CANADA)

Laurent Rousseau^{a,b}, Lisa Venier^c, Paul Hazlett^c, Rob Fleming^c, Dave Morris^d et I.
Tanya Handa^{a,b}

^a *Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal (UQÀM) -*

^b *Centre d'Étude de la Forêt (CEF) - 141, Avenue du Président-Kennedy, Montréal
(Québec), H2X 1Y4, Canada*

^c *Great Lakes Forestry Centre (GLFC), Canadian Forest Service (CFS) - 1219,
Queen Street East, Sault Ste Marie (Ontario), P6A 2E5, Canada*

^d *Ontario Ministry of Natural Resources (OMNRF) - 1235 Queen Street East, Sault
Ste. Marie (Ontario), P6A 2E5, Canada*

1.1 Résumé

La biomasse ligneuse est de plus en plus récoltée dans les forêts boréales canadiennes pour la production de bioénergie. Cependant, il existe une préoccupation quant à la durabilité environnementale des pratiques de récolte. Nous avons évalué comment les communautés de mésofaune du sol forestier ont répondu à un gradient d'intensité croissante de récolte de la biomasse ligneuse et de perturbation du sol établi après la coupe d'une forêt de pin gris (*Pinus banksiana*) dans le Nord-est de l'Ontario et si la modification de leur structure taxonomique était liée aux changements environnementaux. Cinq traitements expérimentaux ont été considérés incluant (1) la forêt non coupée (pas de récolte) comme contrôle, (2) la récolte du tronc seul, (3) de l'arbre entier (tronc, cime et branches), (4) de l'arbre entier avec prélèvement de la souche et (5) avec l'élimination des couches organiques du sol forestier. Deux ans après l'application des traitements, nous avons comparé la structure des communautés de collemboles (Collembola) et d'acariens oribates (Oribatida) dans les échantillons de mousses et de sol le long de ce gradient. Bien que les deux taxa ont montré des réponses quelque peu contrastées, chaque communauté avait en général une densité et une diversité (α) d'espèces nettement plus faibles ainsi qu'une composition modifiée en réponse à la récolte de la biomasse par rapport à la forêt non coupée. Ces différences étaient particulièrement visibles dans les deux traitements de récolte les plus intensifs (récolte d'arbres entiers avec prélèvement de la souche et l'élimination du sol forestier). Nous avons attribué ce résultat à la perte majeure d'espèces de surface après la récolte et le long du gradient, en particulier dans les communautés d'acariens oribates, probablement en raison de la perte de microhabitats favorables fournis par la mousse et les débris ligneux. Les changements environnementaux observés le long du gradient, au-delà de la perte de ces microhabitats, ont été conduits par l'élimination du sol forestier, en diminuant la richesse en nutriments et l'acidité et en augmentant la température du sol. Les communautés de mésofaune ont été clairement modifiées par les pratiques plus intensives de récolte par rapport à la seule

récolte seule de la biomasse du tronc et de l'arbre entier. Des études à long terme seront nécessaires pour déterminer comment ces observations varient dans le temps afin d'informer la gestion durable de cette récolte de biomasse ligneuse dans ces forêts.

Mots-clés: Collemboles, Acariens oribates, Récolte des résidus, Bryophyte

1.2 Summary

Woody biomass is increasingly harvested in Canadian boreal forests as a source of bioenergy. However, there is concern over the environmental sustainability of harvesting practices. Our study assessed how forest floor mesofauna communities responded to an increasing intensity gradient of biomass removal and soil disturbance in a jack pine (*Pinus banksiana*) forest in northeastern Ontario, and whether any modification in community structure could be related to environmental change. Five experimental treatments were established that included (1) a mature jack pine control stand (no recent harvesting) and harvesting of (2) stem-only, (3) whole-tree (stem, top and branches), (4) whole-tree with stump removal and (5) whole-tree with stump and forest floor (organic layer) removal. Two years after treatment application, we compared the structure of springtails (Collembola) and oribatid mites (Oribatida) communities in moss, organic and mineral soil samples along this gradient. Despite both taxa showing somewhat contrasting responses, in general, each community had significantly lower density and species α -diversity and more compositional dissimilarities in response to biomass removal compared to mature uncut stands. These differences were especially marked in the two most intensive removal treatments (whole-tree harvesting with stump removal and that with the additional forest floor removal). We attributed this result to the major loss of surface-dwelling species after harvesting and along the biomass removal gradient, especially in Oribatida communities, likely due to the loss of favourable microhabitats provided by moss and woody debris. Environmental changes observed along the gradient, beyond the loss of these microhabitats, were driven by the removal of forest floor decreasing soil nutrient richness and acidity and increasing soil temperature. Forest floor mesofaunal communities were clearly modified by more intensive biomass removal practices as compared to stem-only and whole-tree biomass harvesting. Long-term studies will be needed to investigate to what extent these patterns vary through time

in order to inform sustainable management of woody biomass removal in this ecosystem.

Keywords: Collembola, Oribatida, Logging residues, Bryophyte

1.3 Introduction

In response to concerns about non-renewable energy sources and potential consequences of climate change, scientists, policy makers and the forestry industry are now considering additional woody biomass beyond that removed for traditional wood products (*i.e.*, saw logs, pulp and paper) as a viable feedstock for renewable bioenergy (Paré *et al.*, 2011; Lemprière *et al.*, 2013). Within North America, the forestry industry has given this resource increasing attention to potentially diversify the energy supply (Puddister *et al.*, 2011). This woody biomass includes roadside stem wood processing debris (tops and branches), undersized plus undesirable tree species and potentially stumps and could constitute until $66 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ of additional biomass harvested in Canadian boreal forests stands depending on their age and management type (Berch *et al.*, 2011; Puddister *et al.*, 2011; Paré *et al.*, 2011).

Ecological consequences of additional biomass removal including stumps have been well studied in Scandinavia due to older and more intensive management (Berch *et al.*, 2011; Persson, 2012). In North American forests, these consequences are less understood (Lattimore *et al.*, 2009; Hazlett *et al.*, 2014; Work *et al.*, 2014), despite such an understanding being a critical step towards developing sustainable practices (Stupak *et al.*, 2011; Clarke, 2012). In general, harvesting of whole-tree biomass (stem, top and branches) or more intensive practices including harvesting of stumps decrease dead wood volume, ground vegetation, moss and organic soil cover in boreal forests (Åström *et al.*, 2005; Berch *et al.*, 2011; Persson, 2012). Other changes to environmental properties of the forest floor include nutrient depletion (Thiffault *et al.*, 2011; Hazlett *et al.*, 2014; Kwiaton *et al.*, 2014) and modified microclimate (Fleming *et al.*, 1998; Proe *et al.*, 2001; Jeglum *et al.*, 2003) while supplementary alterations can be due to site preparation including forest floor removal which is frequently done in order to facilitate tree planting and seedling growth by limiting competition and providing a warmer microclimate (Jeglum *et al.*, 2003). These

environmental changes are above all already known to alter forest floor biotic communities due to less favourable microhabitats (Battigelli *et al.*, 2004; Hartmann *et al.*, 2012; Work *et al.*, 2014), as well as to lead to clear modifications of ecological processes such as nutrient cycling (Thiffault *et al.*, 2011; Symonds *et al.*, 2013).

One approach to better understand the consequences of more intensive forestry practices is to measure the response of relevant ecological indicators along a broad gradient of biomass removal that bracket and extend beyond current recommended practices. Forest floor fauna includes sensitive ecological indicators of disturbance (Langor et Spence, 2006; Berch *et al.*, 2011). In boreal forest floors, invertebrate communities and in particular mesofauna such as Collembola and Acari (especially Oribatida) can reach density of more than 200,000 individuals m⁻² (Petersen et Luxton, 1982). These organisms are essential to ecological processes such as organic matter decomposition, nutrient cycling and physical microstructuring of soils (Neher *et al.*, 2012; Maaß *et al.*, 2015a). The presence of downed dead wood is beneficial to mesofauna, providing a range of favourable microhabitats (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Déchêne et Buddle, 2010; Malmström, 2012a). Dead wood also maintains forest floor moisture, reduces temperature fluctuations, facilitates the establishment of ground vegetation and provides food resources that are beneficial to forest floor mesofauna (Skubala et Duras, 2008; Stokland *et al.*, 2012).

Previous short-term studies (1-5 years) in North American boreal forests have demonstrated that compared to stem-only harvesting, whole-tree biomass removal leads to lower density and species richness as well as compositional changes in Collembola and Oribatida communities (Bird et Chatarpaul, 1986; Battigelli *et al.*, 2004). Similar responses have also been observed for both taxa with more intensive management practices such forest floor removal (Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006). Effects of stump removal on forest floor mesofauna has been studied only in Scandinavian forests where similar modifications were found due to greater mineral

soil exposure (Kataja-aho *et al.*, 2016), although stumps have been recognized as important habitats in coniferous forests in Sweden (Malmström, 2012a) and western Canada (Setälä et Marshall, 1994). However, we know of no North American studies that have included a species-level analysis of the taxonomic responses of these both taxa simultaneously along a broad gradient of biomass removal including forest floor.

Here, we present results from an experimental study conducted in a 40-year old, second-growth jack pine (*Pinus banksiana*) stand in northeastern Ontario where a gradient of biomass removal and soil disturbance was implemented to manipulate woody biomass volume and organic matter retention. We aimed to (1) determine short-term effects on the taxonomic structure of Collembola and Oribatida communities; and (2) assess how environmental changes associated with the treatments could be potentially linked to mesofaunal responses. We hypothesized that both indicator taxa would show compositional shifts and a decrease in density and α -diversity in response to harvesting in general, and along the gradient of biomass removal and soil disturbance due to less suitable microhabitat conditions on the forest floor. We also hypothesized that Oribatida communities would be more sensitive indicators to disturbance than Collembola as shown previously (Bird et Chatarpaul, 1986; Lindo et Visser, 2004; Lindberg et Bengtsson, 2005) due to their different life history strategies (K vs r - Maraun et Scheu, 2000; Petersen, 2002) and lower dispersal rates (Åström et Bengtsson, 2011 but *cf.* Ojala et Huhta, 2001).

1.4 Materials and methods

1.4.1 Study area and experimental design

Our study was carried out at the *Island Lake* Biomass Harvest Experiment near Chapleau, Ontario, Canada (47° 42' N, 83° 36' W) in the boreal forest in the Ontario Shield Ecoregion 3E (**Figure 1.1** - Kwiaton *et al.*, 2014). Mean annual temperature is

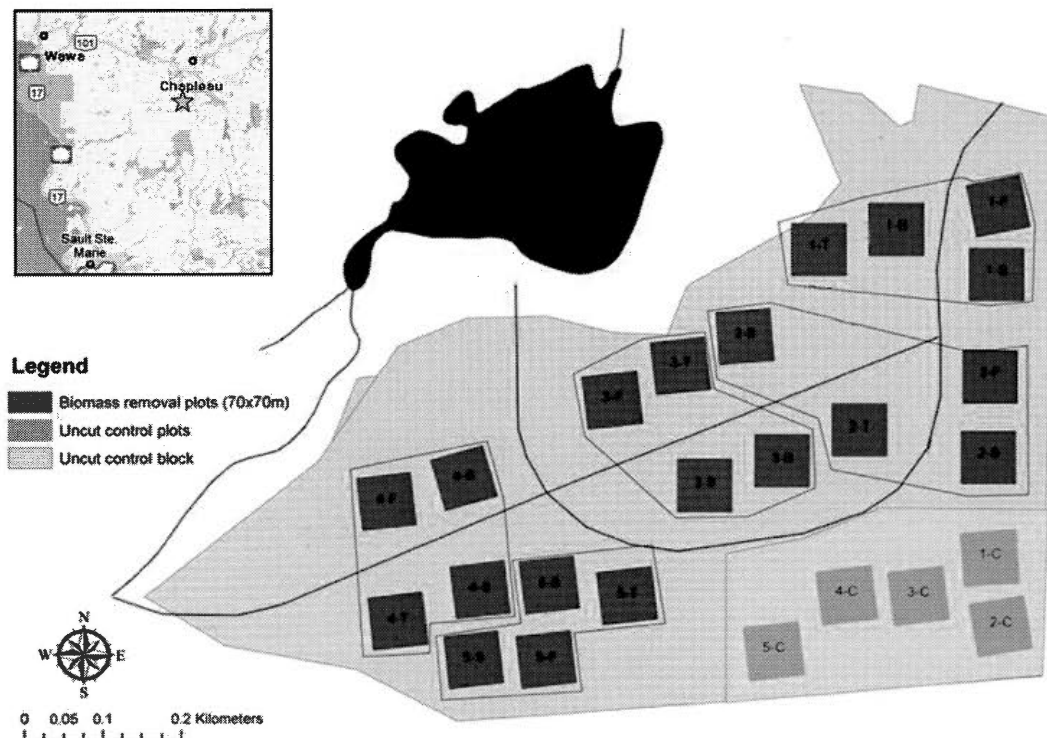


Figure 1.1 Map of the *Island Lake* Biomass Harvest Experiment area near Chapleau (Ontario, Canada) as indicated by the star. Each experimental plot is identified by the block number and the abbreviation of the harvesting treatment: C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor). Modified from Kwiaton *et al.* (2014).

1.7 °C with a mean total annual precipitation of 797 mm. Growing season is typically 93 frost-free days, from the beginning of June to September. Soils are a coarse to medium outwash sand with a variable depth loess cap (silty fine sand to silt loam). The soil profile is representative of a Dystric Brunisol and is overtopped with a fibrimor humus layer (average depth of 10 cm). Dominant understorey vegetation included the shrubs *Vaccinium angustifolium* Aiton (1789) and *Prunus pensylvanica* Linnaeus f. (1782) the graminoid *Carex umbellata* Schkuhr ex Willdenow (1805) and an important moss cover dominated by *Pleurozium schreberi* (Willdenow ex Bridel) Mitten (1869). The area was harvested by clear-cutting in 1959 and replanted with jack pine in 1962. In January 2011, 49.2 ha was harvested again, but approximately 8 ha of uncut forest (control) was left in the southeast portion of the study area (**Figure 1.1**). Four biomass removal treatments were then implemented from July to September 2011 in a randomized complete block design with five replicates. These involved (from lowest to highest degree of biomass removal intensity): (1) stem-only harvesting ("tree-length"), (2) whole-tree harvesting (stem, tops and branches of all merchantable and unmerchantable trees; "full-tree biomass"), (3) whole-tree harvesting followed by stump removal ("stumped") and (4) whole-tree harvesting followed by removal of stumps, ground woody debris and forest floor ("bladed"). The tree-length treatment was applied operationally by retaining all tops, branches and non-merchantable trees on plots. In the full-tree biomass treatment, the entire aboveground portion of the harvested trees were removed and processed (*i.e.*, branches and tops removed) at roadside. Standing dead trees were pushed over and retained in the harvest blocks. The stumped treatment was done using a bucket excavator with forked teeth to pull out stumps and attached coarse roots from the soil vertically with minimal disturbance and move them 10 m beyond the plot boundary. The same excavator, equipped with a blade, was used to remove remaining woody debris, stumps, roots, and forest floor in the bladed treatment. As with the stumped treatment, bladed material was moved to a minimum of 10 m outside the plot boundaries. Treatment plots were separated by at least 20 m from each other to

mitigate reciprocal influences. Full-tree biomass harvesting was applied in the buffer zones. All treatment plots were 70 x 70 m to minimize edge effects and were located at least 20 m from the edge of the uncut stand. Site preparation was completed using a disc trencher (± 2.1 m between trenches) in all plots except for those bladed. Each plot was then subdivided into four 35 x 35 m subplots. During May 2012, the two northern subplots of each biomass removal treatment plot were planted with jack pine and the two southern subplots with black spruce (*Picea mariana*). Five plots (70 x 70 m) were also established in 2012 within the uncut stand ("control" treatment; **Figure 1.1**) and each plot was randomly assigned to a specific block of treatments.

1.4.2 Forest floor mesofauna sampling

Field sampling of mesofauna was conducted by taking one soil core in the early growing season (June 24-25, 2013) and in the late season (August 6-7, 2013) in the flat, undisturbed area between trenches in the northeastern (jack pine) subplot or in the equivalent subplot of control plots. Additionally, all subplots were resampled in the early season (May 27, 2014) with two soil cores to reduce variability associated with spatial heterogeneity. PVC soil corers (5 cm diameter, 10 cm depth) were used to collect organic (L, F, H horizons combined) and the upper mineral soil within each core. Due to its importance as a microhabitat for mesofauna (Salmane et Brumelis, 2008; Bokhorst *et al.*, 2014), we collected the thick stratum of mosses (Bryophyta) above the organic F horizon in control plots only (not present in significant amounts in the harvested plots) using a 10 × 10 cm quadrat. Moss depth was assessed by measuring the distance between the top of the moss stratum and the F horizon so as to express mesofauna per unit volume. In total, we collected 25 soil and 5 moss samples for each sampling date in 2013 and 50 soil and 10 moss samples in 2014.

Soil samples were transported in PVC soil corers wrapped in aluminium foil and placed in sealed polyethylene bags. Moss samples were placed directly in bags. All samples were kept in coolers at $\pm 4^{\circ}\text{C}$ until mesofauna extraction within 48 hours. In the laboratory, intact soil samples were extruded from the corers using a sharp knife. For the June 2013 collection the entire core was processed as a single sample, however, in the other sampling periods, the core was separated into organic (L, F, H combined) and mineral soil horizons. Soil and moss samples were weighed (fresh) and placed in a Tullgren dry-funnel apparatus for 6 days (two days each at 30°C , 35°C and 40°C) in a temperature-controlled room. Forest floor mesofauna was recovered in 70 % ethanol and sorted using a dissecting microscope. All specimens (juveniles and adults) were counted as Collembola, mites and others (*e.g.*, pseudoscorpions). Collembola species (juveniles and adults) were identified from all sampling dates. Identification of Oribatida species was limited to adult specimens and only done in 2013. Very small species (*e.g.*, Brachychthoniidae) were probably overlooked. All specimens were cleared in 88 % lactic acid, mounted in Hoyer's medium and identified using a contrast phase microscope Leica DM1000 (800X magnification). Christiansen et Bellinger (1998) and Fjellberg (1998, 2007) were primary sources for Collembola identification. Behan-Pelletier *et al.* (2014) and Krantz et Walter (2009) were primary sources for Oribatida identification. Species nomenclature followed Bellinger *et al.* (2017) for Collembola and Subías *et al.* (2012) for Oribatida. Species density was determined by counting specimens per sample while α -diversity (effective number of species) was assessed using the exponential form of the Shannon-Wiener index (Magurran, 2004). We calculated mesofauna biomass using allometric equations (one equation for all Oribatida species based on their body length and width (Caruso et Migliorini, 2009) and one equation for each Collembola family based on the species body length (Caballero *et al.*, 2004). Density and biomass data were standardized on a per unit volume basis of each sample (soil and moss). In 2014, data of the two sampling points from each plot were combined to provide a plot-level average (experimental unit) for statistical analyses.

1.4.3 Assessment of environmental variables

We measured several environmental variables in all experimental plots where mesofauna were sampled. Ground vegetation cover (shrubs, grasses, mosses and forbs) was estimated visually (to the nearest 5 %) in 1 m² quadrats centred over each soil core. Its α -diversity was measured using the exponential value of the Shannon-Wiener index calculated using the percentage cover of the species present. Belowground (coarse and fine root) biomass was measured to a depth of 10 cm in July 2013 within a 1 m² area in the same subplots (see Laigle (2018) for details on methods). Likewise, soil microbial biomass was measured in June 2013 using a pooled sample of LFH horizons and mineral soil (Smenderovac (2014) for methods). At each sampling position, we also measured the thickness of organic (L, F, H horizons in harvested plots and F, H horizons in uncut plots) and mineral soil horizons in the first 10 cm of each soil profile. In 2014, soil temperature was recorded at the time of mesofauna sampling at 5 cm depth using a Cooper Atkins digital thermometer. In addition, soil temperature and moisture were recorded daily from May to October in 2013 and 2014 using data loggers installed at the organic-mineral horizon interface and at 10 cm depth in the mineral soil in two of the five blocks. These descriptive data aided in the interpretation but were not included in any analyses. Woody debris volume was measured on each plot in July 2012 using the line intercept and fixed quadrat methods (*cf.* Kwiaton *et al.* (2014) for more detail) to quantify fine (diameter < 5 cm; "FWD") and coarse (diameter > 5 cm; "CWD") debris. After mesofaunal extraction, soil and moss samples were dried (24 h at 105 °C) to determine soil bulk density and forest floor moisture (gravimetric water content of soil and moss). pH was measured on forest floor (moss, organic and mineral soil horizons) samples while total carbon, total nitrogen, available phosphorus, available and total potassium, calcium and magnesium concentrations and cationic exchange capacity were measured on organomineral soil following methods described by Kwiaton *et al.* (2014); *cf.* **Chapitre III**, section 3.4.4.).

1.4.4 Data analyses

We tested the effects of biomass removal treatments and sampling date (early and late season 2013 for both taxa and early season 2014 only for Collembola) on density, biomass and species α -diversity of each taxon in combined samples (mosses, organic and mineral soil) using linear mixed models (Zuur *et al.*, 2009). These two factors, including their interaction, were considered as fixed, block was considered as random and maximum likelihood (ML) was used to estimate variance components. We tested if this complete model explained significantly the variance of our data compared to a null model (without fixed factors) based on their Akaike Information Criterion (AIC) using analysis of variance (ANOVA). If it was the case, we tested by ANOVA each factor and their interaction. Density and biomass data for both taxa were transformed as $(\arcsin(\text{square-root}(\text{density} + 1)))$ and $\log(\text{biomass} + 1)$ to respect normal distribution and homoscedasticity. Tukey Honest Significance Difference (HSD) tests were used as post-hoc contrasts.

In order to assess compositional differences of Collembola and Oribatida communities among treatments and sampling dates with block as a random factor, we used a distance-based permutational multivariate ANOVA (perm-MANOVA - Anderson, 2001). This method measured the percentage of variation *i.e.*, inertia (coefficient of determination, R^2) of the community explained by treatment, sampling date, and their interaction. Species densities were Hellinger-transformed prior to calculating Bray-Curtis index dissimilarity matrices (Legendre et Legendre, 2012). Then, treatment and sampling date differences in community composition were assessed using a permutational pairwise mean distance comparison test on this dissimilarity matrix with a false discovery rate (fdr) correction for multiple tests (Benjamini et Hochberg, 1995). Compositional variation within plots of each treatment was measured using mean distances to centroids in multivariate ordination (larger distance indicated more variation) and differences were tested using ANOVA

and Tukey HSD tests (Betadisper test - Anderson *et al.*, 2006). We also tested if this variation changed over time. Variation across biomass removal treatment plots and across time was considered as an indicator of β -diversity (Mori *et al.*, 2015a,b).

Given the importance of moss as a microhabitat, we also compared community structure of both taxa between strata (moss and soil horizons) in the control treatment (uncut forest) for each sampling date. We did not consider any block effect because previous analyses showed that conditions were homogeneous. Density, biomass and α -diversity for both taxa were tested with a Kruskal-Wallis H-test, while shifts in community composition between strata were tested using a perm-MANOVA.

To understand environmental changes along the gradient, we first analysed the overall differentiation between treatments per sampling date using a Principal Component Analysis (PCA). Then, we compared each environmental variable separately among treatments using linear mixed models (as described above).

To evaluate how environmental changes influenced mesofaunal community structure at each sampling date and across all sampling dates, we used redundancy analysis (RDA). Soil nutrient data were synthesized in a "soil chemistry index" created by using the score of the first PCA axis and interpreted as nutrient richness. Some variables were restricted to particular years: soil microbial biomass and belowground biomass in 2013 and soil temperature in 2014. After removing strongly collinear variables (correlation coefficient > 0.8), a permutational backward selection of variables was done from the RDA on Hellinger-transformed density data (Legendre et Legendre, 2012). Explained and adjusted (adj.) inertia (R^2) were tested by ANOVA.

All analyses were done with R (v. 3.1.2, 2014) and data permutations consisted of 99,999 iterations. Analyses were implemented with the following packages: *lme4* (Bates *et al.*, 2015) for linear mixed models, *agricolae* (de Mendiburu, 2017) for Tukey HSD tests, *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017) for Hellinger-transformations,

dissimilarity matrices, perm-MANOVA, Betadisper tests and RDA, *RVAideMemoire* (Hervé, 2016) for permutational pairwise mean distance comparisons, *pgirmess* (Giraudoux, 2015) for Kruskal-Wallis H-tests and *ade4* (Dray et Dufour, 2007) for PCA.

1.5 Results

1.5.1 Summary of sampled mesofauna communities

We collected 4,096 Collembola specimens comprising 58 different species (**Annexe A: Table A.1**). Abundant (> 5 %) Collembola species in the early season (June 2013 and May 2014) included *Folsomia nivalis* Packard (1873), *Hymenaphorura similis* Folsom (1917), *Hymenaphorura subtenuis* Folsom (1917), *Mesaphorura yosiii* (**Figure 0.1C**) and *Isotomiella minor* Schaeffer (1896). Later in the season (August 2013), *F. nivalis* remained the most abundant species, but other abundant taxa included *Willemia anophthalma* Börner (1901) and *Parisotoma ekmani* Fjellberg (1977). In 2014, we found two specimens of *Choreutinula americana* Palacios-Vargas, Castaño-Meneses & Gao (2010) which was a first record for Canada (Palacios-Vargas *et al.*, 2010). For Oribatida (**Annexe A: Table A.2**), we collected 3,484 specimens comprising 36 species in 2013. Dominant early season Oribatida included *Oppiella nova*, *Scheloribates pallidulus* (**Figure 0.2A**), *Oppia nitens* Koch (1836) and *Suctobelbella spl* Jacot (1937). These four species remained the most abundant in the later season in addition to *Ceratozetes mediocris* Berlese (1908).

1.5.2 The importance of mosses for boreal mesofaunal communities

Density, biomass and α -diversity of Collembola and Oribatida in control plots were significantly higher in mosses than in soil horizons in June 2013 (**Figure 1.2A-B**: $p < 0.05$). In August 2013, Collembola α -diversity remained significantly higher in the mosses than in organic and mineral soil (**Figure 1.2A**: $p < 0.01$), but density and biomass did not differ between horizons. Both Oribatida α -diversity and biomass were higher in the mosses than in the mineral soil (**Figure 1.2B**: $p < 0.05$) in August 2013. In May 2014, Collembola density and biomass were significantly higher in mosses than in mineral soil (**Figure 1.2A**: $p < 0.05$), but both were not different from the organic horizon. Similar to June 2013, Collembola α -diversity was two times higher in mosses than that in either soil horizons in May 2014 (**Figure 1.2A**: $p < 0.01$). Finally, composition differed between the moss stratum and soil horizons for both Collembola and Oribatida communities (data not shown) at both the early season ($p < 0.05$) and even moreso, the late season sampling dates ($p < 0.001$).

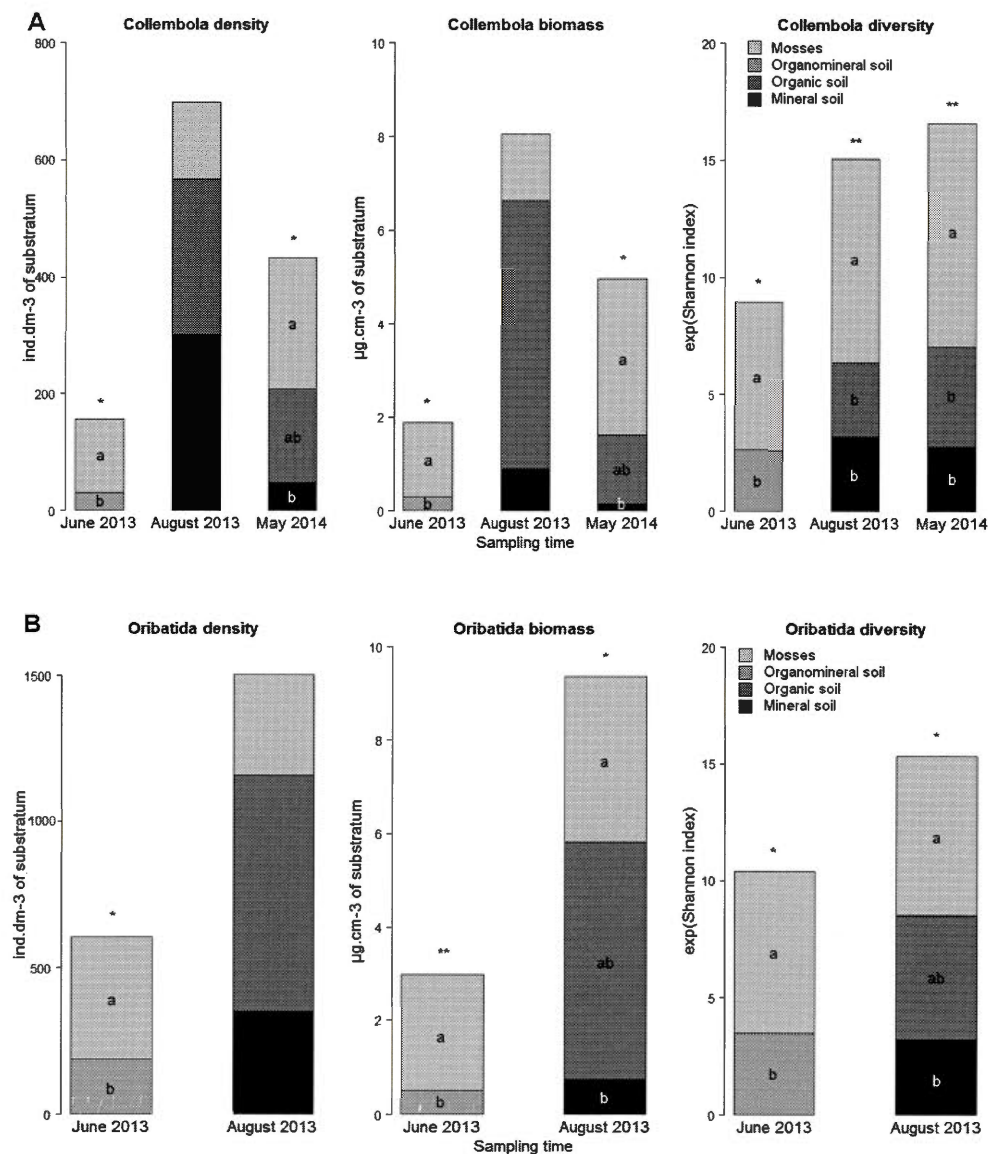


Figure 1.2 Stacked barplots of density, biomass and α -diversity ($\exp^{\text{Shannon index}}$) of Collembola (A) and Oribatida (B) communities in the moss and soil strata of the control plots (uncut stand) in June 2013, August 2013 and May 2014 at the *Island Lake* experimental site. Error bars are not shown for visual clarity. Lower case letters indicate significant differences (Kruskal-Wallis H-test) among forest floor strata at each sampling time. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

1.5.3 Responses of Collembola and Oribatida communities to biomass removal treatment and sampling date

Density, biomass and species α -diversity of Collembola communities in the forest floor were significantly higher in the control treatment than in all other treatments (**Table 1.1**: $p < 0.001$). Collembola density was significantly higher in the tree-length, full-tree biomass and stumped treatments than in the bladed treatment. Other notable differences included a higher α -diversity of Collembola in the stumped as compared to bladed treatment and a higher Collembola biomass in the tree-length treatment compared to the bladed treatment (**Table 1.1**). Biomass removal gradient explained 11 % (R^2) of Collembola community composition and was largely driven by differences between the control and all the harvested treatments (**Table 1.2**: $p < 0.001$). The compositional variation of Collembola communities was also significantly higher in the bladed treatment than in the control, full-tree biomass and stumped treatments and higher in the tree-length treatment than in the control treatment (**Table 1.2**: $p < 0.001$). Collembola density was nearly two times higher in May 2014 than in June 2013 (**Table 1.1**: $p < 0.05$) and α -diversity was higher in August 2013 than in June 2013 ($p < 0.05$). Community compositional similarity differed among three sampling dates (**Table 1.2**: $R^2 = 18\%$, $p < 0.001$) and a clear interaction with treatment was observed ($R^2 = 16\%$, $p < 0.001$) with a higher overall variation in June 2013 than in May 2014 ($p < 0.05$).

Table 1.1 Comparison of mean density, biomass and species α -diversity ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and mosses) Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment, sampling date and their interaction at the *Island Lake* experimental site. Significant differences from linear mixed models are indicated by different lowercase letters.

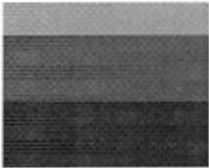
Taxa	Collembola			Oribatida		
Variable	Density (ind. dm ⁻³ of forest floor)	Biomass (μ g cm ⁻³ of forest floor)	Species α - diversity (exp Shannon index)	Density (ind. dm ⁻³ of forest floor)	Biomass (μ g cm ⁻³ of forest floor)	Species α - diversity (exp Shannon index)
Biomass removal treatment[†]						
Control	157 (21) a	1.97 (0.30) a	7.93 (0.52) a	376 (44) a	2.68 (0.56) a	7.73 (0.54) a
Tree-length	80 (17) b	0.68 (0.13) b	3.09 (0.33) bc	287 (62) ab	1.26 (0.28) b	5.81 (0.75) a
Full-tree biomass	70 (16) b	0.49 (0.12) bc	3.18 (0.39) bc	292 (45) ab	1.37 (0.44) b	5.54 (0.47) a
Stumped	69 (17) b	0.53 (0.13) bc	3.73 (0.36) b	180 (34) b	0.80 (0.20) b	5.50 (0.85) a
Bladed	12 (3) c ***	0.15 (0.07) c ***	1.94 (0.36) c ***	32 (11) c ***	0.10 (0.04) c ***	2.09 (0.45) b ***
$p^{\dagger}$						
Sampling date						
June 2013	49 (9) b	0.65 (0.13)	3.42 (0.43) b	248 (36)	1.30 (0.23)	5.14 (0.48)
August 2013	84 (16) ab	0.66 (0.16)	4.40 (0.61) a	219 (35)	1.18 (0.32)	5.53 (0.59)
May 2014	100 (18) a *	0.99 (0.23)	4.11 (0.48) ab *	ns	-	ns
$p^{\dagger}$	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Interaction Biomass removal treatment - Sampling date						
$p^{\dagger}$	ns	*	ns	ns	ns	ns

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

[†] Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

For Oribatida communities, density in tree-length and full-tree biomass treatments did not differ significantly from the control treatment. However, Oribatida density was significantly lower in the more intensive treatments compared to the control with only half as many individuals in the stumped treatment and only one tenth as many individuals in the bladed treatment (**Table 1.1:** $p < 0.001$). When considering Oribatida biomass, tree-length, full-tree biomass and stumped treatments had only half the biomass observed in the control, while the bladed treatment differed from all other treatments with $< 5\%$ of what was measured in the control (**Table 1.1:** $p < 0.001$). The bladed treatment also showed the lowest α -diversity of Oribatida compared to all other treatments ($p < 0.001$). Across sampling dates, the compositional similarity of Oribatida communities was significantly different between the control and all biomass removal treatments (**Table 1.2:** $R^2 = 22\%$, $p < 0.001$). Among biomass removal treatments, tree-length and full-tree treatments differed significantly from the stumped and bladed treatments. Temporal change of Oribatida communities was only observed for compositional similarity which differed between June and August 2013 (**Table 1.2:** $R^2 = 8\%$, $p < 0.001$).

Table 1.2 Changes in taxonomic composition (similarity and variation) of forest floor (soil and mosses) Collembola and Oribatida communities in response to biomass removal treatment, sampling date and their interaction at the *Island Lake* experimental site. Significant differences in composition (similarity) from the perm-MANOVA are indicated by different colors (R^2 corresponds to the inertia explained). Significant differences in compositional variation from Betadisper tests are indicated by different lowercase letters.

Taxa	Collembola		Oribatida	
Composition	Similarity (R^2)	Variation (mean distance to centroids)	Similarity (R^2)	Variation (mean distance to centroids)
Biomass removal treatment[†]				
Control		0.39 c		0.22 b
Tree-length		0.51 ab		0.33 ab
Full-tree biomass		0.49 bc		0.34 ab
Stumped		0.49 bc		0.38 a
Bladed		0.62 a		0.33 ab
$p^\dagger$	11 % ***	***	22 % ***	*
Sampling date				
June 2013		0.53 a		0.35
August 2013		0.45 ab		0.34
May 2014		0.41 b		-
$p^\dagger$	18 % ***	*	8 % ***	ns
Interaction Biomass removal treatment - Sampling date				
$p^\dagger$	16 % ***	-	9 % ns	-

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

¹ Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

1.5.4 Effects of biomass removal treatments on environmental variables

Environmental variables differed significantly among treatments except organic soil thickness (which was excluded from further analyses as it was completely absent from the bladed treatment) and available phosphorus concentration in June 2013 (**Table 1.3**; **Figure 1.3** for May 2014). The most marked differences were driven by the loss of forest floor associated with the bladed treatment where variables differed significantly from intermediate biomass removal treatments (tree-length, full-tree biomass and stumped) and from controls. Although similarities were observed among intermediate treatments, total woody debris volume in the tree-length treatment was three times greater than the two other intermediate treatments (**Table 1.3**: $p < 0.001$; **Figure 1.3**). Based on the PCA of May 2014, drivers of environmental variation on the first axis showing a gradient between bladed and control treatments included ground vegetation cover, forest floor moisture, forest floor pH, soil chemistry index, soil temperature and soil bulk density (**Figure 1.3**). The second axis, which differentiated intermediate biomass removal treatments, was driven by CWD and FWD volumes (measured in 2012) and, to a lesser extent, ground vegetation diversity (**Figure 1.3**). Patterns were similar in 2013, with soil microbial biomass and root biomass of ground vegetation also differing between bladed and control treatments but with varied responses for intermediate treatments (**Table 1.3**).

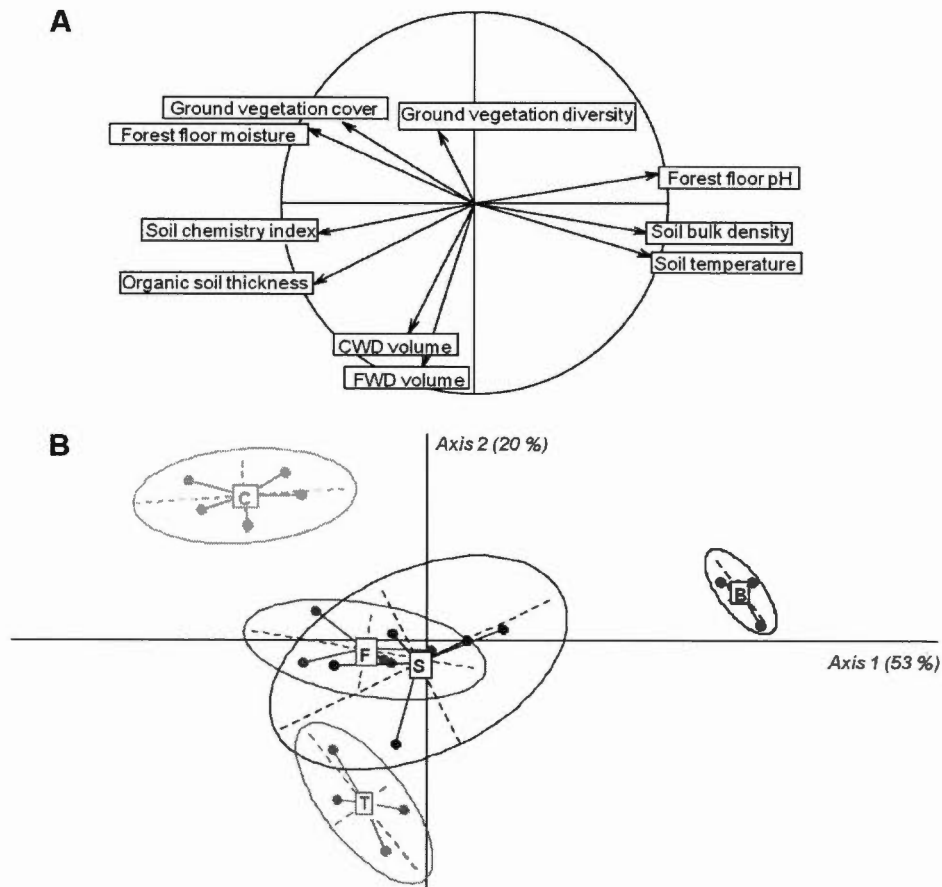


Figure 1.3 Principal component analysis (PCA) biplot of (A) environmental variables measured in May 2014 (except woody debris volumes measured in 2012) at the *Island Lake* experimental site and (B) shown by treatments. Percent inertia associated with each principal component is shown in parentheses. Ellipses represent 95 % of inertia attributed to environmental variables within each treatment. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor). The colour scale represents the increasing intensity of the disturbance among treatments.

Table 1.3 Comparison of mean values ($\pm$ standard error) of environmental variables among the biomass removal treatments at each sampling date at the *Island Lake* experimental site. Significant differences among treatments from linear mixed models are indicated by different lowercase letters. Data in grey were not included in the linear mixed models due to no variance.

Variable	Sampling date month/year	Biomass removal treatments ¹					$p^{\dagger}$
		Control	Tree-length	Full-tree biomass	Stumped	Bladed	
Forest floor (soil and mosses) pH	06/2013	3.79 (0.11) b [‡]	3.98 (0.13) b	3.77 (0.22) b	4.02 (0.19) b	4.76 (0.11) a	**
	08/2013	3.97 (0.08) b	4.14 (0.15) b	4.03 (0.11) b	4.21 (0.07) b	5.08 (0.04) a	***
	05/2014	3.83 (0.05) b	3.93 (0.05) b	3.89 (0.09) b	3.92 (0.09) b	4.89 (0.04) a	***
Soil carbon concentration (% of dry soil)	06/2013	9.94 (3.87) a	5.31 (1.68) ab	8.77 (3.01) a	6.96 (1.29) a	1.14 (0.13) b	**
	08/2013	9.46 (0.92) a	6.44 (1.51) ab	7.45 (1.18) ab	4.33 (0.34) b	1.67 (0.24) c	***
	05/2014	13.83 (2.15) a	10.96 (1.09) a	14.94 (3.36) a	11.26 (1.93) a	1.83 (0.21) b	***
Soil nitrogen concentration (% of dry soil)	06/2013	0.35 (0.11) a	0.20 (0.06) ab	0.25 (0.04) a	0.23 (0.04) ab	0.06 (0.01) b	*
	08/2013	0.36 (0.04) a	0.25 (0.05) ab	0.25 (0.04) ab	0.18 (0.02) bc	0.09 (0.01) c	***
	05/2014	0.45 (0.07) a	0.37 (0.03) a	0.48 (0.09) a	0.38 (0.02) a	0.09 (0.01) b	***
Soil available potassium concentration (ppm)	06/2013	61.92 (22.87) a	37.87 (6.39) a	52.93 (9.86) a	40.11 (4.67) a	15.10 (2.50) b	**
	08/2013	112.51 (10.37) a	63.55 (8.94) b	59.06 (5.85) b	47.95 (5.48) b	10.88 (0.85) c	***
	05/2014	112.97 (13.71) a	97.79 (6.51) a	112.22 (18.53) a	76.94 (8.73) a	10.65 (1.35) b	***
Soil total potassium concentration (ppm)	06/2013	101.91 (34.61) a	64.79 (15.41) a	102.15 (17.24) a	84.64 (20.89) a	21.16 (4.61) b	***
	08/2013	175.25 (45.68) a	92.62 (14.90) ab	91.19 (10.30) ab	65.86 (5.92) b	17.83 (1.75) c	***
	05/2014	165.69 (19.99) a	154.51 (17.61) a	207.17 (36.38) a	131.10 (19.22) a	18.38 (2.41) b	***
Soil available phosphorus concentration (ppm)	06/2013	18.47 (5.59)	15.88 (2.80)	15.74 (1.39)	12.81 (2.35)	9.52 (3.07)	ns
	08/2013	19.12 (2.82) a	14.75 (2.20) a	16.79 (3.58) a	10.48 (1.73) a	3.82 (0.65) b	***
	05/2014	32.84 (4.11) a	33.28 (2.04) a	40.24 (7.12) a	30.48 (2.23) a	6.33 (0.48) b	***
Soil calcium concentration (ppm)	06/2013	313.51 (163.71) a	398.61 (153.86) a	444.86 (142.32) a	362.61 (104.68) a	30.72 (5.61) b	***
	08/2013	646.72 (94.88) a	613.76 (140.35) a	518.77 (157.55) a	334.47 (85.25) a	42.51 (8.13) b	***
	05/2014	593.09 (104.19) a	906.70 (212.52) a	1312.78 (377.57) a	752.54 (142.37) a	49.17 (8.60) b	***

(Suite Table 1.3)

Soil magnesium concentration (ppm)	06/2013	45.28 (22.27) a	45.65 (13.47) a	53.48 (11.91) a	50.80 (11.24) a	5.71 (0.66) b	***
	08/2013	89.35 (17.31) a	73.34 (8.68) a	56.82 (11.31) a	47.87 (9.30) a	4.48 (0.52) b	***
	05/2014	72.39 (14.57) a	128.40 (29.44) a	144.82 (37.71) a	106.74 (17.05) a	5.22 (0.78) b	***
Soil cationic exchange capacity (cmol kg ⁻¹ dry soil)	06/2013	6.61 (1.13) a	5.15 (1.34) a	8.18 (1.74) a	6.41 (1.77) a	1.99 (0.22) b	**
	08/2013	7.85 (0.68) a	6.57 (1.05) a	7.84 (0.86) a	5.19 (0.47) a	2.69 (0.34) b	***
	05/2014	8.68 (0.61) a	9.04 (0.96) a	10.49 (1.62) a	8.68 (0.66) a	2.37 (0.23) b	***
Soil bulk density (g cm ⁻³ of dry soil)	06/2013	0.42 (0.11) b	0.65 (0.11) b	0.52 (0.06) b	0.60 (0.08) b	1.06 (0.03) a	***
	08/2013	0.51 (0.03) b	0.60 (0.07) b	0.65 (0.05) b	0.70 (0.04) b	1.10 (0.02) a	***
	05/2014	0.42 (0.05) b	0.68 (0.07) b	0.57 (0.05) b	0.60 (0.08) b	1.04 (0.03) a	***
Soil temperature (°C)	06/2013	-					
	08/2013						
	05/2014	6.14 (0.25) c	14.04 (0.28) b	13.96 (0.49) b	14.69 (0.42) b	22.18 (0.70) a	***
Forest floor moisture (% of the dry weight of soil and mosses)	06/2013	193.14 (19.28) a	29.30 (2.57) b	31.39 (3.41) b	21.65 (2.37) b	22.18 (1.22) b	***
	08/2013	214.30 (15.12) a	25.90 (2.94) bc	31.74 (4.39) b	20.71 (2.36) bc	19.44 (1.21) c	***
	05/2014	110.63 (5.10) a	55.75 (5.52) bc	73.36 (9.91) b	48.26 (5.77) c	21.91 (1.50) d	***
Organic soil thickness	06/2013	41.00 (2.45)	33.00 (3.74)	41.00 (3.67)	33.00 (3.00)	0.00 (0.00)	ns
(% of the first 10 cm of the soil profile)	08/2013						
	05/2014	52.00 (4.36)	67.00 (6.44)	64.33 (2.67)	55.50 (5.61)	0.00 (0.00)	ns
Ground vegetation cover (%)	06/2013	100.00 (0.00)	56.00 (9.27) a	32.00 (6.44) ab	41.00 (6.00) a	9.00 (2.92) b	**
	08/2013	100.00 (0.00)	58.00 (4.90) a	54.00 (8.72) a	72.00 (5.83) a	12.00 (4.64) b	***
	05/2014	100.00 (0.00)	54.00 (5.71) a	38.30 (9.82) ab	48.30 (5.95) a	21.50 (2.92) b	*
Ground vegetation diversity (exp Shannon Index)	06/2013	3.29 (0.19) a	2.52 (0.32) ab	2.72 (0.27) ab	1.89 (0.34) bc	1.15 (0.15) c	***
	08/2013	2.56 (0.16) a	2.40 (0.39) ab	2.42 (0.43) ab	1.78 (0.26) ab	1.58 (0.24) b	*
	05/2014	3.13 (0.15) a	2.16 (0.18) b	2.68 (0.49) ab	2.12 (0.20) ab	2.33 (0.25) ab	*
Ground vegetation belowground biomass (g of dry matter m ⁻²)	06/2013	307.69 (24.25) ab	300.68 (25.88) ab	325.73 (54.34) a	203.87 (6.85) b	82.44 (6.59) c	***

(Suite **Table 1.3**)

Soil microbial biomass ($\mu\text{g C g}^{-1}$ of dry soil)	08/2013	167.06 (10.82) a	96.16 (6.68) b	131.39 (15.88) ab	129.88 (18.00) ab	30.00 (5.54) c	***
Fine woody debris (FWD) volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$)		1.53 (0.45) c	48.11 (4.97) a	17.16 (1.75) b	10.72 (1.41) b	0.00 (0.00)	***
Coarse woody debris (CWD) volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$)	07/2012	11.03 (6.42) b	36.14 (3.60) a	11.61 (2.32) ab	13.30 (8.48) ab	0.00 (0.00)	*
Total woody debris volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$)		12.55 (6.14) b	84.24 (6.51) a	28.77 (1.55) b	24.02 (7.97) b	0.00 (0.00)	***

† ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

‡ Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

1.5.5 Relationships between environmental variables and mesofauna communities

The structure of both Collembola and Oribatida communities were predicted by environmental variables along the biomass removal gradient (**Figures 1.4 and 1.5** respectively). Overall, forest floor moisture, CWD volume, ground vegetation cover, organic horizon thickness and soil chemistry index (proxy for nutrient richness) were important predictors of community structure, but explanatory power varied considerably depending on sampling date (**Figures 1.4 and 1.5**).

For Collembola, CWD volume, soil chemistry index and forest floor moisture explained 31 % of the inertia present in the community structure in June 2013 (**Figure 1.4A**: adj. $R^2 = 21\%$; $F = 3.14$, $p < 0.001$). The first axis (18 % of inertia; $F = 5.52$, $p < 0.001$) was driven by forest floor moisture while the second axis (7 %; $F = 1.98$, $p < 0.01$) was influenced by CWD volume. Soil chemistry index influenced the ordination along both axes. In August 2013, soil chemistry index and forest floor moisture explained 27 % of inertia (**Figure 1.4B**: adj. $R^2 = 20\%$; $F = 4.08$, $p < 0.001$). The first axis (21 %; $F = 6.48$, $p < 0.001$) was again associated with moisture, while the second axis (5 %; $F = 1.68$, $p < 0.05$) was related to soil chemistry index. In May 2014, ground vegetation cover, organic horizon thickness and CWD volume explained 30 % of inertia (**Figure 1.4C**: adj. $R^2 = 20\%$; $F = 2.94$, $p < 0.001$). Vegetation cover was related to the first axis (18 %; $F = 5.45$, $p < 0.001$) while CWD volume was related to the second axis (6 %; $F = 2.57$, $p < 0.05$) and organic horizon thickness was associated with both axes.

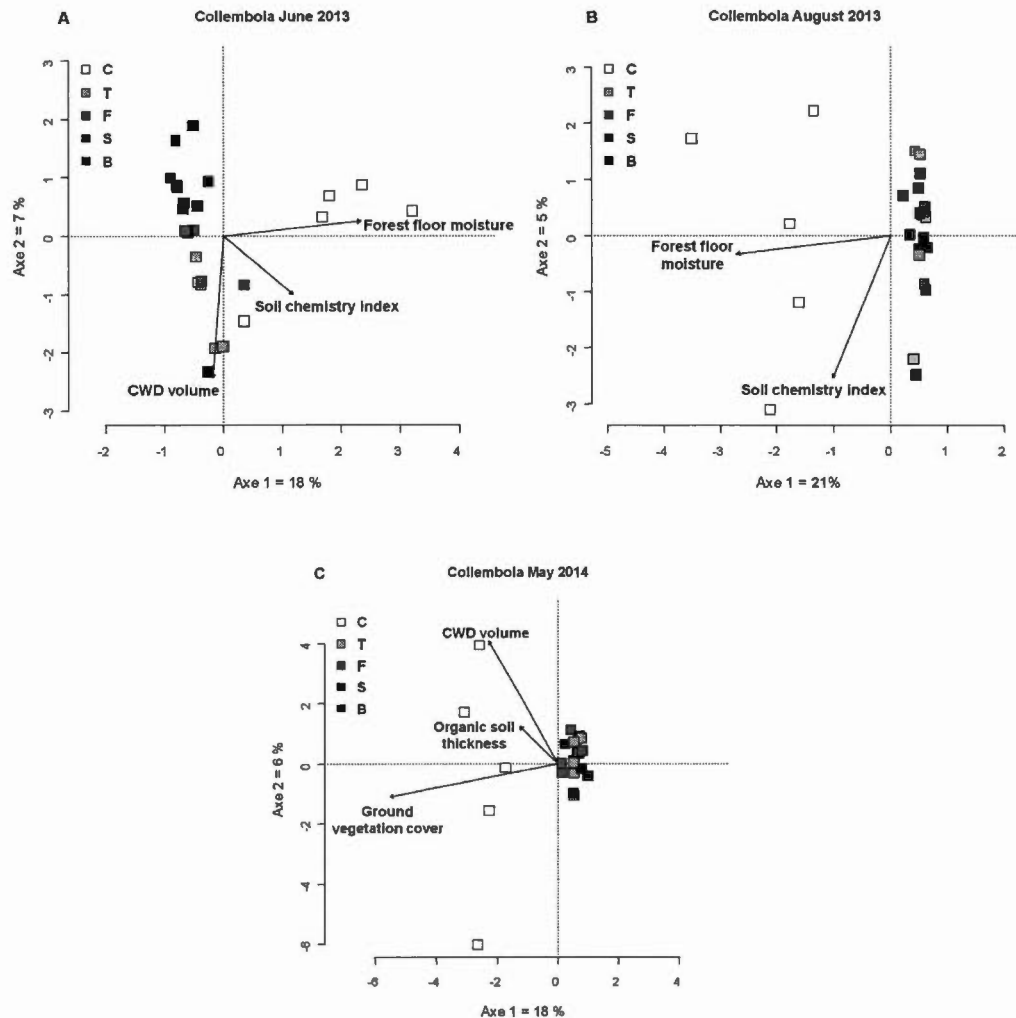


Figure 1.4 Ordination diagrams (RDA) of variance in Collembola community structure constrained by environmental variables in response to biomass removal treatments in June 2013 (A), August 2013 (B) and May 2014 (C) at the *Island Lake* experimental site. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor).

For Oribatida, soil chemistry index (nutrient richness), forest floor pH and moisture plus CWD volume explained 36 % of inertia in June 2013 (**Figure 1.5A**: adj. $R^2 = 25$ %; $F = 3.44$, $p < 0.001$). The first axis (14 %; $F = 5.56$, $p < 0.001$) was related to soil nutrient richness and, to a lesser extent, pH while the second axis (11 %; $F = 4.44$, $p < 0.001$) was related to CWD volume. Forest floor moisture was an important driver to both axes. In August 2013, forest floor moisture, soil nutrient richness and FWD volume explained 31 % of inertia (**Figure 1.5B**: adj. $R^2 = 21$; $F = 3.11$, $p < 0.001$) with moisture related to the first axis (18 %; $F = 5.57$, $p < 0.001$) and nutrient richness and FWD volume linked with the second axis (9 %; $F = 2.73$, $p < 0.05$).

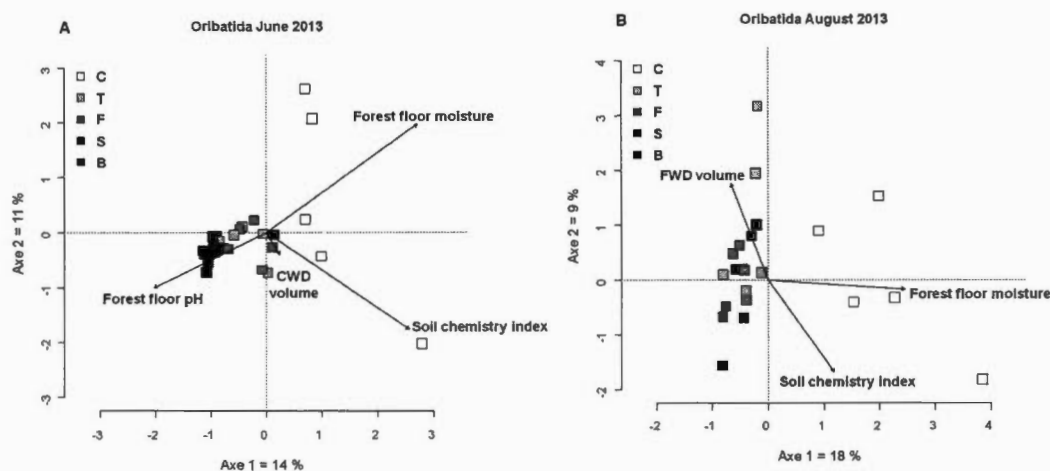


Figure 1.5 Ordination diagrams (RDA) of variance in Oribatida community structure constrained by environmental variables in response to biomass removal treatments in June (A) and August 2013 (B) at the *Island Lake* experimental site. C = control (mature stand without harvesting); T = tree-length (stem-only harvesting); F = full-tree biomass (whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches)); S = stumped (whole-tree harvesting with removal of stump); B = bladed (whole-tree harvesting with removal of stump and forest floor).

1.6 Discussion

Our study demonstrated that two years after biomass removal and soil disturbance, Collembola and Oribatida communities differed from uncut forest. The most intensive biomass removal treatment (bladed) where both stumps and the forest floor were removed showed the greatest loss of density and diversity. The three intermediate biomass removal treatments did not exhibit strong differences for either taxon although stump removal (stumped treatment) led to similar Oribatida community composition as in the bladed treatment and greater variability than in uncut forests (**Table 1.2**). The divergent responses of Collembola and Oribatida may be due to their different ecology in response to the varying environmental variables. Our results suggest that observed changes in forest floor mesofauna may be linked to the loss of epiedaphic (surface-dwelling) species, particularly Oribatida. Our short-term study suggests that the loss of forest floor microhabitats (loss of organic cover including ground vegetation, mosses and woody debris) and lower moisture and nutrient richness measured after harvesting and along the biomass removal gradient may be drivers of these observed changes.

1.6.1 Sampling effort of our mesofauna communities

We report similar dominant taxa and species richness (58 species of Collembola and 36 species of Oribatida; **Tables A.1** and **A.2** respectively) to that observed in other Canadian boreal forest studies for Collembola (Addison et Barber (1997) and Addison (2006) with 42 and 47 species, respectively) and Oribatida (Lindo et Visser (2004) and Berch *et al.* (2007) with 39 and 27 species, respectively). Some studies such as Battigelli *et al.* (2004) and Déchéne et Buddle (2010), however, found higher species richness (87 and 80 species, respectively) due to greater spatial and temporal sampling effort as well as more complete sampling (*e.g.*, including woody debris)

than conducted here. In addition, we collected relatively fewer individuals for both taxa (approximately 20,000 Collembola and 60,000 Oribatida specimens m⁻² of soil with mosses) compared to previous studies such as Battigelli *et al.* (2004) who found 40,000 Collembola and 80,000 Oribatida m⁻² of boreal forest floor. The use of Tullgren-funnel extractors as opposed to Macfadyen high-gradient extractors, used in many of the aforementioned studies and known to be more efficient (Krantz et Walter, 2009), could explain these differences as well as the sampling of different soil profiles and the inherent site-specific conditions (see Kwiaton *et al.*, 2014 for details).

1.6.2 Significant changes in forest floor mesofauna in response to biomass removal treatments

After two years, we observed changes in the communities of both taxa in response to the less intensive harvesting practices of stem-only and full-tree biomass compared to uncut forests (control) which support results from previous studies in North American (Bird et Chatarpaul, 1986; Addison et Barber, 1997; Lindo et Visser, 2004) and Scandinavian boreal forests (*e.g.*, Siira-Pietikäinen et Haimi (2009) but *cf.* Huhta (1976) cited by Battigelli *et al.* (2004) for exceptions). Furthermore, we did not detect any overall difference between these two practices for both taxa, supporting previous studies of Addison (2006), Battigelli *et al.* (2004) except for Oribatida and Bird et Chatarpaul (1986) except for Collembola.

We observed several well-known and primarily epiedaphic (surface-dwelling) families of Oribatida (Euphthiracaridae and Crotoniidae) and Collembola (Katiannidae and Sminthuridae) in unharvested control plots, but not in harvested plots. Absence of these taxa may be due in part to disruption of the living (green) “bryosphere” (*sensu* Lindo et Gonzalez, 2010) that is disturbed or dies from full sunlight exposure after forest harvesting (Olsson et Staaf, 1995; Åström *et al.*, 2005).

Uncut control plots had a thick layer (from 3 to 12 cm) of feather mosses (primarily *Pleurozium schreberi* and *Dicranum polysetum* Swartz (1801)) in addition to needle litter on the forest floor. Loss of this bryosphere can decrease species richness and density of Collembola and Oribatida (Lindo *et al.*, 2012; Bokhorst *et al.*, 2014) as well as Mesostigmata (predatory mites; Salmane et Brumelis, 2008). In control plots, we observed in overall more abundant, richer and compositionally different communities for both taxa in mosses than in the soil strata. These differences support the idea that mosses provide a complex microhabitat for mesofauna with essential food resources and favourable (moist, cool and stable) abiotic conditions (Åström *et al.*, 2005; Salmane et Brumelis, 2008; Lindo et Gonzalez, 2010). Spring and summer differences in vertical stratification of Collembola and Oribatida density and biomass (**Figure 1.2**) in the uncut control could have been due to migration from the moss stratum to the organic soil of some abundant species (*e.g.*, *F. nivalis*, *O. nova*). Such behaviour enables mesofauna to avoid harsh conditions during drier periods (Addison et Barber 1997; Huhta et Hänninen, 2001). Additionally, some soil-dwelling (euedaphic) species, such as *Hypogastrura pseudoarmata* Voegtlin (1982) and *Microppia minus* Paoli (1908) were not sampled in May 2014 because they may not have been active in the early season.

The two most intensive biomass removal treatments (stumped and bladed) had the strongest impact on community structure differences for both taxa when compared to communities in unharvested control plots. Our results support previous studies in boreal spruce forests of British Columbia that showed modified composition two years following a blading treatment for both taxa (Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006). Kataja-aho *et al.* (2016) showed similar results five years after whole-tree harvesting and stump removal in Scandinavian boreal forests that exposed more mineral soil. Such differences may be the consequence of lower species richness associated with intensely disturbed treatments (Karp *et al.*, 2012) or higher environmental variability (*e.g.*, stronger fluctuations in soil microclimate at our site

was observed when mineral soil was exposed) leading to biotic homogenization with survival of only a few generalist species (Sousa *et al.*, 2006; Maaß *et al.*, 2014; Mori *et al.*, 2015a,b).

The most notable component of our observed responses of forest floor mesofauna to biomass removal was the loss of epiedaphic species. Forest floor disturbance and removal, with associated environmental changes observed along the gradient was deleterious to several Collembola species from the families Lepidocyrtidae, Tomoceridae and Sminthuridae and Oribatida species from the families Ceratozetidae, Trhypochthoniidae and Achipteriidae. The loss of epiedaphic species was previously reported for Collembola (Addison et Barber, 1997) and Oribatida (Maraun *et al.*, 2003) in response to forest floor mechanical disturbance. Epiedaphic species that are larger and reproduce more sexually are often more sensitive to disturbance in short-term (Battigelli *et al.*, 2004; Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009) even if some of them, also known to be pionner (*e.g.*, *Bourletiella hortensis* Fitch, 1863 - Alvarez *et al.*, 2000; Hågvar, 2010), were found in intensively harvested plots. Several small euedaphic species (*e.g.*, Collembola: *W. anophthalma* and *F. nivalis*, Oribatida: *O. nova* - Lindo et Visser, 2004; Berch *et al.*, 2007), also decreased in density along the gradient possibly due to their sensitivity to changes of forest floor pH and soil bulk density associated with soil horizon differences of the bladed treatment (Battigelli *et al.*, 2004; Lindberg et Bengtsson, 2005). Alternatively, generalist and parthenogenetic species, such as *I. minor* (Addison et Barber, 1997), *Suctobelbella spp.* and *T. velatus* (**Figure 0.2C** - Maraun et Scheu, 2000; Battigelli *et al.*, 2004; Malmström *et al.*, 2009) were dominant in harvested plots, possibly due to their ability to migrate deeper (Huhta et Hänninen, 2001; Battigelli *et al.*, 2004) or by bacterivorous food preferences (*e.g.*, *Suctobelbella spp.*; Battigelli *et al.*, 2004) that are favoured by the higher bacteria to fungi ratio generated by harvesting (Hartmann *et al.*, 2012).

1.6.3 Collembola and Oribatida, a potential different response to biomass removal

Although our comparison of Collembola and Oribatida is limited to one growing season, inclusion of both taxa in our study revealed different responses to biomass removal depending on the choice of the bio-indicator. Oribatida communities exhibited less temporal variation in their community structure (only community composition differences) than Collembola which varied in density, α -diversity and composition between sampling dates. Temporal changes in Collembola communities have been observed in harvested boreal forests seasonally (*e.g.*, Bird et Chatarpaul, 1986), or interannually (*e.g.*, Malmström *et al.* (2009) after clear-cut burning). Such variation may suggest that Collembola communities are less sensitive to harvest disturbance than Oribatida communities (Bird et Chatarpaul, 1986; Lindo et Visser, 2004; Lindberg et Bengtsson, 2005). Collembola typically show faster active dispersal (Åström et Bengtsson, 2011 but *cf.* Ojala et Huhta, 2001), a shorter life span and a higher reproduction rate (*r*-strategy) than Oribatida species which show a more prevalent *K*-strategy. Mesofauna recovery after disturbance is largely dependent on survival of some species but also on recolonization of disturbed plots by species coming from adjacent, undisturbed source populations (Debouzie *et al.*, 2002; Chahartaghi *et al.*, 2009). The increase in Collembola density over time observed in our plots due to fast-reproducing and parthenogenetic species (*e.g.*, *I. minor*, *M. yosiii* (**Figure 0.1C**)), in addition to the survival of fast-dispersing epiedaphic species adapted to open, dry and unstable environments (*e.g.*, *Orchesella imitari* Snider (1997), *Entomobrya sp. 3* Rondani (1861) - Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Malmström, 2012b), points towards a faster recovery of Collembola than Oribatida communities. Such a pattern confirms previous findings (Addison, 2006; Lindberg et Bengtsson, 2006; Berch *et al.*, 2007; Malmström, 2012b) and an ongoing study in long-term research plots 20 years after biomass removal (*cf.* **Chapitre III**). However, since the active dispersal of Collembola species is very low in absolute (as well as for those of Oribatida - Ojala et Huhta, 2001; Åström et Bengtsson, 2011), it is unlikely

that any active recolonization has already taken place here within 2 years after the harvesting even if it would be possible by a passive way such by wind (Dunger *et al.*, 2002).

1.6.4 Environmental changes due to biomass removal and links to mesofauna communities

For the majority of environmental variables, the bladed treatment differed from all other treatments (**Table 1.3; Figure 1.3**), likely due to the loss of the organic soil layer and different environmental characteristics of the mineral soil (Lattimore *et al.*, 2009). Other studies showed that the mechanical harvesting reduces organic cover (ground vegetation, and leaf litter) on the forest floor (Olsson et Staaf, 1995; Jeglum *et al.*, 2003; Åström *et al.*, 2005) which depletes nutrients (Hazlett *et al.*, 2014) and decreases microbial biomass (Hartmann *et al.*, 2012; Smenderovac, 2014). Although we did not see evidence of nutrient loss associated with harvesting in our short-term study, soil moisture decreased in the blading treatment on one sampling date (Table S3). Associated microclimate changes in the forest floor due to the loss of living mosses and tree cover include decreased moisture, higher temperature (Roberts *et al.*, 2005; Fleming *et al.*, 2006a; Lindo *et al.*, 2012) and greater fluctuations of these conditions (Proe *et al.*, 2001; Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009) which both influence arthropod communities. Finally, the tree-length treatment did not differ clearly from full-tree biomass and stumped treatments according to the measured environmental variables (excepted for the woody debris volume, that was expected) contrary to previously reported results (Thiffault *et al.*, 2011; Persson, 2012).

While our study does not allow us to infer directly how changes to the environment influenced mesofauna community structure, our results are consistent with Lindberg et Bengtsson (2005, 2006) on the importance of maintaining high forest floor

moisture for Collembola communities which are associated with thick organic soils and significant ground vegetation cover including moss (Roberts *et al.*, 2005; Bokhorst *et al.*, 2014; Kataja-aho *et al.*, 2016). We also found a significant relationship between the woody debris volume and the assembly of communities of Collembola and Oribatida (**Figures 1.4 and 1.5** respectively), which supports existing studies (Addison, 2006; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Malmström, 2012a). For Oribatida, soil nutrient richness and higher pH influenced community composition corroborating previous results (Maraun et Scheu, 2000; Gergócs et Hufnagel, 2009).

1.7 Conclusion

In this first simultaneous species assessment of Collembola and Oribatida communities to woody biomass removal and soil disturbance in boreal jack pine forests, we showed that both taxa were modified by the most intensive treatment (whole-tree biomass harvesting with stump and forest floor removal), compared to treatments where the forest floor was not removed. Forest floor removal reduced suitable microhabitats and led to the loss of surface-dwelling species, especially in Oribatida. Although some effects of removing stumps were detected in Oribatida communities, this practice did not strongly modify forest floor mesofaunal communities in comparison to the less intensive harvesting approaches. In addition, whole-tree biomass harvesting did not appear to modify more significantly mesofaunal community structure compared to tree-length harvesting. This result is important in that whole-tree harvesting has been criticized due to the potential impact of harvest residue removal on soil organisms. Even with the removal of undersized and poor quality stems that would have normally been retained on site in an operational whole-tree harvest, we were unable to demonstrate differences with tree-length harvesting.

We remain cautious about how our results translate into concrete recommendations for forest managers. The dominant forest management paradigm in Ontario, and many other jurisdictions, is the emulation of natural disturbance, which in the boreal forest implies that sustainability can be measured as similarity between post-harvest and post-fire conditions. Our study did not, however, have a fire control. Instead, we compared our treatment plots to an unharvested stand. As expected, there were differences between the recently harvested plots and the uncut forest. As our study progresses through time, this comparison will allow us to examine how quickly the treatment plots converge with the unharvested stand. However, in the more immediate term, we do not expect that differences between the harvested and unharvested plots represent a lack of sustainability. While we cannot definitively say that whole-tree biomass or tree-length harvest are sustainable based on our results since we lack a fire comparison, deadwood volumes measured at a nearby jack pine plantation fire site of a similar age to our experimental plots were similar, albeit slightly higher and more variable, to those after tree-length and whole-tree biomass harvest (Venier *et al.*, 2017). These results suggest that from a deadwood supply perspective, tree-length and whole-tree biomass management should not prove to be an issue for mesofauna communities in the short-term, even if both practices lead to the disappearance of the moss cover present on the ground of the mature forest which alters soil mesofauna communities as observed here. Integrating other taxa and their interactions in multitrophic approaches and conducting longer-term studies will inevitably improve our understanding of the effects of biomass removal and help identify sustainable management practices for boreal forests in eastern Canada.

CHAPITRE II

RÉPONSES FONCTIONNELLES À COURT TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS UN PEUPLEMENT DE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA*) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)

INTENSE BIOMASS REMOVAL LEADS TO FUNCTIONAL HOMOGENIZATION OF BOREAL SOIL MESOFAUNAL COMMUNITIES

Laurent Rousseau^{a,b}, Lisa Venier^c, Isabelle Aubin^c, Benoit Gendreau-Berthiaume^{a,b,d},
Marco Moretti^e, Sandrine Salmon^f et I. Tanya Handa^{a,b}

^a *Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal (UQÀM) -*

^b *Centre d'Étude de la Forêt (CEF) - 141, Avenue du Président-Kennedy, Montréal
(Québec), H2X 1Y4, Canada*

^c *Great Lakes Forestry Centre (GLFC), Canadian Forest Service (CFS) - 1219,
Queen Street East, Sault Ste Marie (Ontario), P6A 2E5, Canada*

^d *Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en
Outaouais - 58, rue Principale, Ripon (Québec), J0V 1V0, Canada*

^e *Swiss Federal Research Institute (WSL), Biodiversity and Conservation Biology, -
13, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, Switzerland*

^f *CNRS, UMR - 7179, Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) - 4, Avenue du
Petit Château, 91800 Brunoy, France*

2.1 Résumé

L'intensification de l'utilisation des terres, connue pour engendrer une homogénéisation taxonomique des communautés biotiques, pourrait aussi entraîner leur homogénéisation fonctionnelle ayant des conséquences délétères potentiellement importantes sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans les forêts boréales, il est de plus en plus envisagé d'intensifier la récolte de la biomasse ligneuse incluant celle des débris (*e.g.*, branches) dans l'optique d'une production bioénergétique. Cependant, la réponse fonctionnelle de la faune du sol, dépendant pourtant des microhabitats associés à cette biomasse, reste très peu connue. Nous avons évalué les effets à court terme (2 ans) d'un gradient d'intensité de récolte de biomasse et de perturbation du sol implanté lors de la coupe totale d'un peuplement de pin gris (*Pinus banksiana*) du Nord-est de l'Ontario sur la structure fonctionnelle des communautés de deux taxa majeurs de cette faune, les collemboles (Collembola) et acariens oribates (Oribatida). Le gradient comprenait (1) la forêt mature non coupée (témoin) et 4 traitements de récolte allant de (2) la récolte du tronc seul à la récolte intensive de biomasse via (3) l'arbre entier (tronc, cime et branches) plus (4) le retrait de sa souche et (5) celui des couches organiques du sol. Nous avons mesuré des traits de réponse morphologiques, d'histoire de vie et écologiques (préférence de microhabitat et capacité de dispersion) des espèces des deux taxa pour déterminer les modifications de la structure fonctionnelle de leurs communautés via la diversité et la composition des traits des espèces en réponse au gradient et aux changements environnementaux connexes. La structure fonctionnelle des communautés des deux taxons fut globalement modifiée par l'élimination intensive de la biomasse à travers une diversité plus faible et une composition altérée des traits des espèces. Cette homogénéisation fonctionnelle était particulièrement importante chez les communautés d'acariens oribates avec la perte d'espèces de surface (plus grandes, se reproduisant plus sexuellement et principalement micro-détritivores) alors que les communautés de collemboles furent plus résilientes potentiellement en raison de leur

écologie différente. Exacerbée par des conditions plus sèches en été, la perte de microhabitats favorables incluant un microclimat modifié et des ressources alimentaires altérées expliqua ces modifications en raison de la disparition importante de la couverture organique du sol forestier après l'enlèvement intensif de la biomasse. Cette homogénéisation fonctionnelle pourrait affecter le fonctionnement des forêts considérées ici et devrait donc être prise en compte pour aider au mieux leur gestion durable. Des études à long terme seront nécessaires pour évaluer si ce phénomène persiste au cours du temps.

Mots-clés: Gestion, Collemboles, Acariens oribates, Traits de réponse, Filtrage environnemental

2.2 Summary

Land-use intensification can lead to taxonomic homogenization of biotic communities, which may in turn result in a functional homogenization with consequences for ecosystem functioning. In boreal forests, forest managers are increasingly considering intensifying woody biomass removal for bioenergy, but associated functional effects on soil fauna that use microhabitats associated with this biomass remain poorly understood. Two years after harvesting, we assessed the effects of an increasing intensity gradient of biomass removal in northeastern Ontario jack pine (*Pinus banksiana*) stand on the functional structure of Collembola and Oribatida communities, two major forest floor taxa. The gradient ranged from (1) uncut mature forest to (2) stem-only harvesting to intense biomass removal through (3) whole-tree (stem, top and branches) harvesting with (4) stump removal and (5) additional forest floor removal. We measured species morphological, life-history and ecological traits (microhabitat preference and dispersal ability) of both taxa to determine changes in the functional diversity and species trait composition of communities in response to the gradient and related environmental changes. We found that the functional structure of communities of both taxa was overall modified by intense biomass removal through a lower diversity and shift in species trait composition. This functional homogenization was especially important for Oribatida communities with the loss of surface-dwelling species (larger, more sexually reproducing and mostly micro-detritivorous), while Collembola communities, which have a contrasting ecology, were less affected. The loss of suitable microhabitats, notably via modified microclimate and altered food supply, due to the greater disappearance of forest floor organic cover including ground vegetation after intense biomass removal, explained these functional changes and was exacerbated by drier conditions in summer. Our short-term study showed that intense biomass removal led to a functional homogenization of soil mesofauna. Such changes could affect functioning of boreal forests and may be relevant to consider in improving

sustainable management practices. Long-term studies will be needed to assess if this phenomenon persists through time.

Keywords: Management, Collembola, Oribatida, Response traits, Environmental filtering

2.3 Introduction

Land-use change is a major driver that threatening soil biological diversity through loss of species and homogenization of communities (Ponge *et al.*, 2003; Foley *et al.*, 2005; Tsiafouli *et al.*, 2015). Taxonomically, homogenization is known as the increased similarity of species composition due to the dominance of few widespread species (Olden et Rooney, 2006). Homogenization can also be assessed functionally, by measuring functional traits of species (morphological, physiological, phenological or behavioural features linked to their fitness - Violle *et al.*, 2007; Pey *et al.*, 2014). Such an approach can allow for a better understanding of community responses to environmental filtering (biotic and abiotic changes) and to test hypotheses associated with underlying ecological mechanisms (Garnier et Navas, 2012; Mouillot *et al.*, 2013; Maaß *et al.*, 2015 b). After an intense disturbance, a functional homogenization of a community can occur when remaining species tend to share the same traits (convergence) allowing them to survive changed environmental conditions (Olden et Rooney, 2006; Flynn *et al.*, 2009). Such convergence has been observed for soil fauna in response to land-use intensification (Gámez-Virués *et al.*, 2015) and forest management (Vanderwalle *et al.*, 2010; Aubin *et al.*, 2013; Mori *et al.*, 2015a,b). Since the functional diversity of soil fauna is important for many ecological processes such as litter decay and nutrient cycling (Cadotte *et al.*, 2011; Bardgett et Van der Putten, 2014; Handa *et al.*, 2014), its homogenization may also alter ecosystem functioning.

An example of recent land-use change in the boreal forest is the increasingly used woody biomass removal as a source of renewable energy following forest harvesting (Dhillon et von Wuehlisch, 2013). In managed boreal forests, residual biomass from stem-only harvesting *i.e.*, tree tops and branches, unmerchantable trees as well as stumps constitute a significant additional biomass that could be harvested (Berch *et al.*, 2011; Paré *et al.*, 2011; Persson, 2012). In Scandinavian forests, this intensified

removal is already known to have effects such as nutrient loss and altered microclimate due to greater mineral soil exposure (Clarke, 2012; Persson, 2012; Kataja-aho *et al.*, 2016). However, such effects remain relatively understudied especially in North American forests despite concerns for sustainable management practices (Berch *et al.*, 2011; Stupak *et al.*, 2011). Woody debris provide favourable microhabitats to many soil fauna species (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Malmström, 2012a; Stokland *et al.*, 2012) such as diverse and abundant springtail (Collembola) and oribatid mite (Oribatida) communities. Both taxa contribute to ecological processes including litter decay, nutrient cycling and soil physical microstructuring (Petersen et Luxton, 1982; Neher *et al.*, 2012; Maaß *et al.*, 2015a). Previous short-term (2 years) taxonomic studies showed that these taxa are sensitive to intense biomass removal which resulted in lower species diversity and modified composition of communities (*cf.* **Chapitre I** - Battigelli *et al.*, 2004; Kataja-aho *et al.*, 2016). However, these studies were unable to clearly highlight underlying mechanisms from intense removal, although it was suggested that a loss of suitable microhabitats due to changes in food supply and as well as warmer, drier and more variable forest floor microclimate were drivers of these changes.

Functional response traits reflecting morphological, life history, dispersal and feeding differences of both Collembola and Oribatida have been identified in recent years and may offer some hypotheses as to how these taxa may respond to biomass removal and forest floor disturbance (*cf.* respective synthesis in **Tables 2.1** and **2.2**). For example, within forests, in response to fire (Huebner *et al.*, 2012), clear-cutting (Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009), plantations (Vanderwalle *et al.*, 2010) and moss cover removal (Bokhorst *et al.*, 2014), large and pigmented surface-dwelling species disappeared from Collembola communities. Similar findings have been shown for Oribatida with fewer large and highly sclerotized species following drought (Lindberg *et al.*, 2002; Lindo *et al.*, 2012) or forest conversion (Zaitsev *et al.*, 2014). The dominance of soil-dwelling species, which are smaller and mostly

parthenogenetic (Norton et Palmer, 1991; Chahartaghi *et al.*, 2006), has often been observed in communities after forest floor disturbance such as fire for Collembola (Malmström, 2012b) and intense management for Oribatida (Battigelli *et al.*, 2004; Farská *et al.*, 2014a). These species likely avoid surface disturbance by living deeper in the soil. Communities of both taxa could also respond to changes in food supply after forest harvesting (Lindo et Visser, 2004; Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009) which might be reflected in differing mouthpart morphologies. For example, Santorufo *et al.* (2014) showed that Collembola species with complex mandibles and maxillae *i.e.*, mostly micro-detritivores (*cf.* Malcicka *et al.*, 2017), were more abundant in rich and thick litter while Prinzing *et al.* (2002) found that the Oribatida species which resisted more to pesticide application on forest soil were mostly micro-detritivory (litter), based on their more compacted chelicerae (*cf.* Perdomo *et al.*, 2012). Finally, although both taxa live in similar habitats, Collembola communities are generally less sensitive and known to recover faster to forest floor disturbance than those of Oribatida (Lindo et Visser, 2004; Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Malmström *et al.*, 2009). This contrasting response may be due to different ecological strategies with Collembola being overall more r-selected (relatively short lifespan and high reproduction rate) and relatively faster dispersers compared to Oribatida, which are usually more K-selected (Siepel, 1994; Petersen, 2002; Åström et Bengtsson, 2011). Both these taxa could thus respond differently to biomass removal when assessed functionally as observed with other forest disturbances (Lindberg et Bengtsson, 2006; Farská *et al.*, 2014a).

We assessed the functional response of Collembola and Oribatida communities to a gradient of biomass removal and forest floor disturbance after two years in a northeastern Ontario (Canada) jack pine (*Pinus banksiana*) stand. We expected increasing functional homogenization (*i.e.*, reduced diversity and modified composition of species traits) of the communities of both taxa was expected along the gradient and especially after intense biomass removal due to the loss of suitable

microhabitats. We hypothesized that the proportion of surface-dwelling and micro-detritivorous species would decrease and that of soil-dwelling and parthenogenetic species would increase, particularly for Oribatida, over our two-year study. Finally, functional responses of both taxa may be more marked in late summer due to a warmer, drier and more fluctuating microclimate following intense removal.

2.4 Materials and methods

2.4.1 Study area and experimental design

Our study was conducted at the *Island Lake* Biomass Harvest Experiment near Chapleau, Ontario, Canada (47° 42' N, 83° 36' W - **Figure 1.1**) where a 40 year-old boreal stand of jack pine was harvested in 2011 and a gradient of biomass removal and soil disturbance was applied (Kwiaton *et al.*, 2014). The four treatments studied were: (1) tree-length (stem-only harvesting), (2) full-tree biomass (whole-tree harvesting *i.e.*, stem, tops and branches of all merchantable and unmerchantable trees), (3) stumped (whole-tree harvesting followed by stump removal) and (4) bladed (whole-tree harvesting followed by removal of stump, ground woody debris and organic soil strata by blading). Following harvest, site preparation for plantation was done using a disc trencher (± 2.1 m between trenches) in all plots except for those bladed. Whole-tree harvesting is a widespread practice in Ontario and has been considered as the first intensification level while stump removal and blading are very intensive practices with clear forest floor disturbance. We had a randomized complete block design with five replicate plots of 70 x 70 m per treatment. Each plot was subdivided into four 35 x 35 m subplots and planted with jack pine (two northern ones) and with black spruce (*Picea mariana* - two southern ones) in May 2012. Five plots (70 x 70 m) were also established within an uncut area of the stand as a "control" treatment. Each plot was assigned randomly to one treatment block.

2.4.2 Forest floor mesofauna sampling

The field sampling of mesofauna was conducted in June 2013 (late spring) and August 2013 (late summer) to capture seasonal changes of communities. One soil core (5 cm diameter, 10 cm depth) was taken in the flat, undisturbed area between trenches, or anywhere after blading, in the northeastern (jack pine) subplot of each planted plot and in the equivalent subplot of control plots. The moss stratum, which was only present in the control plots, was also collected as one 10 × 10 cm sample per plot. The thickness of collected moss stratum was assessed to the nearest cm to calculate sample volume. Moss stratum was included as it represents an essential microhabitat for mesofauna (Bokhorst *et al.*, 2014). Additionally, in May 2014 (early spring), we resampled (and identified Collembola only) in all treatments to see whether patterns persisted. In this second sampling, subplots were resampled with two soil cores and moss samples to further reduce variability associated with spatial heterogeneity (data of the two sampling points from each plot were combined to provide a plot-level average used as the experimental unit).

Mesofauna were extracted from soil and moss using a Tullgren dry funnel (two days each at 30 °C, 35 °C and 40 °C) and recovered in 70 % ethanol. Collembola and Oribatida specimens were sorted from other taxa (*e.g.*, mesostigmatid mites) using a dissecting microscope. All specimens were cleared in 88 % lactic acid, mounted in Hoyer's medium and identified to species level using a contrast phase Leica DM1000 LED microscope (800X magnification). Identification keys included Christiansen et Bellinger (1998) and Fjellberg (1998, 2007) for Collembola and Behan-Pelletier *et al.* (2014) plus Krantz et Walter (2009) for Oribatida. Collembola species (juveniles and adults) were identified for all sampling dates, but identification of Oribatida species was limited to adult specimens. Finally, species abundances were standardized per unit volume of substratum (soil and moss combined) to calculate density (*cf.* **Chapitre I**, section 1.4.2 for further detail).

2.4.3 Selection and measurements of the response traits of mesofauna species

Morphological and life-history traits (*sensu* Moretti *et al.*, 2017) of Collembola (**Table 2.1; Figure 2.1**) and Oribatida (**Table 2.2; Figure 2.2**) species were chosen for their association with specific functions (sensory system, food consumption, displacement, defence against predators, homoeostasis and reproduction) and for their sensitivity to environmental changes. For Collembola species, these included body length, body shape ratio, relative antennae, leg and furcula lengths, ocelli number, body pigmentation level, presence of post-antennal organ, bothriotricha and scales, mouthpart structure and sexual reproduction strategy (**Table 2.1; Figure 2.1**). Similarly, for Oribatida species, we selected body length, body shape ratio, relative sensillus length, relative claw length, claw number, cuticle sclerotization, presence of pteromorphae, mouthpart structure and sexual reproduction strategy (**Table 2.2; Figure 2.2**). Using a microscope micrometric scale ($\pm 5 \mu\text{m}$), we measured all morphological traits on three randomly chosen females per species (to avoid any potential sexual dimorphism) and per sample when possible. Mouthpart morphology (mandibles and maxilla for Collembola; chelicerae for Oribatida) was visually determined and when necessary validated with supporting literature for each species of both taxa (**Tables 2.1 and 2.2**). Sexual reproduction (life-history trait) was defined by the presence of males in populations if not parthenogenesis was considered.

Combining specific morphological traits, we also determined two ecological (synthetic) traits. The first of these traits was microhabitat preference (vertical stratification) of species: euedaphic (soil-dwelling), hemiedaphic (litter-dwelling) and epiedaphic (surface-dwelling – respectively **Tables 2.1 and 2.2** plus **Figures 0.1 and 0.2**). For Collembola, this preference was assessed using body length, ocelli number, pigmentation level and presence of a post-antennal organ (Vanderwalle *et al.*, 2010; Martins da Silva *et al.*, 2012; Widenfalk *et al.*, 2016). For Oribatida, we used body

Table 2.1 Description of the Collembola response traits considered in our study. All morphological traits were measured directly on specimens while mouthpart morphology was validated when necessary in existing literature. Microhabitat preference and dispersal ability (ecological traits) were determined based on associations of various morphological traits. Hypotheses for each trait are based on the references cited below¹.

Trait	Definition / Measurement	Supposed function(s)	Attribute(s) (code) [data type]
<i>Morphological traits</i>			
Body length (BL)	Distance between anterior part of head and end of abdomen (no furcula and antennae)	Larger species live more at forest floor surface, are more xerophilic and have a higher food resource use	Measured value [continuous - mm]
Relative leg length (RLL)	Ratio of the third leg length to the body length	Relatively longer legs are overall present in surface-dwelling species and permit a faster dispersal	Measured value [continuous - proportion]
Body shape ratio (BSR)	Ratio of the body length to the largest body width	Species with a higher ratio can migrate deeper in forest floor (soil-dwelling species with slender body shape)	Measured value [continuous - proportion]
Relative furcula length (RFL)	Ratio of the furcula length to the body length	Surface-dwelling species have overall a relatively longer furcula permitting them notably to jump farther to escape from predators	Measured value [continuous - proportion]
Relative antennae length (RAL)	Ratio of the antennae length to the head length	Relatively longer antennae, presence of bothriotricha and higher number of ocelli provide a better detection of the physicochemical conditions of forest floor (<i>e.g.</i> , air movement, chemical compounds, microclimate, light) notably in surface-dwelling species while PAO fulfils majorly these functions in species living deeper in forest floor (majorly soil-dwelling species). Relatively longer antennae and 8 ocelli also permit faster dispersal of species	Measured value [continuous - proportion]
Bothriotricha (BOP)	Modified setae (trichobothria) present on the abdomen		Absence (0) / Presence (1) [binary]

(suite **Table 2.1**)

Ocelli number (ON)	Number of ocelli per eye	0+0 ocelli (0) 1+1 or 2+2 ocelli (1) 3+3 or 4+4 ocelli (2) 5+5 or 6+6 ocelli (3) 7+7 or 8+8 ocelli (4) [ordinal]
Post-antennal organ (PAO)	Sensory organ present between eye and antennae	Absence (0) / Presence (1) [binary]
Body pigmentation level (BPL)	Pigments present into the cuticle with / without the presence of a clear pattern	Unpigmented (0) Coloured, no pattern (0.5) Coloured with pattern (1) [ordinal]
Scales (SP)	Modified setae present on any body part	Absence (0) / Presence (1) [binary]
Mouthpart structure (MPS)	Morphology of mandible and maxilla: - Reduced: no mandibular molar plates - Normal: molar plates present, maxilla with tridentate capitulum and six ciliate lamellae - Strong: molar plates present, maxilla head with enlarged lamellae and strong fringes	Reduced (0) Normal (0.5) Strong (1) [ordinal]
<i>Life-history trait</i>		
Sexual reproduction strategy (SRS)	Determined by the percentage of male and female individuals in populations (sex ratio). Parthenogenetic reproduction (thelytoky) was assumed when only females were found	Parthenogenesis (0) / Sexual reproduction (1) [binary]

(suite **Table 2.1**)

<i>Ecological traits</i>		
Microhabitat preference (MH)	- Euedaphic species (body length < community median body length, ocelli number < 1, PAO present and no pigmentation present) - Hemiedaphic species (intermediate modalities) - Epiedaphic species (body length > community median body length, ocelli number > 1, no PAO and pigmentation present)	Functional roles of species related to their vertical position in forest floor (stratification): soil-dwelling species (euedaphic) litter-dwelling species (hemiedaphic) surface-dwelling species (epiedaphic)
		Euedaphic (EU) Hemiedaphic (HEMI) Epiedaphic (EPI) [categorical]
Dispersal ability (DA)	- High dispersal ability (relative antennae and leg lengths > community median relative antennae and leg lengths and ocelli number = 8) - Low ability (other modalities)	Morphological capacity of species to disperse in forest floor (behavioural trait) Low (0) / High (1) [categorical]

¹ **BL** (Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Lindo *et al.*, 2012; Malmström, 2012b; Farská *et al.*, 2014a,b; Salmon *et al.*, 2014; Santorufo *et al.*, 2014; Widenfalk *et al.*, 2016) - **RL** (Ponge *et al.*, 2006; Salmon *et al.*, 2014) - **BSR** (Salmon *et al.*, 2014) - **RFL** (Vanderwalle *et al.*, 2010; Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2014a,b; Salmon *et al.*, 2014; Santorufo *et al.*, 2014) - **SP** (Vanderwalle *et al.*, 2010; Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2014) - **RAL** (Ponge *et al.*, 2006; Vanderwalle *et al.*, 2010; Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2014) - **ON** (Ponge *et al.*, 2006; Vanderwalle *et al.*, 2010; Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2014) - **PAO** (Huebner *et al.*, 2012; Salmon *et al.*, 2014) - **BPL** (Vanderwalle *et al.*, 2010; Makkonen *et al.*, 2011; Huebner *et al.*, 2012; Martins da Silva *et al.*, 2014) - **SRS** (Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Chahartaghi *et al.*, 2009; Hågvar, 2010; Huebner *et al.*, 2012; Malmström, 2012b; Lindo *et al.*, 2012; Farská *et al.*, 2013, 2014a,b; Salmon *et al.*, 2014; Santorufo *et al.*, 2014) - **MH** (Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Hågvar, 2010; Vanderwalle *et al.*, 2010; Bokhorst *et al.*, 2012, 2014; Malmström, 2012b; Martins da Silva *et al.*, 2012; Farská *et al.*, 2013, 2014a,b; Widenfalk *et al.*, 2016) - **DA** (Ojala et Huhta, 2001; Ponge *et al.*, 2006; Malmström, 2012b)

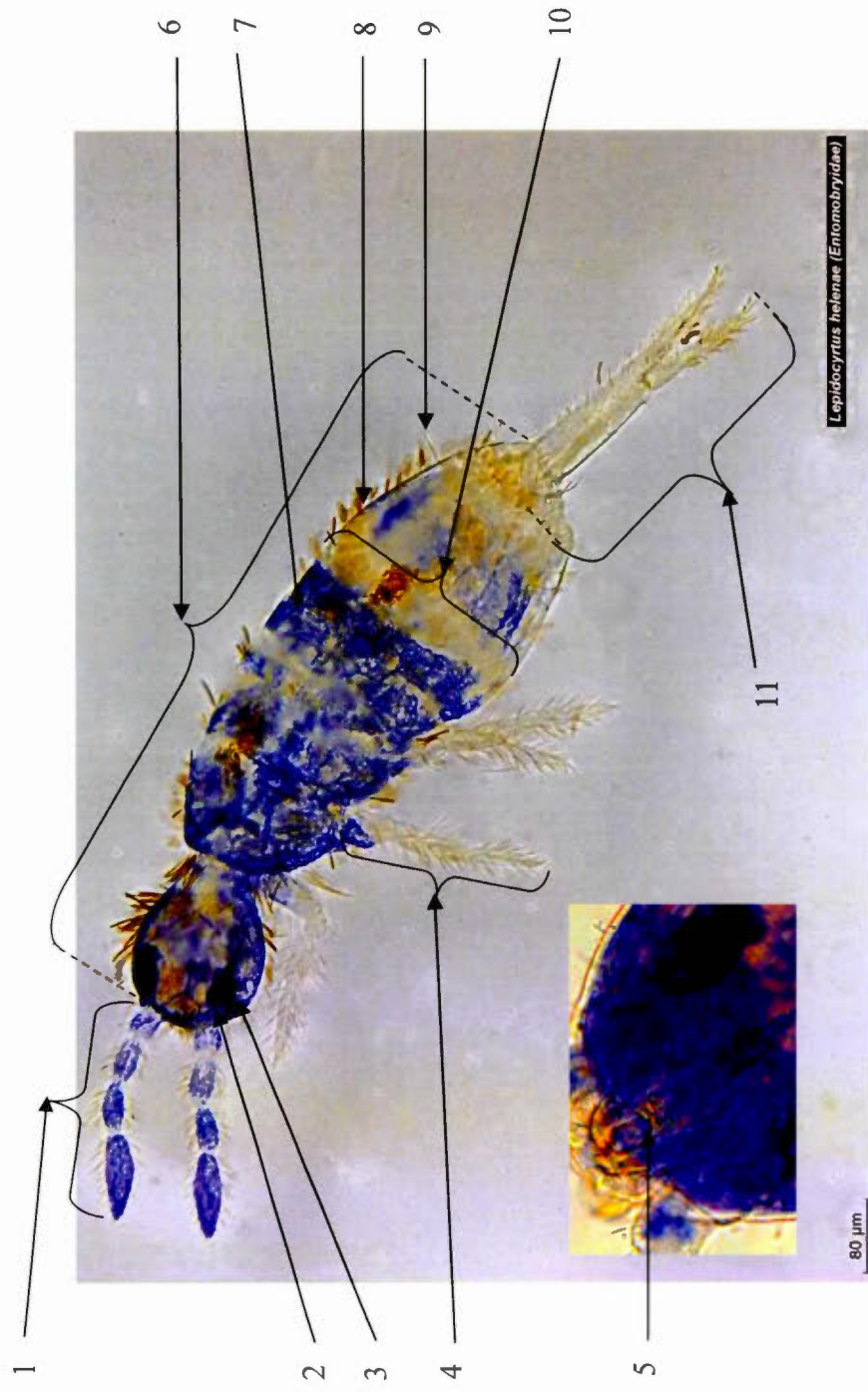


Figure 2.1 Morphological traits of Collembola species (here, *Lepidocyrtus helenae*). Legend: (1) antennae length, (2) post-antennal organ (PAO), (3) ocelli number, (4) leg length, (5) mouthpart (mandible and maxilla) structure, (6) body length, (7) body pigmentation, (8) scales, (9) bothriotricha, (10) body width and (11) furcula length. Credits: L. Rousseau.

Table 2.2 Description of the Oribatida response traits considered in our study. All morphological traits were measured directly on specimens while mouthpart morphology was validated when necessary in existing literature. Microhabitat preference and dispersal ability (ecological traits) were determined based on associations of various morphological traits. Hypotheses for each trait are based on the references cited below¹.

Trait	Definition / Measurement	Supposed function(s)	Attribute(s) (code) [data type]
<i>Morphological traits</i>			
Body length (BL)	Distance between the anterior part of the rostrum to the end of the notogaster	Larger species live more at forest floor surface, are more xerophilic and have a higher food resource use	Measured value [continuous - mm]
Body shape ratio (BSR)	Ratio of the body length to the largest width of the notogaster	Species with a higher ratio can migrate deeper in forest floor (soil-dwelling species with slender body shape)	Measured value [continuous - mm]
Relative claw length (RCL)	Ratio of the claw length (median claw if 3 claws) of the first pair of legs to the body length	Three short claws permit easier and possibly faster displacement in more complex and unstable microhabitats such as on forest floor surface (surface-dwelling species). One long claw is more associated with stable conditions of deeper forest floor (soil-dwelling species)	Measured value [continuous - mm]
Claws number (CN)	Number of claws of the first pair of legs		1 claw (1) 2 claws (2) 3 claws (3) [ordinal]
Relative sensillus length (RSL)	Ratio of the sensillus length to the body length	Used to detect physical conditions of forest floor (e.g., air movement), the sensillus is generally shorter in surface-dwelling species	Measured value [continuous - proportion]
Pteromorphae (PP)	Presence of extension of the cuticle on the anterior part of the notogaster (humeral tectum)	The presence of pteromorphae provides a better water loss control as well as a protection against predators notably at forest floor surface (surface-dwelling species)	Absence (0) / Presence (1) [binary]

(suite **Table 2.2**)

Cuticle sclerotization level (CS)	Level of sclerotization of the cuticle	A cuticle more sclerotized provides a higher protection against UV light, dry conditions, predators as well as a better body temperature control notably for surface-dwelling species	Low (0) Medium (0.5) High (1) [ordinal]
Mouthpart structure (MPS)	Morphology of chelicerae (ratio between the movable digit maximum height its length - cf. Figure 3.2 (4)): - elongated shape (ratio lower than 0.50) - normal shape (ratio between 0.50 and 0.65) - compacted shape (ratio higher than 0.65)	Associated with the main food preference of the species in its microhabitat: elongated shape is more related to carnivory (<i>e.g.</i> , nematodes) and necrophagy (scavengers) while normal shape is more related to microbivory (fungal hyphae and bacteria) and compacted shape to (micro-) detritivory (litter little colonized by fungi and bacteria)	Elongated (0) Normal (0.5) Compacted (1) [ordinal]
<i>Life-history trait</i>			
Sexual reproductive strategy (SRS)	Determined by the percentage of male and female individuals in populations (sex ratio). Parthenogenetic reproduction (thelytoky) was assumed when only females were found	Parthenogenesis is favoured in species living in more stable microhabitats and notably in deeper forest floor (euedaphic species). Species had a sexual reproduction to survive and disperse in more unstable microhabitats present at forest floor surface (surface-dwelling species)	Parthenogenesis (0) / Sexual reproduction (1) [binary]

(suite **Table 2.2**)

<i>Ecological trait</i>			
Microhabitat preference (MH)	- Euedaphic species (body length < community median body length, low sclerotization, one claw)	Functional roles of species related to their vertical position in forest floor (stratification): soil-dwelling species (euedaphic) litter-dwelling species (hemiedaphic) surface-dwelling species (epiedaphic)	Euedaphic (EU) Hemiedaphic (HEMI) Epiedaphic (EPI) [categorical]
	- Hemiedaphic species (intermediate modalities) - Epiedaphic (body length > median community body length, high sclerotization, three claws)		
Dispersal ability (DA)	- High dispersal ability (rel. sensillus and claw lengths < community median sensillus and claw lengths and/or tridactyly) - Low ability species (other modalities)	Morphological capacity of species to disperse in forest floor (behavioural trait)	Low (0) / High (1) [categorical]

¹ **BL** (Karasawa et Hiji, 2004; Lindo et al., 2012; Farská et al., 2014a,b; Mori et al., 2015a,b) - **BSR** (Karasawa et Hiji, 2004) - **RCCL** (Karasawa et Hiji, 2004) - **CN** (Karasawa et Hiji, 2004; Mori et al., 2015a,b) - **PP** (Krantz et Walter, 2009; Mori et al., 2015a,b) - **RSL** (Karasawa et Hiji, 2004) - **CS** (Lindo et al., 2012) - **MPS** (Kaneko, 1988; Prinzing et al., 2002; Perdomo et al., 2012) - **SRS** (Maraun et al., 2003; Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Domes et al., 2007; Lindo et al., 2012; Farská et al., 2013, 2014a,b) - **MH** (Prinzing et al., 2002; Zaitsev et al., 2002, 2014; Karasawa et Hiji, 2004) - **DA** (Ojala et Huhta, 2001; Karasawa et Hiji, 2004; Lehmitz et al., 2012)

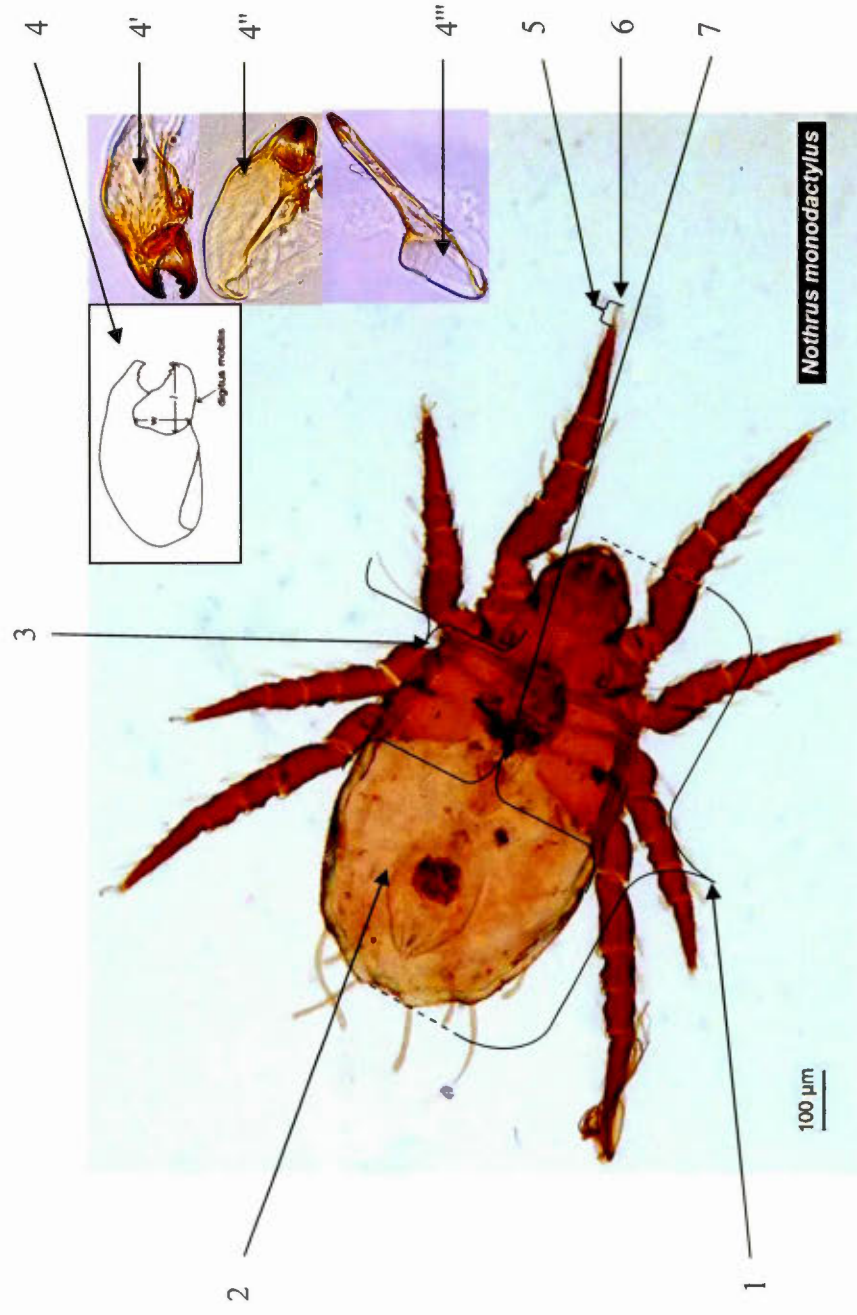


Figure 2.2 Morphological traits of Oribatida species (here, *Nothrus monodactylus* Berlese, 1910). Legend: (1) body length, (2) cuticle sclerotization, (3) sensillus length, (4) chelicerae morphology (from Kaneko, 1988), (4') compacted chelicerae, (4'') normal chelicerae, (4''') elongated chelicerae, (5) claw length, (6) claw number and (7) body width. Pteromorphae (lateral cuticular extensions) are visible on *Pilogalumna sp1* (**Figure 0.2B**). Credits: L. Rousseau.

length, cuticle sclerotization level and claw number (Karasawa et Hijii, 2004; Lindo *et al.*, 2012). The second ecological trait was the relative ability of species to disperse actively (**Tables 2.1** and **2.2**). For Collembola, it was inferred using the relative lengths of antennae and legs and the number of ocelli: species with longer antennae and legs plus eight ocelli (complete visual apparatus) should generally disperse faster (Ponge *et al.*, 2006). We considered the furcula length would not be directly involved in dispersal ability but rather predator avoidance (**Tables 2.1** - Bauer et Christian, 1987). For Oribatida, the relation between morphology and active dispersal ability is poorly understood (Lehmitz *et al.*, 2012). However, Karasawa et Hijii (2004) suggested that species with three (tridactyly) short claws and small sensilli move more efficiently in unstable microhabitats (*e.g.*, variable microclimate) such as tree trunks, in contrast to forest soil-dwelling species, having generally one longer claw and larger sensilli. We thus hypothesized that species having three relatively short claws and a relatively smaller sensilli would generally disperse faster.

Trait data were collected for 53 Collembola species (797 individuals) and 34 Oribatida species (641 individuals - **Annexe A: Tables A.3** and **A.4** respectively).

2.4.4 Environmental variables

Associated with mesofauna sampling, different environmental variables were measured including forest floor (soil and moss) moisture and pH as well as the soil nutrient richness, bulk density, microbial biomass, temperature and thickness of organic horizons. The percentage cover, species diversity and root biomass of ground vegetation as well as the volume of woody debris were also determined (*cf.* **Chapitre I** for further details on methods, dates of measurement and data).

2.4.5 Data analyses

We first created three data matrices gathering the data from all sampling dates for each taxon: matrix L (species densities), matrix Q (species traits) and matrix R (harvesting treatments, sampling dates, blocks and environmental variables). The bladed treatment was not considered for Oribatida communities due to insufficient specimens sampled in these plots. A Hellinger transformation was applied to L matrices to give less importance to rare species in analyses (Legendre et Legendre, 2012). The collinearity among selected traits never exceeded $r = 0.8$. Then, the community weighted mean values (CWM) of each trait of both taxa were calculated using their respective L and Q matrices (Ricotta et Moretti, 2011). Using Rao's quadratic entropy as a powerful multi-trait dissimilarity index (Botta-Dukát, 2005; Mouchet *et al.*, 2010), we measured the functional diversity (FD) of communities of both taxa based on all species traits, but excluded ecological traits (microhabitat preference and dispersal ability) as they are related to several morphological traits. For both taxa, the FD of each trait was also measured and varied similarly along the gradient and across sampling dates (data not shown), so we only conserved this overall multi-trait index. This index was transformed (FD_{Rao}) according to Ricotta et Szeidl (2009) to obtain the number of most functionally dissimilar species among communities, *i.e.*, functional α -diversity. Laliberté et Legendre (2010) showed this index can also be considered as a measure of the variation in the species trait composition of communities *i.e.*, functional β -diversity (Ricotta et Burrascano, 2008). FD_{Rao} was thus considered as an overall measure of functional diversity to assess homogenization, but was used together with CWM (calculated for each trait) to better understand hypothesized ecological mechanisms (Ricotta et Moretti, 2011).

To assess the overall effect of biomass removal treatment, sampling date (temporal changes) and their interaction on functional trait composition of communities for each taxon, we used a non-parametric distance-based permutational multivariate ANOVA

("perm-MANOVA"; Anderson, 2001). This technique determines how much variation (R^2) of functional trait composition is associated with each factor and tests its significance. Block was considered as a random factor. To do so, we created a dissimilarity matrix with Bray-Curtis index (Legendre et Legendre, 2012) from the matrix of all CWM data of species traits (except microhabitat preference and dispersal ability) scaled from 0 to 1 to give them the same weight in analysis (Widenfalk *et al.*, 2016). If the perm-MANOVA was significant, we evaluated how composition differed significantly between treatments and between sampling dates using a permutational pairwise mean distance comparison test with a false discovery rate (fdr) correction for multiple comparisons (Benjamini et Hochberg, 1995) on the same matrix. These changes were represented by a non-metric multidimensional scaling (NMDS) and we considered that a stress value lower than 0.1 meant a robust ordination (Legendre et Legendre, 2012). Then, we used a perm-ANOVA to test factors and their interaction on each trait (scaled CWM data) with block as random factor (Anderson, 2001). A similar perm-ANOVA was used for species ecological traits (raw CWM data) and for FD_{Rao} . Differences between treatments and between sampling dates were tested by a permutational pairwise comparison t-test with a fdr correction for multiple tests. We finally used the Fourth-Corner analysis (with fdr correction) to test by permutation all the relations between species traits of both taxa and environmental variables per sampling date (Dray et Legendre, 2008; ter Braak *et al.*, 2017).

All statistical analyses were done in R software (v.3.1.2, 2014). Data permutation consisted of 99,999 iterations across sampling points. We used specific packages: *FD* (Laliberté et Legendre 2010) to calculate CWM and FD_{Rao} values, *ade4* (Dray et Dufour, 2007) for the Fourth-Corner analysis, *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017) for dissimilarity matrices, Hellinger transformations and perm-MANOVA, *lmPerm* (Wheeler, 2016) for perm-ANOVA and *RVAideMemoire* (Hervé, 2016) for NMDS and pairwise post-hoc comparison tests.

2.5 Results

2.5.1 Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal gradient

Collembola communities showed a significantly higher functional diversity (FD_{Rao}) in the control (uncut forest) and stumped treatments than in the bladed treatment while tree-length and full-tree biomass treatments did not differ (**Figure 2.3**: $p < 0.01$). Biomass removal treatments explained 15 % (R^2) of variation in functional trait composition, with tree-length, full-tree biomass and bladed treatments having a composition significantly different compared to the control treatment, while stumped treatment did not differ from all other treatments (**Figure 2.4**: $p < 0.001$). These changes were significantly driven by several species traits including sexual reproduction strategy (SRS), body shape ratio (BSR), relative leg length (RLL) and scales (SP – **Table 2.3**). Species from control plots had on average lower BSR than in other treatments, while the opposite pattern was observed for RLL. Likewise, species with scales were more present in control than in bladed plots. Similarly, sexually reproducing (SRS) species were more present in control as compared to tree-length, full-tree biomass and bladed treatment plots. Finally, species microhabitat preference (MH: EU, HEMI and EPI) and dispersal ability (DA) did not change significantly in communities along the gradient (**Table 2.3**).

Oribatida communities also showed a significantly higher functional diversity (FD_{Rao}) in control as compared to harvested treatments (**Figure 2.3**: $p < 0.05$). Treatments explained 15 % of the variation in functional trait composition and was significantly different between control and harvested treatments (**Figure 2.4**: $p < 0.05$). Control plots were dominated by species with significantly longer body length (BL) and were more sexually reproducing (SRS) when compared to all other treatments (**Table 2.4**). Species in control plots also had higher cuticle sclerotization (CS) than those of tree-length treatment, more compacted mouthparts (higher MPS) than those in full-tree

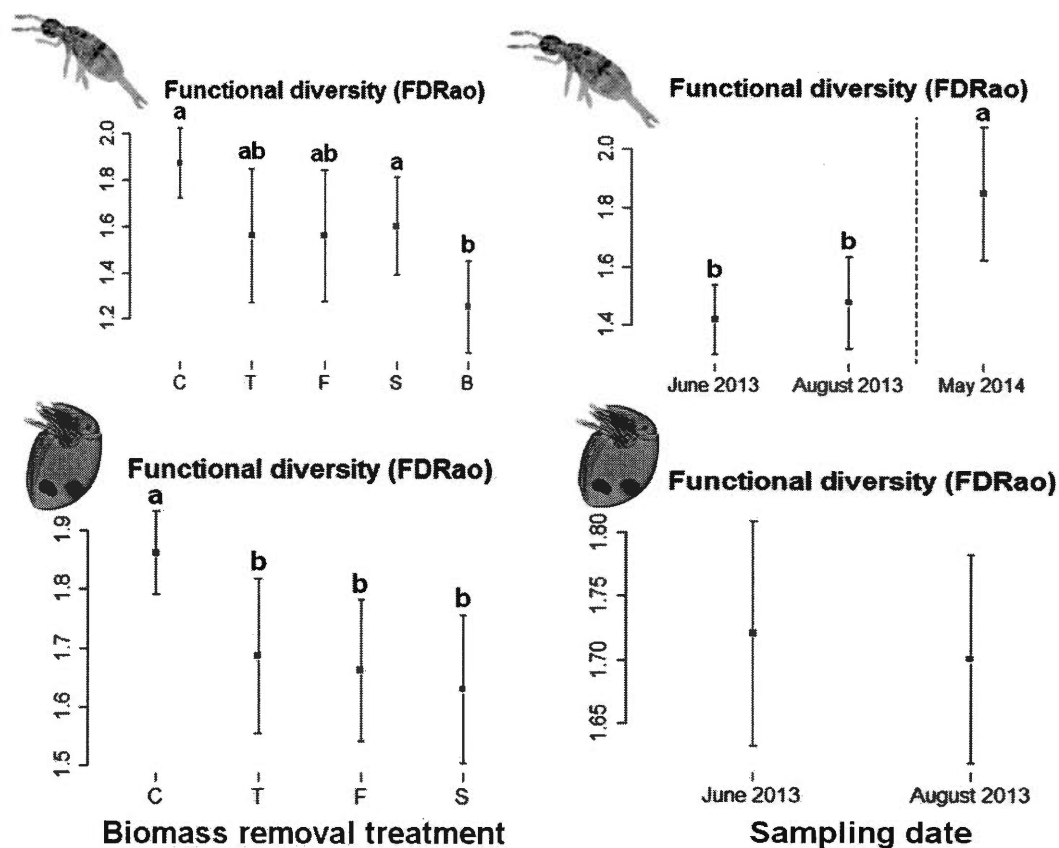


Figure 2.3 Mean values ($\pm$ 95 % confidence interval) of the functional diversity (FD_{Rao}) of Collembola (upper panels) and Oribatida (lower panels) communities in response to biomass removal treatment (excepted the bladed treatment for Oribatida communities - *cf.* section 2.4.5 Data analyses) and sampling date. C = control; T = tree-length; F = full-tree biomass; S = stumped; B = bladed. Significant differences from perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters (*p-values* are indicated in the text - *cf.* section 2.5. Results).

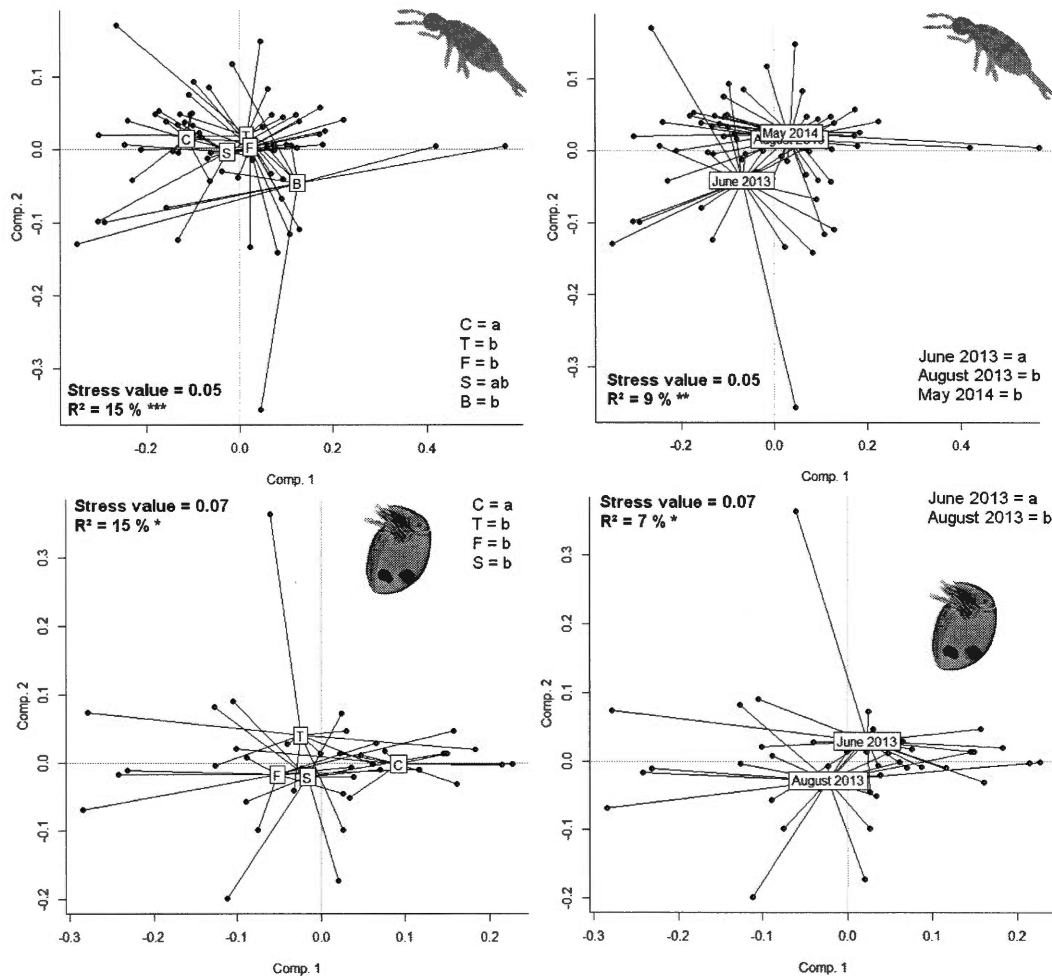


Figure 2.4 Non-metric distance scaling of the functional trait composition of Collembola (upper panels) and Oribatida (lower panels) communities in response to biomass removal treatment (left panels - excepted the bladed treatment for Oribatida communities - *cf.* section 2.4.5 Data analyses) and sampling date (right panels). C = control; T = tree-length; F = full-tree biomass; S = stumped; B = bladed. Significantly different composition between treatments and between sampling dates are indicated by different lowercase letters. R^2 is the inertia of the functional composition of communities explained by the respective factors in the perm-MANOVA. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Table 2.3 Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of the functional response traits of forest floor Collembola species in response to biomass removal treatment, sampling date and their overall interaction ("I.") at the *Island Lake* experimental site. Significant differences coming from the perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters.

Trait ¹	Biomass removal treatment ²					Sampling date				I.	
	Control	Tree-length	Full-tree biomass	Stumped	Bladed	<i>p</i> [†]	June 2013	August 2013	May 2014		<i>p</i> [†]
BL	0.76±0.01	0.77±0.03	0.76±0.03	0.80±0.04	0.67±0.06	ns	0.83±0.03 a	0.76±0.02 a	0.67±0.02 b	**	ns
BSR	3.63±0.05 b	4.12±0.09 a	4.18±0.06 a	4.16±0.11 a	4.34±0.22 a	**	4.00±0.10	4.05±0.08	4.18±0.11	ns	*
RFL	0.24±0.01	0.20±0.01	0.20±0.02	0.21±0.02	0.18±0.05	ns	0.26±0.02a	0.19±0.02b	0.17±0.02b	***	***
RAL	1.24±0.01	1.19±0.04	1.20±0.03	1.23±0.04	1.13±0.09	ns	1.28±0.03 a	1.17±0.03 b	1.15±0.04 b	***	***
RLL	0.32±0.01 a	0.27±0.01 b	0.27±0.01 b	0.28±0.01 b	0.26±0.03 b	***	0.31±0.01 a	0.27±0.01 b	0.27±0.01 b	***	***
ON	1.46±0.10	1.06±0.22	0.91±0.17	1.28±0.26	1.01±0.37	ns	1.51±0.21 a	0.86±0.15 b	1.05±0.13 ab	**	ns
BPL	0.26±0.03	0.18±0.04	0.14±0.04	0.25±0.06	0.19±0.09	ns	0.27±0.05	0.15±0.04	0.19±0.03	ns	*
BOP	0.18±0.02	0.09±0.04	0.10±0.03	0.17±0.04	0.16±0.08	ns	0.18±0.05 a	0.08±0.02 b	0.16±0.03 a	*	***
SP	0.06±0.01 a	0.05±0.02 ab	0.06±0.02 ab	0.03±0.01 ab	0.00±0.00 b	*	0.02±0.01	0.03±0.01	0.07±0.02	ns	ns
PAO	0.60±0.04	0.75±0.07	0.74±0.06	0.64±0.07	0.66±0.11	ns	0.61±0.07 b	0.78±0.04 a	0.65±0.04 b	**	***
MPS	0.51±0.02	0.51±0.02	0.54±0.03	0.57±0.03	0.48±0.10	ns	0.62±0.03 a	0.52±0.01 b	0.43±0.04 c	***	***
SRS	0.55±0.02 a	0.33±0.07 b	0.33±0.05 b	0.47±0.08 ab	0.30±0.10 b	*	0.46±0.07	0.40±0.05	0.33±0.04	ns	ns
EU	0.36±0.02	0.53±0.07	0.55±0.07	0.38±0.06	0.53±0.11	ns	0.35±0.06 b	0.52±0.05 a	0.54±0.05 a	**	**
HEMI	0.50±0.02	0.39±0.05	0.36±0.06	0.45±0.02	0.31±0.09	ns	0.47±0.05	0.41±0.04	0.34±0.03	ns	ns
EPI	0.14±0.02	0.08±0.04	0.09±0.03	0.17±0.05	0.16±0.08	ns	0.18±0.05a	0.07±0.02b	0.12±0.03ab	*	***
DA	0.23±0.02	0.13±0.04	0.10±0.03	0.21±0.05	0.10±0.08	ns	0.19±0.05	0.11±0.03	0.16±0.03	ns	ns

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

¹ Cf. Table 2.1 for the full names and descriptions of the response traits considered

² Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

Table 2.4 Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of the functional response traits of forest floor Oribatida species in response to biomass removal treatment (excepted the bladed treatment - *cf.* section 2.4.5 Data analyses), sampling date and their overall interaction ("I.") at the *Island Lake* experimental site. Significant differences coming from the perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters.

Trait ¹	Biomass removal treatment ²			Sampling date		I.
	Control	Tree-length	Full-tree biomass	Stumped	$p^{\dagger}$	
BL	0.39 $\pm$ 0.01 a	0.36 $\pm$ 0.01 b	0.35 $\pm$ 0.01 b	0.35 $\pm$ 0.01 b	***	**
BSR	1.81 $\pm$ 0.01 b	1.85 $\pm$ 0.01 ab	1.86 $\pm$ 0.02 ab	1.85 $\pm$ 0.01 a	*	**
RSL	0.169 $\pm$ 0.001	0.170 $\pm$ 0.002	0.167 $\pm$ 0.002	0.168 $\pm$ 0.002	ns	ns
CN	1.82 $\pm$ 0.06	1.65 $\pm$ 0.09	1.71 $\pm$ 0.05	1.72 $\pm$ 0.07	ns	ns
RCL	0.049 $\pm$ 0.001	0.050 $\pm$ 0.001	0.050 $\pm$ 0.001	0.050 $\pm$ 0.001	ns	ns
CS	0.37 $\pm$ 0.02 a	0.27 $\pm$ 0.02 b	0.31 $\pm$ 0.03 ab	0.31 $\pm$ 0.02 ab	*	**
PP	0.40 $\pm$ 0.03	0.35 $\pm$ 0.03	0.39 $\pm$ 0.03	0.41 $\pm$ 0.03	ns	ns
MPS	0.66 $\pm$ 0.01 a	0.62 $\pm$ 0.02 ab	0.56 $\pm$ 0.04 b	0.65 $\pm$ 0.05 ab	*	**
SRS	0.52 $\pm$ 0.04 a	0.37 $\pm$ 0.05 b	0.35 $\pm$ 0.03 b	0.38 $\pm$ 0.04 b	**	ns
EU	0.48 $\pm$ 0.03	0.59 $\pm$ 0.03	0.56 $\pm$ 0.04	0.57 $\pm$ 0.03	ns	*
HEMI	0.31 $\pm$ 0.02	0.27 $\pm$ 0.04	0.34 $\pm$ 0.02	0.32 $\pm$ 0.04	ns	ns
EPI	0.21 $\pm$ 0.02 a	0.14 $\pm$ 0.03 ab	0.10 $\pm$ 0.04 b	0.11 $\pm$ 0.03 b	*	ns
DA	0.42 $\pm$ 0.03	0.34 $\pm$ 0.03	0.34 $\pm$ 0.03	0.32 $\pm$ 0.03	ns	ns

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

¹ *Cf.* Table 2.2 for the full names and descriptions of the response traits considered

² Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

biomass treatment and a lower BSR than those in bladed treatment. The proportion of epiedaphic species (EPI) was finally double in control than in full-tree biomass and stumped treatments (**Table 2.4**).

2.5.2 Temporal changes of the functional structure of mesofaunal communities

We did not find any significant difference of FD_{Rao} between June 2013 (late spring) and August 2013 (late summer) for Collembola communities in all treatments (**Figure 2.3**). However, trait composition clearly differed (**Figure 2.4**: $R^2 = 9 \%$, $p < 0.01$; **Table 2.3**) with a lower prevalence of epiedaphic species (*i.e.*, a decreased dominance of species with strong mouthparts (MPS), high ocelli number (ON), bothriotricha (BOP), longer (always relative to body and head length, respectively) furcula (RFL), legs and antennae (RAL) while euedaphic species (MH.EU), having generally a post-antennal organ (PAO), became dominant.

In May 2014 (early spring), Collembola communities had a FD_{Rao} significantly higher than in June and August 2013 (**Figure 2.3**: $p < 0.05$) as well as a clearly different trait composition (**Figure 2.4**: $p < 0.01$; **Table 2.3**) when compared to June 2013 (not the case with August 2013 despite clear changes of BL, BOP, PAO and MPS). These differences were due to a higher proportion of euedaphic species reflecting an increased dominance of species with lower BL, RFL, RAL, RLL and MPS (reduced mouthparts). Finally, significant interactions were found between treatment and sampling date for FD_{Rao} ($p < 0.05$ – data not shown) and trait composition ($R^2 = 28 \%$, $p < 0.001$ – data not shown) for all traits except BL, ON, SP, SRS and hemiedaphic species (MH.HEMI; **Table 2.3**).

Oribatida communities also did not show a significant seasonal change of FD_{Rao} (**Figure 2.3**), but again, trait composition differed between June and August 2013 (**Figure 2.4**: $R^2 = 7 \%$, $p < 0.05$). These differences were due to a decrease of BL

and MPS (**Table 2.4**). Finally, only trait composition showed a clear interaction ($R^2 = 16\%$, $p < 0.01$ – data not shown) due to BL, BSR, CS, MPS and euedaphic species (MH.EU; **Table 2.4**).

2.5.3 Effects of environmental conditions on functional structure of mesofauna

Significant relationships with forest floor environmental conditions along the gradient were only observed for Collembola species traits (**Table 2.5**: $p < 0.05$). In June 2013, species with a longer furcula were more prevalent in soils having higher pH and bulk density. Higher soil pH was also positively associated with species with longer legs while species with shorter legs were more prevalent where the ground vegetation was more diversified. In August 2013, species with longer legs plus higher ocelli number and body pigmentation level were more found in soils with higher moisture and ground vegetation cover contrary to species with a larger body shape ratio. Species with stronger mouthparts, bothriotricha and no PAO were also more prevalent with a higher moisture while those with scales were more present where the vegetation cover was higher and those with a longer furcula were more prevalent in plots with a lower bulk density. In May 2014, species with a larger body length were more present where the vegetation cover was higher while those with longer furcula and legs plus a lower body shape ratio were more present where the vegetation cover and moisture were higher and the bulk density was lower. These species, as well as those without PAO, were also more prevalent where the soil temperature was lower. Species with stronger mouthparts, bothriotricha, scales, no PAO and reproducing sexually were more present where the organic soil strata were thicker and pH was lower (although no association was observed for species that were sexually reproducing or having a PAO). Hemiedaphic species were more present in soils with higher nutrient richness and lower bulk density. Finally, we found that the epiedaphic and fast-dispersing species were more prevalent where soils had thicker organic strata and lower pH.

Table 2.5 Synthesis of significant relationships ($p < 0.05$ after fdr correction) from the Fourth-Corner analysis between the Collembole response traits and the environmental variables measured in the biomass removal treatments at each sampling date at the *Island Lake* experimental site. Black, white and grey boxes mean respectively significant positive, negative and non-significant relationships for the date considered.

Traits ¹	Forest floor environmental variables ²															
	FFpH		SNR	GVC	GVD	FFM	ST	OST	Sampling date (month/year)							SBD
	06/13	05/14	05/14	08/13	05/14	06/13	08/13	05/14	05/14	05/14	06/13	08/13	05/14	05/14		
BL																05/14
BSR																
RFL																
RLL																
ON																
BPL																
BOP																
SP																
PAO																
MPS																
SRS																
HEMI																
EPI																
DA																

¹ Cf. Table 2.1 for the full names and descriptions of the response traits considered
² Cf. Chapitre I for more information on variables: FFpH = Forest floor pH, SNR = Soil nutrient richness, GVC = Ground vegetation cover, GVD = Ground vegetation diversity, FFM = Forest floor moisture, ST = Soil temperature, OST = Organic soil thickness and SBD = Soil bulk density.

2.6 Discussion

Our study showed that intense biomass removal (whole-tree harvesting plus stump and forest floor removal) led to functional homogenization of mesofauna two years after harvesting of a jack pine stand in eastern boreal Canada. In these treatments, we generally observed lower diversity and shifted composition of species response traits of Collembola and Oribatida communities compared to uncut forest (control). Oribatida communities were particularly modified with a significant loss of epiedaphic species that were larger, more sexually reproducing and mostly micro-detritivorous, while euedaphic species that were smaller and more parthenogenetic, became dominant. Collembola communities were less affected by intense biomass removal, possibly due to different ecological strategies and faster dispersal rates as compared to Oribatida. These changes, further exacerbated in the summer, were associated with a loss of suitable microhabitats for these species due to the greater disappearance of forest floor organic cover including a modified microclimate and food supply.

2.6.1 Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal gradient

Although tree-length, full-tree biomass and stumped treatments did not reduce the functional diversity of Collembola communities compared to uncut forest, functional trait composition differed significantly in all biomass removal treatments (except the stumped treatment) compared to uncut forest. We observed a decrease in species reproducing sexually, having longer legs and a lower body shape ratio. This loss of species having traits adapted to surface-dwelling life was also observed after clear-cutting of boreal forest (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2009) and following fire (Huebner *et al.*, 2012; Malmström, 2012b). We explain these changes by the disturbance of the forest floor organic cover including the loss of moss cover by

harvesting. The resulting less complex vertical structures, a possibly altered food supply and fluctuating microclimate conditions (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2009; Lindo *et al.*, 2010) may have impeded the survival of some epiedaphic species (Huebner *et al.*, 2012; Malmström, 2012b; Bokhorst *et al.*, 2014).

The most significant change in Collembola communities along the biomass removal gradient was observed with the most intense removal practice (bladed treatment). Functional homogenization has previously been observed for Collembola after forest conversion (Vanderwalle *et al.*, 2010) and fire (Huebner *et al.*, 2012), but our study is the first to document a reduction in functional diversity and shifted trait composition in response to very intense biomass removal, confirming, in part, our initial hypothesis. Bladed plots also had the most strongly modified environmental conditions along the gradient including scarce ground vegetation cover and an exposed mineral soil due to the removal of the forest floor (*cf.* **Chapitre I**). This change in soil microhabitats implied a modified chemistry (lower nutrient richness and higher pH) and a microclimate with higher temperature, lower moisture and stronger fluctuations. Species that survived in these harsh conditions shared overall similar morphological including high body shape ratio, short legs and a PAO. These traits are thought to represent adaptations related to soil-dwelling preference *i.e.*, euedaphic species (Huebner *et al.*, 2012; Malmström, 2012b; Salmon *et al.*, 2014). Likewise, the general increase of parthenogenesis (life history trait) in these communities after forest harvesting and intense biomass removal including blading could be due to this reproduction strategy being more widespread among euedaphic species due to resource-poor environment with greater difficulties to meet sexual partners in deeper soil (Chahartaghi *et al.*, 2006 2009; Chernova *et al.*, 2010).

In contrast to Collembola communities, response of Oribatida communities to all biomass removal treatments was more pronounced suggesting clear functional homogenization when compared to the uncut forest. Confirming our hypothesis, this

reduced diversity and modified trait composition was mainly driven by the loss of epiedaphic species after intense biomass removal. We generally found less species having larger body lengths, lower body shape ratio, more sclerotized cuticles and reproducing more sexually. This finding is relatively consistent with existing Oribatida studies showing that species sharing these traits were more affected in the short and long term by various forest disturbances such as drought (Lindberg *et al.*, 2002; Lindo *et al.*, 2012), management including mechanical perturbation (Maraun *et al.*, 2003; Farská *et al.*, 2014a) and natural forest conversion to plantations (Farská *et al.*, 2013; Zaitsev *et al.*, 2014; Mori *et al.*, 2015a,b). Although no significant relationship between Oribatida species traits and environmental changes were found along the biomass removal gradient (probably due to the exclusion of the bladed treatment from analyses), the observed shifts of several traits in these communities can provide possible insights into environmental filters leading to functional homogenization. For example, the lower proportion of species with compact mouthparts *i.e.*, mostly micro-detritivorous (Perdomo *et al.*, 2012) in full-tree biomass treatment compared to uncut forest may suggest changes in food resource supply such as fungi when organic cover including mosses is disturbed by harvesting (Lindo et Visser, 2004; Lindo *et al.*, 2012; Bokhorst *et al.*, 2014) and intense biomass removal (Battigelli *et al.*, 2004). As well, the dominance of small and parthenogenetic species (*e.g.*, *Tectocepheus velatus*) in harvested treatments was likely due to the higher survival of euedaphic species being mostly parthenogenetic (Tables A.2 et A.4 - Norton et Palmer, 1991; Domes *et al.*, 2007). As for Collembola, these species are well adapted to live deeper and thus to avoid disturbance at soil surface (Maraun *et al.*, 2003; Battigelli *et al.*, 2004; Farská *et al.*, 2014a).

Although we observed functional homogenization for both taxa to different extents, not all selected traits in our study (Tables 2.1 et 2.2) responded to environmental filtering associated with biomass removal. For example, in Collembola communities, microhabitat preference did not change after whole-tree harvesting and stump

removal (stumped treatment) compared to uncut forest. This result contrasts with Kataja-aho *et al.* (2016) who showed that the epiedaphic species (categorized based on a large body size) were negatively affected in the short term (5 years) by stump removal due to higher mineral soil exposure. Here, epiedaphic species as well as fast-dispersing ones, such as *Orchesella imitari* and *Entomobrya sp. 3*, were well present after stump removal (**Tables A.1 et A.3**). The survival of these species in the more unstable and xeric soil conditions resulting from stump removal could be explained by the fact that they were mostly sexually reproducing (**Table A.3** - Chahartaghi *et al.*, 2009; Hågvar, 2010), which generally maintains higher genetic diversity and therefore also potential higher (Makkonen *et al.*, 2011; Bokhorst *et al.*, 2012; Malmström, 2012b). It must nonetheless be specified that a potential active recolonization from adjacent undisturbed areas after two years is highly unlikely to explain their presence, based on the low active dispersal of Collembola in overall (Åström et Bengtsson, 2011), although some of these species may potentially have dispersed passively by wind (Dunger *et al.*, 2002) which generally increases after forest harvesting (Jeglum *et al.*, 2003). But the fact that most of these surviving Collembola species also conserved high active dispersal ability (**Table A.3**) could explain why this ecological trait equally did not change at the community scale along the gradient despite the fact that it was positively related to a thick organic soil (**Table 2.5**). Most visible in June 2013, the constant presence of epiedaphic and fast-dispersing species along the biomass removal gradient would explain why the CWM of several morphological traits including body length, ocelli number, relative antenna length, presence of bothriotricha and PAO did not change significantly (**Table 2.3**). Although we did not expect these results, they partially corroborate those of Malmström (2012b) in the context of the recovery of Collembola communities after forest fire. Likewise, the expected loss of Collembola micro-detritivorous species (with stronger mouthparts) was not observed along the gradient (**Table 2.3**) contrary to Oribatida (**Table 2.4**), despite a shift in available food resources (*e.g.*, organic soil thickness, microbial biomass – *cf.* **Chapitre I**). This lack of change in CWM of

mouthparts reflects that epiedaphic species generally have stronger mouthparts than euedaphic species (**Table A.3**). As well, the constant presence of species with scales (although absent in the bladed treatment due to forest floor removal) and high pigmentation level along the gradient may be one more line of evidence explaining the survival of epiedaphic species in the drier and more open conditions associated with intense biomass removal (**Table 2.1**). These morphological adaptations help to avoid water loss and protect against UV light (**Table 2.1** - Makkonen *et al.*, 2011). We made a similar observation in Oribatida communities where species having pteromorphae and well-sclerotized cuticles, two traits having similar functions (**Table 2.2** - Krantz et Walter, 2009; Lindo *et al.*, 2012) did not change clearly in proportion remained similar in proportion along the gradient (despite a significant decrease in epiedaphic species which generally have both these traits). However, as both these traits are also related to defense against predators, Oribatida species having them may equally have survived in the harvested plots by maintaining their defense against surface predators (**Table 2.2**). A similar hypothesis regarding predation is plausible for Collembola communities as well as surviving species had in overall relatively long furcula and to a lesser extent scales (**Table 2.1** - Makkonen *et al.*, 2011; Farská *et al.*, 2014a; Salmon *et al.*, 2014).

2.6.2 Temporal changes in the functional structure of mesofaunal communities

In 2013, we found that the functional trait composition of Collembola and Oribatida communities differed between June (early growing season) and August (late growing season) due to a lower proportion of epiedaphic species and an increasing dominance of euedaphic species. More marked in Collembola communities, this difference may be explained by the enhanced effect of intense biomass removal on forest floor microclimate conditions during summer (drier season - *cf.* **Chapitre I**), which could have negatively affected epiedaphic species despite their resistance to harsh

conditions (Huebner *et al.*, 2012; Farská *et al.*, 2014a,b; Kataja-aho *et al.*, 2016). Euedaphic species may have better tolerated these conditions given their ability to live and, if necessary, migrate deeper in the soil to avoid dry surface conditions. Shifts in mouthpart morphology of communities of both taxa may provide some evidence for this shift towards euedaphic species. For example, the proportion of Collembola species with reduced mouthparts and of Oribatida species with elongated mouthparts *i.e.*, mostly scavengers or predators (**Tables 2.1 et 2.2** – Perdomo *et al.*, 2012; Malcicka *et al.*, 2017) increased between these two sampling dates (**Tables 2.3 and 2.4**), suggesting dominant food resources present in the deeper soil such as nematodes (Zaitsev *et al.*, 2002).

In 2014, the higher proportion of euedaphic species in Collembola communities sampled in comparison to late spring of 2013 mostly resulted from the strong increase in density of species such as *Isotomiella minor* and *Mesaphorura yosiii*, possibly due to fast reproduction by parthenogenesis (Lindberg et Bengtsson, 2005; Chahartaghi *et al.*, 2006). Alternatively, epiedaphic species were maybe less active at the beginning of the growing season or due to a higher predation by early active spiders as suggested by Kataja-aho *et al.* (2016). Nonetheless, these species as well as hemiedaphic and fast-dispersing ones seemed favoured by a thick organic layer which was partially disrupted or even entirely removed by intensive practices (*cf.* **Chapitre I**).

2.6.3 Relevance of multi-taxa and trait-based approaches in forest management

Our study showed that two years after intense biomass removal, Oribatida communities were clearly more functionally homogenized than Collembola communities with a higher loss of epiedaphic and micro-detritivorous species. Supporting existing studies on other forest disturbances (Lindberg et Bengtsson 2005,

2006; Farská *et al.*, 2014a), this strong response to intense biomass removal could be mostly explained by Oribatida species being generally more K-selected and having overall a lower active dispersal rate than those of Collembola. Moreover, the higher functional diversity and somewhat different trait composition found in 2014 compared to 2013 in Collembola communities might hint at an ongoing functional divergence, expected during a regenerative phase after disturbance (Garnier *et Navas*, 2012; Mori *et al.*, 2015a,b; Widenfalk *et al.*, 2016). The larger number of significant interactions found between treatment and sampling date for the species traits of Collembola as compared to Oribatida could support this phenomenon (*cf.* Malmström, 2012b). We remain cautious about our interpretation of functional divergence in 2014 which was restricted to Collembola communities only. However, the observed pattern for Collembola communities is consistent with what we observed 20 years after intensive biomass removal, while in contrast, Oribatida communities persisted to show functional homogenization (*cf.* **Chapitre III**). In addition, contrary to the present study, mean active dispersal ability of Oribatida species was significantly lower after intense biomass removal compared to uncut mature forest in this longer-term study. Although hypothetically, Oribatida species having a relatively high active dispersal ability and found here in intensively harvested plots could also have dispersed passively by wind (Lehmitz *et al.*, 2011), it is more likely that environmental filtering associated with intense biomass removal is still ongoing and its effects are apparently not yet clearly visible after two years. It could also account for why the proportion of hemiedaphic (litter-dwelling) Collembola species did not decrease along the gradient (**Table 2.3**) while, as expected, they were favoured by a nutrient-rich forest floor with thick and less dense organic strata (**Table 2.5** – Farská *et al.*, 2013; Salmon *et al.*, 2014).

Our study reinforces the notion that the trait-based approach is useful to better understand the underlying mechanisms including changes in abiotic (*e.g.*, microclimate) and biotic (*e.g.*, food supply) environmental conditions, driving

responses of soil fauna to land-use intensification such as woody biomass removal, which is not always possible when considering only taxonomy (*cf.* **Chapitre I**). In the context of sustainable forest management considered here, intensive removal of woody biomass including soil disturbance (blading) resulted in a short-term and more marked functional homogenization of mesofaunal communities than stem-only harvesting compared to uncut mature forest, particularly in drier, late summer conditions. As mesofaunal communities play a key role in food webs as well as in several ecological processes in the forest floor such as litter decay and nutrient cycling, their functional homogenization could have potentially negative effects on ecosystem function. In this regard, Collembola and Oribatida may be relevant bioindicators for future management scenarios in eastern Canadian boreal forests, especially with a warmer climate expected in the next decades (Price *et al.*, 2013). Functional responses of mesofauna using long-term experiments of biomass removal, including potentially different climate changes scenarios, will help clarify how communities and associated functions may be modified. Additionally, integrating other taxa or functional groups such as predatory mites (Lindo *et al.*, 2012) in more complex food webs (Laigle, 2018) could provide new dimensions to address the complexity of interactions in this forest ecosystem.

CHAPITRE III

RÉPONSES TAXONOMIQUES ET FONCTIONNELLES À LONG TERME DES COMMUNAUTÉS DE MÉSOFAUNE DU SOL À UN GRADIENT DE RÉCOLTE DE LA BIOMASSE LIGNEUSE DANS DES PEUPLEMENTS DOMINÉS PAR LE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA*) DANS LE NORD-EST DE L'ONTARIO (CANADA)

LONG-TERM EFFECTS OF BIOMASS REMOVAL ON SOIL MESOFAUNAL COMMUNITIES IN NORTHEASTERN ONTARIO (CANADA) JACK PINE (*PINUS BANKSIANA*) STANDS

Laurent Rousseau^{a,b}, Lisa Venier^c, Paul Hazlett^c, Rob Fleming^c, Dave Morris^d et I.
Tanya Handa^{a,b}

^a *Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal (UQÀM) -*

^b *Centre d'Étude de la Forêt (CEF) - 141, Avenue du Président-Kennedy, Montréal
(Québec), H2X 1Y4, Canada*

^c *Great Lakes Forestry Centre (GLFC), Canadian Forest Service (CFS) - 1219,
Queen Street East, Sault Ste Marie (Ontario), P6A 2E5, Canada*

^d *Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry (OMNRF) - 421 James Street
South, Thunder Bay (Ontario), P7E 2V6, Canada*

3.1 Résumé

Dans les forêts boréales canadiennes, la biomasse ligneuse devient une ressource bioénergétique attrayante en alternative aux combustibles fossiles, car plus renouvelable et moins émettrice de carbone. Cependant, des préoccupations existent toujours quant à la durabilité écologique d'une intensification de sa récolte à long terme. Nous avons déterminé les effets d'un gradient d'intensification de récolte établi il y a 20 ans dans cinq peuplements de pin gris (*Pinus banksiana*) du Nord-est de l'Ontario sur la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés de collemboles et d'acariens oribates. Essentiels au fonctionnement du sol, ces deux principaux taxa mésofaunaux dépendent des microhabitats et des ressources alimentaires telles que les champignons, fournis par ces débris ligneux. Trois traitements furent envisagés incluant la récolte du tronc seul, celle de l'arbre entier (tronc, cime et branches) et celle de l'arbre entier avec le retrait de la souche et des couches organiques du sol. Les peuplements matures (± 90 ans) adjacents non coupés furent considérés comme référence (stade final de développement). La mésofaune fut récoltée et plusieurs variables environnementales du sol mesurées dans les traitements. Les espèces des deux taxa furent identifiées et leurs traits fonctionnels de réponse, comme la longueur du corps et la stratégie reproductive, mesurés. Comparativement aux peuplements matures, la mésofaune était toujours modifiée 20 ans après la récolte de biomasse, notamment par le traitement le plus intensif. Ces modifications furent plus évidentes chez les communautés d'acariens oribates à la fois taxonomiquement (densité, biomasse et diversité spécifique plus faibles et composition altérée) et fonctionnellement (plus faible diversité et composition modifiée des traits via un manque d'espèces vivant à la surface du sol, capables de disperser rapidement et généralement micro-détritivores) que chez les communautés de collemboles. Cette différence refléta probablement le fait que les espèces de collemboles ont généralement une durée de vie plus courte, un taux de reproduction plus élevé et une dispersion plus rapide que celles des acariens oribates. Ce

rétablissement incomplet résultait d'une absence de microhabitats favorables pour de nombreuses espèces en raison des modifications persistantes des conditions environnementales du sol dans les parcelles récoltées, notamment de façon très intensive: une couverture organique réduite (végétation plus éparse incluant l'absence de mousses, moins de débris ligneux) ainsi qu'une épaisseur des couches organiques du sol et une humidité plus faibles. Par l'utilisation conjointe des approches taxonomique et fonctionnelle afin de comprendre les mécanismes écologiques des réponses de la mésofaune, notre étude a révélé son rétablissement incomplet dans les 20 ans après une récolte intensive de la biomasse dans ces peuplements conifériens boréaux, ce qui est probablement relié au stade de développement et aux processus associés. Un suivi à plus long terme sera donc nécessaire pour suivre ce rétablissement à travers les stades ultérieurs de ce développement.

Mots-clés: Débris ligneux, Collemboles, Acariens oribates, LTSP, Traits de réponse, Rétablissement

3.2 Summary

In North American boreal forests, woody biomass is increasingly becoming an attractive bioenergy feedstock as it represents a more renewable and lower carbon-emitting alternative to fossil fuel. However, concerns over the ecological sustainability of an intensification of biomass harvesting over the long term remain. We assessed the effects of a gradient of biomass removal established 20 years ago in five jack pine (*Pinus banksiana*) stands across northeastern Ontario on the taxonomic and functional structure of soil Collembola and Oribatida communities. Essential to forest floor functioning, these two major taxa of mesofauna are dependent on microhabitats and food supply such as fungi provided by woody debris. Three treatments were considered including stem-only harvesting and two more intensive practices, whole-tree harvesting (stem, tops and branches removed), and blading (whole-tree harvesting plus removal of stump and forest floor). Adjacent uncut mature (± 90 year-old) stands were considered as reference state conditions (*i.e.*, the endpoint of stand development following stand replacing disturbance). Soil mesofauna were collected and environmental variables measured across all treatments. We identified species of both taxa and measured a suite of functional response traits such as body length and reproduction strategy. Compared to mature uncut forests, soil mesofaunal communities remained modified 20 years after biomass harvesting, notably in the most intensive practice (blading). Treatment effects were more evident in Oribatida communities both taxonomically (lower density, biomass, species diversity and shifted composition) and functionally (lower diversity and modified trait composition resulting from fewer surface-dwelling, fast-dispersing and micro-detritivorous species) than in Collembola communities. This taxa-specific response may reflect generally shorter lifespans, higher reproduction rates and faster dispersal of Collembola than Oribatida. Incomplete recovery of mesofauna was consistent with persistent modifications of soil environmental conditions in the harvested plots, notably after blading. Modifications included a reduced organic

cover (ground vegetation, mosses and woody debris) as well as lower organic soil thickness and moisture, which likely resulted in fewer suitable microhabitats for many species. Using complementary taxonomic and trait-based approaches to highlight the underlying ecological mechanisms of mesofaunal responses, our study revealed that recovery is incomplete within 20 years after intensive woody biomass in these boreal conifer-dominated stands, and is likely closely linked to stand development and associated processes. As a result, longer-term monitoring will be required to track mesofaunal community recovery through these later development stages.

Keywords: Woody debris, Collembola, Oribatida, LTSP, Response traits, Recovery

3.3 Introduction

There is an increasing interest in the use of woody biomass in North American boreal forests to provide a feedstock for bioenergy production in response to socioeconomic (e.g., declining markets for traditional wood products, energy requirements of northern communities) and environmental issues, primarily climate change (Paré *et al.*, 2011; Puddister *et al.*, 2011; Lemprière *et al.*, 2013). This intensification of biomass removal beyond stem-only harvesting, which includes operational whole-tree harvesting (stem, tops and branches of merchantable trees plus unmerchantable trees) as well as stump removal, has already been shown to have negative consequences on the soil in the short term (less than five years) such as nutrient depletion, more exposed mineral soil, reduced moisture and modified biota (Fleming *et al.*, 2006a; Walmsley et Godbold, 2010; Thiffault *et al.*, 2011 - cf. **Chapitre I**). However, a more comprehensive assessment of the longer-term consequences of these practices is required to provide information that supports sustainable forest management (Berch *et al.*, 2011; Stupak *et al.*, 2011).

Long-term experiments are necessary to assess boreal forest dynamics in response to harvesting (Berch *et al.*, 2011; Thiffault *et al.*, 2011; Venier *et al.*, 2014) along the different stages of stand development (Chen et Popadiouk, 2002). In the 1990s, the Long-Term Soil Productivity (*LTSP*) program was launched in order to monitor the effects of biomass removal on soil nutrient cycling and tree productivity of forests over the long term with more than 100 experimental sites established across North America (Powers, 2006). The *LTSP* design includes a very intensive biomass removal including site preparation by blading *i.e.*, whole-tree harvesting plus stump and forest floor removal. There have been clear and persistent effects beyond 15 years, especially after blading, such as a loss of nutrients in soils (Hazlett *et al.*, 2014), lower respiration rates (Webster *et al.*, 2010) and modified microbial communities (Hartmann *et al.*, 2012). In comparison, whole-tree harvesting effects on these

processes were more similar to those observed after stem-only harvest (Webster *et al.*, 2010; Hazlett *et al.*, 2014 but *cf.* Thiffault *et al.*, 2011). However, little work has been conducted to examine long-term effects on mesofauna biodiversity.

Springtails (Collembola) and oribatid mites (Oribatida), two major mesofauna taxa, have been identified as potentially good indicators of forest integrity due to their highly abundant and diverse communities in the forest floor and their roles in ecological processes such as litter decay (Petersen et Luxton, 1982; Neher *et al.*, 2012) or physical microaggregation (Maaß *et al.*, 2015a). These communities are also dependent on downed woody debris for suitable microhabitats including a stable microclimate and food supply (Snider, 1996; Malmström, 2012a; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008). The few existing long-term studies in the boreal forest have shown that the taxonomic structure of communities for these two taxa generally remained modified with lower density and species diversity plus altered species composition 5 (Berch *et al.*, 2007), 10 (Addison, 2006), and 17 years (Bengtsson *et al.*, 1997) after intensive practices of whole-tree harvesting and of blading, when compared to stem-only harvesting. A previous short-term study (2 years post-harvest) in Ontario jack pine forests showed similar responses (*cf.* **Chapitre I**). Collectively, these persistent modifications were possibly due to a lower availability of nutrients that may modify food resources. Additionally, changed microclimate from desiccation due to woody debris and forest floor removal, may have reduced suitable microhabitats.

To assess such potential ecological mechanisms associated with forest disturbance, functional response traits *i.e.*, morphological, physiological, life-history or behavioural features of species which are sensitive to environmental changes (Pey *et al.*, 2014), can be a useful complementary tool. The functional structure of Collembola and Oribatida communities can be altered through forest disturbances such as fire (Malmström, 2012b) and drought (Lindo *et al.*, 2012) or changes in forest leaf litter composition such as plantations (Vanderwalle *et al.*, 2010; Mori *et al.*,

2015a,b). For example, following fire that changes the physical structure and microclimate of organic horizons, Collembola communities had fewer surface-dwelling species that are generally larger, more pigmented and sexually reproducing (Malmström, 2012b). In response to intense biomass removal two years after harvesting, it was found that the functional diversity of Oribatida communities decreased due to fewer surface-dwelling species and mostly micro-detritivorous species (*cf.* **Chapitre II**). Shifts in trait composition were less marked for Collembola communities due to a potentially faster recovery linked to their life history traits (short lifespan, high reproductive rate) and faster dispersal than Oribatida (Petersen, 2002; Gergőcs et Hufnagel, 2009; Åström et Bengtsson, 2011). Generally, Collembola communities recover (*i.e.*, no more difference between communities from undisturbed and disturbed areas in their taxonomic and functional structure) faster than those of Oribatida to soil disturbance due to management (Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006; Berch *et al.*, 2007) or drought (Lindberg et Bengtsson, 2006).

To our knowledge, to date, no study has considered both Collembola and Oribatida species-level responses to long-term biomass removal. In the present study, we assessed the effects of a gradient of biomass removal implemented at five experimental sites of the *LTSP* network in northeastern Ontario jack pine (*Pinus banksiana*) stands 20 years after its establishment on the forest floor Collembola and Oribatida communities. The gradient from least to most intensive disturbance included uncut mature stands as reference state conditions, stem-only harvesting, whole-tree harvesting, and whole-tree harvesting with stump plus forest floor removal (blading). The structure of Collembola and Oribatida communities was characterized using taxonomic and trait-based approaches while soil environmental conditions were also measured to help interpret their respective responses. Our first hypothesis was that compared to uncut mature stands, there would be an overall lack of recovery of community structure of both taxa after biomass harvesting, but that Oribatida communities would show a stronger response to removal treatments, both

taxonomically and functionally, compared to Collembola communities. Our second hypothesis was that the degree of recovery would be a function of the intensity of biomass removal such that communities will have recovered less in the more intensive removal treatments.

3.4 Materials and methods

3.4.1 Study sites and experimental design

Our study used five sites of the *LTSP* network situated in the boreal forest of northeastern Ontario (**Figure 3.1**): Superior 1,3 (combined sites), Superior 2, Nimitz, Eddy 3 and Wells (*cf.* Tenhagen *et al.* (1996), Hazlett *et al.* (2014) and **Table 3.3** for specific conditions of each site). The controls at these sites are fire-origin stands dominated by jack pine ranging in age from 77 to 102 years in 2013 (year of sampling). The understory species are dominated by *Vaccinium angustifolium*, *Cornus canadensis* Linnaeus (1753) and *Pleurozium schreberi*. Sites have an annual mean temperature of 2.3 °C, an annual mean total precipitation of 882 mm and a growing season of approximately 90 frost-free days (early June to September). Soils are sandy humo-ferric podzols with nearly 6 cm organic (humifibrimor) soil depth across all sites. In 1993, each site was clear-cut, except for an uncut portion of the mature stand that was maintained as a reference state condition. Three replicate plots (30 x 30 m) were randomly assigned to each of the following biomass removal treatments operationally applied (from lowest to highest degree of biomass removal intensity): (1) "tree-length" = stem-only harvesting (stems cut, delimbed and topped at stump), (2) "full-tree" = whole-tree harvesting (stem, top and branches of all merchantable trees plus unmerchantable trees removed to roadside), and (3) "bladed" = whole-tree harvesting followed by blading *i.e.*, the complete forest floor removal including stumps, ground woody debris, organic soil strata and usually the upper

5 cm of mineral soil using a bulldozer). Stem-only and whole-tree harvesting practices are accepted and operational in boreal forests in Ontario while whole-tree harvesting followed by blading is currently not permitted on public land (OMNRF, 2015). This very intensive practice was considered here to maximize biogeochemical and hydrological disturbance experimentally rather than to simulate actual operational harvesting. All plots were separated from each other by at least 20 m to reduce edge effects. Soon after harvest, all stem-only and whole-tree harvested plots were disc trenched and subsequently all harvested plots were planted with jack pine in spring 1994. Three "control" treatment plots (30 x 30 m) were established in the adjacent area of uncut mature forest of each site (reference state conditions). Even though these plots were spatially clustered in the uncut area rather than dispersed among harvested plots, we considered that each site had a randomized experimental design.

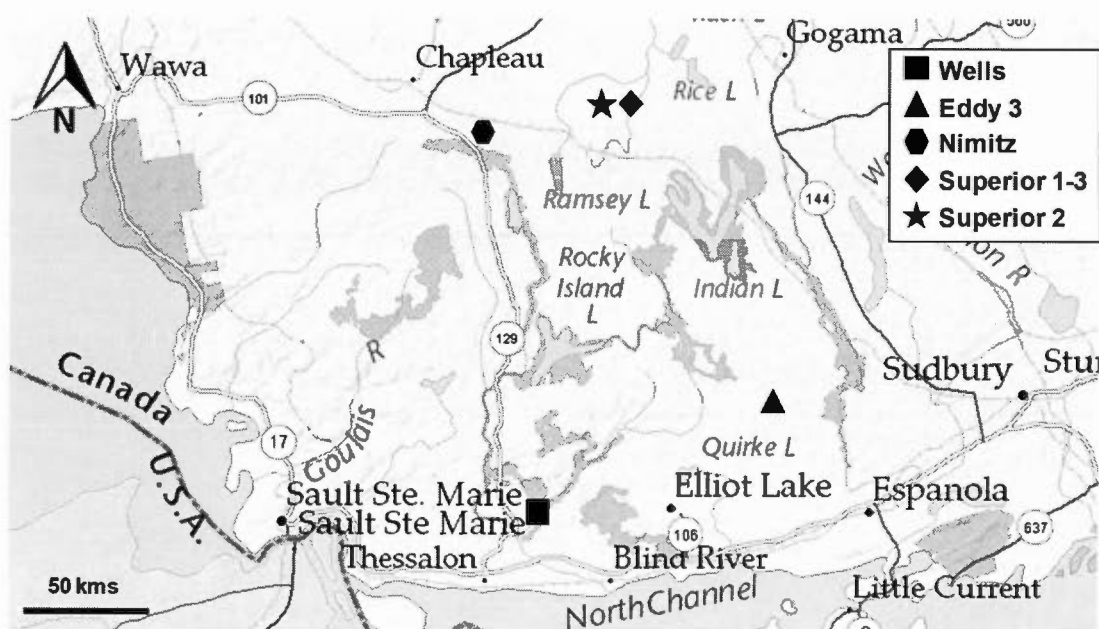


Figure 3.1 Map of the experimental sites of the Long-Term Soil Productivity (LTSP) network in Northeastern Ontario considered in the present study.

3.4.2 Soil mesofauna sampling

Mesofauna sampling was conducted at all sites between July 10-12, 2013. We used PVC soil corers (5 cm diameter, 10 cm depth) to collect organic (L, F and H horizons combined, which were mostly absent in bladed plots) and upper mineral soil within one core in the flat area (undisturbed area between two site-prepared trenches where there was no imprint from the disc trencher tires) at the centre of each treatment plot. Due to its importance to mesofauna as a suitable microhabitat (Bokhorst *et al.*, 2014 - *cf.* **Chapitres I and II**), we also collected the moss cover (Bryophyta) above the organic F horizon (L horizon was incorporated into the moss stratum) in the uncut, mature forest plots (not present in significant amounts in the harvested plots) using a 10 x 10 cm square metal frame. Moss depth was assessed by measuring the distance between the top of the moss stratum and F horizon in order to calculate the sampled volume of fresh moss. In total, we collected 60 soil samples (transported in PVC soil cores wrapped in aluminium foil and placed in sealed polyethylene bags) plus 15 moss samples (placed directly in bags). All samples were kept in coolers at $\pm 4^{\circ}\text{C}$ until mesofauna extraction within 72 hours.

In the laboratory, intact soil samples were extruded from the corer. Soil and moss samples were weighed (fresh) and placed into a Tullgren dry funnel for 6 days (two days each at 30°C , 35°C and 40°C) to recover mesofauna in 70 % ethanol. Only Collembola and Oribatida specimens were counted (juveniles and adults). Collembola species (juveniles and adults) were all identified. Identification of Oribatida species was limited to adult specimens. Sex was determined for each adult specimen. Very small species (*e.g.*, Brachychthoniidae) were probably overlooked. All specimens were cleared in 88 % lactic acid, mounted in Hoyer's medium and identified using a contrast phase microscope Leica DM1000 (800X magnification). Primary sources for Collembola identification were Christiansen et Bellinger (1998) and Fjellberg (1998, 2007). Behan-Pelletier *et al.* (2014) and Krantz et Walter (2009) were used for

Oribatida identification. Species nomenclature followed Bellinger *et al.* (2017) for Collembola and Subías *et al.* (2012) for Oribatida. Species density was calculated by dividing specimen number by sample volume. Biomass was estimated using allometric equations (Caballero *et al.*, 2004; Caruso et Migliorini, 2009) and standardized by sample volume. Species α -diversity (effective number of species) was calculated using exponential values of Shannon-Wiener index (Magurran, 2004).

3.4.3 Selection and measurements of the functional response traits of mesofaunal species

We selected specific morphological and life-history response traits of Collembola and Oribatida (**Tables 2.1** and **2.2** respectively) species associated with several specific functions including sensory system, food consumption, biotic and abiotic interactions, dispersal, homoeostasis and reproduction. Specifically, for Collembola, we considered body length, body shape ratio, relative antennae, leg and furcula lengths, ocelli number, body pigmentation level, presence of post-antennal organ, bothriotricha and scales as well as mouthpart structure and sexual reproduction strategy. For Oribatida, we included body length, body shape ratio, relative sensillus length, relative claw length, claw number, cuticle sclerotization, presence of pteromorphae, mouthpart structure and sexual reproduction strategy. We randomly chose three females (to avoid bias from a potential sexual dimorphism) per species per sample, where possible, to measure morphological traits using a microscope micrometric scale ($\pm 5 \mu\text{m}$). Sexual reproduction (life history trait) was defined by the presence of males in sampled species populations and confirmed from literature, if not, parthenogenesis was considered.

We also determined two ecological traits of Collembola and Oribatida species by combining several specific morphological traits (**Tables 2.1** and **2.2** respectively):

forest floor microhabitat preference (vertical stratification) of species in three categories (euedaphic *i.e.*, soil-dwelling, hemiedaphic *i.e.*, litter-dwelling and epiedaphic *i.e.*, surface-dwelling) and their relative ability to actively disperse on the forest floor (behavioural trait) in two categories (low or high).

3.4.4 Assessment of the environmental variables

While sampling mesofauna, we visually estimated ground vegetation cover, as a percentage of all species of shrubs, herbs and moss on 1 m² quadrats centred on the soil core position while its species α -diversity was measured with the exponential Shannon-Wiener index using the relative cover of each species. We also measured the thickness of organic soil (L, F, H horizons in harvested plots and F, H horizons in uncut plots) up to a depth of 10 cm from the soil surface. In July 2014, downed woody debris (DWD) volume was measured in each plot using the line intercept method (Marshall *et al.*, 2000). We used two 30 m-long transects, one placed on each diagonal of the plot and intersecting at the plot centre. Fine woody debris (FWD; intercept diameter < 5 cm) were counted in four diameter classes (0-0.49, 0.5-0.99, 1-2.99 and 3-4.99 cm; average diameter and number of pieces by class were used in the analyses). We counted all coarse woody debris pieces (CWD; > 5 cm) and measured their intersecting diameters. Although the stands in the plots of the different biomass harvesting treatments across sites exhibited differences in terms of productivity (tree growth) after 20 years (Hazlett *et al.*, 2014; Fleming *et al.*, 2018), no productivity estimate was included as a potential explanatory variable.

After mesofaunal extraction, all soil and moss samples were dried (24 h at 105 °C) to determine soil bulk density and soil moisture content (gravimetric water content of soil and moss samples) of each plot. All the samples (soil and moss) were then ground using a ball mill (Fritsch, Planetary Mono Mill – Pulverisette 6 Fritsch

GmbH). Soil (moss and soil horizons) pH was measured in distilled deionized water. Soil (only soil horizons) C and N concentrations were determined using a combustion analyzer (Vario EL III, CHNOS Elemental Analyzer for Elementar Americas Inc. Mt. Laurel, NJ.) while exchangeable cations (potassium (K), calcium (Ca), magnesium (Mg) and cation exchange capacity (CEC)) were determined by inductively coupled argon plasma (ICAP) and Technicon autoanalyzer IIC, respectively in unbuffered 1 mol L⁻¹ NH₄Cl solution and extractable phosphorus was determined by ICAP in Bray and Kurtz no. 1 extractant (Kalra et Maynard, 1991). Differences in these variables between treatments are likely to be strongly influenced by the relative contribution of each soil horizon (moss, organic and mineral horizons) but represent genuine differences in soil environmental conditions between treatments.

3.4.5 Data analyses

Our experimental design was 3 replicated plots per 4 treatments per 5 sites, thus N = 60 independent sampling points (soil and moss data from control plots were pooled).

For the taxonomic approach, first we tested if treatments had a significant effect on density, biomass and species α -diversity of Collembola and Oribatida communities using permutational ANOVA (perm-ANOVA - Anderson, 2001), with site included as a random block factor (residuals were always normally distributed and homoscedastic). If the perm-ANOVA was significant, a multiple comparison test was performed using a permutational pairwise t-test including a false discovery rate (fdr) correction (Benjamini et Hochberg, 1995). Next, we assessed the percentage of inertia (variation) of community composition of each taxon explained by the treatments using a distance-based partial redundancy analysis (db-pRDA), which permitted removal of the variation related to each site (Legendre et Legendre, 2012). For that, we created a dissimilarity matrix from the matrix of Hellinger-transformed

species densities per sampling point (L matrix) using Bray-Curtis index. We used it to test the overall effect of the treatment and axes of db-pRDA by perm-ANOVA while differences in composition among treatments were tested using a permutational pairwise mean distance comparison test with *fdr* correction.

For the trait-based approach, we first created the Q matrix (mean values and attributes of all traits of Collembola and Oribatida species from all measurements - *cf.* **Annexe A: Tables A.7 and A.8** respectively). Traits considered in the analyses were not strongly collinear ($r < 0.8$). Next, we calculated the community weighted mean values (CWM) of all traits including microhabitat preference and of dispersal ability of both taxa at each sampling point using their respective L and Q matrices (Ricotta et Moretti, 2011). Using Rao's quadratic entropy as a multi-trait index (Mouchet *et al.*, 2010), we also measured the functional diversity (dissimilarity) of both taxa communities based on all their species traits, but excluded the ecological traits. This index was transformed (FD_{Rao}) using the procedure from Ricotta et Szeidl (2009) in order to express the number of the most functionally dissimilar species in each community (corresponding to functional α -diversity). FD_{Rao} is also a relevant proxy of the variation in species trait composition (Laliberté et Legendre, 2010): a decrease of FD_{Rao} suggests a functional homogenization of communities where remaining species share more similar traits permitting them to survive to modified conditions (see Mori *et al.*, 2015a,b). FD_{Rao} has to be used jointly with CWM of traits because changes of trait CWM help highlight associated mechanisms such as a lower community mean body length (Ricotta et Moretti, 2011). We assessed the inertia of species trait composition explained by the treatments using a db-pRDA on the dissimilarity matrix created from scaled CWM data (from 0 to 1) of all morphological and life history traits. Then, we tested if the treatments had different composition using a permutational pairwise mean distance comparison test. Finally, morphological and life-history traits (scaled CWM data), ecological traits (raw CWD

data) and FD_{Rao} were compared among treatments (perm-ANOVA with a permutational pairwise t-test including a *fdr* correction).

To assess the changes of soil environmental conditions along the gradient, we first created a "soil chemistry index", using the scores on axis 1 of a Principal Component Analysis (PCA) on all soil nutrient concentration and CEC data, as a proxy of soil nutrient richness. Values of this index plus those of all the other environmental variables per sampling point (R matrix) were scaled (from 0 to 1) to create a dissimilarity matrix (Bray-Curtis index) in order to assess how much inertia was explained by the treatments using a db-pRDA. Treatments were compared visually (PCA) and statistically using a permutational pairwise mean distance comparison test. We tested differences for each variable among treatments by perm-ANOVA.

Finally, we tested if potentially persistent environmental differences among treatments were significantly linked to community shifts in both taxa. Taxonomically, we constrained the L matrix of each taxon by the R matrix using a pRDA. Soil bulk density was not included due to its strong collinearity ($r > 0.8$) with soil pH and soil chemistry index. The adjusted inertia explained (adj. R^2) and axes of pRDA were tested by perm-ANOVA. A permutational backward selection was used to identify the most explanatory variables. Functionally, relations between the traits of both taxa and soil environmental variables were tested by permutations using a Fourth-Corner analysis including an *fdr* correction with R, L and Q matrices (Dray et Legendre, 2008; ter Braak *et al.*, 2017).

All analyses were done using R software (v.3.1.2, 2014). Data permutations were 99,999 iterations across sampling points. We used specific packages: *FD* (Laliberté et Legendre 2010) for CWM and FD_{Rao} , *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017) for dissimilarity matrix, Hellinger transformation, db-pRDA and pRDA, *lmPerm* (Wheeler, 2016) for Perm-ANOVA, *ade4* (Dray et Dufour, 2007) for Fourth-Corner analysis and PCA and *RVAideMemoire* (Hervé, 2016) for permutational pairwise comparison tests.

3.5 Results

3.5.1 Summary of sampled mesofaunal communities among all sites

We collected 2,134 Collembola specimens accounting for 41 species that were dominated (> 5 %) by *Parisotoma ekmani*, *Folsomia nivalis*, *Parisotoma notabilis* Schäffer (1896) and *Hypogastrura pseudoarmata* (**Annexe A: Table A.5**). We measured traits on 404 specimens from 33 species (**Table A.7**) due to absence or poor quality female specimens (impeding measurement) in the 8 other species. For Oribatida, we identified 55 species within the 7,366 specimens, dominated by *Oppeia nova*, *Suctobelbella sp1*, *Scheloribates pallidulus* and *Ceratozetes mediocris* (**Annexe A: Table A.6**). We measured response traits of 1,413 specimens from 47 species (**Table A.8**) for same reasons as described for Collembola. Mean density was approximately 8,000 Collembola and 30,000 Oribatida m⁻² of soil in control plots.

3.5.2 Taxonomic responses of mesofaunal communities to biomass removal

For Collembola communities, both their density and biomass were 5-9 times greater in the control (uncut mature forests) compared to the full-tree and bladed treatments (**Figure 3.2: $p < 0.001$**). Full-tree treatment had one fifth to half the density compared to the tree-length and bladed treatments and roughly one fifth the biomass compared to the tree-length treatment (**Figure 3.2: $p < 0.001$**). Species α -diversity was more than double in the control compared to all harvested treatments ($p < 0.001$). The treatments explained 12 % (R^2) of the community composition and the control had a different composition compared to harvested treatments, which did not differ from one another (**Figure 3.3: $p < 0.001$**).

For Oribatida communities, both their density and biomass were 2-9 times greater and species α -diversity was double in the control treatment compared to all harvested treatments (**Figure 3.2: $p < 0.001$**). In this case, however, the tree-length and full-tree

treatments had roughly double the density and biomass than the bladed treatment but had similar α -diversities. The treatments explained 17 % (R^2) of the community composition, which was significantly different in the control treatment compared to all harvested treatments, while the tree-length and full-tree treatments also differed from the bladed treatment (**Figure 3.3**: $p < 0.001$).

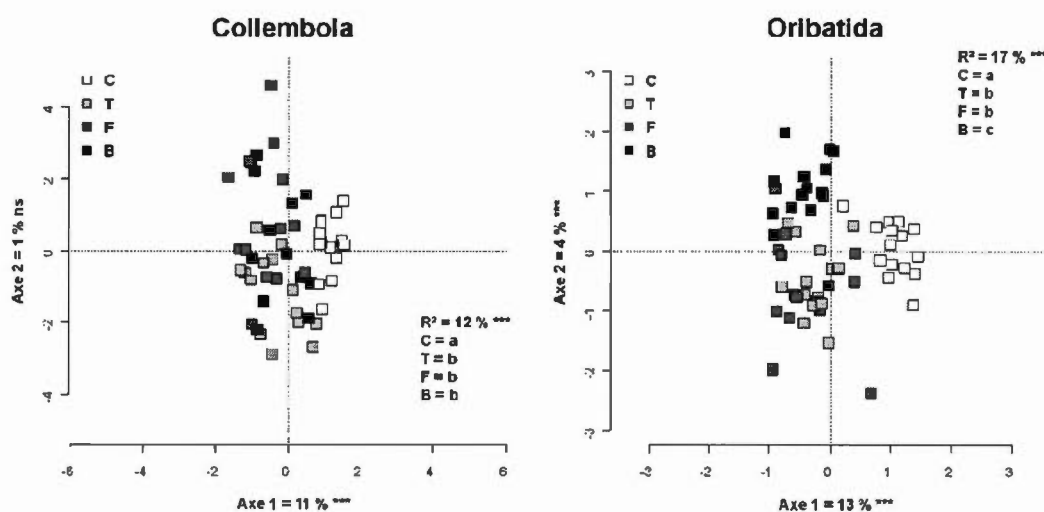


Figure 3.2 Ordination diagrams (db-pRDA) of the taxonomic composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 is the inertia of the taxonomic composition of communities explained by the treatments and significantly different compositions among treatments are indicated by different lowercase letters. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), *** $p < 0.001$.

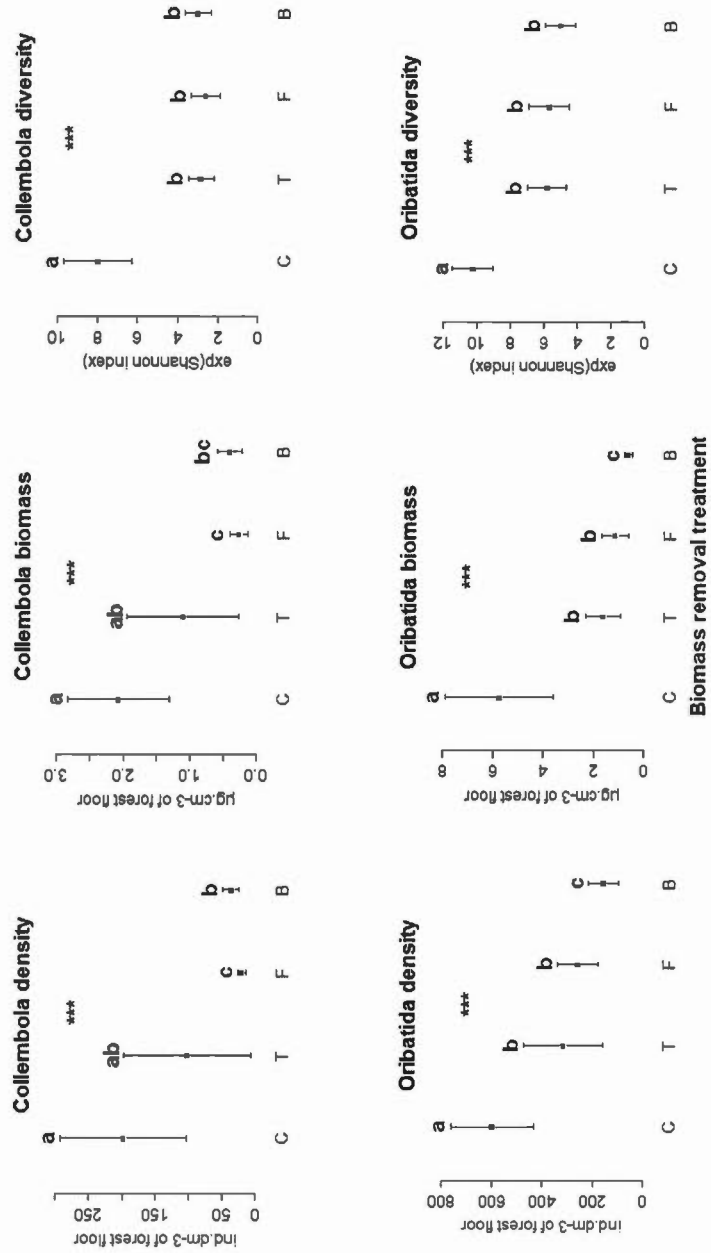


Figure 3.3 Comparison of mean ($\pm$ 95 % confidence intervals) density, biomass and species α -diversity of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. Significant differences from perm-ANOVA are indicated by different lowercase letters. *** $p < 0.001$.

3.5.3 Functional responses of mesofaunal communities to biomass removal

The functional structure of Collembola communities differed significantly along the biomass removal gradient according to their functional diversity (FD_{Rao}) which was higher in the control treatment compared to both the full-tree and bladed treatments (**Table 3.1**: $p < 0.01$). However, no significant difference was found in species functional trait composition between treatments (**Table 3.1**; **Figure 3.4**: $R^2 = 9\%$). The functional structure of Oribatida communities was also modified by harvesting with a significantly lower functional diversity in all the harvested treatments compared to the control treatment while the bladed treatment also had a lower diversity compared to the tree-length treatment (**Table 3.2**: $p < 0.001$). Species trait composition differed in all the harvested treatments compared to the control treatment (**Table 3.2**; **Figure 3.4**: $R^2 = 19\%$, $p < 0.001$). More precisely, mean body length of species was significantly higher in the control treatment than in all harvested treatments as well as in the tree-length treatment compared to bladed treatment ($p < 0.001$). The mean relative sensillus length, claw number and cuticle sclerotization of species, as well as the proportion of sexually reproducing species, were also significantly higher in communities from the control treatment compared to all of the harvested treatments ($p < 0.01-0.001$). The species mouthpart structure was significantly lower (*i.e.*, less compacted; *cf.* **Table 2.2**) in communities from bladed plots compared to those of all other treatments ($p < 0.05$). Body shape ratio was also significantly higher in the communities from full-tree treatment plots compared to those found in control plots ($p < 0.05$). In terms of microhabitat preference, the control treatment had communities with a proportion of epiedaphic species significantly higher in the communities of all the harvested treatments, which were dominated by euedaphic species, most notably in the bladed treatment ($p < 0.001$). Finally, species dispersal ability was significantly higher in the control treatment communities compared to those of all harvested treatments as well as in the tree-length treatment communities compared to those of the bladed treatment ($p < 0.001$).

Table 3.1 Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of species response traits and functional diversity (FD_{Rao}) of moss and soil Collembola communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. Significant differences among treatments (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.

Functional traits ¹	Biomass removal treatment ²				$p^{\dagger}$
	Control	Tree-length	Full-tree	Bladed	
Body length	0.82 (0.02)	0.87 (0.04)	0.87 (0.03)	0.86 (0.05)	ns
Body shape ratio	3.75 (0.05)	3.98 (0.07)	3.85 (0.10)	3.95 (0.10)	ns
Relative furcula length	0.27 (0.01)	0.28 (0.01)	0.27 (0.02)	0.25 (0.03)	ns
Relative antennae length	1.37 (0.03)	1.36 (0.06)	1.29 (0.06)	1.34 (0.09)	ns
Relative leg length	0.32 (0.01)	0.30 (0.01)	0.30 (0.01)	0.30 (0.01)	ns
Ocelli number	1.81 (0.08)	1.52 (0.22)	1.67 (0.31)	1.65 (0.23)	ns
Body pigmentation level	0.27 (0.02)	0.21 (0.04)	0.24 (0.05)	0.27 (0.05)	ns
Presence of bothriotricha	0.12 (0.02)	0.04 (0.03)	0.07 (0.05)	0.08 (0.04)	ns
Presence of scales	0.08 (0.02)	0.03 (0.02)	0.04 (0.04)	0.05 (0.04)	ns
Presence of PAO	0.73 (0.03)	0.89 (0.05)	0.89 (0.05)	0.84 (0.05)	ns
Mouthpart structure	0.57 (0.01)	0.53 (0.01)	0.51 (0.02)	0.55 (0.03)	ns
Sexual reproduction strategy	0.38 (0.03)	0.25 (0.04)	0.37 (0.08)	0.38 (0.05)	ns
Euedaphic species	0.42 (0.03)	0.60 (0.06)	0.57 (0.08)	0.58 (0.06)	ns
Hemiedaphic species	0.43 (0.03)	0.32 (0.06)	0.36 (0.08)	0.29 (0.06)	ns
Epiadaphic species	0.15 (0.02)	0.08 (0.03)	0.07 (0.05)	0.13 (0.06)	ns
Dispersal ability	0.18 (0.02)	0.16 (0.04)	0.14 (0.05)	0.21 (0.06)	ns
Functional diversity (FD_{Rao})	1.73 (0.07) a	1.43 (0.17) ab	1.26 (0.07) b	1.43 (0.09) b	**

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), ** $p < 0.01$

¹ cf. Table 2.1 for the description of the response traits considered

² Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree = whole-tree harvesting (stem, top and branches of all merchantable and unmerchantable trees); Bladed = whole-tree harvesting with forest floor removal

Table 3.2 Community weighted mean values ($\pm$ standard error) of species response traits and functional diversity (FD_{Rao}) of moss and soil Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. Significant differences among treatments (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.

Functional traits ¹	Biomass harvesting treatment ²			<i>p</i> [†]
	Control	Tree-length	Full-tree	Bladed
Body length	0.42 (0.01) a	0.35 (0.01) b	0.33 (0.01) bc	0.31 (0.01) c
Body shape ratio	1.72 (0.01) b	1.75 (0.01) ab	1.78 (0.02) a	1.76 (0.02) ab
Relative sensillus length	0.17 (0.002) a	0.16 (0.002) b	0.16 (0.003) b	0.16 (0.003) b
Claw number	0.48 (0.02) a	0.34 (0.02) b	0.34 (0.03) b	0.30 (0.05) b
Relative claw length	0.047 (0.001)	0.048 (0.001)	0.048 (0.001)	0.048 (0.001)
Cuticle sclerotization	0.48 (0.02) a	0.36 (0.03) b	0.34 (0.03) b	0.31 (0.04) b
Pteromorphae	0.39 (0.02)	0.37 (0.03)	0.37 (0.03)	0.27 (0.04)
Mouthpart structure	0.64 (0.01) a	0.63 (0.02) a	0.61 (0.01) a	0.54 (0.03) b
Sexual reproduction strategy	0.54 (0.02) a	0.41 (0.04) b	0.39 (0.04) b	0.33 (0.05) b
Euedaphic species	0.38 (0.02) c	0.51 (0.04) bc	0.55 (0.04) b	0.66 (0.05) a
Hemiedaphic species	0.27 (0.01)	0.27 (0.03)	0.28 (0.03)	0.21 (0.03)
Epiadaphic species	0.35 (0.02) a	0.22 (0.03) b	0.17 (0.04) b	0.14 (0.06) b
Dispersal ability	0.61 (0.01) a	0.48 (0.04) b	0.45 (0.04) bc	0.34 (0.05) c
Functional diversity (FD_{Rao})	1.82 (0.02) a	1.64 (0.04) b	1.56 (0.03) bc	1.50 (0.04) c

[†] ns = not significant ($p > 0.05$), ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

¹ cf. Table 2.2 for the description of the response traits considered

² Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree = whole-tree harvesting (stem, top and branches of all merchantable and unmerchantable trees); Bladed = whole-tree harvesting with forest floor removal

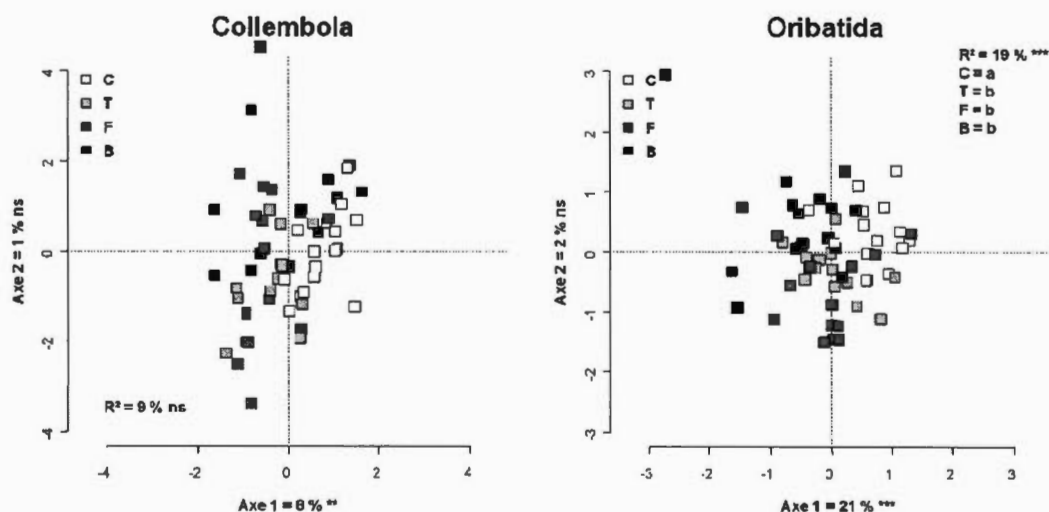


Figure 3.4 Ordination diagrams (db-pRDA) of the functional composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the biomass removal treatment across all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 is the inertia of the functional composition of communities explained by the treatments considered and significantly different compositions among treatments are indicated by different lowercase letters. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

3.5.4 Effects of the biomass removal treatments on soil environmental conditions

Across all sites, we found that the biomass removal gradient explained 57 % (R^2) of the changes in the soil environmental variables measured and we found that the control treatment had significantly different conditions compared to all harvested treatments, while the tree-length and full-tree treatments also differed significantly from the bladed treatment but were not significantly different from one another (**Figure 3.5**: $p < 0.001$; **Table 3.3**). Both soil moisture and organic horizon thickness were significantly higher in the control treatment compared to all harvested treatments as well as in the tree-length and full-tree treatments compared to bladed treatment (**Table 3.3**: $p < 0.05-0.001$). This last treatment had significantly higher soil pH and soil bulk density but had a much lower soil chemistry index, ground vegetation cover and diversity compared to other treatments ($p < 0.05-0.001$). The FWD volume was significantly more than double in the control treatment compared to all of the harvested treatments and higher in the tree-length treatment than in the bladed treatment ($p < 0.001$). Finally, both the CWD and total DWD volumes were clearly different across all treatments in decreasing strongly along the biomass removal gradient ($p < 0.001$).

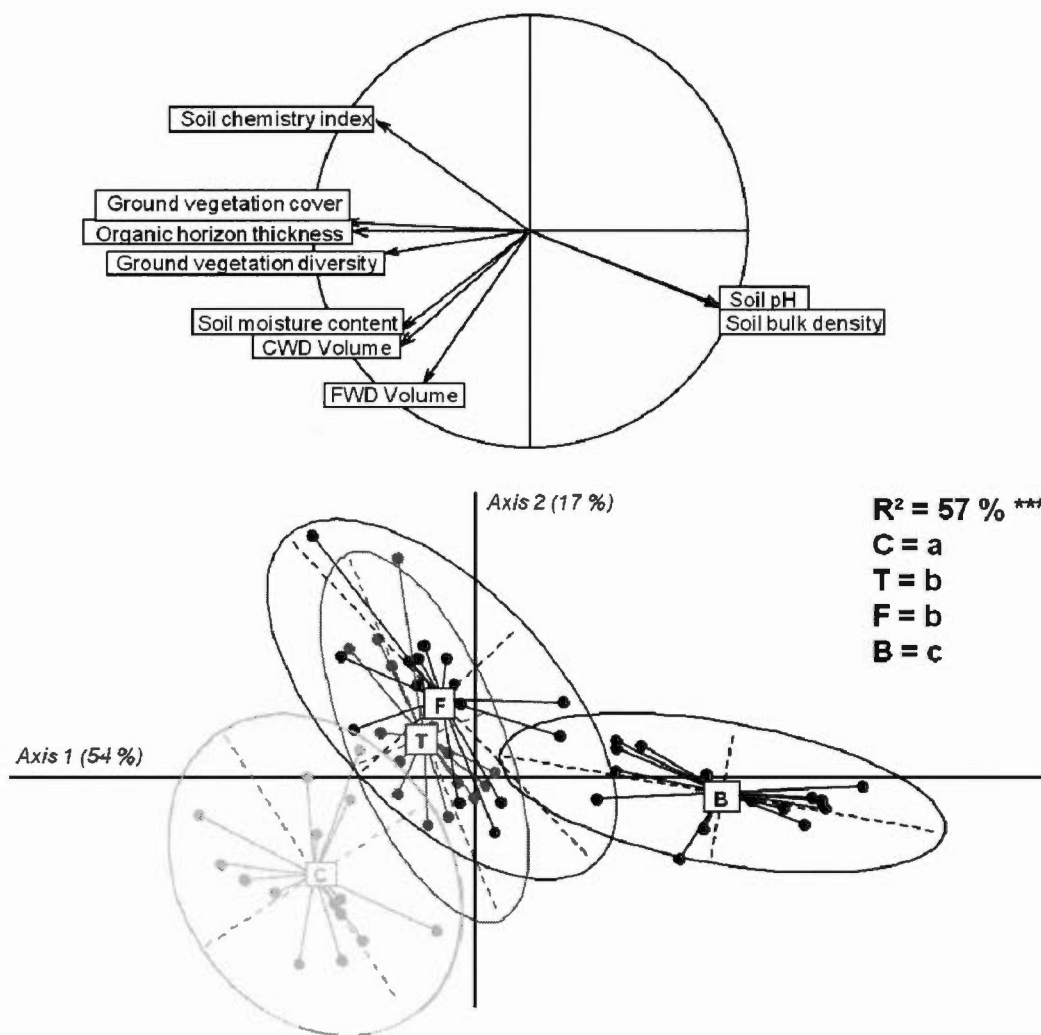


Figure 3.5 Principal component analysis (PCA) biplot of the soil environmental variables according to the biomass removal treatments across all *LTSP* experimental sites. Ellipses represent 95 % of the environmental inertia of the treatments and the percentage of inertia associated with each principal component is indicated in parentheses. R^2 is the total inertia explained by the treatments and significantly different environmental conditions among treatments are indicated by different lowercase letters, based on db-pRDA ($*** p < 0.001$). C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. The colour scale (from light grey to black) represents increasing intensity of disturbance including removal among treatments.

Table 3.3 Comparison of soil environmental variables (mean $\pm$ standard error) among biomass removal treatments in each *LTSP* experimental site and across all sites (general). Significant general differences (perm-ANOVA) are indicated by different lowercase letters.

Variable	Experimental site	Biomass removal treatment ¹				$p^{\dagger}$
		Control	Tree-length	Full-tree	Bladed	
Soil (soil and moss) pH (no unit)	Eddy3	3.63 (0.02)	3.70 (0.20)	3.41 (0.09)	4.29 (0.06)	
	Nimitz	3.93 (0.12)	3.91 (0.08)	4.03 (0.09)	4.61 (0.10)	
	Superior 1,3	3.89 (0.10)	3.72 (0.14)	3.80 (0.19)	4.77 (0.01)	***
	Superior 2	3.64 (0.08)	3.79 (0.17)	3.76 (0.13)	4.76 (0.02)	
	Wells	3.93 (0.04)	3.82 (0.11)	3.71 (0.18)	4.68 (0.05)	
	General¹	3.81 (0.05) b	3.79 (0.06) b	3.74 (0.08) b	4.62 (0.05) a	
Soil chemistry index (no unit)	Eddy3	1.15 (0.49)	0.07 (0.40)	0.94 (0.91)	-0.60 (0.06)	
	Nimitz	-0.01 (0.40)	-0.40 (0.13)	-0.42 (0.11)	-0.71 (0.17)	
	Superior 1,3	0.20 (0.21)	0.90 (0.64)	0.30 (0.22)	-1.42 (0.06)	*
	Superior 2	0.17 (0.23)	-0.14 (0.24)	-0.33 (0.39)	-1.38 (0.06)	
	Wells	-0.12 (0.38)	1.64 (0.74)	1.26 (0.28)	-1.13 (0.17)	
	General	0.28 (0.18) a	0.41 (0.27) a	0.35 (0.25) a	-1.04 (0.10) b	
Soil moisture content (% of the dry weight of soil and moss)	Eddy3	109.76 (38.47)	24.50 (2.08)	21.85 (9.78)	18.07 (4.15)	
	Nimitz	73.79 (18.13)	19.73 (2.61)	18.17 (0.63)	17.74 (2.92)	
	Superior 1,3	115.36 (7.68)	32.14 (6.21)	28.15 (2.38)	14.26 (0.98)	***
	Superior 2	93.18 (35.69)	25.54 (2.69)	22.26 (5.12)	13.49 (2.32)	
	Wells	47.71 (3.29)	18.67 (3.37)	22.56 (4.96)	13.06 (2.94)	
	General	87.96 (11.58) a	24.11 (1.90) b	22.60 (2.26) b	15.33 (1.22) c	
Soil bulk density (g cm ⁻³ of dry soil)	Eddy3	0.28 (0.05)	0.44 (0.09)	0.35 (0.10)	0.58 (0.08)	
	Nimitz	0.54 (0.08)	0.60 (0.02)	0.62 (0.03)	0.76 (0.02)	
	Superior 1,3	0.50 (0.10)	0.41 (0.04)	0.54 (0.06)	0.97 (0.05)	***
	Superior 2	0.39 (0.02)	0.58 (0.09)	0.57 (0.10)	0.99 (0.03)	
	Wells	0.48 (0.03)	0.37 (0.06)	0.34 (0.06)	0.79 (0.10)	
	General	0.44 (0.03) b	0.48 (0.03) b	0.48 (0.04) b	0.82 (0.05) a	

(Suite Table 3.3)

Organic horizon thickness (% of the top 10 cm of the soil profile)	Eddy3 Nimitz Superior 1,3 Superior 2 Wells General	60.00 (5.77) 45.00 (7.64) 66.67 (12.02) 73.33 (8.82) 50.00 (5.77) 59.00 (4.20) a	63.33 (8.82) 43.33 (3.33) 43.33 (7.26) 36.67 (8.82) 46.67 (4.41) 46.67 (3.54) b	63.33 (3.33) 46.67 (8.82) 50.00 (5.77) 36.67 (6.67) 38.33 (4.41) 47.00 (3.44) b	16.67 (3.33) 16.67 (6.67) 16.67 (3.33) 8.33 (1.67) 10.00 (5.00) 13.67 (1.92) c	
Ground vegetation cover (%)	Eddy3 Nimitz Superior 1,3 Superior 2 Wells General	96.67 (3.33) 100.00 (0.00) 100.00 (0.00) 100.00 (0.00) 100.00 (0.00) 99.33 (0.67) a	100.00 (0.00) 90.00 (5.77) 83.33 (3.33) 100.00 (0.00) 91.67 (8.33) 93.00 (2.48) a	100.00 (0.00) 63.33 (18.56) 83.33 (16.67) 100.00 (0.00) 93.33 (3.33) 88.00 (5.62) a	50.00 (17.32) 35.00 (16.07) 11.67 (1.67) 13.33 (6.67) 76.67 (3.33) 37.33 (7.73) b	
Ground vegetation diversity (exp ^{Shannon index}) (no unit)	Eddy3 Nimitz Superior 1,3 Superior 2 Wells General	3.21 (0.69) 4.00 (0.37) 4.15 (0.26) 3.70 (0.37) 4.41 (1.10) 3.89 (0.26) a	3.87 (0.46) 3.53 (0.34) 2.30 (0.02) 3.61 (0.20) 3.19 (0.32) 3.30 (0.19) a	3.38 (0.89) 4.10 (0.65) 3.89 (0.80) 4.00 (0.27) 3.32 (0.22) 3.74 (0.25) a	2.88 (0.03) 2.26 (0.81) 1.00 (0.00) 0.67 (0.33) 3.09 (0.19) 1.98 (0.30) b	
Fine woody debris volume (m ³ ha ⁻¹)	Eddy3 Nimitz Superior 1,3 Superior 2 Wells General	3.79 (0.59) 5.29 (0.81) 5.48 (0.31) 5.34 (0.27) 8.17 (0.95) 5.61 (0.45) a	2.47 (0.25) 2.34 (0.49) 3.22 (0.50) 3.29 (0.70) 2.15 (0.96) 2.70 (0.27) b	1.45 (0.31) 3.00 (0.22) 2.51 (0.29) 1.23 (0.39) 2.70 (0.22) 2.18 (0.22) bc	1.75 (0.31) 1.51 (0.23) 2.40 (0.27) 1.33 (0.29) 2.41 (0.13) 1.88 (0.15) c	
Coarse woody debris volume (m ³ ha ⁻¹)	Eddy3 Nimitz Superior 1,3 Superior 2 Wells General	40.55 (3.77) 76.33 (10.37) 53.39 (11.41) 70.27 (12.94) 48.01 (18.84) 57.71 (5.93) a	18.19 (4.58) 53.38 (5.92) 75.06 (13.35) 30.00 (3.59) 12.35 (6.18) 37.80 (6.86) b	15.93 (13.64) 37.15 (10.71) 19.45 (15.10) 2.47 (0.38) 14.10 (6.68) 17.82 (5.04) c	6.03 (6.03) 1.24 (1.70) 0.00 (0.00) 0.25 (0.25) 0.00 (0.00) 1.50 (1.20) d	

**

(Suite Table 3.3)

Total woody debris volume (m ³ ha ⁻¹)	Eddy3				
	Nimitz	Superior 1,3	Superior 2	Wells	General
	44.34 (3.42)	81.62 (11.17)	58.86 (11.70)	75.61 (13.13)	56.20 (18.42)
	20.66 (4.80)	55.72 (5.48)	78.28 (12.88)	33.29 (4.29)	14.51 (7.12)
	17.38 (13.88)	40.15 (10.85)	21.96 (15.33)	3.71 (0.48)	16.80 (6.51)
	7.79 (6.34)	2.75 (0.93)	2.40 (0.27)	1.58 (0.39)	2.41 (0.13)
					3.39 (1.24) d
					20.00 (5.17) c
					40.49 (6.92) b
					63.33 (5.96) a

† * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

! Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree = whole-tree harvesting (stem, top and branches of all merchantable and unmerchantable trees); Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

3.5.5 Associations of mesofaunal communities with environmental variables

Taxonomic differences in Collembola communities were significantly associated with soil conditions (**Figure 3.6**: adj. $R^2 = 7\%$, $p < 0.001$). Axis 1 (9 % of inertia, $p < 0.001$) was mostly driven by lower soil moisture and differences in FWD volume while the decrease in ground vegetation diversity drove axis 2 (3 % of inertia, $p < 0.05$). Similar results were found for Oribatida communities (**Figure 3.6**: adj. $R^2 = 6\%$, $p < 0.01$) but, in this case, only axis 1 was significant (9 % of inertia, $p < 0.001$), also driven mostly by lower soil moisture and differences in FWD volume.

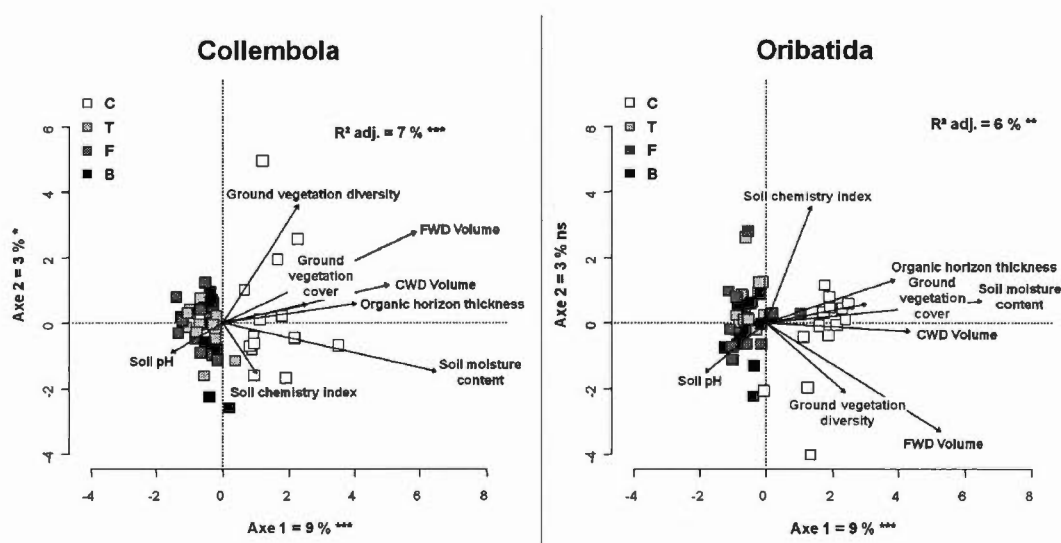


Figure 3.6 Ordination diagrams (pRDA) of the taxonomic composition of moss and soil Collembola and Oribatida communities in response to the environmental variables measured across all biomass removal treatments in all *LTSP* experimental sites. C = Control; T = Tree-length; F = Full-tree; B = Bladed. R^2 adj. is the adjusted inertia of the taxonomic composition explained by the environmental variables. The percentage of inertia and significance of each axis are indicated. ns = not significant ($p > 0.05$), * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Only the Oribatida communities exhibited a functionally significant response to the changes in the soil environmental conditions along the biomass removal gradient (**Table 3.4**: $p < 0.05$). Here, higher soil moisture favoured species with higher body length, claw number, cuticle sclerotization as well as fast-dispersing species contrary to euedaphic ones. Greater ground vegetation cover supported species with longer body lengths and more compacted mouthparts (higher mouthpart structure - *cf.* **Table 2.2**) as well as epiedaphic and fast-dispersing species. Thicker organic soil horizons and higher volumes of CWD also favoured species with longer body lengths and those with more compacted mouthparts, which were also favoured by a more diversified vegetation. Finally, higher FWD volumes supported species with longer body and sensillus lengths, claw number and cuticle sclerotization as well as those with more compacted mouthparts and lower body shape ratios.

Table 3.4 Synthesis of significant relationships ($p < 0.05$ after *fdr* correction) between functional traits of moss and soil Oribatida species and environmental variables measured across treatments in all *LTSP* experimental sites according to the Fourth-Corner analysis. Grey and white colored cells indicate positive and negative relationships respectively.

Functional traits ¹		Relationship(s) with environmental variables
Morphological traits	Body length	Forest floor moisture
		Ground vegetation cover
		Organic soil thickness
		Volume of coarse woody debris
	Relative sensillus length	Volume of fine woody debris
	Claw number	
	Cuticle sclerotization	Forest floor moisture
		Volume of fine woody debris
	Mouthpart structure	Volume of coarse woody debris
		Organic soil thickness
Ground vegetation cover		
Ground vegetation diversity		
Body shape ratio	Volume of fine woody debris	
Microhabitat preference / dispersal ability	Epiedaphic species	Ground vegetation cover
	High dispersal ability	Forest floor moisture
		Euedaphic species

¹ cf. Table 2.2 for the descriptions of the response traits considered

3.6 Discussion

Our study demonstrated that Oribatida, and to a lesser extent, Collembola communities remained modified 20 years after biomass harvesting compared to mature uncut jack pine stands, confirming our prediction regarding the absence of post-harvest recovery. Results showed clear modifications in the taxonomic

community structure of both taxa, but differences in the functional community structure, were apparent primarily for Oribatida. These persistent differences were more visible in the most intensive removal practice, whole-tree harvesting plus forest floor removal by blading (bladed treatment), partially confirming our second prediction that the intensity of disturbance mattered. However, differences in the intermediate treatments of the gradient were less evident. The incomplete recovery of mesofauna of both taxa, based on differences in community structure, was linked with persistent modifications of soil environmental conditions in harvested plots, and in particular after blading. These modifications included mostly a reduced organic cover by ground vegetation including mosses, moisture content and DWD.

3.6.1 Responses of soil mesofauna to persistent environmental modifications

This study was designed to explore the effects of various biomass removal treatments on soil mesofaunal communities. All these treatments were clear-cut harvested which led to a considerable similarity in their soil environmental variables, making it difficult to draw strong inferences from a direct analysis of mesofauna with these variables. Nevertheless, according to the statistical methods used in the taxonomic (pRDA) and functional (Fourth-Corner analysis) approaches, we have identified and explored the most strongly related soil environmental variables as potential explanatory factors of mesofaunal response to treatments.

The persistent differences for both taxa between the uncut mature forest and harvested treatments supported our first hypothesis and were most strongly associated with the reduced organic cover (forest floor) including ground vegetation, organic soil horizons and a lower soil moisture content. Harvested plots lacked the thick cover of feather mosses (mainly *Pleurozium schreberi*, up 10 cm deep in uncut plots) that were removed by post-harvest site preparation or subsequently die from full

sunlight exposure (*cf.* **Chapitre I**). Recovery of mosses after harvesting is known to be long (Åström *et al.*, 2005). This aboveground structure, together with other vegetation, provide a suitable microhabitat for soil mesofauna including a stable microclimate with adequate moisture (Petersen, 2002; Gergócs et Hufnagel, 2009) as well as food resources for many species, mostly epiedaphic (Lindo et Gonzalez, 2010; Bokhorst *et al.*, 2014). Moss cover enhances active dispersal of mesofauna (Lindo et Gonzalez, 2010) which is illustrated here for Oribatida. Loss of mesofaunal species could decrease litter decay by altering the complex detrital food webs including top-down (feeding on microbes) or bottom-up (availability as prey for predators such as predatory mites) interactions (Lindo *et al.*, 2012).

The reduced presence of DWD in harvested plots was also related to these persistent differences for both taxa since DWD represents essential microhabitats with heterogeneous spatial structure, stable microclimate and different food resources such as wood decaying fungi (Snider, 1996; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Stokland *et al.*, 2012). Our study demonstrated the potential longer-term benefits of DWD supply to mesofaunal communities. In particular, the presence of FWD was an important attribute possibly providing different and more accessible food resources such as fungi, from these small diameter debris pieces (Juutilainen *et al.*, 2014) and calcium required for the cuticle hardening of Oribatida species (*cf. infra* - Johnston et Crossley, 2003; Laiho et Prescott, 2004).

Other studies have also confirmed persistent changes related to intensive biomass removal that results in less DWD, sparse and poor ground vegetation cover, greater mineral soil exposure, and higher bulk density. These changes resulted in a modified microclimate, with lower moisture and nutrient content and higher pH (Olsson et Staaf, 1995; Jeglum *et al.*, 2003 - *cf.* **Chapitre I**).

3.6.2 Significant differences of soil mesofauna among biomass removal treatments

There were also notable differences in the responses of both taxa associated with the different intensities of harvest treatments, partially confirming our second hypothesis. The most persistent modifications of the structure of soil mesofaunal communities were associated with the bladed treatment and were more apparent in Oribatida communities. The lower density and biomass as well as different taxonomic composition of Oribatida communities 20 years after the bladed treatment compared to the tree-length and full-tree treatments was congruent with the 5-year post-treatment findings of Berch *et al.* (2007) in spruce forests of British Columbia. Such changes to this very intensive practice have also been observed in short-term studies (Battigelli *et al.*, 2004 - cf. **Chapitre I**) but our results extend this out 20 years post-treatment. The majority of taxonomic metrics of Oribatida communities (density, biomass, species diversity and composition) were similar between the tree-length and full-tree treatments and these treatments appear to be showing some recovery compared to the bladed treatment.

Functional composition of Oribatida communities did not differ among any of the biomass removal treatments but there was a greater functional homogenization with the bladed treatment compared to the tree-length treatment, while the full-tree treatment exhibited an intermediate response. This functional homogenization was largely due to the reduced proportion of epiedaphic species (large with highly sclerotized cuticle and three claws) and a higher survival of certain species, mainly euedaphic (small with less sclerotized cuticle and one claw) such as *Oppiella nova*, *Tectocephus velatus* (**Figure 0.2C**) and *Suctobelba spl.* These species share adapted morphological traits allowing them to live deeper in the soil thereby avoiding surficial disturbance to the forest floor (Maraun *et al.*, 2003; Battigelli *et al.*, 2004). They also reproduce generally by parthenogenesis, a more economic form of survival, ideally suited for disturbed and resource-poor environments (Domes *et al.*, 2007). These species are mostly involved in the recovery process of these communities after soil disturbance such as drought (Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006).

There was also a shift in mouthpart structure of communities in the bladed plots with a lower proportion of species with more compacted mouthparts *i.e.*, mostly micro-detritivorous, possibly associated with the reduced amount of decayed litter and fungal hyphae as food supply. Species with more elongated mouthparts, mostly scavengers and predators, were likely favoured due to resources available in mineral soil such as bacteria or nematodes as shown by Zaitsev *et al.* (2002) and Battigelli *et al.* (2004). Species with pteromorphae survive the drier conditions in harvested plots and notably after blading, since this morphological feature is associated with desiccation resistance (Krantz et Walter, 2009; Lindo *et al.*, 2012). Similar results observed in a short-term (2-year post-treatment) study (*cf.* **Chapitre II**).

Lastly, the lower overall active dispersal ability of Oribatida species was associated with lower ground vegetation cover including the absence of mosses in harvested plots likely due to less suitable conditions such as sufficient moisture (Borcard *et al.*, 1995; Lindo et Gonzalez, 2010). Higher active dispersal ability is assumed to having three short claws and a short sensillus such as *Trhypochthonius americanus* Ewing (1908), but also favored by a sexual reproduction (**Table A.8** - Domes *et al.*, 2007). This result was not observed two years after biomass harvesting (*cf.* **Chapitre II**) suggesting delayed effects that limit recolonization (Domes *et al.*, 2007). Although Oribatida are known to have very low dispersal rates (Åström et Bengtsson, 2011), the continued lack of suitable soil microhabitats after biomass removal therefore appears to limit their recovery.

Although Collembola communities also remained taxonomically modified by biomass harvesting after 20 years, their response relative to removal intensity was more complex than that of Oribatida communities. Firstly, we found the lowest density in the full-tree treatment (whole-tree harvesting) compared to tree-length (stem-only harvesting) and bladed treatments. Lower Collembola density in whole-tree harvesting compared to stem-only harvesting was also recorded by Bengtsson *et*

al. (1997) in Swedish Scot pine forests after 17 years. In contrast, Addison (2006) showed that blading resulted in lower density and species richness, as well as differing in composition compared to stem-only and whole-tree harvesting after 10 years in spruce forests of British Columbia. But in our case, the taxonomic and functional composition did not differ among removal treatments contrary to what was observed 2 years after the same treatments were applied at a similar site (*cf.* **Chapitres I and II**) suggesting some convergence of these communities towards recovery 20 years after biomass harvesting. It seems therefore plausible that a recovery phase could be ongoing in these communities, which was already suspected of having started in the short term but only longer-term studies will confirm that definitively.

This suggestion of recovery could be further supported in that Collembola communities had almost fully recovered functionally from biomass removal after 20 years even though their species trait diversity remained lower in full-tree and bladed compared to the control (uncut mature stands) due to a residual functional homogenization (lower variation in some traits (*cf.* **Chapitre II**)). This observed functional recovery, also observed by Malmström (2012b) 10 years after fire in Central Sweden forests, could be explained by the presence of several epiedaphic and fast-dispersing species such as *Orchesella imitari* in harvested plots, especially after intensive removal (**Tables A.5 and A.7**), due to their ability to survive in unstable, drier and low resource environments, and their ability to recolonize disturbed habitats (Lindberg et Bengtsson, 2005; Chahartaghi *et al.*, 2009). These species generally had large bodies, long legs and antennae, a low body shape ratio, high ocelli number, bothriotricha, strong mouthparts and sexual reproduction (**Table A.7**). Their substantial presence in the harvested plots counteracted therefore any change in these traits at the community level (CWM - **Table 3.1**), which would have been observed by the higher survival of euedaphic species, as for Oribatida. Similarly, the presence of scales and body pigmentation plus the furcula length did not change due to the

presence of other epiedaphic species, such as *Lepidocyrtus helenae* (**Figure 0.1A**; **Tables A.5** and **A.7**). Given the drier and more open conditions resulting from biomass harvesting and forest floor removal, this trait composition is consistent with the hypothesized respective functions of preventing water loss, protecting against UV light and escaping surface predators (**Table 3.1**; Salmon *et al.*, 2014;).

3.6.3 Divergent responses of Oribatida and Collembola communities to biomass harvesting

We found that Oribatida communities recovered more slowly taxonomically and functionally than Collembola communities suggesting that they were more sensitive to changes that resulted from the disturbance related to biomass removal. Collembola communities recovered faster due to specific features related largely to being r-strategists (short lifespan and high reproduction rate), as well as faster dispersal rates compared to Oribatida species with more K-strategy (Petersen, 2002; Gergócs *et al.*, 2009; Åström *et al.*, 2011). Our results therefore support the importance of investigating taxa with relatively similar ecological requirements but with clear differences in their life-history strategy and dispersal rates to assess forest soil disturbance. Other studies have also shown that Collembola communities recovered faster than Oribatida communities from forest soil disturbance due to management activities (Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006; Berch *et al.*, 2007). Our results support Berch *et al.* (2007) who suggested that the taxonomic recovery of Oribatida communities could take more than 20 years after forest harvesting and site preparation in spruce forests of British Columbia. However, Heneghan *et al.* (2004) demonstrated recovery 21 years after clear-cut in productive mixed deciduous forests, and Zaitsev *et al.* (2002) reported no differences in density and species richness when comparing 25 and 95 year-old German spruce stands.

3.6.4 Relevance of the functional trait-based approach

The use of species response traits of both taxa provided us a complementary approach to the taxonomic indicators by allowing us to highlight potential underlying ecological mechanisms driving their respective responses. While the taxonomic composition of Collembola communities indicated a lack of recovery, the composition of their species trait composition showed a functional recovery based on the lack of changes of considered traits along the biomass removal gradient suggesting a lower sensitivity to biomass harvesting compared to Oribatida communities. Functional trait analysis is increasingly being recognized as an important tool in soil ecology and forest management research (Malmström, 2012b; Pey *et al.*, 2014; Mori *et al.*, 2015a,b). Additional taxa of mesofauna (*e.g.*, predatory mites - Lindo *et al.*, 2012) and of macrofauna (*cf.* Bengtsson *et al.*, 1997) in a food web context could also be considered in future research at the five experimental sites here as well as the species traits involved in ecological processes such as faecal pellet production in soil microaggregation (Maaß *et al.*, 2015a).

3.6.5 Management implications

Mesofaunal communities are essential to soil ecological processes such as litter decay, nutrient cycling and physical microaggregation in association with microflora. Any extended long-term modification beyond what would be expected with stand development patterns could potentially affect these specific processes, as observed for the litter decay and nutrient cycling after blading compared to stem-only and whole-tree harvesting in black spruce dominated boreal forests (Symonds *et al.*, 2013). In our study, we found that 20 years is insufficient for a complete recovery of soil mesofaunal communities after any of the operational (stem-only and whole-tree harvesting practices) or more extreme and experimental forms (blading) of

management, although it appears recovery has been initiated. It does need to be recognized that 20 years is a relatively short time frame in the life cycle of these forests which can easily reach more than 100 years between two stand-replacing natural disturbance events such as wildfire (Burton *et al.*, 2003; Stocks *et al.*, 2003). This result should therefore not be surprising as these stands have only recently entered the crown closure phase of stand development (Chen et Popadiouk, 2002). At this stage, leaf area is maximal, tree crowns begin to rise resulting in high forest floor inputs of primarily needle litter. However, most of the environmental conditions that would result in complete mesofauna recovery (*i.e.*, rebuilding of the organic soil horizons, presence of both FWD and CWD, development of a continuous moss cover) occur at later stages of stand development (*e.g.*, early to late stages of self-thinning). It seems reasonable to expect that mesofaunal recovery would be linked to these stand development patterns and processes, many of which would not occur until 40–50 years following stand initiation (Chen et Popadiouk, 2002). It will be important to continue to monitor these long-term sites to determine at what stage the mature forest species composition is recovered. Determining when the appropriate environmental conditions for soil fauna are achieved would allow for a more precise estimate of ecological rotation (*i.e.*, recovery of a full suite of ecosystem services), as opposed to only determining timber extraction rotation (*i.e.*, culmination of mean annual increment).

We have also shown that blading is a more disruptive practice to Collembola and Oribatida communities than harvesting per se. The bladed treatment showed more significant effects, both taxonomically and functionally, on communities of these two taxa with less recovery than the other biomass removal treatments after 20 years. Results suggested that the tree-length and full-tree treatments did not differ from each other in their mesofaunal response (neither taxonomically nor functionally) in our study. These treatments differed only in terms of coarse (and total) woody debris (approximately $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ vs $20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ respectively), suggesting that this does not

represent the threshold of significantly more intense than stem-only harvesting. This result is particularly relevant for forest management issues because whole-tree harvesting is often characterized as too intense to maintain sustainability with stem-only harvesting being proposed as the alternative mesofaunal species response and that whole-tree harvesting is not (Dagg *et al.*, 2011; Thiffault *et al.*, 2011). Certainly operational clear-cut harvesting (either stem-only or whole-tree) and stand renewal activities, such as mechanical site preparation, create environmental conditions that differ from uncut mature forest and, in turn, modify mesofaunal communities. These modifications have persisted in both treatments through the early stages of stand development, but similar recoveries do appear to be occurring as the stands pass through the crown closure phase. Longer-term monitoring through the self-thinning phase (out to 60 years from stand initiation) will be required to confirm recovery is occurring and to determine if recovery patterns in these two biomass removal treatments continue to have similar trajectories. The dynamic monitoring of key environmental conditions that drive mesofaunal community change will be of particular interest: the development of organic soil horizons including humus, a build-up of FWD and CWD stocks and the development of a continuous moss cover. These environmental variables may prove to be good indicators of mesofaunal taxonomic and functional recovery and thus useful in evaluating sustainable forest management practices in the future without requiring time consuming and costly direct measurements of mesofauna, although additional validation is required. Further, sustainable forest management of Canadian boreal forests attempts to emulate natural disturbances such as fire (Burton *et al.*, 2003). It will, therefore, be important to compare our results from intensive biomass removal with the recovery of soil mesofaunal communities following stand-replacing fire as has been done in Sweden (Malmström *et al.*, 2012b). This comparative approach to examine ecosystem recovery patterns would be a good metric in the assessment of sustainable forest management under an ecosystem management approach.

CONCLUSION GÉNÉRALE

0.1 Résultats majeurs

À travers le présent travail de recherche, il fut démontré qu'au-delà des effets associés à la coupe totale *per se*, la récolte intensive de la biomasse ligneuse résiduelle au sein des peuplements de pin gris du Nord-est de l'Ontario engendre une altération manifeste à court et surtout à relativement long terme de la mésofaune du sol. Confirmant en majorité les hypothèses émises, les modifications observées au sein des communautés de collemboles et d'acariens oribates par rapport à la forêt non coupée impliquaient en effet une absence de rétablissement après 20 ans suite à la récolte intensive de biomasse ligneuse. Cela s'est en effet traduit par la persistance d'une altération de la structure taxonomique des communautés de ces deux taxa incluant une abondance, biomasse et diversité en espèces généralement plus faibles ainsi qu'une composition modifiée, mais aussi, et surtout par leur homogénéisation fonctionnelle incluant une diversité réduite et une composition modifiée des traits de réponse des espèces, notamment chez les acariens oribates. Cela fut en particulier le cas via la récolte très intensive de l'arbre entier (tronc, branches et cime) suivie du retrait de la souche et surtout de celui des couches organiques du sol par rapport aux pratiques de récolte du tronc seul et de celle, relativement moins intensive, de l'arbre entier. Ces observations répondirent bien aux changements des conditions environnementales du sol forestier mesurés simultanément le long du gradient de récolte de biomasse à court et à long terme. Ces derniers incluaient principalement une diminution graduelle de sa couverture organique via la présence réduite de la végétation herbacée incluant notamment l'absence d'une couche muscinale et le plus faible volume de débris ligneux engendrant ainsi une altération de son microclimat (plus chaud, sec et variable) et de sa chimie surtout via un appauvrissement nutritif.

Ces changements environnementaux observés ici en réponse au gradient de récolte considéré furent en effet plus visibles et persistants suite à ces pratiques très intensives et par rapport aux pratiques de récolte du tronc seul et de l'arbre entier, concordant ainsi globalement avec les études existantes (*cf.* **Introduction générale**). De surcroît, il ne fut pas mis en lumière ici de différences marquées dans la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés de collemboles et d'acariens oribates entre la récolte de l'arbre entier et celle du tronc seul. Ce résultat est important au regard des craintes énoncées concernant les conséquences sur le sol de cette pratique de récolte plus intensive vis-à-vis de celle du tronc seul (Bhatti *et al.*, 1998; Dagg *et al.*, 2011; Thiffault *et al.*, 2011). Ces deux pratiques furent en effet ici relativement similaires au niveau des variables environnementales considérées et notamment à long terme (*cf.* **Chapitres I et III**), excepté en termes de volume de débris ligneux respectivement présent au sol à court (84 vs 29 m³ ha⁻¹) et à long terme (40 vs 20 m³ ha⁻¹), comme cela était attendu *a priori* (*cf.* **Introduction générale**). Qu'ils soient fins ou grossiers, leur importance dans l'assemblage des communautés des deux taxa fut pourtant bien mise en évidence ici, surtout pour les acariens oribates et à long terme, soutenant ainsi les travaux connus s'y rapportant (Kuuluvainen et Laiho, 2004; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2008; Dechêne et Buddle, 2010; Malmström, 2012a; Stokland *et al.*, 2012; Juutilainen *et al.*, 2014). En effet, leur récolte s'avéra entraîner une baisse des microhabitats favorables présents à la surface du sol incluant probablement moins de ressources alimentaires disponibles et un microclimat altéré (*cf.* **Chapitres I et III**). Il y avait par exemple moins d'espèces d'acariens oribates ayant une sclérotisation cuticulaire forte et majoritairement micro-détritivores 20 ans après la récolte en raison de la plus faible présence de FWD généralement riches en hyphes fongiques et en calcium (*cf.* **Chapitre III**). Les conséquences de la récolte totale de l'arbre pourraient donc ne pas être encore toutes visibles même après 20 ans sur la mésofaune du sol (*cf.* Bengtsson *et al.*, 1997). Il semble ainsi impossible de pouvoir se positionner avec confiance ici sur une absence claire d'effets délétères de cette pratique vis-à-vis de la récolte du tronc seul, contrairement aux pratiques plus

intensives (retrait de la souche et des couches organiques du sol) et sur sa durabilité effective ne pourra être confirmée que par des études à plus long terme. Il est de surcroît risqué d'évoquer un seuil potentiel de récolte en volume de débris ligneux lié au gradient de récolte considéré ici et notamment à l'égard de cette pratique par rapport aux modifications de la mésofaune du sol. Cela fut néanmoins fait dans d'autres études basées sur l'utilisation de bio-indicateurs tels que les coléoptères et les araignées (Berch *et al.*, 2011; Work *et al.*, 2014) ou bien encore suivant les changements environnementaux du sol (Hazlett *et al.*, 2014). Enfin, le dessouchage sembla modifier clairement la mésofaune du sol à court terme, notamment les communautés d'acariens oribates, par rapport à la récolte du tronc seul et de l'arbre entier en raison de changements plus marqués des conditions environnementales édaphiques via l'exposition majeure des couches minérales (*cf.* **Chapitre I**). Cela appuierait ainsi le rôle manifeste de la souche comme microhabitat essentiel pour la mésofaune (*cf.* **Introduction générale**). Cependant, ces effets ne furent pas spécifiquement mesurés à long terme sur les sites *LTSP*. Évaluer la future dynamique du rétablissement mésofaunal et des changements environnementaux suite à cette pratique sur le site expérimental *Island Lake* sera donc nécessaire pour mieux jauger sa durabilité (Kaye *et al.*, 2008; Walmsley et Goldbold, 2010; Persson, 2012).

Ainsi, l'utilisation des dispositifs expérimentaux *Island Lake* et *LTSP* et celle conjointe des approches taxonomiques et fonctionnelles ont donc permis d'évaluer et d'appréhender plus clairement les mécanismes écologiques des réponses respectives des communautés de collemboles et d'acariens oribates à la récolte intensive de la biomasse ligneuse résiduelle à court et long terme dans les forêts étudiées. Cela impliquait surtout une homogénéisation biotique rapide et pérenne des communautés d'acariens oribates en raison de la survie majeure de quelques espèces euédaphiques et parthénogénétiques notamment grâce à leur migration en profondeur afin d'éviter les perturbations en surface. Ce phénomène fut notamment observé via l'approche fonctionnelle (diminution claire de la variation dans la composition communautaire

en traits des espèces le long du gradient de récolte - *cf.* **Chapitres II et III**) par rapport à celle taxonomique (pas de baisse significative de la variation dans la composition communautaire en espèces le long du gradient de récolte - *cf.* **Chapitres I**). Cela pourrait potentiellement impliquer un remplacement relativement important d'espèces distinctes, mais partageant les mêmes traits susmentionnés afin de survivre aux conditions environnementales engendrées par la récolte intense. Un processus similaire fut aussi mis en lumière par Mori *et al.* (2015a,b) chez les acariens oribates en réponse à la conversion d'une forêt naturelle mixte en plantation de mélèze au Japon. Cette homogénéisation fut cependant moins visible chez les communautés de collemboles notamment en raison d'une divergence taxonomique et fonctionnelle au cours de la présente étude, accréditant ainsi leur rétablissement plus rapide, dû à une stratégie de vie plus généralement de type "r" et à une capacité de dispersion active communément plus grande (*cf.* **Introduction générale**). Cependant, bien que le rétablissement des communautés de collemboles suite à la récolte intensive sembla plus rapide, montrant ainsi leur plus faible sensibilité à cette perturbation par rapport aux acariens oribates, il ne fut pas complet après 20 ans par rapport à la forêt mature non coupée, notamment taxonomiquement (*cf.* **Chapitre III**). Cela s'expliqua, comme pour les acariens oribates, par un manque persistant de microhabitats à la surface du sol incluant notamment un microclimat humide, frais et stable ainsi qu'une grande diversité de ressources alimentaires pour certaines espèces, ce qui empêcha, de surcroît, leur recolonisation effective par dispersion active, bien que cette dernière soit faible chez ces deux taxa dans l'absolu. Ceux-ci sont généralement fournis par une couverture végétale substantielle incluant des mousses, des débris ligneux et un sol organique relativement épais et riche en nutriments dont la reconstitution peut être assez longue au cours du développement des peuplements forestiers suite à une récolte intensive (*cf.* **Introduction générale**). L'étude actuelle donne ainsi de nouvelles perspectives aux travaux existants sur les effets de la récolte intense des débris ligneux sur la mésofaune du sol des forêts boréales canadiennes (Bird et Chatarpaul, 1986; Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006) et scandinaves (Bengtsson *et*

al., 1997; Kataja-aho *et al.*, 2016) tout en appuyant la pertinence de sa considération pour la bio-indication. En effet, jamais les communautés de collemboles et d'acariens oribates n'avaient été considérées conjointement et au niveau de l'espèce via leurs structures taxonomiques et surtout fonctionnelles sur 20 ans après cette perturbation.

La présente étude fournit en effet de nouveaux éléments à la littérature existante sur l'écologie des communautés de ces deux taxa incluant l'importance du filtrage environnemental dans leur assemblage à l'échelle locale (Maaß *et al.*, 2015b; Mori *et al.*, 2015a,b; Widenfalk *et al.*, 2016). L'approche par trait fut particulièrement informative confirmant l'intérêt grandissant de son utilisation en complément de la taxonomie en écologie du sol (Malmström, 2012b; Pey *et al.*, 2014; Widenfalk *et al.*, 2015) ainsi que son importance dans les études de conservation de biodiversité (Feld *et al.*, 2009). Elle appuie ainsi la pertinence d'évaluer les préférences d'alimentation des espèces via la structure morphologique des pièces buccales, notamment chez les acariens oribates avec leurs chélicères, car cela sembla dévoiler ici un changement dans la disponibilité des ressources alimentaires, soit une détection du filtrage biotique dans une certaine mesure. Elle confirme surtout que les changements dans la préférence de microhabitat des espèces (déterminée par des traits morphologiques spécifiques pour les deux taxa) à l'échelle de la communauté permettent de mieux comprendre les mécanismes des modifications d'assemblage de cette dernière, associées principalement au filtrage abiotique résultant de la récolte intensive ici. Ceci vient appuyer la littérature existante à ce propos (Maraun et Scheu, 2000; Malmström, 2012b; Martins da Silva *et al.*, 2012). De la même manière, la mesure de la capacité morphologique de dispersion active des espèces des deux taxa via une approche similaire a fourni des informations utiles et surtout novatrices dans la compréhension de leur dynamique de rétablissement respective incluant la recolonisation et donc aider à évaluer de façon très relative le filtrage de dispersion. Enfin, associés à ces deux traits écologiques, le mode de reproduction des espèces de collemboles et d'acariens oribates ainsi que leur stratégie (traits) d'histoire de vie

respective (supposément plus de type "r" et de type "K") ont permis de mieux affiner l'appréhension du processus de rétablissement et de succession secondaire des communautés (cf. Debouzie *et al.*, 2002). En effet, les communautés de collemboles semblèrent se rétablir plus vite via leurs espèces euédaphiques et parthénogénétiques (e.g., *Isotomiella minor*), mais aussi via la survie et recolonisation par dispersion des parcelles intensivement récoltées par des espèces épiédaphiques et à reproduction sexuée (e.g., *Orchesella imitari*) incluant certaines espèces pionnières (*Boulettiella hortensis* - Petersen, 2002; Hågvar, 2010; Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Malmström, 2012b). Bien que cela ne fut pas aussi rapide, les communautés d'acariens oribates ont néanmoins également démarré ce processus, impliquant plus leurs espèces euédaphiques et parthénogénétiques (e.g., *Tectocepheus velatus*, *Oppeiella nova*), normalement capables de disperser dans le sol suite à leur survie et donc recoloniser, dans une certaine mesure, ces parcelles (Ojala et Huhta, 2001; Hågvar, 2010; Lehmitz *et al.*, 2012). La dispersion des communautés d'acariens oribates sembla cependant rester limitée en surface comme attendu (Lindberg et Bengtsson, 2005, 2006; Åström et Bengtsson, 2011). Enfin et par ailleurs, l'espèce *Choreutinuella americana* (Palacios-Vargas *et al.*, 2010) fut ici trouvée pour la première fois au Canada, renforçant ainsi la contribution de la présente thèse dans la connaissance des communautés de mésofaune du sol des forêts boréales canadiennes.

D'autre part, l'importance de la présence des mousses dans l'assemblage taxonomique et fonctionnel des communautés de collemboles et d'acariens oribates du sol des forêts boréales canadiennes considérées ici fut clairement montrée notamment via les nombreuses et abondantes espèces, surtout épiédaphiques, y étant inféodées appuyant ainsi la littérature existante (Lindo et Gonzalez, 2010; Bokhorst *et al.*, 2012; Lindo *et al.*, 2012). La présente étude renforce en effet le fait que cette bryosphère est bien un microhabitat favorable et indispensable pour ces deux taxa de par les conditions qu'elle semble fournir au niveau du microclimat, en tamponnant ses variations dans le sol sous-jacent (surtout en été), mais aussi trophique via les

ressources associées et en facilitant enfin, semblerait-il, la dispersion active de nombreuses espèces. L'emploi de méthodes de récolte limitant au maximum possible la perturbation de cette structure écologique dans les peuplements forestiers au cours de leur exploitation, telles que les coupes partielles (*cf.* Fenton *et al.*, 2003), pourrait ainsi permettre de conserver son rôle bénéfique dans des zones non coupées tout en accélérant très possiblement le rétablissement de la mésofaune dans celles coupées.

De plus, il s'avéra que le climat estival et l'intensification de la récolte de biomasse engendrèrent ensemble un microclimat édaphique plus chaud, sec et fluctuant à court terme (*cf.* **Chapitres I et II**) modifiant les communautés des deux taxa notamment d'un point de vue fonctionnel via la plus faible présence d'espèces majoritairement épiédaphiques. Néanmoins, il fut observé que les espèces y ayant survécu ont, en général, conservé des traits morphologiques associés à la résistance à la dessiccation (grande taille et pigmentation importante du corps chez les collemboles; présence de ptéromorphes et sclérotisation cuticulaire élevée chez les acariens oribates) comme cela fut également visible à long terme (*cf.* **Chapitre III**). Il serait donc primordial de mettre plus d'emphasis sur ce constat dans l'évaluation des effets de cette pratique au regard des changements climatiques prévus dans la présente région d'étude par les scénarios existants incluant une augmentation des températures (Price *et al.*, 2013).

Enfin, cette modification taxonomique, mais surtout fonctionnelle de la mésofaune du sol à relativement long terme suite à la récolte intensive de biomasse ligneuse pourrait potentiellement altérer le fonctionnement des forêts étudiées ici. En effet, elle possède des rôles essentiels au sein des processus écologiques du sol des forêts boréales tels que la décomposition de la litière, le recyclage des nutriments et sa microagrégation en association avec la microflore tout en étant une ressource majeure de ses réseaux trophiques en tant que proie (*cf.* **Introduction générale**). Sa biomasse réduite par la récolte intensive pourrait notamment avoir des effets visibles dans ce dernier cas (*cf.* Taylor *et al.*, 2010). Comme la gestion durable de ces forêts implique de maintenir

leur fonctionnement, nécessaire aux rôles majeurs qu'elles ont tout comme à leur productivité à travers leur structure incluant notamment leur biodiversité (Berch *et al.*, 2011; Brandt *et al.*, 2013), les résultats présents apportent donc des informations qui devraient être considérées pour aider au mieux son implantation au Canada (Abbas *et al.*, 2011; McBride *et al.*, 2011; Stupak *et al.*, 2011).

0.2 Limites et critiques

Bien que le présent travail de recherche apporte de nouvelles informations pertinentes pour aider la gestion durable de la biomasse ligneuse résiduelle en forêt boréale au Canada, il n'échappe malheureusement pas à un cortège assumé de limites et de critiques précises dans sa réalisation tant méthodologique que réflexive.

Ainsi, il faut premièrement assumer le fait que le manque de données des communautés d'acariens oribates associées à l'échantillonnage de mai 2014 dans l'étude à court terme et à l'échelle locale (*cf.* **Chapitres I et II**) a limité, dans une certaine mesure, la capacité de valider certaines hypothèses avec une plus grande certitude. En effet, cela engendra une évaluation moins exhaustive des effets des différentes pratiques de récolte considérées sur ces communautés suivant deux années d'échantillonnage sur le site expérimental *Island Lake* ainsi que dans la comparaison de leur dynamique de réponse à court terme par rapport à celles des collemboles.

Ensuite, l'échantillonnage de la mésofaune du sol à court terme (*cf.* **Chapitres I et II**) fut réalisé à deux saisons différentes en 2013 (fin du printemps et milieu de l'été) ainsi que sur deux années consécutives avec un échantillonnage en mai 2014 (début du printemps) afin d'intégrer au mieux de la dynamique temporelle existante chez les communautés de ces deux taxa (*cf.* **Introduction générale**). Il fut également doublé en 2014 afin d'essayer de réduire au possible la variabilité spatiale présente dans leur assemblage. Cependant, en comparaison d'autres études (*e.g.*, Battigelli *et al.*, 2004),

il fut globalement assez faible ($n = 5$ échantillons par traitement et par date d'échantillonnage), ce qui limita, dans une certaine mesure, la puissance des analyses statistiques des données et donc potentiellement restreint la précision de l'évaluation de la réponse taxonomique et fonctionnelle des deux taxa au gradient de récolte. Certains phénomènes observés ici pourraient en effet aussi provenir d'une variabilité spatiale et temporelle relativement forte résultant d'un effort d'échantillonnage probablement trop limité incluant l'absence de la collecte de certaines espèces rares (e.g., *C. americana*, *Camisia* sp. 1 von Heyden, 1826), pourtant primordial dans les études sur la conservation de la biodiversité, notamment dans une optique de gestion forestière durable comme ici. L'apparente faiblesse de cet échantillonnage se justifie néanmoins par le fait qu'en 2013, ce dernier fut aussi réalisé dans les parcelles d'autres traitements expérimentaux incluant l'épandage des cendres issues de la combustion des débris ligneux récoltés ainsi que le passage d'un feu (cf. *infra*). Enfin, l'emploi des extracteurs de Tullgren ne fut peut-être pas le plus pertinent ici compte tenu de sa plus faible efficacité d'extraction de la mésofaune du sol par rapport à d'autres méthodes telles que les extracteurs de Macfadyen (Krantz et Walter, 2009).

D'autre part, il faut rappeler qu'au sein de nos parcelles expérimentales que ce soit à court et à long terme, la mésofaune a seulement été collectée à partir d'échantillons de sol et de mousses (cf. **Chapitres I, II et III**). Cependant, un échantillonnage intégrant aussi le bois mort au sol aurait permis de caractériser beaucoup plus exhaustivement les communautés mésofaunales présentes dans les forêts étudiées tout en confirmant directement son importance en tant que microhabitat spécifique pour certaines espèces telles que l'acararien oribate *Phthiracarus longulus* Kock, 1941 (Setälä et Marshall, 1994; Dechêne et Buddle, 2010). Il en aurait probablement résulté une meilleure compréhension des effets de sa récolte. Ainsi, une collecte effectuée directement sur les souches aurait pu valider ce rôle de microhabitat spécifique pour les collembolles (Setälä et Marshall, 1994; Malmström, 2012a) et le révéler clairement pour les acariens oribates. Enfin, l'importance des stades de

décomposition de ce bois mort sur la structure et dynamique mésofaunale aurait pu être testée via les changements associés (*e.g.*, microclimat, nourriture disponible - *cf.* Vanderwel *et al.* (2006), Siira-Pietikäinen *et al.* (2008), Stokland *et al.* (2012) et Smenderovac (2014).

Par ailleurs, il est nécessaire d'avouer que l'échantillonnage des variables environnementales à court (*cf.* **Chapitres I et II**) et à long terme (*cf.* **Chapitre III**) présente de nombreuses limitations dans sa qualité bien qu'il ait permis de comprendre avec plus de précision les réponses respectives des deux taxa au sein des parcelles expérimentales des différentes pratiques de récolte considérées. Le microclimat du sol forestier (température, humidité) serait un bon exemple de par son importance en tant que facteur structurant les communautés mésofaunales selon la littérature existante (*cf.* **Introduction générale**) et qui fut aussi démontrée ici. En effet, bien que sa mesure fut faite tout au long de la saison de végétation dans quelques parcelles des pratiques étudiées du site expérimental *Island Lake* (*cf.* **Chapitre I**), les données associées ne furent pas utilisables directement avec celles de mésofaune au cours des analyses statistiques, mais indirectement pour affiner l'interprétation de ses réponses. De plus, sur les sites expérimentaux *LTSP* (*cf.* **Chapitre III**), seule l'humidité du sol forestier fut mesurée et uniquement au moment de l'échantillonnage de la mésofaune, restreignant conséquemment l'appréciation de sa dynamique annuelle et dont l'acquisition aurait été beaucoup plus pertinente à l'instar de la température. Par ailleurs, il faut rappeler qu'un gradient thermique croissant et latitudinal existe au sein de ces sites (Hazlett *et al.*, 2014). Bien que l'objectif fut d'avoir, en les considérant à l'échelle régionale, une vision globale des effets des différentes pratiques de récolte 20 ans après, une analyse intrasite aurait peut-être apporté des précisions sur certains effets pouvant moduler la réponse mésofaunale observée (*e.g.*, effet additif de la récolte intensive et d'une température moyenne plus haute comme au site de Wells).

En ce qui concerne l'approche fonctionnelle utilisée dans le cadre de ce projet, il fut cependant impossible de discriminer précisément les causes de l'absence quasi générale de variations des CWM de certains traits morphologiques le long du gradient que ce soit à court ou à plus long terme (*cf.* **Chapitres II et III**). Ce fut le cas de la présence d'écailles chez les collemboles ainsi que de la sclérotisation cuticulaire relativement élevée et de la présence de ptéromorphes chez les acariens oribates, étant donné le fait qu'ils sont théoriquement associés à leur défense face aux prédateurs, mais aussi à leur résistance à la dessiccation. Il en fut de même pour les traits uniquement associés à la défense face aux prédateurs tels que la furcula relativement longue chez les collemboles, ayant pu en effet répondre au maintien potentiel d'une pression de prédation constante le long du gradient. En l'occurrence, cela fait ici écho à une trop faible considération des interactions trophiques, donc du filtre biotique, pour tenter d'appréhender plus précisément les mécanismes écologiques des réponses des deux taxa malgré les données existantes (*e.g.*, abondances des prédateurs présents sur le site expérimental *Island Lake* (*cf.* Venier *et al.*, 2017) tels que les araignées du genre *Pardosa* (Work *et al.*, 2013); ressources alimentaires disponibles telles que les communautés fongiques du sol (*cf.* Smenderovac, 2014)). L'utilisation de la structure morphologique des pièces buccales parut néanmoins être relativement efficace pour expliquer celle des acariens oribates avec leurs chélicères. Enfin, aucune correction phylogénétique des communautés échantillonnées des deux taxa ne fut appliquée aux approches taxonomique et fonctionnelle utilisées ici. Cela aurait pu améliorer significativement la compréhension des règles d'assemblage des communautés biotiques suite à la présente perturbation étudiée via l'intégration de toute sélection évolutive pouvant potentiellement entraîner des réponses plus similaires des espèces suivant leur proximité phylogénétique au cours de l'analyse des données (Pavoine *et al.*, 2011; Cadotte *et al.*, 2013; de Bello *et al.*, 2015; Malcicka *et al.*, 2017).

Enfin, au sein du gradient de récolte de biomasse considéré ici pour évaluer la réponse des communautés de collemboles et d'acariens oribates, le peuplement

mature de pin gris (51 ans) adjacent sur le site expérimental *Island Lake* (*cf.* **Chapitres I et II**) et ceux adjacents aux sites expérimentaux *LTSP* (entre 77 et 102 ans - *cf.* **Chapitre III**) furent utilisés comme référence. Bien que cela fut justifié notamment pour mesurer les effets de la coupe totale *per se* dans ce type de forêts boréales au Canada, ce choix présente cependant une relative subjectivité dans le contexte d'une évaluation de la durabilité des différentes pratiques de récolte intensive de biomasse ligneuse résiduelle. En effet, l'étude de la dynamique de rétablissement (ou convergence) des communautés des deux taxa au cours du développement des peuplements plantés suite à cette récolte intensive par rapport aux peuplements matures n'est assurément pas l'approche la plus pertinente dans un contexte de durabilité. Il aurait mieux fallu pour cela considérer une perturbation naturelle comme le feu. Cette idée provient du paradigme de plus en plus accepté que la gestion des forêts boréales au Canada doit inclure l'émulation au possible de ces perturbations naturelles et que sa durabilité ne peut donc être jugée qu'au regard de ces dernières (Burton *et al.*, 2003; Gauthier *et al.*, 2008; Venier *et al.*, 2017). En sachant que la résilience de la mésofaune du sol suite à un feu peu intense est assez rapide quand l'inverse parait l'entraver sur plus de 10 ans (Huebner *et al.*, 2012; Malmström, *et al.*, 2009, 2012b), comme pour la macrofaune (Buddle *et al.*, 2006), il faudrait donc l'étudier suite au feu d'une forêt de pin gris dans la présente région.

0.3 Perspectives de recherche

Il fut ici montré que 20 ans après une récolte intensive de la biomasse ligneuse dans des peuplements de pin gris du Nord-est de l'Ontario, la mésofaune du sol via les communautés de collemboles et d'acariens oribates ne s'était toujours pas totalement rétablie que ce soit taxonomiquement ou fonctionnellement (*cf.* **Chapitre III**). Il serait donc pertinent de continuer à suivre la dynamique du rétablissement de ces communautés à plus long terme au cours du développement des peuplements en

croissance, présents sur ces sites expérimentaux, avec les deux approches utilisées ici afin de voir si et surtout quand ce dernier aura clairement lieu. De surcroît, il semblerait important d'évaluer cette réponse mésofaunale à la récolte intensive de la biomasse ligneuse résiduelle dans d'autres types de forêts boréales gérées que celles considérées ici ou celles de l'Ouest canadien (Battigelli *et al.*, 2004; Addison, 2006).

Dans cette même volonté d'étude à plus long terme, il fut précédemment expliqué, que le climat estival et la récolte intensive de la biomasse ligneuse semblaient engendrer de concert une altération plus grande de la mésofaune du sol de par un microclimat du sol plus chaud, sec et variable (*cf.* **Chapitres I et II**). Il serait donc important de pouvoir intégrer au possible les changements climatiques prévus dans la région d'étude suivant les scénarios considérés (Price *et al.*, 2013) par de nouvelles expérimentations manipulant le microclimat du sol forestier via des câbles de chauffage du sol ou des chambres de réchauffement (Makkonen *et al.*, 2012; Lindo *et al.*, 2012). Ceci permettrait d'évaluer si cette récolte intensive pourrait avoir des conséquences significativement exacerbées dans l'optique d'un climat plus chaud dans ces forêts au cours des prochaines décennies, ralentissant ainsi potentiellement le rétablissement de la mésofaune ce qui limiterait la durabilité de telles pratiques.

D'autre part, il faut savoir que certaines mesures compensatoires sont déjà envisagées face aux répercussions de la récolte intensive de biomasse notamment sur la chimie du sol (acidification, perte nutritive et notamment le calcium - Thiffault *et al.*, 2011; Clarke, 2012; Kwiaton *et al.*, 2014) incluant l'épandage des cendres issues de la combustion des débris récoltés (Demeyer *et al.*, 2001; Arvidsson et Lundkvist, 2003; Brunner *et al.*, 2004). Il serait donc impérieux, mais facile, de pouvoir tester les effets de cette mesure sur les communautés mésofaunales comme cela a déjà été fait en Scandinavie (Liiri *et al.*, 2002), mais pas au Canada à ce jour. En effet, un gradient d'application de cendres de différentes concentrations en calcium a été mis en place sur le site expérimental *Island Lake* via des parcelles spécifiques où l'arbre entier fut

récolté (Kwiaton *et al.*, 2014). La mésofaune du sol fut échantillonnée en 2013 sur toutes ces parcelles bien que le traitement des données reste à ce jour incomplet. Cela pourra donc être fait rapidement ici tant taxonomiquement que fonctionnellement. Pareillement, la mésofaune fut aussi collectée dans une forêt de pin gris ayant subi un feu en 2009, proche du site *Island Lake*. Les données, une fois traitées, permettront une pertinente mise en perspective au regard des perturbations naturelles (*cf. supra*).

En comparaison de l'approche taxonomique utilisée ici, le choix de méthodes de pointe en écologie du sol telles que le barcoding d'ADN des organismes pourrait aussi permettre d'évaluer de façon potentiellement plus rapide, facile et précise les réponses des communautés de collemboles et d'acariens oribates à la récolte intensive de biomasse suivant leur structure taxonomique. En effet, cette approche a déjà permis d'identifier génétiquement les différentes espèces présentes, tout en déterminant leur abondance relative, au sein des communautés de ces deux taxa au Canada (Young *et al.*, 2012; Porco *et al.*, 2014). Elle a été utilisée par Jesse Hoage (Laurentian University), avec ma collaboration, sur le site expérimental *Island Lake* en 2014 notamment. Les résultats en résultant (non publiés) pourront ensuite être comparés à ceux présentés ici afin de vérifier leur concordance.

En ce qui concerne l'approche fonctionnelle utilisée dans le cadre de ce projet, un certain nombre de limites furent identifiées. Bien que l'utilisation des traits de réponse ici fut réalisée de la façon la plus rigoureuse possible (*cf. Introduction générale*) incluant l'emploi systématique des méthodes de mesures standardisées selon la littérature connue (*cf. Moretti et al.*, 2017), l'évaluation des effets associés au filtrage biotique avec les interactions interspécifiques fut très limitée. Cela pourrait cependant être corrigé via l'utilisation de traits fonctionnels spécifiques des deux taxa étudiés ici ainsi que de leurs prédateurs (*e.g.*, taille du corps, sclérotisation cuticulaire, morphologie de leurs pièces buccales, présence d'organes de répulsion chimique, ptychoïdie - *cf. Introduction générale*) afin de modéliser leurs interactions au sein

des réseaux trophiques existants dans les sols forestiers comme cela fut clairement démontré par Brousseau *et al.* (2018b) en forêt tempérée au Québec. Cela permet d'introduire ici l'intérêt des approches multi-taxa et notamment multi-trophiques considérant les traits fonctionnels de réponse (*e.g.*, préférences écologiques) et d'effets (*e.g.*, préférences d'alimentation) de différents organismes d'un réseau trophique (Aubin *et al.*, 2013; Moretti *et al.*, 2013) dans l'évaluation des effets d'une perturbation sur ce dernier ainsi que sur le fonctionnement des écosystèmes via les processus écologiques associés. Ainsi, ces approches seraient une nouvelle perspective pertinente à cette thèse de par l'intégration, au-delà des espèces de collemboles et d'acariens oribates majoritairement micro-détritivores (*cf.* **Introduction générale**), d'espèces d'autres organismes de la mésofaune du sol comme des prédateurs tels que les acariens mésostigmates (Lindo *et al.*, 2012). Il serait aussi judicieux d'inclure des espèces de la macrofaune incluant des prédateurs via certaines familles de coléoptères (*e.g.*, Carabidae) et les araignées (Bengtsson *et al.*, 1997) et macrodétritivore avec les myriapodes et les gastéropodes (Petersen et Luxton, 1982; David, 2014) et enfin la végétation herbacée (Aubin *et al.*, 2013).

Un tel travail est en cours sous la direction de la doctorante Idaline Laigle (Université de Sherbrooke) avec ma collaboration (Laigle *et al.*, résultats non publiés). Il vise en effet à évaluer, sur le site *Island Lake*, les effets de la récolte intensive de biomasse sur le processus de décomposition de la litière à travers la modification respective des communautés de différents taxa incluant la végétation herbacée, la mésofaune détritivore (collemboles et acariens oribates) ainsi que la macrofaune détritivore (myriapodes et gastéropodes) et prédatrice (coléoptères et araignées) suivant des approches taxonomiques (abondance et composition) et fonctionnelles (traits de réponse (préférences écologiques telles que la tolérance à la dessiccation) et d'effets (préférences d'alimentation basées notamment sur la morphologie des pièces buccales)). Pour cela, nous avons utilisé des microcosmes contenant soit une litière facilitante (feuilles du cerisier de Pennsylvanie - *Prunus pensylvanica*) soit une litière

récalcitrante (aiguilles du pin gris) et avons manipulé certains facteurs biotiques comme la végétation (via l'utilisation d'herbicide) ou la faune du sol entrant dans ces microcosmes (mailles de tailles distinctes - *cf.* Handa *et al.*, 2014). Les conditions environnementales du sol associées au gradient (*e.g.*, microclimat) furent aussi mesurées. Nous utilisons une approche de modélisation intégrative des données recueillies basée sur les interactions existantes dans le réseau trophique (équations structurantes). Cela nous permettra d'identifier et de comprendre les relations qui existent entre la modification des communautés de ces différents taxa et celle des conditions environnementales le long du gradient afin de pouvoir expliquer les changements potentiels dans cette décomposition à travers l'altération de ce réseau.

Dans cette optique, il faudrait également se pencher plus profondément sur l'étude des traits d'effet des espèces de collemboles et acariens oribates influençant la structure et les processus écologiques de leur écosystème (*cf.* **Introduction générale**). On peut notamment citer l'alimentation via la morphologie des pièces buccales (Perdomo *et al.*, 2012; Malcicka *et al.*, 2017) et la production de boulettes fécales (Maaß *et al.*, 2015a), reliées aux processus de décomposition de la litière et recyclage des nutriments ainsi qu'au microbrassage du sol en association avec la microflore. De surcroît, il faudrait mesurer l'importance de leur diversité et composition sur ces processus écologiques et donc sur le fonctionnement des écosystèmes, comme cela a déjà été fait avec d'autres organismes (Roscher *et al.*, 2012; Dias *et al.*, 2013; Moretti *et al.*, 2013; Bílá *et al.*, 2014; Finerty *et al.*, 2016).

D'autre part, il serait judicieux d'utiliser les données acquises ici afin d'évaluer au-delà de la valeur moyenne, la variation intraspécifique des traits des espèces (gamme de leurs valeurs possibles de par la plasticité phénotypique et variabilité génétique) considérés respectivement chez des deux taxa pour estimer son importance dans la survie des espèces présente tout au long du gradient de récolte. En effet, cela permettrait d'appréhender beaucoup plus finement le processus de sélection et de

différenciation des espèces via leurs interactions, déterminant leur coexistence locale suite au filtrage environnemental associé à une perturbation, et donc d'améliorer ainsi la compréhension des mécanismes écologiques des réponses des communautés biotiques à ce filtrage (Jung *et al.*, 2010; Violle *et al.*, 2012; Shipley *et al.*, 2016).

En dernier point, il est indispensable de rappeler l'importance du partage et surtout du stockage des données acquises via des projets de recherche pour toute la communauté scientifique internationale afin d'aborder des questions à larges échelles spatiales (Hudson *et al.*, 2014; Pey *et al.*, 2014). Pour les données taxonomiques de la présente thèse (*cf.* **Annexe A: Table A.9** pour la description des métadonnées), elles seront ainsi déposées bientôt dans PREDICTS, une base de données mondiale permettant d'évaluer à l'échelle globale la façon dont la biodiversité terrestre locale répond aux perturbations d'origine anthropique (Hudson *et al.*, 2014). En ce qui concerne les bases de données des traits fonctionnels, au-delà de celles existantes pour les plantes (TRY, Kattge *et al.*, 2011); TOPIC (*Traits of Plants in Canada*), Aubin *et al.*, 2012), on peut citer celles dédiées spécifiquement à la faune du sol telles que COLTRAIT pour les collembolés (Salmon et Ponge, 2012; Salmone *et al.*, 2014) ainsi que BETSI (*Biological and Ecological Traits for Soil Invertebrates*), développée en Europe et incluant une très grande diversité de taxa (Hedde *et al.*, 2012). Les données de traits de l'ensemble des espèces de collembolés et acariens oribates mesurés pour la présente thèse (*cf.* **Annexe A: Table A.10** pour la description des métadonnées) seront, elles, déposées incessamment sous peu dans son équivalente canadienne, la base de données CRITTER (*Canadian Repository of Invertebrate Traits and Trait-like Ecological Records* - Handa *et al.*, 2017) dont la création toute récente fut notamment dirigée par Tanya Handa (UQÀM) et Isabelle Aubin (SCF).

Pour conclure, la présente thèse prenait place dans le contexte de la gestion des forêts boréales canadiennes via l'étude des effets de l'exploitation de la biomasse ligneuse résiduelle suite à la coupe totale de ces forêts dans l'optique d'une production

bioénergétique. Une altération claire de l'écologie des forêts boréales où cette pratique est déjà employée, notamment en Scandinavie, a été mise en lumière que ce soit à court ou à plus long terme notamment au niveau de l'écologie de leur sol (*e.g.*, perte de nutriments). Mais cette évaluation reste à ce jour encore très fragmentaire dans les forêts boréales canadiennes bien qu'elle soit utile pour aider dans leur gestion durable. Ici, les résultats majeurs incluent le fait que la structure des communautés de mésofaune du sol, et notamment celles des acariens oribates, est plus significativement modifiée 20 ans après une récolte très intense incluant l'arbre entier avec sa souche, ainsi que l'enlèvement des couches organiques du sol, que suite aux récoltes du tronc seul et de celle de l'arbre entier. L'altération de la structure écologique de ces forêts via cette modification de la mésofaune du sol pourrait surtout en affecter potentiellement le fonctionnement à travers le rôle important de cette dernière. Au-delà de lui faire écho, l'ensemble des résultats de la présente thèse nourrissent ainsi bien humblement le constat global à l'échelle mondiale des conséquences de l'intensification de l'utilisation des terres sur les écosystèmes terrestres (Foley *et al.*, 2005; Brandt *et al.*, 2013; Newbold *et al.*, 2015). Ils pourront ainsi être utilisés afin d'aider le processus d'élaboration des politiques de gestion durable des forêts boréales au Canada incluant leur utilisation potentielle dans un contexte de production de bioénergie via la biomasse ligneuse résiduelle.

0.4 Recommandations pour la recherche scientifique et la gestion forestière

Au regard de la présente étude, un panel important de recommandations peut donc être concrètement émis à destination des scientifiques, des décisionnaires publiques et des gestionnaires forestiers dans le cadre de futures investigations sur les forêts boréales canadiennes dans le contexte de leurs aménagement et gestion durables:

- Continuer d'étudier la dynamique de réponse de la mésofaune du sol et des conditions environnementales (*e.g.*, volume de débris ligneux) des forêts de pin gris du Nord-est de l'Ontario au sein des sites expérimentaux utilisés ici et la comparer à celle associée à leurs perturbations naturelles telles que le feu. Cela permettra d'évaluer si le rétablissement complet de la mésofaune du sol et des conditions environnementales de ces forêts boréales se produit durant leur rotation selon les conditions pré-récolte ainsi que dans le cadre de leur dynamique naturelle.
- Déterminer le volume de débris ligneux à conserver au cours de la gestion de ces forêts boréales ainsi que le rôle potentiel de leur diversité en termes de taille (*e.g.*, souches vs branches) et de stades de décomposition afin de préserver leurs rôles écologiques tels que la fourniture de microhabitats favorables pour la mésofaune du sol.
- Étudier la mésofaune du sol via les communautés de collemboles et surtout d'acariens oribates pour évaluer les effets de la récolte de biomasse ligneuse au sein des forêts boréales canadiennes. Requérant du temps et une expertise importante, son utilisation pourrait ainsi être moins avantageuse vis-à-vis d'autres indicateurs environnementaux tels que les débris ligneux, la végétation herbacée ou les couches organiques du sol.
- Employer des stratégies d'échantillonnage qui rendent compte de la variabilité spatio-temporelle de la mésofaune du sol et des conditions environnementales associées afin d'évaluer les effets potentiels des perturbations anthropiques et naturelles des forêts boréales. L'usage de méthodes taxonomiques récentes telles que le metabarcoding de l'ADN pourrait grandement faciliter une caractérisation plus complète du biote du sol incluant la mesure de sa variabilité spatio-temporelle.
- Envisager les approches taxonomiques et basées sur les traits afin d'évaluer la réponse des taxa aux perturbations en forêt boréale, car leur utilisation conjointe peut

aider à mieux comprendre les mécanismes écologiques de cette réponse suivant les filtres environnementaux associés à la perturbation étudiée.

ANNEXE A

TABLES DES DONNÉES

Table A.1 Collembola species mean density (individuals dm⁻³ ($\pm$ standard error) of forest floor) per sample type and sampling date in response to biomass removal treatments at the *Island Lake* experimental site.

Order / Family / Species (Authority)	Sampling date	Sample type	Biomass removal treatments ¹			
			Control	Tree- length	Full-tree biomass	Stumped
SYMPHYPLEONA						
Arrhopalitidae						
<i>Arrhopalites</i>	May 2014	Mosses	32 (7)		-	
<i>diversus</i>		Organic soil	0	0	0	-
(Mills, 1934)		Mineral soil	0	0	0	0

(suite **Table A.1**)

<i>Pygmarrhopalites</i> (<i>Arrhopalites</i>) <i>amarus</i> (Christiansen, 1966)	June 2013	Mosses Soil	2 (2) 1 (1)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	3 (2) 0 0	0	0	-	0	0	-
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	6 (6) 0 0	0	0	-	0	0	0
	June 2013	Mosses Soil	4 (2) 2 (2)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	12 (4) 10 (7) 2 (2)	8 (5) 3 (2)	7 (7) 0	-	0	0	-
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	0 14 (14) 0	1 (1) 1 (1)	2 (1) 0	-	7 (7) 0	0	0
<i>Pygmarrhopalites</i> (<i>Arrhopalites</i>) <i>benitus</i> (Folsom, 1896)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1)	0	0	-	0	0	-
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	0 0 0	0	0	-	0	0	-
	June 2013	Mosses Soil	18 (10)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 3 (3) 0	0	0	-	0	0	-
	June 2013	Mosses Soil	18 (10)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 3 (3) 0	0	0	-	0	0	-
<i>Pygmarrhopalites</i> (<i>Arrhopalites</i>) <i>marshalli</i> (Christiansen & Bellinger, 1996)	June 2013	Mosses Soil	18 (10)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 3 (3) 0	0	0	-	0	0	-
	June 2013	Mosses Soil	18 (10)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 3 (3) 0	0	0	-	0	0	-
	June 2013	Mosses Soil	18 (10)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 3 (3) 0	0	0	-	0	0	-

(suite **Table A.1)**

	May 2014	Mosses		<1 (<1)	-		-
		Organic soil	Mineral soil		0	0	
Bourletiellidae							
<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1863)	June 2013	Mosses	0	0	0	0	-
		Soil	0	0	0	0	0
					1 (1)	4 (2)	
Katiannidae							
<i>Katiannina (Sminthurinus) macgillivrayi</i> (Banks, 1897)	May 2014	Mosses	<1 (<1)	0	0	0	-
		Organic soil	0	0	0	0	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0
Polykatianna							
<i>(Sminthurinus) intermedia</i> (Snider, 1978)	May 2014	Mosses	2 (2)	0	1 (1)	1 (1)	-
		Organic soil	0	0	0	0	0
		Mineral soil	0	0	0	0	0
Polykatianna							
<i>sminthurinus</i> (Mills, 1934)	May 2014	Mosses	<1 (<1)	0	0	0	-
		Organic soil	0	0	0	0	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1862)	June 2013	Mosses	2 (1)	0	0	0	0
		Soil	0	0	0	0	0
	August 2013	Mosses	6 (2)	0	0	0	-
		Organic soil	0	0	0	0	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0

<i>Sminthurus</i> <i>henshawi</i> (Folsom, 1896)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	1 (1) 0 0	1 (1) 0 0	- - 1 (1)	- - 0
<i>Sminthurus</i> <i>quadrinaculatus</i> (Ryder, 1879)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	28 (6) 0 0	0 0 0	0 0 0	- 0 0	- - 0
Sminthuridae							
<i>Ptenothrix</i> <i>marmorata</i> (Packard, 1873)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	0 0 0	- 0 0	- - 0
<i>Sminthurus</i> <i>butcheri</i> (Snider, 1969)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 0 0	0 0 0	0 0 0	- 0 0	- - 0
<i>Sminthurus</i> <i>medialis</i> (Mills, 1934)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	6 (2) 0 0	0 0 0	0 0 0	- 0 0	- - 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	0 0 0	- 0 0	- - 0
<i>Sphyrotheca</i> <i>minnesotensis</i> (Guthrie, 1903)	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1) 0	0	0	- 1 (1)	2 (2)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	5 (2) 3 (3) 0	0 0 0	0 0 0	- 3 (3) 0	- - 0
Sminthurididae							

(suite **Table A.1)**

<i>Sminthurides lepus</i> (Mills, 1934)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	2(1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (<1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
PODUROMORPHA						
Brachystomellidae						
<i>Brachystomella banksi</i> (Maynard, 1951)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	< 1 (< 1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
Hypogastruridae						
<i>Ceratophysella boletivora</i> (Packard, 1873)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	< 1 (< 1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
<i>Choreutrinula americana</i> (Palacios-Vargas, Castaño-Meneses & Gao, 2010)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	< 1 (< 1) 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0

(suite Table A.1)

<i>Hypogastrura perplexa</i> (Christiansen and Bellinger, 1980)	May 2014	Mosses	0	-	-	-	-
		Organic soil	0	5 (5)	0	6 (5)	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0
<i>Hypogastrura</i> (<i>Ceratophysella</i>) <i>pseudoarmata</i> (Voegtlin, 1982)	June 2013	Mosses	1 (1)	-	-	-	0
		Soil	0	9 (9)	2 (1)	1 (1)	0
	August 2013	Mosses	<1 (<1)	-	-	-	-
		Organic soil	112 (112)	0	3 (3)	0	-
		Mineral soil	15 (10)	0	0	0	0
<i>Willemia anophthalma</i> (Börner, 1901)	June 2013	Mosses	2 (1)	-	-	-	0
		Soil	0	0	0	0	0
	August 2013	Mosses	2 (1)	-	-	-	-
		Organic soil	8 (8)	9 (6)	0	0	-
		Mineral soil	162 (112)	39 (37)	31 (31)	9 (4)	2 (2)
<i>Xenylla humicola</i> (Fabricius, 1780)	May 2014	Mosses	22 (10)	-	-	-	-
		Organic soil	20 (18)	8 (3)	5 (3)	1 (1)	-
		Mineral soil	1 (1)	0	0	0	0
	August 2013	Mosses	0	-	-	-	-
		Organic soil	0	0	0	0	-
<i>Neanuridae</i> <i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)		Mineral soil	2 (2)	0	0	0	0
	May 2014	Mosses	<1 (<1)	-	-	-	-
		Organic soil	0	0	0	0	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0
	May 2014	Mosses	1 (1)	-	-	-	-
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)		Organic soil	0	2 (2)	0	0	-
		Mineral soil	0	2 (2)	0	0	1 (1)

(suite **Table A.1**)

<i>Micranurida pygmaea</i> (Börner, 1901)	June 2013	Mosses Soil	3 (1) 0	0	1 (1)	-	0	0	
	August 2013	Mosses	<1 (<1)	-					
		Organic soil	0	0	6 (6)	4 (4)		-	
		Mineral soil	24 (12)	10 (10)	12 (12)	3 (2)	2 (2)		
	May 2014	Mosses	7 (1)	-					
		Organic soil	30 (13)	7(2)	8 (3)	16 (6)	-		
		Mineral soil	9 (4)	0	1 (1)	0	0		
	May 2014	Mosses	<1 (<1)	-					
		Organic soil	0	0	0	0	-		
		Mineral soil	0	0	0	0	0		
<i>Pseudachorutes aureofasciatus</i> (Harvey, 1898)	May 2014	Mosses	2 (1)	-					
		Organic soil	0	1 (1)	0	0	-		
		Mineral soil	0	0	0	0	0		
	Onychiuridae								
	<i>Deuteraphorura (Onychiurus) paro</i> (Pomorski, 2001)	May 2014	Mosses	<1 (<1)	-				
			Organic soil	0	0	0	0	-	
			Mineral soil	0	0	0	0	0	
	<i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	June 2013	Mosses	<1 (<1)	-				
			Soil	0	1 (1)	1 (1)	0	0	
			August 2013	Mosses	1 (1)	-			
Organic soil	0	0		0	0	-			
Mineral soil	2 (2)	1 (1)		2 (2)	0	0			

(suite **Table A.1**)

<i>Folsomia candida</i> (Willem, 1902)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	3 (2) 0 0	0 0	2 (1) 0	- 3 (1) 0	- 0
	June 2013	Mosses Soil	51 (18) 11 (3)	21 (9)	11 (5)	3 (2)	4 (3)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	16 (13) 47 (18) 29 (19)	63 (44) 10 (5)	26 (14) 21 (10)	21 (7) 23 (9)	- 1 (1)
<i>Folsomia nivalis</i> (Packard, 1873)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	20 (11) 33 (14) 6 (3)	14 (9) 9 (4)	11 (8) 8 (7)	17 (7) 1 (1)	- 2 (2)
	June 2013	Mosses Soil	4 (2) 3 (2)	0	0	1 (1)	0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0	0 0	0 0	- 0
<i>Isotoma blufusata</i> (Fjellberg, 1978)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	2 (2) 0 0	0 0	0 0	0 0	- 0
	June 2013	Mosses Soil	2 (1) 1 (1)	2 (1)	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (<1) 20 (20) 3 (2)	3 (3) 0	0 0	3 (3) 1 (1)	- 0
<i>Isotoma flora</i> (Christiansen & Bellinger, 1980)	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	8 (7) 2 (2) 0	0 0	0 0	0 0	- 0

(suite **Table A.1**)

<i>Isotoma (Desoria) neglecta</i> (Schäffer, 1900)	May 2014	Mosses	<1 (<1)	-	-	-
		Organic soil	0	0	0	0
		Mineral soil	0	0	0	0
<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet, 1839)	August 2013	Mosses	0	-	-	-
		Organic soil	0	0	0	5 (5)
		Mineral soil	0	2 (2)	0	0
<i>Isotomiella minor</i> (Schaeffer, 1896)	June 2013	Mosses	<1 (<1)	-	-	-
		Soil	0	0	13 (9)	1 (1)
	August 2013	Mosses	8 (4)	-	-	-
		Organic soil	0	5 (5)	0	4 (4)
		Mineral soil	5 (3)	0	0	1 (1)
	May 2014	Mosses	1 (1)	-	-	-
		Organic soil	0	51 (40)	17 (9)	86 (50)
		Mineral soil	0	2 (2)	3 (3)	0
	June 2013	Mosses	<1 (<1)	-	-	-
		Soil	0	8 (8)	3 (2)	0
<i>Metisotoma grandiceps</i> (Reuter, 1891)	August 2013	Mosses	1 (1)	-	-	-
		Organic soil	0	0	0	0
		Mineral soil	2 (2)	0	0	2 (2)
	May 2014	Mosses	0	-	-	-
		Organic soil	1 (1)	0	1 (1)	1 (1)
		Mineral soil	0	0	0	0
<i>Parisotoma ekmani</i> (Fjellberg, 1977)	June 2013	Mosses	6 (2)	-	-	-
		Soil	2 (1)	0	1 (1)	0
	August 2013	Mosses	23 (20)	17 (8)	10 (4)	7 (4)
		Organic soil	18 (15)	-	-	-

(suite Table A.1)

	Mineral soil	3 (2)	3 (2)	8 (8)	3 (2)	0
	Mosses	27 (9)		-		
May 2014	Organic soil	4 (3)	10 (4)	10 (2)	7 (3)	-
	Mineral soil	4 (3)	0	0	2 (1)	1 (1)
June 2013	Mosses	3 (2)		-		
	Soil	0	0	0	0	1 (1)
<i>Proisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	Mosses	0		-		
August 2013	Organic soil	0	3 (3)	0	0	-
	Mineral soil	2 (2)	0	0	2 (2)	0
<i>Pseudanuophorus (Anuophorus) binoculatus</i> (Kseneman, 1934)	Mosses	< 1 (< 1)		-		
May 2014	Organic soil	1 (1)	0	0	1 (1)	-
	Mineral soil	1 (1)	0	0	2 (2)	0
Lepidocyrtidae						
<i>Lepidocyrtus curvicolis</i> (Bourlet, 1839)	Mosses	6 (2)		-		
May 2014	Organic soil	0	0	0	0	-
	Mineral soil	0	0	0	0	0
June 2013	Mosses	< 1 (< 1)		-		
	Soil	0	2 (2)	4 (4)	0	0
<i>Lepidocyrtus helenae</i> Snider, 1967)	Mosses	6 (4)		-		
August 2013	Organic soil	0	0	0	10 (10)	-
	Mineral soil	0	0	0	0	0
May 2014	Mosses	1 (1)		-		
	Organic soil	0	5 (2)	16 (13)	3 (1)	-
	Mineral soil	0	1 (1)	0	0	0

(suite **Table A.1**)

<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> (Uzel, 1891)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	- 0 0	- 0 0
	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1) 0	0 0	- 0	0 0
<i>Lepidocyrtus unifasciatus</i> (James, 1933)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	3 (3) 2 (2) 0	0 0 2 (2)	- 0 0	- 0 0
Tomoceridae						
<i>Tomocerus</i> (<i>Pogonognathellus</i>) <i>flavescens</i> (Tullberg, 1871)	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1) 0	0 0	- 0	0 0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	2 (<1) 0 0	0 0 0	- 0 0	0 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 1 (1) 0	0 0 0	- 1 (1) 0	0 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	- 1 (1) 0	0 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	- 1 (1) 0	0 0 0
	May 2014	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	0 0 0	- 1 (1) 0	0 0 0

¹ Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

Table A.2 Oribatida species mean density (individuals dm⁻³ ($\pm$ standard error) of forest floor) per sample type and sampling date in response to biomass removal treatments at the *Island Lake* experimental site.

Suborder / Family / Species (Authority)	Sampling date	Sample type	Biomass harvesting treatments ¹				
			Control	Tree-length	Full-tree biomass	Stumped	Bladed
ENARTHONOTA							
Eniochthoniidae							
<i>Hypochthoniella</i> (<i>Eniochthonius</i>) <i>crosbyi</i> (Ewing, 1909)	June 2013	Mosses	7 (3)			-	
		Soil	0	5 (3)	27 (15)	12 (7)	1 (1)
	August 2013	Mosses	3 (1)			-	
		Organic soil	3 (3)	43 (21)	14 (10)	27 (14)	-
		Mineral soil	7 (3)	1 (1)	2 (2)	2 (2)	0
<i>Hypochthoniella</i> (<i>Eniochthonius</i>) <i>minutissima</i> (Berlese, 1904)	June 2013	Mosses	1 (1)			-	
		Soil	0	1 (1)	2 (2)	2 (2)	1 (1)
	August 2013	Mosses	1 (<1)			-	
		Organic soil	3 (3)	11 (8)	5 (5)	3 (3)	-
		Mineral soil	2 (2)	0	0	1 (1)	0
MIXONOMATA							
Oribotritiidae							
<i>Protoribotritia</i> <i>oligotricha</i> (Märkel, 1963)	June 2013	Mosses	0			-	
		Soil	0	0	0	2 (2)	0
	August 2013	Mosses	1 (1)			-	
		Organic soil	0	0	0	0	-
		Mineral soil	0	0	0	0	0

(suite Table A.2)

<i>Ceratoppia quadridentata</i> (Haller, 1882)	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses	1 (1)			-			
		Organic soil	0	8 (5)	0		0	0	-
		Mineral soil	0	0	0		0	0	0
Autognetidae									
<i>Autogneta</i> sp. 1 (<i>nr. longilamellata</i>) (Hull, 1916)	August 2013	Mosses	0			-			
		Organic soil	0	0	0		0	0	-
		Mineral soil	0	0	0		0	2 (2)	0
Oppiidae									
<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	June 2013	Mosses Soil	0 1 (1)	0	0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses	<1 (<1)			-			
		Organic soil	26 (26)	0	0		0	0	-
		Mineral soil	2 (2)	0	1 (1)		0	0	0
<i>Oppia nitens</i> (Koch, 1836)	June 2013	Mosses Soil	55 (24) 11 (5)	15 (7)	4 (3)	-	2 (2)	0	
	August 2013	Mosses	93 (26)			-			
		Organic soil	10 (7)	27 (19)	3 (3)		8 (8)	-	
		Mineral soil	0	2 (2)	0		3 (2)	0	
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	June 2013	Mosses Soil	109 (41) 95 (30)	109 (53)	87 (29)	-	46 (6)	20 (13)	
	August 2013	Mosses	18 (6)			-			
		Organic soil	320 (100)	62 (26)	59 (24)		29 (12)	-	
		Mineral soil	137 (64)	19 (5)	5 (2)		1 (1)	1 (1)	

(suite **Table A.2)**

Suctobelbidae									
<i>Suctobelbella</i> sp. 1 (Jacot, 1937)	June 2013	Mosses Soil	25 (10) 18 (3)	21 (10)	15 (10)	-	6 (6)	1 (1)	
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	4 (2) 109 (15) 30 (13)	66 (42) 48 (18)	97 (26) 31 (14)	-	56 (27) 19 (7)	-	0
	June 2013	Mosses Soil	1 (1) 0	0	0	-	0	0	
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	0 0 2 (2)	0 0 1 (1)	7 (7) 0	-	0 2 (2)	-	0
Carabodidae									
<i>Carabodes</i> <i>granulatus</i> (Banks, 1895)	June 2013	Mosses Soil	1 (1) 0	0	1 (1)	-	0	0	
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (<1) 3 (3) 0	0 0 0	0 0 0	-	0 2 (2)	-	0
	June 2013	Mosses Soil	1 (1) 0	0	0	-	0	0	
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 2 (2)	0 0 0	0 0 0	-	0 0	-	0
Tectocephidae									

(suite Table A.2)

<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	June 2013	Mosses Soil	2 (2) 9 (4)	8 (7)	12 (7)	-	6 (4)	1 (1)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 15 (7) 16 (7)	30 (17) 7 (7)	2 (2) 16 (8)	-	7 (4) 9 (6)	- 0
PORONOTICAE								
Phenopelopidae								
<i>Eupelops</i> sp. 1 (nr. <i>septentrionalis</i>) (Ewing, 1917)	June 2013	Mosses Soil	10 (2) 0	3 (2)	4 (2)	-	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	17 (5) 14 (10) 2 (2)	0 0 0	0 0 0	-	0 0 0	- 0
	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1) 0	0	0	-	0	0
<i>Eupelops</i> sp. 2 (nr. <i>hirtus</i>) (Ewing, 1917)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (<1) 0 0	0 0 0	0 0 0	-	0 0 0	- 0
Achipteridae								
<i>Achipteria</i> sp. 1 (nr. <i>clarenci</i>) (Berlese, 1885)	June 2013	Mosses Soil	3 (2) 1 (1)	0	8 (4)	-	0	1 (1)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	16 (15) 43 (43) 0	3 (3) 0 0	0 0 0	-	0 0 0	- 0

(suite **Table A.2**)

<i>Dentachipteria</i> sp. 1 (nr. <i>highlandensis</i>) (Nevin, 1974)	June 2013	Mosses Soil	0 0	0 0	- 0	- 1 (1)	0 0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 2 (2) 0	0 0 0	- 0 0	- 0 0	- 0 0
	June 2013	Moss Soil	11 (9) 8 (8)	13 (8)	11 (6)	11 (5)	1 (1)
<i>Parachipteria</i> sp. 1 (Van der Hammen, 1952)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	38 (14) 18 (18) 0	23 (12) 2 (2)	2 (2) 0	11 (8) 2 (2)	- 0
	June 2013	Mosses Soil	3 (3) 0	0	1 (1)	5 (3)	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	2 (2) 0 0	0 3 (3)	2 (2) 0	0 0	- 0
Oribatellidae							
<i>Oribatella</i> <i>canadensis</i> (Behan-Pelletier & Eamer 2010)	June 2013	Mosses Soil	1 (1) 0	0 0	- 0	- 0	0 0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	2 (2) 0 0	0 0 0	- 0 0	- 0 0	0 0
	June 2013	Mosses Soil	1 (1) 0	0 0	- 0	- 0	0 0
Ceratozetidae							
<i>Ceratozetes</i> <i>mediocris</i> (Berlese, 1908)	June 2013	Mosses Soil	9 (3) 4 (1)	8 (3)	3 (1)	12 (11)	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	4 (3) 61 (25) 27 (25)	31 (19) 4 (3)	63 (36) 7 (4)	17 (1) 7 (4)	- 0

	June 2013	Mosses Soil	<1 (<1) 2 (2)	-	5 (3)	1 (1)	0
<i>Ceratozetes sp. 2</i> (Berlese, 1908)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	6 (3) 5 (3) 0	-	2 (2) 20 (16) 1 (1)	9 (4) 0	- 0
<i>Ceratozetes sp. 3</i> (Berlese, 1908)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	6 (3) 8 (6) 0	-	0 0	0 0	- 0
<i>Ceratozetes thienemanni</i> (Willmann, 1943)	June 2013	Mosses Soil	21 (6) 3 (2)	-	11 (5)	4 (2)	3 (2)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	15 (4) 35 (16) 2 (2)	-	22 (15) 2 (2)	10 (4) 0	- 0
Punctoribatidae (Mycobatiidae)							
<i>Mycobates hylaesus</i> (Behan-Pelletier, 1994)	June 2013	Mosses Soil	0 0	-	1 (1)	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	<1 (<1) 0 0	-	0 0	0 0	- 0
Oribatulidae							
<i>Phauloppia sp. 1</i> (nr. <i>boletorum</i>) (Berlese, 1908)	June 2013	Mosses Soil	0 0	-	1 (1)	1 (1)	0
Scheloriibatidae							

(suite **Table A.2**)

<i>Scleroribates pallidulus</i> (Koch, 1841)	June 2013	Mosses Soil	26 (2) 4 (3)	-	37 (13)	15 (6)	3 (1)
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	34 (6) 33 (10) 3 (2)	-	7 (3) 0	25 (16) 5 (3)	- 1 (1)
<i>Hemileius sp. 1</i> (<i>nr. quadripilis</i>) (Berlese, 1916)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	0 2 (2) 0	-	0 0	0 0	- 0
Parakalumnidae							
<i>Neoribates aurantiacus</i> (Oudemans, 1914)	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	< 1 (< 1) 2 (2) 0	-	0 0	0 0	- 0
Galumnidae							
<i>Pergalumna emarginata</i> (Banks, 1895)	June 2013	Mosses Soil	0 0	-	3 (3)	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	1 (1) 0 0	-	0 0	3 (3) 0	- 0
<i>Pilogalumna sp. 1</i> (<i>nr. binadalariae</i>) (Grandjean, 1956)	June 2013	Mosses Soil	1 (< 1) 0	-	0	0	0
	August 2013	Mosses Organic soil Mineral soil	0 0 0	-	0 0	3 (3) 0	- 0

[†] Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree biomass = whole-tree harvesting (merchantable and unmerchantable stem, top and branches); Stumped = whole-tree harvesting with removal of stump; Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

Table A.3 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of forest floor Collembola species found at the *Island Lake* experimental site.

Order / Family / Species	Morphological, life history traits and ecological traits ¹													
	BL	BSR	RFL	RAL	RLL	ON	BPL	BOP	SP	PAO	MPS	SRS	MH	DA
SYMPHYPLEONA														
Arrhopalitidae														
<i>Arrhopalites diversus</i>	0.29	2.38	0.41	1.42	0.60	1	0	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Pygmarrhopalites amarus</i>	0.55	2.12	0.38	1.51	0.48	1	0	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Pygmarrhopalites benitus</i>	0.66	2.02	0.42	1.49	0.44	1	0.5	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Pygmarrhopalites marshalli</i>	0.64	2.15	0.44	1.69	0.51	1	0	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Pygmarrhopalites pygmaeus</i>	0.54	2.05	0.42	1.49	0.47	1	0	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
Bourletiellidae														
<i>Bourletiella hortensis</i>	1.00	2.00	0.45	1.67	0.55	3	1	1	0	0	0.5	1	EPI	0
Katiannidae														
<i>Polykatianna intermedia</i>	0.58	2.50	0.32	1.58	0.51	4	1	1	0	0	0.5	1	EPI	1
<i>Sminthurinus elegans</i>	0.80	2.02	0.34	1.47	0.44	4	1	1	0	0	0.5	1	EPI	1
<i>Sminthurinus henshawi</i>	0.50	2.50	0.30	1.46	0.43	4	1	1	0	0	0.5	1	HEMI	1
<i>Sminthurinus quadrimaculatus</i>	0.58	2.36	0.30	1.44	0.54	4	1	1	0	0	0.5	1	HEMI	1
Sminthuridae														
<i>Sminthurus butcheri</i>	0.70	2.24	0.48	1.44	0.39	3	1	1	0	0	1	1	EPI	0
<i>Sminthurus medialis</i>	0.79	2.37	0.33	1.38	0.40	4	1	1	0	0	1	1	EPI	1

(Suite Table A.3)

<i>Sphyrrotheca minnesotensis</i>	0.55	2.18	0.47	1.49	0.46	3	1	1	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
Sminthurididae															
<i>Sminthurides lepus</i>	0.33	2.48	0.37	1.32	0.56	3	1	1	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Sminthurides occultus</i>	0.34	1.84	0.35	1.27	0.66	3	1	1	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
PODUROMORPHA															
Brachystomellidae															
<i>Brachystomella banksi</i>	0.93	3.03	0.13	0.81	0.25	4	0.5	0	0	1	0	0	0	HEMI	0
Hypogastruridae															
<i>Ceratophysella boletivora</i>	0.85	3.40	0.09	0.80	0.24	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Choreutinula americana</i>	0.95	5.66	0.09	1.03	0.22	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Hypogastrura perplexa</i>	0.75	3.33	0.08	0.92	0.23	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Hypogastrura pseudoarmata</i>	1.07	2.89	0.10	0.93	0.21	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Willemia anophthalma</i>	0.49	4.20	0	0.82	0.17	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0	
<i>Xerylla humicola</i>	0.76	3.36	0.07	0.69	0.19	3	0.5	0	0	0	0.5	1	HEMI	0	
Neanuridae															
<i>Friezea mirabilis</i>	0.63	3.83	0.03	0.66	0.17	4	0.5	0	0	0	0	0	1	HEMI	0
<i>Micranurida pygmaea</i>	0.40	3.45	0	0.78	0.18	1	0	0	0	1	0	0	0	EU	0
<i>Micranurida spirillifera</i>	0.46	2.03	0	0.70	0.11	0	0	0	0	1	0	0	0	EU	0
<i>Pseudachorutes aureofasciatus</i>	0.68	2.05	0.19	0.77	0.29	4	0.5	0	0	1	0	0	1	HEMI	0

(Suite Table A.3)

Onychiuridae													
<i>Micraptorhura absoloni</i>	0.67	3.61	0	0.85	0.21	0	0	0	0	1	0.5	0	EU
<i>Hymenaphorura similis</i>	1.00	4.73	0	0.92	0.21	0	0	0	0	1	0.5	1	HEMI
<i>Heteraphorura subtenuis</i>	1.26	4.12	0	0.90	0.24	0	0	0	0	1	0.5	1	HEMI
Tullbergiidae													
<i>Mesaphorura yosiii</i>	0.46	5.27	0	0.77	0.14	0	0	0	0	1	0	0	EU
ENTOMOBRYOMORPHA													
Entomobryidae													
<i>Entomobrya sp1</i>	0.70	3.33	0.48	1.25	0.45	4	0	1	0	0	1	1	HEMI
<i>Entomobrya sp2</i>	1.07	3.08	0.43	1.97	0.42	4	0.5	1	0	0	1	1	EPI
<i>Entomobrya sp3</i>	1.02	3.77	0.42	1.74	0.41	4	1	1	0	0	1	1	EPI
<i>Entomobrya sp4</i>	1.40	4.00	0.45	1.86	0.46	4	1	1	0	0	1	1	EPI
<i>Orchesella imitari</i>	1.59	3.73	0.40	2.52	0.42	4	1	1	0	0	1	1	EPI
Isotomidae													
<i>Folsomia candida</i>	0.58	5.03	0.23	1.10	0.24	0	0	0	0	1	0.5	0	EU
<i>Folsomia nivalis</i>	0.74	4.55	0.27	1.35	0.27	0	0	0	0	1	0.5	0	EU
<i>Isotoma anglicana</i>	0.74	4.25	0.39	1.31	0.31	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI
<i>Isotoma blufusata</i>	1.72	3.79	0.39	1.71	0.38	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI
<i>Isotoma flora</i>	0.96	4.06	0.33	1.41	0.30	4	0.5	0	0	1	0.5	0	HEMI
<i>Isotoma neglecta</i>	2.12	3.85	0.34	1.77	0.35	4	0.5	0	0	1	0.5	0	HEMI
<i>Isotoma viridis</i>	1.55	3.86	0.35	1.89	0.33	4	1	0	0	1	0.5	1	HEMI
<i>Isotomiella minor</i>	0.47	4.87	0.27	1.29	0.28	0	0	0	0	0	1	0	HEMI
<i>Metisotoma grandiceps</i>	0.98	4.17	0.18	0.81	0.32	4	0.5	0	0	1	1	0	HEMI
<i>Parisotoma ekmanni</i>	0.62	4.02	0.34	1.34	0.28	1	0	0	0	1	0.5	0	EU
<i>Parisotoma notabilis</i>	0.73	4.18	0.35	1.38	0.35	2	0	0	0	1	0.5	0	HEMI

(Suite Table A.3)

<i>Proisotoma minima</i>	0.53	2.63	0.43	1.15	0.31	2	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	0
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>	0.43	4.00	0	1.10	0.20	1	0	0	0	1	0.5	1	EU	0
Lepidocyrtidae														
<i>Lepidocyrtus curvicolis</i>	1.17	4.16	0.42	1.33	0.39	4	0.5	1	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Lepidocyrtus helenae</i>	0.83	3.71	0.41	1.44	0.38	4	1	1	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Lepidocyrtus unifasciatus</i>	1.38	3.69	0.47	1.68	0.38	4	1	1	1	0	0.5	1	EPI	1
Tomoceridae														
<i>Tomocerius flavescens</i>	1.40	3.63	0.37	2.30	0.40	3	0.5	1	1	0	1	1	EPI	0
<i>Tomocerina lamellifera</i>	1.43	3.17	0.35	2.01	0.37	3	0.5	1	1	0	1	1	EPI	0

¹ Cf. Table 2.1 for the full names and descriptions of the response traits considered

Table A.4 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of forest floor Oribatida species found at the *Island Lake* experimental site.

Suborder / Family / Species	Morphological, life history traits and ecological traits ¹										
	BL	BSR	RSL	CN	RCL	CS	PP	MPS	SRS	MH	DA
ENARTHRONOTA											
Eniochthoniidae											
<i>Hypochthoniella crosbyi</i>	0.40	1.86	0.23	1	0.054	0	0	0.5	0	EU	0
<i>Hypochthoniella minutissima</i>	0.39	2.17	0.20	1	0.045	0	0	0.5	0	EU	0
MIXONOMATA											
Oribotritiidae											
<i>Protoribotritia oligotricha</i>	0.35	1.75	0.14	1	0.057	0.5	0	0.5	1	EU	0
Euphthiracaridae											
<i>Acrotitia ardua</i>	0.68	2.11	0.12	2	0.051	0.5	0	1	0	EPI	1
HOLOSOMATA (NOTHRINA)											
Trhypochthoniidae											
<i>Trhypochthonius americanus</i>	0.52	2.03	0.13	3	0.048	0.5	0	1	0	EPI	1
Nothridae											
<i>Nothrus silvestris</i>	0.78	1.92	0.24	3	0.051	1	0	1	0	EPI	1
Crotoniidae											
<i>Heminothrus spl</i>	0.65	2.13	0.19	1	0.031	1	0	1	0	EPI	1
BRACHYPYLINA											
Ceratoppiidae											
<i>Ceratoppia quadridentata</i>	0.59	1.88	0.23	3	0.042	0.5	0	0.5	1	EPI	1

(Suite Table A.4)

Autognetidae										
<i>Autogneta sp1</i>	0.31	2.11	0.10	1	0.056	0	0	0.5	1	EU 0
Oppiidae										
<i>Microppia minus</i>	0.20	2.43	0.11	1	0.044	0	0	0.5	0	EU 0
<i>Oppia nitens</i>	0.38	1.88	0.20	1	0.046	0	0	1	1	EU 0
<i>Oppiella nova</i>	0.26	2.01	0.16	1	0.051	0	0	1	0	EU 0
Suctobelbidae										
<i>Suctobelbella sp1</i>	0.22	1.97	0.16	1	0.051	0	0	0	0	EU 0
<i>Suctobelbella sp2</i>	0.31	1.82	0.18	1	0.050	0.5	0	0	0	EU 0
Carabodidae										
<i>Carabodes granulatus</i>	0.47	1.90	0.13	1	0.039	1	0	1	0	EPI 1
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	0.48	1.82	0.12	1	0.042	1	0	1	1	EPI 1
Tectocephidae										
<i>Tectocephus velatus</i>	0.27	1.94	0.17	1	0.054	0.5	0	0.5	0	EU 0
PORONOTICAE										
Phenopelopidae										
<i>Eupelops sp1</i>	0.52	1.31	0.18	3	0.048	1	0	0	1	EPI 1
<i>Eupelops sp2</i>	0.51	1.36	0.17	3	0.044	0.5	0	0	1	HEMI 1
Achipteriidae										
<i>Achipteria sp1</i>	0.62	1.56	0.17	3	0.056	1	1	1	1	EPI 1
<i>Parachipteria sp1</i>	0.45	1.60	0.20	3	0.052	1	1	1	1	EPI 1
<i>Pseudachipteria sp1</i>	0.46	1.69	0.18	3	0.051	0.5	1	1	1	HEMI 1
Oribatellidae										
<i>Oribatella canadensis</i>	0.35	1.56	0.13	3	0.043	1	1	0.5	1	HEMI 1

(Suite Table A.4)

Ceratozetidae												
<i>Ceratozetes mediocris</i>	0.36	1.77	0.15	3	0.045	0.5	1	0.5	1	HEMI	1	
<i>Ceratozetes sp2</i>	0.39	1.61	0.13	3	0.047	0.5	1	0.5	1	HEMI	1	
<i>Ceratozetes sp3</i>	0.43	1.63	0.12	3	0.059	0.5	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Ceratozetes thienemanni</i>	0.51	1.69	0.18	1	0.048	0.5	1	0.5	0	HEMI	1	
Punctoribatidae												
<i>Mycobates hylaeus</i>	0.38	1.67	0.23	1	0.040	1	1	0.5	1	HEMI	1	
Oribatulidae												
<i>Phauloppia spl</i>	0.75	1.50	0.07	3	0.033	0.5	0	1	1	EPI	1	
Scheloribatidae												
<i>Scheloribates pallidulus</i>	0.40	1.73	0.15	3	0.050	0.5	1	0.5	1	HEMI	0	
<i>Hemileius spl</i>	0.43	1.65	0.14	3	0.047	0.5	0	0.5	1	HEMI	1	
Parakalumnidae												
<i>Neoribates aurantiacus</i>	0.59	1.54	0.18	3	0.050	0.5	1	1	1	EPI	1	
Galumnidae												
<i>Pergalumna emarginata</i>	0.60	1.40	0.17	3	0.048	0.5	1	1	1	EPI	1	
<i>Pilogalumna spl</i>	0.63	1.39	0.15	3	0.047	0.5	1	0.5	1	EPI	1	

¹ Cf. Table 2.2 for the full names and descriptions of the response traits considered

Table A.5 Collembola species mean density (individuals dm⁻³ ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and moss)) in response to biomass removal treatments across all LTSP experimental sites.

Order / Family / Species (Authority)	Biomass removal treatment ¹		
	Control	Tree-length	Full-tree
SYMPHYPLEONA			
Arrhopalitidae			
<i>Pygmarrhopalites (Arrhopalites) amarus</i> (Christiansen, 1966)	2 (1)	0	0
<i>Pygmarrhopalites (Arrhopalites) benitus</i> (Folsom, 1896)	7 (2)	2 (1)	1 (<1)
Bourletiellidae			
<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1863)	2 (2)	0	0
Katiannidae			
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1862)	1 (1)	0	0
Sminthuridae			
<i>Sminthurus butcheri</i> (Snider, 1969)	<1 (<1)	0	0
<i>Sminthurus incisus</i> (Snider, 1978)	<1 (<1)	0	0
<i>Sminthurus medialis</i> (Mills, 1934)	2 (1)	0	0
<i>Sphyroineca minnesotensis</i> (Guthrie, 1903)	1 (1)	<1 (<1)	0
Sminthurididae			
			1 (1)

(Suite Table A.5)

<i>Sminthurides lepus</i> (Mills, 1934)	<1 (<1)	0	0	1 (1)
PODUROMORPHA				
Hypogastruridae				
<i>Hypogastrura (Ceratophysella) pseudoarmata</i> (Voegtlin, 1982)	12 (8)	6 (4)	2 (2)	3 (1)
<i>Willemia anophthalma</i> (Börner, 1901)	2 (1)	0	0	1 (1)
Neanuridae				
<i>Micranurida pygmaea</i> (Börner, 1901)	3 (2)	1 (1)	<1 (<1)	1 (1)
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	<1 (<1)	<1 (<1)	0	0
Onychiuridae				
<i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	4 (2)	2 (2)	0	<1 (<1)
<i>Hymenaphorura (Protaphorura) similis</i> (Folsom, 1917)	5 (2)	4 (3)	2 (1)	3 (1)
<i>Thalassaphorura (Protaphorura) parvicornis</i> (Mills, 1934)	3 (3)	<1 (<1)	0	0
ENTOMOBRYOMORPHA				
Entomobryidae				
<i>Corynothrix borealis</i> (Tullberg, 1877)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Entomobrya sp. 1</i> (Rondani, 1861)	1 (<1)	0	0	1 (<1)

(Suite Table A.5)

<i>Entomobrya</i> sp. 2 (nr. <i>comparata</i>) (Rondani, 1861)	1 (1)	0	0	0
<i>Entomobrya</i> sp. 3 (nr. <i>confusa</i>) (Rondani, 1861)	1 (<1)	<1 (<1)	1 (<1)	1 (<1)
<i>Orchesella imitari</i> (Snider, 1997)	1 (1)	1 (1)	0	2 (2)
<i>Sinella recens</i> (Christiansen & Bellinger, 1998)	<1 (<1)	0	0	0
Isotomidae				
<i>Appendisotoma vesiculata</i> (Folsom, 1937)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	1 (1)
<i>Folsomia candida</i> (Willem, 1902)	5 (2)	6 (5)	0	0
<i>Folsomia nivalis</i> (Packard, 1873)	15 (8)	44 (36)	5 (1)	6 (2)
<i>Folsomia penicula</i> (Bagnall, 1939)	2 (2)	1 (1)	1 (<1)	1 (1)
<i>Isotoma (Desoria) flora</i> (Christiansen & Bellinger, 1980)	6 (2)	4 (2)	1 (1)	1 (1)
<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet, 1839)	3 (2)	1 (1)	1 (1)	1 (1)
<i>Isotomiella minor</i> (Schaeffer, 1896)	6 (2)	<1 (<1)	0	<1 (<1)
<i>Metisotoma grandiceps</i> (Reuter, 1891)	5 (2)	<1 (<1)	0	1 (1)
<i>Micranurophorus musci</i> (Bernard, 1977)	<1 (<1)	0	0	0

(Suite Table A.5)

<i>Parisotoma ekmani</i> (Fjellberg, 1977)	60 (20)	26 (13)	4 (2)	10 (5)
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	33 (19)	2 (1)	<1 (<1)	1 (1)
<i>Proisotoma minima</i> (Absolon, 1901)	<1 (<1)	<1 (<1)	0	0
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	6 (6)	0	<1 (<1)	0
Lepidocyrtidae				
<i>Lepidocyrtus curvicolis</i> (Bourlet, 1839)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Lepidocyrtus fernandi</i> (Christiansen & Bellinger, 1998)	0	0	<1 (<1)	0
<i>Lepidocyrtus helenae</i> (Snider, 1967)	1 (1)	0	0	2 (2)
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> (Uzel, 1891)	<1 (<1)	0	<1 (<1)	0
<i>Lepidocyrtus unifasciatus</i> (James, 1933)	<1 (<1)	0	0	0
Tomoceridae				
<i>Tomocerus (Pogonognathellus) flavescens</i> (Tullberg, 1871)	6 (3)	1 (1)	0	<1 (<1)

¹ Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree = whole-tree harvesting (merchantable / unmerchantable stem, top and branches); Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

Table A.6 Oribatida species mean density (individuals dm⁻³ ($\pm$ standard error) of forest floor (soil and moss)) in response to biomass removal treatments across all LTSP experimental sites.

Suborder / Family / Species (Authority)	Biomass removal treatment ¹		
	Control	Tree-length	Full-tree
ENARTHRONOTA			
Eniochthoniidae			
<i>Hypochthoniella (Eniochthonius) crosbyi</i> (Ewing, 1909)	17 (8)	2 (2)	1 (1)
<i>Hypochthoniella (Eniochthonius) minutissima</i> (Berlese, 1904)	7 (7)	0	0
MIXONOMATA			
Oribotritiidae			
<i>Protoribotritia oligotricha</i> (Märkel, 1963)	< 1 (<1)	1 (1)	0
Euphthiracaridae			
<i>Acrotitia (Rhysotritia) ardua</i> (Koch, 1841)	3 (2)	0	1 (1)
HOLOSOMATA (NOTHRINA)			
Trhypochthoniidae			
<i>Trhypochthonius americanus</i> (Ewing, 1908)	4 (2)	0	0
Malaconothridae			
<i>Malaconothrus mollisetosus</i> (Hammer, 1952)	< 1 (<1)	0	0
Nothridae			
<i>Neonothrus sp. 1</i> (Forsslund, 1955)	1 (1)	0	0

(Suite Table A.6)

<i>Nothrus monodactylus</i> (Berlese, 1910)	<1 (<1)	0	<1 (<1)	0
<i>Nothrus silvestris</i> (Nicolet, 1855)	1 (<1)	0	1 (1)	0
Crotoniidae				
<i>Camisia sp. 1</i> (von Heyden, 1826)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Heminothrus (Platynothrus) sp. 1 (nr. thori)</i> (Berlese, 1904)	2 (1)	0	0	0
BRACHYPYLINA				
Neoliodidae				
<i>Platylodes sp. 1</i> (Berlese, 1916)	<1 (<1)	0	0	0
Gymnodamaeidae				
<i>Gymnodamaeus sp. 1</i> (Kulczynski, 1902)	2 (2)	1 (1)	<1 (<1)	0
Podopteroategaeidae				
<i>Podopteroategaeus tectus</i> (Aoki, 1969)	<1 (<1)	0	<1 (<1)	0
Compactozetidae				
<i>Cepheus corae</i> (Jacot, 1928)	2 (1)	1 (<1)	1 (<1)	<1 (<1)
<i>Cepheus sp. 1</i> (Koch, 1835)	1 (1)	1 (1)	0	0
Astegistidae				

(Suite Table A.6)

<i>Cultroribula bicultrata</i> (Berlese, 1905)	1 (<1)	0	0	0
Ceratoppiidae				
<i>Ceratoppia quadridentata</i> (Haller, 1882)	2 (1)	1 (1)	1 (<1)	2 (1)
Eremaeidae				
<i>Eremaeus brevitarsus</i> (Ewing, 1917)	0	<1 (<1)	0	0
Oppiidae				
<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	4 (3)	4 (4)	20 (8)	18 (15)
<i>Oppia nitens</i> (Koch, 1836)	12 (4)	2 (2)	4 (5)	1 (1)
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	107 (24)	108 (35)	73 (15)	45 (18)
Suctobelbidae				
<i>Suctobelbella</i> sp. 1 (Jacot, 1937)	48 (18)	42 (10)	26 (10)	21 (4)
<i>Suctobelbella</i> sp. 2 (Jacot, 1937)	3 (1)	1 (1)	6 (4)	1 (1)
Carabodidae				
<i>Carabodes granulatus</i> (Banks, 1895)	8 (3)	4 (3)	2 (1)	<1 (<1)
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	5 (2)	2 (1)	2 (1)	1 (1)
Tectocephidae				

(Suite Table A.6)

<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	29 (18)	14 (4)	15 (3)	27 (16)
Phenopelopidae				
<i>Eupelops</i> sp. 1 (nr. <i>septentrionalis</i>) (Ewing, 1917)	15 (3)	2 (1)	1 (1)	3 (1)
<i>Eupelops</i> sp. 2 (nr. <i>hirtus</i>) (Ewing, 1917)	1 (<1)	0	<1 (<1)	0
Achipteriidae				
<i>Achipteria</i> sp. 1 (nr. <i>clarenci</i>) (Berlese, 1885)	53 (44)	4 (3)	1 (1)	0
<i>Parachipteria</i> sp. 1 (Van der Hammen, 1952)	16 (2)	5 (4)	4 (4)	3 (2)
<i>Pseudachipteria</i> (<i>Parachipteria</i>) sp1 (Travé, 1960)	1 (1)	0	4 (5)	0
<i>Dentachipteria</i> sp. 1 (nr. <i>highlandensis</i>) (Nevin, 1974)	4 (3)	1 (1)	1 (1)	1 (<1)
Tegoribatidae				
<i>Tegoribates americanus</i> (Hammer, 1958)	1 (1)	<1 (<1)	<1 (<1)	1 (1)
Oribatellidae				
<i>Oribatella canadensis</i> (Behan-Pelletier & Eamer 2010)	1 (1)	0	0	0
<i>Oribatella minuta</i> (Banks, 1896)	5 (5)	0	0	0
Ceratozetidae				

(Suite Table A.6)

<i>Ceratozetes cuspidatus</i> (Jacot, 1939)	1 (1)	1 (1)	1 (<1)	1 (<1)
<i>Ceratozetes mediocris</i> (Berlese, 1908)	25 (13)	32 (16)	27 (9)	5 (2)
<i>Ceratozetes</i> sp. 2 (Berlese, 1908)	7 (2)	1 (1)	3 (2)	2 (1)
<i>Ceratozetes</i> sp. 3 (Berlese, 1908)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Ceratozetes thienemanni</i> (Willmann, 1943)	11 (5)	14 (7)	6 (4)	1 (<1)
Punctoribatidae (Mycobatidae)				
<i>Mycobates hylaeus</i> (Behan-Pelletier, 1994)	1 (<1)	3 (2)	2 (1)	1 (1)
<i>Mycobates incurvatus</i> (Hammer, 1952)	1 (1)	0	0	0
Oribatulidae				
<i>Eporibatula</i> sp. 1 (nr. <i>modesta</i>) (Sellnick, 1928)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Oribatula pallida</i> (Banks, 1906)	1 (<1)	0	0	0
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)	<1 (<1)	0	0	0
<i>Phauloppia</i> sp. 1 (nr. <i>boletorum</i>) (Berlese, 1908)	<1 (<1)	0	0	0
Scheloriibatidae				
<i>Scheloriibates pallidulus</i> (Koch, 1841)	61 (21)	15 (5)	7 (3)	8 (2)

(Suite Table A.6)

<i>Hemileius sp. 1</i> (nr. <i>quadripilis</i>) (Berlese, 1916)	< 1 (< 1)	< 1 (< 1)	0	0
Haplozetidae				
<i>Xylobates oblongus</i> (Ewing, 1909)	1 (< 1)	0	1 (1)	0
Parakalumnidae				
<i>Neoribates aurantiacus</i> (Oudemans, 1914)	1 (< 1)	0	< 1 (< 1)	0
Galumnidae				
<i>Pergalumna emarginata</i> (Banks, 1895)	3 (2)	1 (1)	1 (1)	0
<i>Pergalumna sp. 1</i> (Grandjean, 1936)	1 (1)	7 (4)	5 (4)	1 (1)
<i>Pilogalumna sp. 1</i> (nr. <i>binadalaes</i>) (Grandjean, 1956)	2 (1)	0	0	0

¹ Control = mature stand without harvesting; Tree-length = stem-only harvesting; Full-tree = whole-tree harvesting (merchantable / unmerchantable stem, top and branches); Bladed = whole-tree harvesting with removal of stump and of the forest floor

Table A.7 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of moss and soil Collembola species found across all *LTSP* experimental sites.

Order / Family / Species	Morphological, life history and ecological traits ¹													
	BL	BSR	RFL	RAL	RLl	ON	BPL	BOP	SP	PAO	MPS	SRS	MH	DA
SYMPHYPLEONA														
Arrhopalitidae														
<i>Pygmarrhopalites amarus</i>	0.70	1.92	0.47	1.48	0.50	1	0	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
<i>Pygmarrhopalites benitus</i>	0.70	1.99	0.40	1.46	0.46	1	0.5	0	0	0	0.5	1	HEMI	0
Bourletiellidae														
<i>Bourletiella hortensis</i>	0.85	2.14	0.30	1.59	0.43	3	1	1	0	0	0.5	1	EPI	0
Katiannidae														
<i>Sminthurinus elegans</i>	0.70	2.25	0.34	1.56	0.41	4	1	1	0	0	0.5	1	EPI	1
Sminthuridae														
<i>Sminthurus butcheri</i>	1.00	2.22	0.33	1.60	0.45	3	1	1	0	0	1	1	EPI	0
<i>Sminthurus medialis</i>	0.80	2.09	0.30	1.44	0.43	4	1	1	0	0	1	1	EPI	1
PODUROMORPHA														
Hypogastruridae														
<i>Hypogastrura pseudoarmata</i>	1.13	2.85	0.12	0.97	0.26	4	0.5	0	0	1	0.5	1	HEMI	0
<i>Willemia anophthalma</i>	0.48	3.65	0	0.89	0.19	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
Neanuridae														
<i>Micranurida pygmaea</i>	0.48	3.16	0	0.85	0.20	1	0.5	0	0	1	0	0	EU	0
<i>Neanura muscorum</i>	1.05	4.20	0	0.78	0.24	2	0.5	0	0	0	0	0	HEMI	0

Onychiuridae															
<i>Micraptorhura absoloni</i>	0.70	3.67	0	0.88	0.24	0	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
<i>Hymenaphorura similis</i>	0.73	5.03	0	0.77	0.19	0	0	0	0	0	1	0.5	1	EU	0
<i>Heteraphorura parvicornis</i>	0.65	3.46	0	0.92	0.25	0	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
ENTOMOBRYOMORPHA															
Entomobryidae															
<i>Corynothrix borealis</i>	2.10	4.00	0.48	2.71	0.45	4	0.5	1	0	0	0	1	1	EPI	1
<i>Entomobrya</i> sp. 3	1.40	2.80	0.36	2.45	0.48	4	1	1	0	0	0	1	1	EPI	1
<i>Orchesella imitari</i>	1.50	3.72	0.47	2.58	0.42	4	1	1	0	0	0	1	1	EPI	1
Isotomidae															
<i>Appendisotoma vesiculata</i>	0.84	3.49	0.19	1.13	0.28	4	0.5	0	0	0	1	0.5	1	HEMI	0
<i>Folsomia candida</i>	0.76	4.65	0.25	1.36	0.29	0	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
<i>Folsomia nivalis</i>	0.85	4.13	0.30	1.31	0.31	0	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
<i>Folsomia penicula</i>	1.06	4.12	0.20	1.29	0.25	1	0.5	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	0
<i>Isotoma flora</i>	0.86	3.90	0.34	1.33	0.35	4	0.5	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	1
<i>Isotoma viridis</i>	0.91	4.21	0.36	1.39	0.33	4	1	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	1
<i>Isotomiella minor</i>	0.66	4.29	0.32	1.40	0.34	0	0	0	0	0	0	1	0	HEMI	0
<i>Metisotoma grandiceps</i>	0.72	5.75	0.17	0.73	0.30	4	0.5	0	0	0	1	1	0	HEMI	0
<i>Parisotoma ekmani</i>	0.66	4.18	0.35	1.40	0.29	1	0	0	0	0	1	0.5	0	EU	0
<i>Parisotoma notabilis</i>	0.63	3.84	0.34	1.37	0.30	2	0	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	0
<i>Proisotoma minima</i>	0.83	4.71	0.39	1.29	0.30	2	0	0	0	0	1	0.5	0	HEMI	0
<i>Proisotoma miuuta</i>	0.86	4.16	0.35	1.29	0.31	4	0	0	0	0	1	0.5	1	HEMI	0
Lepidocyrtidae															

(Suite **Table A.7**)

<i>Lepidocyrtus fernandi</i>	0.90	3.27	0.42	1.71	0.44	4	0	1	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Lepidocyrtus helenae</i>	1.03	3.42	0.42	1.53	0.43	4	1	1	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	1.48	4.03	0.49	1.86	0.42	4	0.5	1	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Lepidocyrtus unifasciatus</i>	1.50	3.33	0.43	1.45	0.42	4	1	1	1	0	0.5	1	EPI	1
Tomoceridae														
<i>Tomocerus flavescens</i>	1.67	3.64	0.41	3.30	0.49	3	0.5	1	1	0	1	1	EPI	0

¹ Cf. **Table 2.1** for the full names and descriptions of the response traits considered

Table A.8 Mean values and attributes (from 3 female specimens per species per sample when possible) of response traits of moss and soil Oribatida species found across all LTSP experimental sites.

Suborder / Family / Species	Morphological, life history and ecological traits ¹										
	BL	BSR	RSL	CN	RCL	CS	PP	MPS	SRS	MH	DA
ENARTHRONOTA											
Eniochthoniidae											
<i>Hypochthoniella crosbyi</i>	0.40	1.80	0.24	1	0.049	0	0	0.5	0	EU	0
<i>Hypochthoniella minutissima</i>	0.36	2.02	0.24	1	0.049	0	0	0.5	0	EU	0
MIXONOMATA											
Oribotritiidae											
<i>Protoribotritia oligotricha</i>	0.50	1.67	0.12	1	0.044	0.5	0	0.5	1	HEMI	0
Euphthiracaridae											
<i>Acrotitia ardua</i>	0.62	1.90	0.14	2	0.045	0.5	0	1	0	EPI	1
Phthiracaridae											
<i>Phthiracarus longulus</i>	0.66	1.86	0.08	1	0.056	0.5	0	1	1	EPI	1
HOLOSOMATA (NOTHRINA)											
Trhypochthoniidae											
<i>Trhypochthonius americanus</i>	0.53	1.84	0.15	3	0.044	0.5	0	1	0	EPI	1
Malacoethridae											
<i>Malacoethrus mollisetosus</i>	0.37	2.31	0	1	0.034	0	0	1	0	EU	0
Nothridae											
<i>Neonothrus sp1</i>	0.63	2.64	0.19	1	0.035	0.5	0	1	0	EPI	0
<i>Nothrus monodactylous</i>	0.71	1.78	0.28	1	0.053	1	0	1	0	EPI	1

(Suite Table A.8)

<i>Nothrus silvestris</i>	0.83	1.93	0.28	3	0.055	1	0	1	0	EPI	1
Crotoniidae											
<i>Heminothrus sp. I</i>	0.72	2.37	0.15	1	0.036	1	0	1	0	EPI	1
BRACHYPYLINA											
Gymnodamaeidae											
<i>Gymnodamaeus sp. I</i>	0.46	1.79	0.24	3	0.033	0.5	0	0.5	1	HEMI	1
Podopteroetegaeidae											
<i>Podopteroetegaeus tectus</i>	0.45	1.73	0.27	1	0.028	0.5	0	0.5	0	EU	0
Compactozetidae											
<i>Cepheus corae</i>	0.64	1.81	0.20	3	0.043	1	0	0.5	1	EPI	1
<i>Cepheus sp. I</i>	0.64	1.63	0.12	1	0.060	1	0	0.5	1	EPI	1
Astegistidae											
<i>Cultroribula bicultrata</i>	0.21	1.62	0.17	1	0.060	0	0	0.5	0	EU	0
Ceratoppiidae											
<i>Ceratoppia quadridentata</i>	0.60	1.66	0.28	3	0.038	0.5	0	0.5	1	EPI	1
Eremaeidae											
<i>Eremneus brevitarsus</i>	0.64	1.68	0.20	3	0.055	0.5	0	1	1	EPI	1
Oppiidae											
<i>Microppia minus</i>	0.18	2.17	0.10	1	0.050	0	0	0.5	0	EU	0
<i>Oppia nitens</i>	0.36	1.80	0.22	1	0.047	0	0	1	1	EU	0
<i>Oppiella nova</i>	0.25	1.87	0.16	1	0.049	0	0	1	0	EU	0
Suctobelbidae											
<i>Suctobelbella sp. I</i>	0.21	1.77	0.14	1	0.049	0	0	0	0	EU	0

(Suite Table A.8)

<i>Suctobelbella</i> sp. 2	0.38	1.75	0.14	1	0.046	0.5	0	0	0	EU	0
Carabodidae											
<i>Carabodes granulatus</i>	0.46	1.90	0.13	1	0.037	1	0	1	0	EPI	1
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	0.50	1.84	0.14	1	0.042	1	0	1	1	EPI	1
Tectocephidae											
<i>Tectocephus velatus</i>	0.27	1.76	0.18	1	0.051	0.5	0	0.5	0	EU	0
PORONOTICAE											
Phenopelopidae											
<i>Eupelops</i> sp. 1	0.52	1.30	0.18	3	0.047	1	0	0	1	EPI	1
<i>Eupelops</i> sp. 2	0.48	1.20	0.22	3	0.054	0.5	0	0	1	HEMI	1
Achipteriidae											
<i>Achipteria</i> sp. 1	0.61	1.58	0.19	3	0.049	1	1	1	1	EPI	1
<i>Parachipteria</i> sp. 1	0.45	1.58	0.21	3	0.047	1	1	1	1	EPI	1
<i>Pseudachipteria</i> sp. 1	0.54	1.66	0.22	3	0.053	0.5	1	1	1	EPI	1
<i>Dentachipteria</i> sp. 1	0.69	1.56	0.17	3	0.054	1	1	1	1	EPI	1
Tegoribatidae											
<i>Tegoribates americanus</i>	0.50	1.61	0.14	3	0.044	1	1	0.5	1	HEMI	1
Oribatellidae											
<i>Oribatella canadensis</i>	0.59	1.50	0.19	3	0.043	1	1	0.5	1	HEMI	1
Ceratozetidae											
<i>Ceratozetes cuspidatus</i>	0.53	1.44	0.15	3	0.041	0.5	1	0.5	0	HEMI	1
<i>Ceratozetes mediocris</i>	0.34	1.71	0.16	3	0.044	0.5	1	0.5	1	HEMI	1
<i>Ceratozetes</i> sp. 2	0.41	1.54	0.13	3	0.046	0.5	1	0.5	1	HEMI	1
<i>Ceratozetes</i> sp. 3	0.76	1.52	0.10	3	0.049	0.5	1	0.5	1	HEMI	1
<i>Ceratozetes thienemanni</i>	0.51	1.64	0.18	1	0.047	0.5	1	0.5	0	HEMI	1

(Suite Table A.8)

Punctoribatidae										
<i>Mycobates hylaeus</i>	0.37	1.57	0.17	1	0.042	1	1	0.5	1	HEMI
<i>Mycobates incurvatus</i>	0.49	1.42	0.15	3	0.046	1	1	0.5	1	HEMI
Oribatulidae										
<i>Eporibatula sp. 1</i>	0.43	1.69	0.09	3	0.052	0.5	0	0.5	1	HEMI
<i>Oribatula tibialis</i>	0.43	1.43	0.12	3	0.035	0.5	0	1	1	EPI
<i>Phauloppia sp. 1</i>	0.75	1.56	0.09	3	0.033	0.5	0	1	1	EPI
Scheloribatidae										
<i>Scheloribates pallidulus</i>	0.41	1.68	0.16	3	0.047	0.5	1	0.5	1	HEMI
<i>Hemileius sp. 1</i>	0.43	1.55	0.13	3	0.036	0.5	0	0.5	1	HEMI
Haplozetidae										
<i>Xylobates oblongus</i>	0.45	1.50	0.19	3	0.046	0.5	1	1	0	EPI
Parakalumnidae										
<i>Neoribates aurantiacus</i>	0.55	1.57	0.18	3	0.056	0.5	1	1	1	EPI
Galumnidae										
<i>Pergalumna emarginata</i>	0.58	1.41	0.16	3	0.045	0.5	1	1	1	EPI
<i>Pergalumna sp. 1</i>	0.40	1.53	0.14	3	0.051	0.5	1	1	1	EPI
<i>Pilogalumna sp. 1</i>	0.60	1.35	0.18	3	0.045	0.5	1	0.5	1	HEMI

¹ Cf. Table 2.2 for the full names and descriptions of the response traits considered

Table A.9 Méta-données des tables de données taxonomiques des communautés de collemboles et d'acariens oribates échantillonnées sur les sites expérimentaux d'*Island Lake* (**Chapitre 1**) et du réseau *LTSP* (**Chapitre 3**)

Table de données	Chapitre 1 (Island Lake)	Chapitre 3 (LTSP)
Nombre total de points d'échantillonnage [nombre total de lignes]	75	60
"ID" (= numéro d'identification du point d'échantillonnage) [colonne 1]	"1" à "75"	"1" à "60"
"GPS" (= coordonnées GPS du point d'échantillonnage) [colonne 2]	"ZoneUTM_x_y"	
"Site" (= site d'échantillonnage) [colonne 3]	"Island_Lake"	"Eddy3" / "Nimitz" / "Superior1-3" / "Superior2" / "Wells"
"Treatment" (= traitement de récolte de la biomasse ligneuse) [colonne 4]	"Control" (= peuplement mature (49 ans au moment de l'échantillonnage) de pin gris non-coupée)	"Control" (= peuplement mature (entre 77 et 102 ans suivant les sites au moment de l'échantillonnage) de pin gris non-coupée et non-récoltée)
	"Tree-length" (= coupe totale du peuplement mature de pin gris avec seule récolte du tronc des arbres exploitables il y a 2 ans + replantation de pin gris l'année suivante)	"Tree-length" (= coupe totale du peuplement mature de pin gris avec seule récolte du tronc des arbres exploitables il y a 20 ans + replantation de pin gris l'année suivante)
	"Full-tree biomass" (= traitement "Tree-length" + récolte de la cime et des branches des arbres exploitables et récolte totale (tronc, cime et branches) des arbres non-commercialisables il y a 2 ans + replantation pin gris l'année suivante)	

(Suite Table A.9)

"Treatment" (= traitement de récolte de la biomasse ligneuse) [colonne 4]	"Stumped" (= traitement "Full-tree biomass" + récolte de la cime et des branches il y a 2 ans + replantation de pin gris l'année suivante)	"Full-tree" (= traitement "Tree-length" + récolte de la cime et des branches des arbres exploitables il y a 20 ans + replantation de pin gris l'année suivante)
	"Bladed" (= traitement "Stumped" + enlèvement des couches organiques du sol forestier il y a 2 ans + replantation de pin gris l'année suivante)	"Bladed" (= traitement "Full-tree" + enlèvement des souches des arbres et des couches organiques du sol forestier il y a 20 ans + replantation de pin gris l'année suivante)
"Time" (= date d'échantillonnage) [colonne 5]	"June_2013" / "August_2013" / "May_2014"	"July_2013"
"Replicate" (= numéro de la parcelle de réplique expérimentale) [colonne 6]	"1" / "2" / "3" / "4" / "5"	"1" / "2" / "3"
"Total_Collembola_Density" [colonne 7]	Nombre de collembolles (adultes, juvéniles et indéterminés) collectés dm ⁻³ de sol forestier	
"Total_Oribatida_Density" [colonne 8]	Nombre d'acariens oribates (adultes, juvéniles et indéterminés) collectés dm ⁻³ de sol forestier	
"Total_Collembola_Biomass" [colonne 9]	µg de collembolles collectés cm ⁻³ de sol forestier	
"Total_Oribatida_Biomass" [colonne 10]	µg d'acariens oribates collectés cm ⁻³ de sol forestier	
"Collembola_Diversity" [colonne 11]	Sans unité (diversité spécifique α des collembolles collectés: exp ^(indice Shannon-Wiener))	
"Oribatida_Diversity" [colonne 12]	Sans unité (diversité spécifique α des collembolles collectés: exp ^(indice Shannon-Wiener))	

(Suite Table A.9)

Colonnes suivantes		
"X_x" ("Genre espèce") [1 colonne par espèce]	Nombre de collemboles (adultes et juvéniles) de l'espèce "X_x" collectés dm ⁻³ de sol forestier	41 espèces
"Y_y" ("Genre espèce") [1 colonne par espèce]	Nombre d'acariens oribates (adultes) de l'espèce "Y_y" collectés dm ⁻³ de sol forestier	55 espèces
Informations complémentaires incluant les méthodes d'échantillonnage et d'identification		
Lieu d'échantillonnage (données GPS = UTM)	Site expérimental d' <i>Islande Lake</i> , proche de la ville de Chapleau, Nord-est de l'Ontario (Canada) (17T 308024E, 5285652N)	5 sites expérimentaux du réseau "Long-Term Soil Productivity (LTSP)" dans le Nord-est de l'Ontario (Canada): <i>Eddy 3</i> (17 T 404977E, 5177690N), <i>Nimitz</i> (17 T331884E, 5278159N), <i>Superior 1-3</i> (17 T 365406E, 5271617N), <i>Superior 2</i> (17 T 364123E, 5271425), et <i>Wells</i> (17 T 318382E, 5142205N)
Type d'écosystème	Forêt boréale (plantation) dominée par le pin gris (<i>Pinus banksiana</i>), âgée de 49 ans et issue d'une coupe totale	Forêt boréale naturelle (régénération) dominée par le pin gris, âgée de 77 à 102 ans et issue d'un feu
Échantillonnage (à chaque date)	1 point d'échantillonnage au centre de chaque parcelle expérimentale avec la collecte: - des couches vivantes et mortes de mousses au sol (sur 100 cm ² sur une épaisseur variable, mais mesurés pour calculer le volume récolté) uniquement dans le traitement "Control" - du sol organominéral (carotte de 5 cm de Ø et de 10 cm de profondeur à partir de la litière en surface) dans tous les traitements incluant le traitement "Control"	
Méthodes d'extraction, de préparation et d'identification	- Extraction de la mésofaune: extracteur de Tullgren (48 h à 30 °C, 48 h à 35 °C et 48 h à 30 °C) - Rassemblement des collemboles et acariens oribates extraits des échantillons du même point d'échantillonnage du sol forestier (mousses et carotte de sol) - Décoloration dans acide lactique 88 % et montage sur lame (milieu de Hoyer) - Identification des espèces au microscope à contraste de phase (X800)	

(Suite Table A.9)

Nombre total d'espèces de collembolés collectées	58	41
Nombre total d'espèces d'acariens oribates collectées	36	55
Article de référence	Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D. Handa, I.T. (2018). Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (<i>Pinus banksiana</i>) stand of northeastern Ontario (Canada). <i>Forest Ecology and Management</i>, 407, 155–165. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.054 Rousseau, L., Venier, L., Fleming, R., Hazlett, P., Morris, D., Handa, I.T. (2018). Long-term effects of biomass removal on soil mesofaunal communities in northeastern Ontario (Canada) jack pine (<i>Pinus banksiana</i>) stands. <i>Forest Ecology and Management</i>, 421, 72–83. doi: 10.1016/j.foreco.2018.02.017	

Table A.10 Méta-données des tables de données fonctionnelles des communautés de collembolles et d'acariens oribates échantillonnées sur les sites expérimentaux d'*Island Lake* (**Chapitre 2**) et du réseau *LTSP* (**Chapitre 3**)

Table de données	Sous-table pour les collembolles	
	Chapitre 2 (Island Lake)	Chapitre 3 (LTSP)
Nombre total d'espèces [nombre total de lignes par colonne]	53	33
"Species" (= noms des espèces, 1 espèce par ligne) [colonne 1]	"X_x" ("Genre_espèce")	
"Number" [colonne 2]	Nombre de spécimens utilisés pour mesurer les traits de l'espèce considérée Nombre total = 797	
"Body_length" [colonne 3]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur totale du corps (de la tête à la fin de l'abdomen sans considérer la furcula) [unité: mm]	
"Body_shape_ratio" [colonne 4]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la forme du corps (rapport de la longueur du corps ("Body_length") sur sa partie la plus large) [sans unité]	
"Relative_furcula_length" [colonne 5]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur relative de la furcula par rapport à celle du corps ("Body_length") [de "0" à "1", sans unité]	
"Relative_antenna_length" [colonne 6]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur relative des antennes par rapport à celle de la tête [de "0" à "1", sans unité]	
"Relative_leg_length" [colonne 7]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur relative des antennes par rapport à celle du corps ("Body_length") [de "0" à "1", sans unité]	
"Ocelli_number" [colonne 8]	Valeur pour chaque espèce du nombre d'ocelles présents sur la tête ["0" = 0 ocelli, "1" = 1-2 ocelli, "2" = 3-4 ocelli, "3" = 5-6 ocelli, "4" = 7-8 ocelli]	
"Body_pigmentation_level" [colonne 9]	Valeur pour chaque espèce de la pigmentation corporelle ["0" = pas de pigmentation, "0.5" = pigmentation présente sans motif, "1" = forte pigmentation avec motif]	

(Suite Table A.10)

"Bothriotricha" [colonne 10]	Valeur pour chaque espèce de la présence de bothriotricha sur l'abdomen ["0" = absence, "1" = présence]
"Scales" [colonne 11]	Valeur pour chaque espèce de la présence d'écailles sur le corps ["0" = absence, "1" = présence]
"Post-antennal_organ" [colonne 12]	Valeur pour chaque espèce de la présence d'un organe post-antennaire sur la tête ["0" = absence, "1" = présence]
"Mouthpart_structure" [colonne 13]	Valeur pour chaque espèce de la structure morphologique des pièces buccales (mandibules et maxilles) ["0" = réduite, 0.5 = "normal" et "1" = forte]
"Sexual_reproduction" [colonne 14]	Valeur pour chaque espèce du mode de reproduction majeur, basé sur la présence de spécimens mâles dans la population ("0" = parthénogénèse, "1" = reproduction sexuelle)
Sous-table pour les acarïens oribates	
Nombre total d'espèces [nombre total de lignes par colonne]	34 47
"Species" (= noms des espèces, 1 espèce par ligne) [colonne 1]	"Y_y" ("Genre_espèce")
"Number" [colonne 2]	Nombre de spécimens utilisés pour mesurer les traits de l'espèce considérée Nombre total = 641 Nombre total = 1413
"Body_length" [colonne 3]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur totale du corps [unité: mm]
"Body_shape_ratio" [colonne 4]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la forme du corps (rapport de la longueur du corps ("Body_length") sur sa partie la plus large) [sans unité]

(Suite Table A.10)

"Relative_claw_length" [colonne 5]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la taille relative des griffes de la première paire de pattes par rapport à celle du corps ("Body_length") [de "0" à "1", sans unité]
"Claw_number" [colonne 6]	Valeur pour chaque espèce du nombre de griffes sur la première paire de pattes ["1", "2", "3", sans unité]
"Relative_sensillus_length" [colonne 7]	Valeur moyenne pour chaque espèce de la longueur du sensillus par rapport à celle du corps ("Body_length") [de "0" à "1", sans unité]
"Pteromorphae" [colonne 8]	Valeur pour chaque espèce de la présence de pteromorphes ["0" = absence, "1" = présence]
"Cuticle_sclerotization" [colonne 9]	Valeur pour chaque espèce de la sclérotisation cuticulaire ["0" = faible sclérotisation, "0.5" = sclérotisation moyenne, "1" = forte sclérotisation]
"Mouthpart_structure" [colonne 10]	Valeur pour chaque espèce de la structure morphologique des pièces buccales (chélères) ["0" = allongée, "0.5" = normal, "1" = compactée]
"Sexual_reproduction" [colonne 11]	Valeur pour chaque espèce du mode de reproduction majeur, basé sur la présence de spécimens mâles dans la population ("0" = parthénogénèse, "1" = reproduction sexuelle)
Informations complémentaires incluant les méthodes d'échantillonnage et d'identification	
Lieu d'échantillonnage (données GPS = UTM)	5 sites expérimentaux du réseau "Long-Term Soil Productivity (LTSP)" dans le Nord-est de l'Ontario (Canada): <i>Eddy 3</i> (17 T 404977E, 5177690N), <i>Nimitz</i> (17 T331884E, 5278159N), <i>Superior 1-3</i> (17 T 365406E, 5271617N), <i>Superior 2</i> (17 T 364123E, 5271425), et <i>Wells</i> (17 T 318382E, 5142205N)

(Suite Table A.10)

Type d'écosystème	Forêt boréale (plantation) dominée par le pin gris (<i>Pinus banksiana</i>), âgée de 49 ans et issue d'une coupe totale. Une partie a été récoltée en 2011	Forêt boréale naturelle (régénération) dominée par le pin gris, âgée de 77 à 102 ans et issue d'un feu. Une partie a été coupée et récoltée en 2011
Date(s) d'échantillonnage [colonne 5]	June 2013, August 2013 et May 2014 (données toutes rassemblées)	July 2013
Nombre total de points d'échantillonnage	75 (25 points par date d'échantillonnage)	60
Types d'échantillon	- couches vivantes et mortes de mousses au sol (sur 100 cm² sur une épaisseur variable, mais mesurés pour calculer le volume récolté) - sol organominéral (carotte de 5 cm de Ø et de 10 cm de profondeur à partir de la litière)	
Méthodes d'extraction, de préparation, d'identification et de mesures des traits considérés	- Extraction de la mésofaune: extracteur de Tullgren (48 h à 30 °C, 48 h à 35 °C et 48 h à 30 °C) - Rassemblement des collembolles et acariens oribatés extraits des échantillons de sol forestier (mousses et carotte de sol) - Décoloration dans acide lactique 88 % et montage sur lame (milieu de Hoyer) - Identification des espèces et mesure de l'ensemble des traits sur les spécimens adultes femelles au microscope à contraste de phase (X800) incluant une micro-règle graduée sur les oculaires du microscope (précision: 12.5 µm)	
Article de référence	Rousseau, L., Venier, L., Aubin, I., Gendreau-Berthiaume B., Moretti M., Salmon, S., Handa, I.T. (en préparation). Intense woody biomass removal leads to functional homogenization of boreal soil mesofaunal communities.	Rousseau, L., Venier, L., Fleming, R., Hazlett, P., Morris, D., Handa, I.T. (2018). Long-term effects of biomass removal on soil mesofaunal communities in northeastern Ontario (Canada) jack pine (<i>Pinus banksiana</i>) stands. <i>Forest Ecology and Management</i> , 421, 72–83. doi: 10.1016/j.foreco.2018.02.017

BIBLIOGRAPHIE

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Abbas, D., Current, D., Phillips, M., Rossman, R., Hoganson, H. & Brooks, K.N. (2011). Guidelines for harvesting forest biomass for energy: A synthesis of environmental considerations. *Biomass and Bioenergy*, 35(11), 4538–4546. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.06.029>
- Addison, J.A. & Barber, K.N. (1997). *Response of soil invertebrates to clear-cutting and partial cutting in a boreal mixed wood forest in Northern Ontario. Information report GLC-X-1* Great Lakes Forestry Centre, Canadian Forest Service (Natural Resources Canada), Sault Ste Marie (Ontario), Canada. <http://www.cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/9135.pdf>
- Addison, J.A. (2006). *Impact of retaining woody debris and forest floor habitats on stand level diversity of soil Collembola, Report BCFSP: Y061085*. School of Environment and Sustainability Victoria (British Columbia), Canada. https://www.for.gov.bc.ca/hfd/library/FIA/2006/FSP_Y061085.pdf
- Addison, J.A., Trofymow, J.A. & Marshall, V.G. (2003). Functional role of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology*, 24(3), 247–261. [http://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00089-1](http://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00089-1)
- Alvarez, T., Frampton, G.K. & Goulson, D. (2000). The role of hedgerows in the recolonisation of arable fields by epigeal Collembola. *Pedobiologia*, 44(3–4), 516–526. [http://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70068-2](http://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70068-2)

- Anderson, M.J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3), 626–639. <http://doi.org/10.1139/cjfas-58-3-626>
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9(6), 683–693. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>
- Arvidsson, H. & Lundkvist, H. (2003). Effects of crushed wood ash on soil chemistry in young Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 176(1–3), 121–132. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00278-5](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00278-5)
- Åström, J. & Bengtsson, J. (2011). Patch size matters more than dispersal distance in a mainland–island metacommunity. *Oecologia*, 167(3), 747–757. <http://doi.org/10.1007/s00442-011-2024-y>
- Åström, M., Dynesius, M., Hylander, K. & Nilsson, C. (2005). Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cuts. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1194–1202. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01087.x>
- Aubin I., Messier C., Gachet S., Lawrence K., McKenney D., Arseneault A., Bell W., De Grandpré, L., Shipley B., Ricard J.P. & Munson A.D. (2012). *TOPIC - Traits of Plants in Canada*. Canadian Forest Service, Natural Resources Canada. <http://topic.rncan.gc.ca/>
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J. & Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodiversity and Conservation*, 22(12), 2957–2975. <http://doi.org/10.1007/s10531-013-0565-6>
- Auclerc, A., Ponge, J.-F., Barot, S. & Dubs, F. (2009). Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(8), 1596–1604. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.017>

- Ballard, T.M. (2000). Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133(1–2), 37–42. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00296-0](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00296-0)
- Barbosa, P., Letourneau, D. & Agrawal, A. (2012). *Insect outbreaks revisited*. John Wiley & Sons.
- Bardgett, R.D. & Van Der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505(7528), 505–511. <http://doi.org/10.1038/nature13855>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <http://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Battigelli, J.P., Spence, J.R., Langor, D.W. & Berch, S.M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 1136–1149. <http://doi.org/10.1139/x03-267>
- Bauer, T. & Christian, E. (1987). Habitat dependent differences in the flight behaviour of Collembola. *Pedobiologia*, 30(4), 233–239.
- Behan-Pelletier, V.M. (1993). Diversity of soil arthropods in Canada: systematic and ecological problems. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 125(S165), 11–50. <http://doi.org/10.4039/entm125165011-1>
- Behan-Pelletier, V.M. (1999). Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1–3), 411–423. [http://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00046-8](http://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00046-8)
- Behan-Pelletier, V.M. (2003). Acari and Collembola biodiversity in Canadian agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 83(Special Issue), 279–288. <http://doi.org/10.4141/S01-063>
- Behan-Pelletier, V.M., Norton, R.A. & Lindo, Z., 2014. *Families and genera of Macropyline and Brachypyline oribatid mites in the USA and Canada*. OSU Summer Program in Acarology. Columbus (Ohio), United States of America.

- Bellinger, P.F., Christiansen, K.A. & Janssens, F. (2017). *Checklist of the Collembola of the World [1996-2017]*. <http://www.collembola.org>.
- Belyea, L.R. & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86(3), 402. <http://doi.org/10.2307/3546646>
- Bengtsson, J., Persson, T. & Lundkvist, H. (1997). Long-Term Effects of Logging Residue Addition and Removal on Macroarthropods and Enchytraeids. *The Journal of Applied Ecology*, 34(4), 1014. <http://doi.org/10.2307/2405290>
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series, B*(57), 289–300.
- Berch, S., Morris, D. & Malcolm, J. (2011). Intensive forest biomass harvesting and biodiversity in Canada: A summary of relevant issues. *The Forestry Chronicle*, 87(4), 478–487. <http://doi.org/10.5558/tfc2011-046>
- Berch, S.M., Battigelli, J.P. & Hope, G.D. (2007). Responses of soil mesofauna communities and oribatid mite species to site preparation treatments in high-elevation cutblocks in southern British Columbia. *Pedobiologia*, 51(1), 23–32. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.12.001>
- Berch, S.M., Bulmer, C., Curran, M., Finvers, M. & Titus, B. (2012). Provincial Government Standards, Criteria, and Indicators for Sustainable Harvest of Forest Biomass in British Columbia: Soil and Biodiversity. *International Journal of Forest Engineering*, 23(1), 33–37. <http://doi.org/10.1080/14942119.2012.10739958>
- Berg, M.P. & Bengtsson, J. (2007). Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos* 116, 1789–1804. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15748.x>
- Berg, M.P., Stoffer, M. & van den Heuvel, H.H. (2004). Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. *Pedobiologia*, 48(5–6), 589–601. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.07.006>

- Bhatti, J.S., Foster, N.W., Oja, T., Moayeri, M.H. & Arp, P.A. (1998). Modeling potentially sustainable biomass productivity in jack pine forest stands. *Canadian Journal of Soil Science*, 78(1), 105–113. <http://doi.org/10.4141/S97-041>
- Bilá, K., Moretti, M., de Bello, F., Dias, A.T.C., Pezzatti, G.B., Van Oosten, A.R. & Berg, M.P. (2014). Disentangling community functional components in a litter-macrodetrivore model system reveals the predominance of the mass ratio hypothesis. *Ecology and Evolution*, 4(4), 408–416. <http://doi.org/10.1002/ece3.941>
- Bird, G.A. & Chatarpaul, L. (1986). Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. *Canadian Journal of Zoology*, 64(9), 1986–1993. <http://doi.org/10.1139/z86-299>
- Björheden, R. (2006). Drivers behind the development of forest energy in Sweden. *Biomass and Bioenergy*, 30(4), 289–295. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2005.07.005>
- Bogdanski, B. (2008). *Canada's boreal forest economy: economic and socioeconomic issues and research opportunities. Information Report BC-X-414*. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Victoria (British Columbia), Canada. <http://cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/28200.pdf>
- Bokhorst, S., Phoenix, G.K., Bjerke, J.W., Callaghan, T.V., Huyer-Brugman, F. & Berg, M.P. (2012). Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna: shift in community composition explained by traits not taxa. *Global Change Biology*, 18(3), 1152–1162. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02565.x>
- Bokhorst, S., Wardle, D.A., Nilsson, M.-C. & Gundale, M.J. (2014). Impact of understory mosses and dwarf shrubs on soil micro-arthropods in a boreal forest chronosequence. *Plant and Soil*, 379(1–2), 121–133. <http://doi.org/10.1007/s11104-014-2055-3>

- Bonan, G.B. (2008). Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449.
<http://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Borcard, D., Geiger, W. & Matthey, W. (1995). Oribatid mite assemblages in a contact zone between a peat-bog and a meadow in the Swiss Jura (Acari Oribatei): influence of landscape structures and historical processes. *Pedobiologia* 39, 318–329
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540.
<http://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Bourgeois, L., Messier, C. & Brais, S. (2004). Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(10), 2049–2059.
<http://doi.org/10.1139/x04-080>
- Brandt, J.P. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17, 101–161. <http://doi.org/10.1139/A09-004>
- Brandt, J.P., Flannigan, M.D., Maynard, D.G., Thompson, I.D. & 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. <http://doi.org/10.1139/er-2013-0040>
- Brousseau, P.-M., Gravel, D., & Handa, I.T. (2018a). On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. *Journal of Animal Ecology*, 1–12. <http://doi.org/10.1111/1365-2656.12834>
- Brousseau, P.-M., Gravel, D., & Handa, I.T. (2018b). Trait matching and phylogeny as predictors of predator-prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology*, 32(1), 192–202. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12943>
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789.
<http://doi.org/10.1890/03-9000>

- Brunner, I., Zimmermann, S., Zingg, A. & Blaser, P. (2004). Wood-ash recycling affects forest soil and tree fine-root chemistry and reverses soil acidification. *Plant and Soil*, 267(1–2), 61–71. <http://doi.org/10.1007/s11104-005-4291-z>
- Buddle, C.M., Langor, D.W., Pohl, G.R. & Spence, J.R. (2006). Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation*, 128(3), 346–357. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.002>
- Burton, P. J., Messier, C., Smith, D. W. & Adamowicz, W. L. (2003). *Towards sustainable management of the boreal forest*. NRC Research Press.
- Caballero, M., Baquero, E., Ariño, A.H. & Jordana, R. (2004). Indirect biomass estimations in Collembola. *Pedobiologia*, 48(5–6), 551–557. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.06.006>
- Cadotte, M., Albert, C.H. & Walker, S.C. (2013). The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, 16(10), 1234–1244. <http://doi.org/10.1111/ele.12161>
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Canadian Forest Service (2016). *The State of Canada's Forests: Annual Report*. Natural Resources Canada. <http://cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/37265.pdf>
- Canadian National Energy Board (2016). *Canada's Energy Future 2016: Energy Supply and Demand Projections to 2040*. <https://www.neb-one.gc.ca/nrg/ntgrtd/ft/2016/2016xctvsmmr-eng.pdf>
- Caruso, T. & Migliorini, M. (2009). Euclidean geometry explains why lengths allow precise body mass estimates in terrestrial invertebrates: The case of oribatid mites. *Journal of Theoretical Biology*, 256(3), 436–440. <http://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.09.033>

- Cassagne, N., Gers, C. & Gauquelin, T. (2003). Relationship between Collembola, soil chemistry and humus type in forest stands (France). *Biology and Fertility of Soils*, 37(6), 355–361. <http://doi.org/10.1007/s00374-003-0610-9>
- Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S. & Ruess, L. (2005). Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(9), 1718–1725. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.006>
- Chahartaghi, M., Maraun, M., Scheu, S. & Domes, K. (2009). Resource depletion and colonization: A comparison between parthenogenetic and sexual Collembola species. *Pedobiologia*, 52(3), 181–189. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.08.003>
- Chahartaghi, M., Scheu, S. & Ruess, L. (2006). Sex ratio and mode of reproduction in Collembola of an oak-beech forest. *Pedobiologia*, 50(4), 331–340. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.06.001>
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S. & Wolters, V. (2003). Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia*, 137(2), 269–276. <http://doi.org/10.1007/s00442-003-1310-8>
- Chen, H.Y. & Popadiouk, R.V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137–166. <http://doi.org/10.1139/a02-007>
- Chernova, N.M., Potapov, M.B., Savenkova, Y.Y. & Bokova, A.I. (2010). Ecological significance of parthenogenesis in Collembola. *Entomological Review*, 90(1), 23–38. <http://doi.org/10.1134/S0013873810010033>
- Cherubini, F., Strømman, A.H. & Hertwich, E. (2011). Effects of boreal forest management practices on the climate impact of CO₂ emissions from bioenergy. *Ecological Modelling*, 223(1), 59–66. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.06.021>
- Chown, S.L., Marais, E., Terblanche, J.S., Klok, C.J., Lighton, J.R.B. & Blackburn, T.M. (2007). Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient

- supply network model. *Functional Ecology*, 21(2), 282–290.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01245.x>
- Christiansen, K. & Bellinger, P. (1998). *The Collembola of North America north of the Rio Grande*. 2nd Edition, Grinnell College, Grinnell (Iowa), United States of America.
- Clarke, N. (2012). Ecological Consequences of Increased Biomass Removal for Bioenergy from Boreal Forests. In J.J. Diez (Eds), *Sustainable Forest Management - Current Research* (pp. 167–178). InTech.
<http://www.intechopen.com/books/sustainable-forest-management-current-research>
- Cleary, M.R., Arhipova, N., Morrison, D.J., Thomsen, I.M., Sturrock, R.N., Vasaitis, R., Gaitnieks, T. & Stenlid, J. (2013). Stump removal to control root disease in Canada and Scandinavia: A synthesis of results from long-term trials. *Forest Ecology and Management*, 290, 5–14.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.040>
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W. & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465–1471.
[http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87)
- Dagg, J., Anderson, K., Lovekin, D. & Weis, T. (2011). *eNGO and Conservation Group Outreach on Biomass. position and rationale regarding the use of biomass for electricity/heat production*. The Pembina Institute. Drayton Valley (Alberta), Canada.
<http://pubs.pembina.org/reports/engo-conservation-grps-biomass-2011.pdf>
- Dahlberg, A., Thor, G., Allmér, J., Jonsell, M., Jonsson, M. & Ranius, T. (2011). Modelled impact of Norway spruce logging residue extraction on biodiversity in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1220–1232.
<http://doi.org/10.1139/x11-034>

- David, J.F. (2014). The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: A reappraisal of common views. *Soil Biology and Biochemistry*, 76, 109–118. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.009>
- de Bello, F., Berg, M.P., Dias, A.T.C., Diniz-Filho, J.A.F., Götzenberger, L., Hortal, J., Ladle, R.J. & Lepš, J. (2015). On the need for phylogenetic “corrections” in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica*, 50(4), 349–357. <http://doi.org/10.1007/s12224-015-9228-6>
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M., Potts, P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873–2893. <http://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- de Mendiburu (2017). *agricolae tutorial*. <http://tarwi.lamolina.edu.pe/~fmendiburu/index-filer/download/ENagricolae.pdf>
- Debouzie, D., Desouhant, E., Oberli, F. & Menu, F. (2002). Resource limitation in natural populations of phytophagous insects. A long-term study case with the chestnut weevil. *Acta Oecologica*, 23(1), 31–39. [http://doi.org/10.1016/S1146-609X\(01\)01131-6](http://doi.org/10.1016/S1146-609X(01)01131-6)
- Decaëns, T., Margerie, P., Renault, J., Bureau, F., Aubert, M. & Hedde, M. (2011). Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 37(3), 212–219. <http://doi.org/10.1016/j.actao.2011.02.004>
- Déchêne, A.D. & Buddle, C.M. (2010). Decomposing logs increase oribatid mite assemblage diversity in mixedwood boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 237–256. <http://doi.org/10.1007/s10531-009-9719-y>
- Deharveng, L. (2004). Recent advances in Collembola systematics. *Pedobiologia*, 48(5–6), 415–433. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.08.001>

- Demeyer, A., Voundi Nkana, J.C. & Verloo, M.G. (2001). Characteristics of wood ash and influence on soil properties and nutrient uptake: an overview. *Bioresource Technology*, 77(3), 287–295. [http://doi.org/10.1016/S0960-8524\(00\)00043-2](http://doi.org/10.1016/S0960-8524(00)00043-2)
- Dhillon, R.S. & von Wuehlisch, G. (2013). Mitigation of global warming through renewable biomass. *Biomass and Bioenergy*, 48(0), 75–89. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2012.11.005>
- Dias, A.T.C., Berg, M.P., de Bello, F., Van Oosten, A.R., Bílá, K. & Moretti, M. (2013). An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, 101(1), 29–37. <http://doi.org/10.1111/1365-2745.12024>
- Dighton, J., Helmisaari, H.-S., Maghirang, M., Smith, S., Malcolm, K., Johnson, W., Quast, L., Lallier, B., Gray, D., Setälä, H., Starr, M., Luro, J. & Kukkola, M. (2012). Impacts of forest post thinning residues on soil chemistry, fauna and roots: Implications of residue removal in Finland. *Applied Soil Ecology*, 60, 16–22. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.02.023>
- Domes, K., Scheu, S. & Maraun, M. (2007). Resources and sex: Soil re-colonization by sexual and parthenogenetic oribatid mites. *Pedobiologia*, 51(1), 1–11. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.11.001>
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4). <http://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Dray, S. & Legendre, P. (2008). Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400–3412. <http://doi.org/10.1890/08-0349.1>
- Dunger, W., Schulz, H.-J. & Zimdars, B. (2002). Colonization behaviour of Collembola under different conditions of dispersal. *Pedobiologia*, 46(3–4), 316–327. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00139>

- Environnement et Changement climatique Canada (2016). *Recueil des engagements du Canada aux accords Internationaux sur l'environnement*.
<https://www.ec.gc.ca/international/045000D9-A222-4322-99D3-573E14884196/A43%202017%20IEA%20Factsheet%20UNFCCC%20FR%20Final.pdf>
- Farská, J., Prejzková, K. & Rusek, J. (2013). Spruce monoculture establishment affects functional traits of soil microarthropod communities. *Biologia*, 68(3), 479–486. <http://doi.org/10.2478/s11756-013-0168-4>
- Farská, J., Prejzková, K. & Rusek, J. (2014a). Management intensity affects traits of soil microarthropod community in montane spruce forest. *Applied Soil Ecology*, 75(0), 71–79. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.11.003>
- Farská, J., Prejzková, K., Starý, J. & Rusek, J. (2014b). Soil microarthropods in non-intervention montane spruce forest regenerating after bark-beetle outbreak. *Ecological Research*, 29(6), 1087–1096. <http://doi.org/10.1007/s11284-014-1197-3>
- Feld, C. K., Martins da Silva, P., Paulo Sousa, J., de Bello, F., Bugter, R., Grandin, U. & Harrison, P. (2009). Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos*, 118(12), 1862–1871. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x>
- Fenton, N.J., Frego, K. A. & Sims, M.R. (2003). Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany*, 81(7), 714–731. <http://doi.org/10.1139/b03-063>
- Filser, J. (2002). The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia*, 46(3–4), 234–245. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00130>
- Finerty, G.E., de Bello, F., Bílá, K., Berg, M.P., Dias, A.T.C., Pezzatti, G.B. & Moretti, M. (2016). Exotic or not, leaf trait dissimilarity modulates the effect of dominant species on mixed litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104(5), 1400–1409. <http://doi.org/10.1111/1365-2745.12602>

- Fjellberg, A. (1998). *Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha*. Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden, Boston and Köln.
- Fjellberg, A. (2007). *Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona*. Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden and Boston.
- Fleming, R.L., Black, T.A., Adams, R.S. & Stathers, R.J. (1998). Silvicultural treatments, microclimatic conditions and seedling response in Southern Interior clearcuts. *Canadian Journal of Soil Science*, 78(1), 115–126.
<http://doi.org/10.4141/S97-042>
- Fleming, R.L., Laporte, M.F., Hogan, G.D. & Hazlett, P.W. (2006a). Effects of harvesting and soil disturbance on soil CO₂ efflux from a jack pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 589–600. <http://doi.org/10.1139/x05-258>
- Fleming, R.L., Powers, R.F., Foster, N.W., Kranabetter, J.M., Scott, D.A., Ponder Jr., F., Berch, S., Chapman, W.K., Kabzems, R.D., Ludovici, K.H., Morris, D.M., Page-Dumroese, D.S., Sanborn, P.T., Sanchez, F.G., Stone, D.M. & Tiarks, A.E. (2006b). Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on 5-year seedling performance: a regional comparison of Long-Term Soil Productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(3), 529–550. <http://doi.org/10.1139/x05-271>
- Fleming, R.L., Leblanc, J.-D., Weldon, T., Hazlett, P.W., Mossa, D.S., Irwin, R., Primavera, M.J. & Wilson, S.A. (2018). Effect of vegetation control, harvest intensity, and soil disturbance on 20-year jack pine stand development. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(4), 371–387.
<http://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0331>
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x>

- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, J., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309 (5734), 570–574. <http://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Freeman, A. (2007). *The Effect of Coarse Woody Debris on Species Diversity in the Boreal Forest*. Department of Environment and Resource Studies, University of Waterloo, Waterloo (Ontario), Canada.
https://www.researchgate.net/profile/Angela_Freeman5/publication/228359462_The_Effect_of_Coarse_Woody_Debris_on_Species_Diversity_in_the_Boreal_Forest/links/54db67090cf261ce15d01c1e/The-Effect-of-Coarse-Woody-Debris-on-Species-Diversity-in-the-Boreal-Forest.pdf
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N. K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T. & Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6, 8568. <http://doi.org/10.1038/ncomms9568>
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365–399.
<http://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L. M.-L., Roumet, C., Debussche, M. & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637.
<http://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P. & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec.

- Gergócs, V. & Hufnagel, L. (2009). Application of oribatid mites as indicators. *Applied Ecology and Environmental Research*, 7(1), 79–98. http://unipub.lib.uni-corvinus.hu/1429/1/0701_079098rg.pdf
- Giraudeau, P. (2015). "pgirmess" - *Data Analysis in Ecology*. <https://cran.r-project.org/web/packages/pgirmess/pgirmess.pdf>.
- Gisin, H. (1943). Onkologie und lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizer exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* 50:131–224
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P. & Zobel, K. (2012). Ecological assembly rules in plant communities- approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111–127. <http://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Hågvar, S. (2010). Primary Succession of Springtails (Collembola) in a Norwegian Glacier Foreland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(4), 422–429. <http://doi.org/10.1657/1938-4246-42.4.422>
- Hamilton, W. D. (1980). Sex versus Non-Sex versus Parasite. *Oikos*, 35(2), 282. <http://doi.org/10.2307/3544435>
- Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T.H.M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V.C.A. & Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 509(7499), 218–221. <http://doi.org/10.1038/nature13247>
- Handa, I.T., Raymond-Léonard, L., Boisvert-Marsh, L., Dupuch, A. & Aubin, I. (2017). CRITTER : Canadian Repository of Invertebrate Traits and Trait-like Ecological Records. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie (Ontario), Canada. <http://www.nrcan.gc.ca/forests/research-centres/glfc/20303>

- Hartmann, M., Howes, C. G., VanInsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Henrik Nilsson, R., Hallam, S.J., Mohn, W.W. (2012). Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *The ISME Journal*, 6(12), 2199–2218.
<http://doi.org/10.1038/ismej.2012.84>
- Hazlett, P.W., Morris, D.M. & Fleming, R.L. (2014). Effects of Biomass Removals on Site Carbon and Nutrients and Jack Pine Growth in Boreal Forests. *Soil Science Society of America Journal*, 78(S1), S183.
<http://doi.org/10.2136/sssaj2013.08.0372nafsc>
- Hedde, M., van Oort, F. & Lamy, I. (2012). Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. *Environmental Pollution*, 164, 59–65. <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.01.017>
- Heethoff, M., Koerner, L., Norton, R.A. & Raspotnig, G. (2011). Tasty but Protected—First Evidence of Chemical Defense in Oribatid Mites. *Journal of Chemical Ecology*, 37(9), 1037–1043. <http://doi.org/10.1007/s10886-011-0009-2>
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J.-F., Salmon, S., Botton-Divet, L., Carmignac, D. & Dubs, F. (2014). Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia*, 57(2), 103–117.
<http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.01.006>
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J.-F., Salmon, S., Meriguet, J., Carmignac, D., Suillerot, M. & Dubs, F. (2015). Collembolan preferences for soil and microclimate in forest and pasture communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 86, 181–192. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.04.003>
- Heneghan, L., Salmore, A. & Crossley, D. (2004). Recovery of decomposition and soil microarthropod communities in an Appalachian watershed two decades after a clearcut. *Forest Ecology and Management*, 189(1–3), 353–362.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.09.002>

- Hervé, M. (2016). *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie - Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R*. <https://cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf>
- Hoage, J. (résultats non-publiés). Developing a metabarcoding strategy for soil mesofaunal communities to monitor the ecological impacts of intensified biomass harvesting in forestry. Laurentian University, Sudbury (Ontario), Canada.
- Holtmark, B. (2012). Harvesting in boreal forests and the biofuel carbon debt. *Climatic Change*, 112(2), 415–428. <http://doi.org/10.1007/s10584-011-0222-6>
- Hoogwijk, M., Faaij, A., van den Broek, R., Berndes, G., Gielen, D. & Turkenburg, W. (2003). Exploration of the ranges of the global potential of biomass for energy. *Biomass and Bioenergy*, 25(2), 119–133. [http://doi.org/10.1016/S0961-9534\(02\)00191-5](http://doi.org/10.1016/S0961-9534(02)00191-5)
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <http://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hope, G.D. (2007). Changes in soil properties, tree growth, and nutrition over a period of 10 years after stump removal and scarification on moderately coarse soils in interior British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 242(2–3), 625–635. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.072>
- Hopkin, S.P. (1997). *The Biology of the Collembola (Springtails): The Most Abundant Insects in the World*. Oxford University Press.
- Hudson, L.N., Newbold, T., Contu, S., Hill, S.L.L., Lysenko, I., De Palma, A., [...], Purvis, A. (2014). The PREDICTS database: a global database of how local terrestrial biodiversity responds to human impacts. *Ecology and Evolution*, 4(24), 4701–4735. <http://doi.org/10.1002/ece3.1303>

- Huebner, K., Lindo, Z. & Lechowicz, M.J. (2012). Post-fire succession of collembolan communities in a northern hardwood forest. *European Journal of Soil Biology*, 48(0), 59–65. <http://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.10.004>
- Huhta, V. & Hänninen, S.-M. (2001). Effects of temperature and moisture fluctuations on an experimental soil microarthropod community. *Pedobiologia*, 45(3), 279–286. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00085>
- Hunt, S.L., Gordon, A.M. & Morris, D.M. (2010). Carbon Stocks in Managed Conifer Forests in Northern Ontario, Canada. *Silva Fennica*, 44, 563–582. <http://www.metla.fi/silvafennica/full/sf44/sf444563.pdf>
- IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change (2013). Climate Change 2013: *The Physical Science Basis. Contribution to Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. http://www.climatechange2013.org/images/report/WG1AR5_ALL_FINAL.pdf
- Jacobs, J.M. & Work, T.T. (2012). Linking deadwood-associated beetles and fungi with wood decomposition rates in managed black spruce forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1477–1490. <http://doi.org/10.1139/x2012-075>
- Jacobs, J.M., Spence, J.R. & Langor, D.W. (2007). Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(1), 3–16. <http://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2006.00310.x>
- Janowiak, M.K. & Webster, C.R. (2010). Promoting Ecological Sustainability in Woody Biomass Harvesting. *Journal of Forestry*, 108(1), 16–23. <http://cemendocino.ucdavis.edu/files/131364.pdf>
- Jeglum, J.K., Kershaw, H.M., Morris, D.M. & Cameron, D.A. (2003). *Best Forestry Practices : A Guide for the Boreal Forest in Ontario*. Canadian Forest Service (Natural Resources Canada) & Ontario Ministry of Natural Resources, Sault Ste

Marie (Ontario) Canada.

<http://www.cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/26193.pdf>

- Johnston, J.M. & Crossley Jr., D.A. (1993). The significance of coarse woody debris for the diversity of soil mites. Dans *Workshop on Coarse Woody Debris in Southern Forests: Effects on Biodiversity*. Forest Service, United States Department of Agriculture (USDA), (pp. 82–87).
- Jonsell, M. (2008). Saproxylic beetle species in logging residues: which are they and which residues do they use? *Norwegian Journal of Entomology*, 55(1), 109–122. <http://www.entomologi.no/journals/nje/2008-1/pdf/NJE-vol55-no1-Jonsell.pdf>
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity & Conservation*, 7(6), 749–764. <http://doi.org/10.1023/A:1008888319031>
- Jucevica, E. & Melecis, V. (2006). Global warming affect Collembola community: A long-term study. *Pedobiologia*, 50(2), 177–184. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.10.006>
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134–1140. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>
- Juutilainen, K., Mönkkönen, M., Kotiranta, H. & Halme, P. (2014). The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions. *Forest Ecology and Management*, 313(0), 283–291. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.019>
- Kærsgaard, C.W., Holmstrup, M., Malte, H. & Bayley, M. (2004). The importance of cuticular permeability, osmolyte production and body size for the desiccation resistance of nine species of Collembola. *Journal of Insect Physiology*, 50(1), 5–15. <http://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2003.09.003>
- Kalra, Y.P. & Maynard, D.G., 1991. *Methods manual for forest soil and plant analysis*. Information Report NOR-X-319E. Northwest Region, Northern

- Forestry Centre, Forestry Canada, Edmonton, (Alberta), Canada.
<http://cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/11845.pdf>
- Kaneko, N. (1988). Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. *Revue d'Écologie et de Biologie Du Sol*, 25(3), 353–363.
https://www.researchgate.net/profile/Nobuhiro_Kaneko/publication/279557354_Feeding_habits_and_cheliceral_size_of_oribatid_mites_in_cool_temperate_forests_in_Japan/links/55c6ded408aebc967df53ab5/Feeding-habits-and-cheliceral-size-of-oribatid-mites-in-cool-temperate-forests-in-Japan.pdf
- Karasawa, S. & Hijii, N. (2004). Morphological modifications among oribatid mites (Acari: Oribatida) in relation to habitat differentiation in mangrove forests. *Pedobiologia*, 48(4), 383–394. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.05.003>
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. & Daily, G.C. (2012). Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15(9), 963–970. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>
- Kataja-aho, S., Fritze, H. & Haimi, J. (2011a). Short-term responses of soil decomposer and plant communities to stump harvesting in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 262(3), 379–388.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.002>
- Kataja-aho, S., Hannonen, P., Liukkonen, T., Rosten, H., Koivula, M.J., Koponen, S. & Haimi, J. (2016). The arthropod community of boreal Norway spruce forests responds variably to stump harvesting. *Forest Ecology and Management*, 371, 75–83. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.025>
- Kataja-aho, S., Saari, E., Fritze, H. & Haimi, J. (2011b). Effects of stump removal on soil decomposer communities in undisturbed patches of the forest floor. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26(3), 221–231.
<http://doi.org/10.1080/02827581.2011.560183>
- Kattge *et al.* (2011). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>

- Kaye, T.N., Blakeley-Smith, M. & Thies, W.G. (2008). Long-term effects of post-harvest stump removal and N-fertilization on understory vegetation in Western USA forests. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 732–740.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.028>
- Klironomos, J.N. & Kendrick, B. (1995). Relationships among microarthropods, fungi, and their environment. *Plant and Soil*, 170(1), 183–197.
<http://doi.org/10.1007/BF02183066>
- Kraft, N. J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592–599. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kranabetter, J.M. & Chapman, B.K. (1999). Effects of forest soil compaction and organic matter removal on leaf litter decomposition in central British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science*, 79(4), 543–550. <http://doi.org/10.4141/S98-081>
- Krantz, G.W. & Walter, D.E. (2009). *A manual of acarology, the 3rd edition*. Texas Tech University Press.
- Kreutzweiser, D., Beall, F., Webster, K., Thompson, D. & Creed, I. (2013). Impacts and prognosis of natural resource development on aquatic biodiversity in Canada's boreal zone. *Environmental Reviews*, 21(4), 227–259.
<http://doi.org/10.1139/er-2013-0044>
- Krivoslutsky, D.A. (1995). *The Oribatid Mites*. Nauka, Moscow, Russia.
- Kurz, W.A., Shaw, C.H., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., Dyk, A., Smyth, C. & Neilson, E.T. (2013). Carbon in Canada's boreal forest - A synthesis. *Environmental Reviews*, 21(4), 260–292. <http://doi.org/10.1139/er-2013-0041>
- Kuuluvainen, T. & Laiho, R. (2004). Long-term forest utilization can decrease forest floor microhabitat diversity: evidence from boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 303–309. <http://doi.org/10.1139/x03-159>

- Kwiaton, M.M., Hazlett, P., Morris, D., Fleming, R.A., Webster, K., Venier, L. & Aubin, I. (2014). *Island Lake Biomass Harvest Research and Demonstration Area: Establishment Report - Information Report GLC-X-11*. Canadian Forest Service, Natural Resources Canada.
<http://www.cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/36086.pdf>
- Laigle, I. (2018). Évaluation intégrative des prélèvements de biomasse forestière pour la bioénergie, la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Thèse de doctorat, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (Québec), Canada.
- Laigle, I., Rousseau, L., Gravel, D., Venier, L., Handa I.T, Moretti, M., Messier, C., Morris, D. & Aubin, I. (résultats non-publiés). Direct and indirect effects of forest harvesting disturbance on soil community functioning.
- Laiho, R. & Prescott, C.E. (2004). Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(4), 763–777. <http://doi.org/10.1139/x03-241>
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
<http://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Langor, D. W., Hammond, H. E. J., Spence, J. R., Jacobs, J. & Cobb, T.P. (2008). Saproxyllic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *The Canadian Entomologist*, 140(4), 453–474.
<http://doi.org/10.4039/n07-LS02>
- Langor, D.W. & Spence, J.R. (2006). Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *The Forestry Chronicle*, 82(3), 344–350.
<http://doi.org/10.5558/tfc82344-3>
- Langor, D.W., Cameron, E.K., MacQuarrie, C.J.K., McBeath, A., McClay, A., Peter, B., Pybus, M., Ramsfield, T., Ryall, K., Scarr, T., Yemshanov, D., DeMerchant, I., Footitt, R. & Pohl, G.R (2014). Non-native species in Canada’s boreal zone: diversity, impacts, and risk. *Environmental Reviews*, 22(4), 372–420.
<http://doi.org/10.1139/er-2013-0083>

- Larsen, T., Schjønning, P. & Axelsen, J. (2004). The impact of soil compaction on euedaphic Collembola. *Applied Soil Ecology*, 26(3), 273–281.
<http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.12.006>
- Lattimore, B., Smith, C.T., Titus, B.D., Stupak, I. & Egnell, G. (2009). Environmental factors in woodfuel production : Opportunities , risks , and criteria and indicators for sustainable practices. *Biomass and Bioenergy*, 33(10), 1321–1342. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2009.06.005>
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berg, M.P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R.J., Díaz, S. & Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 942–948. <http://doi.org/10.1111/jvs.12083>
- Lawrence, K.L., Wise, D.H. (2000). Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia*, 44(1), 33–39.
[http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70026-8](http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70026-8)
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Vol. 24, 3ème édition, Elsevier.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324–1334.
<http://doi.org/10.1111/geb.12207>
- Lehmitz, R., Russell, D., Hohberg, K., Christian, A. & Xylander, W.E.R. (2012). Active dispersal of oribatid mites into young soils. *Applied Soil Ecology*, 55, 10–19. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.12.003>
- Lehmitz, R., Russell, D., Hohberg, K., Christian, A. & Xylander, W.E.R. (2011). Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration. *Pedobiologia*, 54(3), 201–207. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.01.002>

- Lemprière, T.C., Kurz, W.A., Hogg, E.H., Schmoll, C., Rampley, G.J., Yemshanov, D., McKenney, D.W., Gilsenan, R., Beatch, A., Blain, D., Bhatti, J.S. & Krcmar, E. (2013). Canadian boreal forests and climate change mitigation. *Environmental Reviews*, 21(4), 293–321. <http://doi.org/10.1139/er-2013-0039>
- Lensing, J.R., Todd, S. & Wise, D.H. (2005). The impact of altered precipitation on spatial stratification and activity-densities of springtails (Collembola) and spiders (Araneae). *Ecological Entomology*, 30(2), 194–200. <http://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00669.x>
- Liiri, M., Haimi, J. & Setälä, H. (2002). Community composition of soil microarthropods of acid forest soils as affected by wood ash application. *Pedobiologia*, 46(2), 108–124. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00118>
- Lindberg, N. & Bengtsson, J. (2005). Population responses of oribatid mites and collembolans after drought. *Applied Soil Ecology*, 28(2), 163–174. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.07.003>
- Lindberg, N. & Bengtsson, J. (2006). Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos*, 114(3), 494–506. <http://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14396.x>
- Lindberg, N., Engtsson, J.B. & Persson, T. (2002). Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology*, 39(6), 924–936. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00769.x>
- Lindo, Z. & Gonzalez, A. (2010). The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems*, 13(4), 612–627. <http://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lindo, Z. & Visser, S. (2004). Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 998–1006. <http://doi.org/10.1139/x03-284>

- Lindo, Z., Whiteley, J. & Gonzalez, A. (2012). Traits explain community disassembly and trophic contraction following experimental environmental change. *Global Change Biology*, 18(8), 2448–2457.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02725.x>
- Lindroos, O. (2011). Residential use of firewood in Northern Sweden and its influence on forest biomass resources. *Biomass and Bioenergy*, 35(1), 385–390.
<http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.08.054>
- Littlefield, C.E. & Keeton, W.S. (2012). Bioenergy harvesting impacts on ecologically important stand structure and habitat characteristics. *Ecological Applications*, 22(7), 1892–1909. <http://doi.org/10.1890/11-2286.1>
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M. & Tabarelli, M. (2011). Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, 17(2), 287–296.
<http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x>
- Loranger, G., Bandyopadhyaya, I., Razaka, B. & Ponge, J.F. (2001). Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology and Biochemistry*, 33(3), 381–393. [http://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00153-X](http://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00153-X)
- Luxton, M. (1972). Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood Soil. I: Nutritional biology. *Pedobiologia*, 12, 434–464.
- Maaß, S., Caruso, T. & Rillig, M.C. (2015a). Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia*, 58(2–3), 59–63.
<http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.001>
- Maaß, S., Maraun, M., Scheu, S., Rillig, M.C. & Caruso, T. (2015 b). Environmental filtering vs. resource-based niche partitioning in diverse soil animal assemblages. *Soil Biology and Biochemistry*, 85, 145–152.
<http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.005>
- Maaß, S., Migliorini, M., Rillig, M.C. & Caruso, T. (2014). Disturbance, neutral theory, and patterns of beta diversity in soil communities. *Ecology and Evolution*, 4(24), 4766–4774. <http://doi.org/10.1002/ece3.1313>

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- MacLean, S.F., Douce, G. K., Morgan, E. A. & Skeel, M.A. (1977). Community organization in the soil invertebrates of Alaskan arctic tundra. *Ecological Bulletins*, 90-101.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Oxford Publishing.
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Hal, J.R., Callaghan, T.V., Press, M.C. & Aerts, R. (2011). Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(2), 377–384. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.004>
- Malcicka, M., Berg, M.P. & Ellers, J. (2017). Ecomorphological adaptations in Collembola in relation to feeding strategies and microhabitat. *European Journal of Soil Biology*, 78, 82–91. <http://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.12.004>
- Malmström, A. (2012a). Collembola in low stumps at clear-cuts. Is stump harvesting a threat? *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27(8), 734–745. <http://doi.org/10.1080/02827581.2012.712155>
- Malmström, A. (2012b). Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: A 10 year study. *Applied Soil Ecology*, 56, 35–42. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.02.007>
- Malmström, A., Persson, T., Ahlström, K., Gongalsky, K.B. & Bengtsson, J. (2009). Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. *Applied Soil Ecology*, 43(1), 61–74. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.06.002>
- Maraun, M. & Scheu, S. (2000). The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research. *Ecography*, 23(3), 374–382. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00294.x>
- Maraun, M., Salamon, J.-A., Schneider, K., Schaefer, M. & Scheu, S. (2003). Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a

- moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(10), 1387–1394. [http://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00218-9](http://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00218-9)
- Marra, J.L. & Edmonds, R.L. (1998). Effects of Coarse Woody Debris and Soil Depth on the Density and Diversity of Soil Invertebrates on Clearcut and Forested Sites on the Olympic Peninsula, Washington. *Environmental Entomology*, 27(5), 1111–1124. <http://doi.org/10.1093/ee/27.5.1111>
- Marshall, P.L., Davis, G. & LeMay, V.M., 2000. *Using line intersect sampling for coarse woody debris. Forest Research technical Report*. Forest Service of British Columbia, Nanaimo (British Columbia), Canada. http://www.webpages.uidaho.edu/for373new/pdfs/for373/lineintersectsampling_tr003.pdf
- Martins da Silva, P., Berg, M.P., Serrano, A.R. M., Dubs, F. & Sousa, J.P. (2012). Environmental factors at different spatial scales governing soil fauna community patterns in fragmented forests. *Landscape Ecology*, 27(9), 1337–1349. <http://doi.org/10.1007/s10980-012-9788-2>
- Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T. & Sousa, J.P. (2016). Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. *Applied Soil Ecology*, 97, 69–77. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018>
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Maynard, D.G., Paré, D., Thiffault, E., Lafleur, B., Hogg, K.E. & 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. <http://doi.org/10.1139/er-2013-0057>

- McBride, A.C., Dale, V.H., Baskaran, L.M., Downing, M. E., Eaton, L. M., Efroymson, R.A., Garten, C.T., Kline, K.L., Jager, H.I., Mulholland, P.J., Parish, E.S., Schweizer, P.E. & Storey, J. M. (2011). Indicators to support environmental sustainability of bioenergy systems. *Ecological Indicators*, 11(5), 1277–1289. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.01.010>
- McCallum, B. (1997). Small-scale automated biomass energy heating systems: a viable option for remote Canadian communities. Northern Ontario Development Agreement (NODA) Notes, 30, 1–8. Canadian Forest Service, Natural Resources Canada. <http://www.cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/9511.pdf>
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G. B., Dziock, F., Rixen, C. & Lavorel, S. (2013). Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 949–962. <http://doi.org/10.1111/jvs.12022>
- Moretti, M., Dias, A.T.C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S.L., Azcárate, F.M., Bell, J.R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J.P. Ellers, J. & Berg, M.P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558–567. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>
- Mori, A. S., Ota, A. T., Fujii, S., Seino, T., Kabeya, D., Okamoto, T., Ito, M.T., Kaneko, N. & Hasegawa, M. (2015a). Biotic homogenization and differentiation of soil faunal communities in the production forest landscape: taxonomic and functional perspectives. *Oecologia*, 177(2), 533–544. <http://doi.org/10.1007/s00442-014-3111-7>
- Mori, A.S., Ota, A.T., Fujii, S., Seino, T., Kabeya, D., Okamoto, T., Ito, M.T., Kaneko, N. & Hasegawa, M. (2015b). Concordance and discordance between

taxonomic and functional homogenization: responses of soil mite assemblages to forest conversion. *Oecologia*, 179(2), 527–535.

<http://doi.org/10.1007/s00442-015-3342-2>

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177.
<http://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>

Natural Resources Canada (2016). *Bioenergy from biomass*.

<http://www.nrcan.gc.ca/forests/industry/bioproducts/13323>

Negri, I. (2004). Spatial distribution of Collembola in presence and absence of a predator. *Pedobiologia*, 48(5–6), 585–588.
<http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.07.004>

Neher, D.A., Weicht, T.R. & Barbercheck, M.E. (2012). Linking invertebrate communities to decomposition rate and nitrogen availability in pine forest soils. *Applied Soil Ecology*, 54(0), 14–23. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.12.001>

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhousseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Laginha Pinto Correia, D., Martin, C.D., Meiri, S., Novoloso, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W. & Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <http://doi.org/10.1038/nature14324>

- Norton, R.A. & Palmer, S.C. (1991). The distribution, mechanisms and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. In *The Acari* (pp. 107–136). Springer. http://doi.org/10.1007/978-94-011-3102-5_7
- Norton, R.A. (1994). Evolutionary Aspects of Oribatid Mite Life Histories and Consequences for the Origin of the Astigmata. In M. Houck (Ed.), *Mites* (pp. 99–135). Boston, MA: Springer US. http://doi.org/10.1007/978-1-4615-2389-5_5
- Ojala, R. & Huhta, V. (2001). Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiologia*, 45(5), 443–450. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00098>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, F.G., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O'Hara, Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2017). Package “vega: Community ecology package”. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113–120. <http://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>
- Olsson, B.A. & Staaf, H. (1995). Influence of Harvesting Intensity of Logging Residues on Ground Vegetation in Coniferous Forests. *The Journal of Applied Ecology*, 32(3), 640. <http://doi.org/10.2307/2404659>
- Ontario Ministry of Natural Resources and Forests (OMNRF), 2015. Forest Management Guide to Silviculture in the Great Lakes – St. Lawrence and Boreal Forests of Ontario. Toronto, 397 p. <https://dr6j45jk9xcmk.cloudfront.net/documents/4125/revised-silvguide-mar-2015-aoda-compliant.pdf>
- Palacios-Vargas, J.G., Castaño-Meneses, G. & Gao, Y. (2010). Two New Species of *Choreutinula* (Collembola: Hypogastruridae) From America and China. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(1), 7–10. <http://doi.org/10.1603/008.103.0102>

- Palviainen M. (2005). Logging residues and ground vegetation in nutrient dynamics of a clear-cut boreal forest. *Dissertationes Forestales*.
<https://doi.org/10.14214/df.12>
- Palviainen, M., Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. (2005). Responses of ground vegetation species to clear-cutting in a boreal forest: Aboveground biomass and nutrient contents during the first 7 years. *Ecological Research*, 20(6), 652–660. <http://doi.org/10.1007/s11284-005-0078-1>
- Paré, D., Bernier, P., Thiffault, E., Titus, B.D., Bernier, P. & Titus, B.D. (2011). The potential of forest biomass as an energy supply for Canada. *The Forestry Chronicle*, 87(1), 71–77. <http://doi.org/10.5558/tfc87071-1>
- Patriquin, M.N., Parkins, J.R. & Stedman, R.C. (2009). Bringing home the bacon: industry, employment, and income in boreal Canada. *The Forest Chronicle*, 85(1), 65–74. <http://doi.org/10.5558/tfc85065-1>
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Bélair, G. & Bonsall, M.B. (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99(1), 165–175. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01743.x>
- Pearce, J.L. & Venier, L.A. (2006). The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators*, 6(4), 780–793.
<http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.03.005>
- Perdomo, G., Evans, A., Maraun, M., Sunnucks, P. & Thompson, R. (2012). Mouthpart morphology and trophic position of microarthropods from soils and mosses are strongly correlated. *Soil Biology and Biochemistry*, 53(0), 56–63.
<http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.05.002>
- Persson, T. (2012). Tree stumps for bioenergy – harvesting techniques and environmental consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27(8), 705–708. <http://doi.org/10.1080/02827581.2012.726520>

- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petersen, H. & Luxton, M. (1982). A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos*, 39(3), 288. <http://doi.org/10.2307/3544689>
- Petersen, H. (2002). General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia*, 46(3–4), 246–260. <http://doi.org/10.1078/0031-4056-00131>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L. & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15(3), 194–206. <http://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Pflug, A. & Wolters, V. (2001). Influence of drought and litter age on Collembola communities. *European Journal of Soil Biology*, 37(4), 305–308. [http://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01101-3](http://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01101-3)
- Ponge, J., Dubs, F., Gillet, S., Sousa, J. & Lavelle, P. (2006). Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and land use history in heterogeneous landscapes. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(5), 1158–1161. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.09.004>
- Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P. & Lavelle, P. (2003). Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6), 813–826. [http://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00108-1](http://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00108-1)
- Pool, T.K. & Olden, J.D. (2012). Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, 18(4), 366–376. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00836.x>

- Porco, D., Skarżyński, D., Decaëns, T., Hebert, P.D.N. & Deharveng, L. (2014).
Barcoding the Collembola of Churchill: a molecular taxonomic reassessment of
species diversity in a sub-Arctic area. *Molecular Ecology Resources*, 14(2),
249–261. <http://doi.org/10.1111/1755-0998.12172>
- Powers, R.F. (2006). Long-Term Soil Productivity: genesis of the concept and
principles behind the program. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(3),
519–528. <http://doi.org/10.1139/x05-279>
- Price, D.T., Alfaro, R.I., Brown, K.J., Flannigan, M.D., Fleming, R.A., Hogg, E.H.,
Girardin, M.P., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D.W., Pedlar, J.H.,
Stratton, T., Sturrock, R.N., Thompson, I.D., Trofymow, J.A. & Venier, L.A.
(2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal
forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21(4), 322–365.
<http://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- Prinzing, A., Kretzler, S., Badejo, A. & Beck, L. (2002). Traits of oribatid mite
species that tolerate habitat disturbance due to pesticide application. *Soil
Biology and Biochemistry*, 34(11), 1655–1661. [http://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00149-9](http://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00149-9)
- Proe, M.F., Griffiths, J.H. & McKay, H.M. (2001). Effect of whole-tree harvesting on
microclimate during establishment of second rotation forestry. *Agricultural and
Forest Meteorology*, 110(2), 141–154. [http://doi.org/10.1016/S0168-1923\(01\)00285-4](http://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00285-4)
- Puddister, D., Dominy, S.W.J., Baker, J.A., Morris, D.M., Maure, J., Rice, J.A.,
Jones, T.A., Majumdar, I., Hazlett, P.W., Titus, B.D., Fleming, R.L. & Wetzel,
S. (2011). Opportunities and challenges for Ontario's forest bioeconomy. *The
Forestry Chronicle*, 87(04), 468–477. <http://doi.org/10.5558/tfc2011-045>
- R Core Team, 2014. R: *A language and environment for statistical computing*. R
Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

- Ribera, I., Doleddec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001). Effect of Land Disturbance and Stress on Species Traits of Ground Beetle Assemblages. *Ecology*, 82(4), 1112. <http://doi.org/10.2307/2679907>
- Ricotta, C. & Burrascano, S. (2008). Beta diversity for functional ecology. *Preslia*, 80(1), 61–72. <http://www.preslia.cz/P081Ric.pdf>
- Ricotta, C. & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <http://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Ricotta, C. & Szeidl, L. (2009). Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology*, 76(4), 299–302. <http://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.10.001>
- Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D. & Wigley, T.B. (2011). Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(4), 878–887. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.021>
- Roberts, S.D., Harrington, C.A., Terry, T.A. (2005). Harvest residue and competing vegetation affect soil moisture, soil temperature, N availability, and Douglas-fir seedling growth. *Forest Ecology and Management*, 205(1–3), 333–350. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.036>
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B. & Schulze, E.-D. (2012). Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. *PLoS ONE*, 7(5), e36760. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0036760>
- Rudolphi, J. & Gustafsson, L. (2005). Effects of forest-fuel harvesting on the amount of deadwood on clear-cuts. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20(3), 235–242. <http://doi.org/10.1080/02827580510036201>
- Rusek, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity & Conservation*, 7(9), 1207–1219. <http://doi.org/10.1023/A:1008887817883>

- Rusek, J. (2007). A new classification of Collembola and Protura life forms. Dans: K. Tajovský, J. Schlaghamerský, V.: *Contributions to Soil Zoology in Central Europe II. Proceedings of the 8th Central European Workshop on Soil Zoology*. – České Budějovice (pp. 109–115).
- Salmane, I. & Brumelis, G. (2008). The importance of the moss layer in sustaining biological diversity of Gamasina mites in coniferous forest soil. *Pedobiologia*, 52(1), 69–76. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.03.002>
- Salmon, S. & Ponge, J.F. (2012). Species traits and habitats in springtail communities: A regional scale study. *Pedobiologia*, 55(6), 295–301. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.05.003>
- Salmon, S., Ponge, J.-F., Gachet, S., Deharveng, L., Lefebvre, N. & Delabrosse, F. (2014). Linking species, traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 73–85. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002>
- Sanderson, L. A., McLaughlin, J.A. & Antunes, P.M. (2012). The last great forest: a review of the status of invasive species in the North American boreal forest. *Forestry*, 85(3), 329–340. <http://doi.org/10.1093/forestry/cps033>
- Santorufu, L., Cortet, J., Arena, C., Goudon, R., Rakoto, A., Morel, J.-L. & Maisto, G. (2014). An assessment of the influence of the urban environment on collembolan communities in soils using taxonomy- and trait-based approaches. *Applied Soil Ecology*, 78, 48–56. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.02.008>
- Santorufu, L., Cortet, J., Nahmani, J., Pernin, C., Salmon, S., Pernot, A., Maisto, G. (2015). Responses of functional and taxonomic collembolan community structure to site management in Mediterranean urban and surrounding areas. *European Journal of Soil Biology*, 70, 46–57. <http://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.07.003>
- Schmelzle, S., Helfen, L., Norton, R.A. & Heethoff, M. (2009). The ptychoid defensive mechanism in Euphthiracaroida (Acari: Oribatida): A comparison of

- muscular elements with functional considerations. *Arthropod Structure & Development*, 38(6), 461–472. <http://doi.org/10.1016/j.asd.2009.07.001>
- Schmidt, M.G., Macdonald, S.E. & Rothwell, R.L. (1996). Impacts of harvesting and mechanical site preparation on soil chemical properties of mixed-wood boreal forest sites in Alberta. *Canadian Journal of Soil Science*, 76(4), 531–540. <http://doi.org/10.4141/cjss96-066>
- Schneider, K. & Maraun, M. (2009). Top-down control of soil microarthropods – Evidence from a laboratory experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(1), 170–175. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.10.013>
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A. & Maraun, M. (2004). Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11), 1769–1774. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.033>
- Setälä, H. & Marshall, V.G. (1994). Stumps as a habitat for Collembola during succession from clear-cuts to old-growth Douglas-fir forests. *Pedobiologia*, 38, 307–326.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C. & Reich, P.B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923–931. <http://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>
- Siepel, H. & Ruiter-Dijkman, E. M. (1993). Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(11), 1491–1497. [http://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90004-U](http://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90004-U)
- Siepel, H. (1994). Life-history tactics of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils*, 18(4), 263–278. <http://doi.org/10.1007/BF00570628>
- Siira-Pietikäinen, A. & Haimi, J. (2009). Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management*, 258(3), 332–338. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.024>

- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J. & Fritze, H. (2003). Organisms, decomposition and growth of pine seedlings in boreal forest soil affected by sod cutting and trenching. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 163-174.
<https://doi.org/10.1007/s00374-002-0571-4>
- Siira-Pietikäinen, A., Penttinen, R. & Huhta, V. (2008). Oribatid mites (Acari: Oribatida) in boreal forest floor and decaying wood. *Pedobiologia*, 52(2), 111–118. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.05.001>
- Siira-Pietikäinen, A., Pietikäinen, J., Fritze, H. & Haimi, J. (2001). Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(1), 88–99. <http://doi.org/10.1139/cjfr-31-1-88>
- Skarżyński, D., Piwnik, A. & Krzysztofiak, A. (2016). Saproxylic springtails (Collembola) of the Wigry National Park. *Forest Research Papers*, 77(3).
<http://doi.org/10.1515/frp-2016-0021>
- Skidmore, R.E. (1995). Checklist of Collembola (Insecta: Apterygota) of Canada and Alaska. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario*, 126, 45–76.
- Skubała, P. & Duras, M. (2008). Do Decaying Logs Represent Habitat Islands? Oribatid Mite Communities in Dead Wood. *Annales Zoologici*, 58(2), 453–466.
<http://doi.org/10.3161/000345408X326780>
- Smeets, E.M.W. & Faaij, A.P.C. (2007). Bioenergy potentials from forestry in 2050. *Climatic Change*, 81(3-4), 353–390. <http://doi.org/10.1007/s10584-006-9163-x>
- Smenderovac, E.E., (2014). *Microbial Community Structure and Function in Coarse Woody Debris and Boreal Forest Soils under Intensified Biomass Harvests*. Master thesis. Faculty of Forestry, University of Toronto (Ontario), Canada.
https://tspace.library.utoronto.ca/bitstream/1807/67977/1/Smenderovac_Emily_E_201411_MSc_thesis.pdf
- Snider, R.J. (1996). Collembolans and coarse woody debris in southern forests: effects on biodiversity. Dans *Biodiversity and Coarse Woody Debris in Southern Forests. General Technical Report SE-94, Southern Research Station*,

- Forest Service, United States Department of Agriculture (USDA)*, (pp. 88-93).
https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/gtr/gtr_se094.pdf
- Sousa, J.P., Bolger, T., da Gama, M.M., Lukkari, T., Ponge, J.-F., Simón, C., Traser, G., Vanbergen, A.J., Brennan, A., Dubs, F., Ivtis, E., Keating, A., Stofer, S. & Watt, A.D. (2006). Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. *Pedobiologia*, 50(2), 147–156. <http://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.10.005>
- Staaf, H. & Olsson, B.A. (1991). Acidity in four coniferous forest soils after different harvesting regimes of logging slash. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 6(1–4), 19–29. <http://doi.org/10.1080/02827589109382643>
- Startsev, N.A., Lieffers, V.J. & McNabb, D.H. (2007). Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management*, 240(1–3), 79–86. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.12.010>
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Stupak, I., Lattimore, B., Titus, B.D. & Tattersall Smith, C. (2011). Criteria and indicators for sustainable forest fuel production and harvesting: A review of current standards for sustainable forest management. *Biomass and Bioenergy*, 35(8), 3287–3308. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.11.032>
- Subías, L. S., Shtanchaeva, U.Y. & Arillo, A. (2012). Checklist of the oribatid mites (Acariformes, Oribatida) of the different world biogeographical regions. *Sociedad Entomológica Aragonesa*, 4, 1–815. http://sea-entomologia.org/Publicaciones/MonografiaElectronica4/ACARI_ORIBATIDA_MESEA4.pdf
- Symonds, J., Morris, D.M. & Kwiaton, M.M. (2013). Effect of harvest intensity and soil moisture regime on the decomposition release of nutrients from needle and twig litter in northern Ontario. *Boreal Environment Research*, 18(5), 401–413. <http://www.borenv.net/BER/pdfs/ber18/ber18-401.pdf>

- Tan, X., Chang, S.X. & Kabzems, R. (2008). Soil compaction and forest floor removal reduced microbial biomass and enzyme activities in a boreal aspen forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, 44(3), 471–479.
<http://doi.org/10.1007/s00374-007-0229-3>
- Taylor, A.R., Pflug, A., Schröter, D. & Wolters, V. (2010). Impact of microarthropod biomass on the composition of the soil fauna community and ecosystem processes. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 80–86.
<http://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.11.003>
- Tenhagen, M.D., Jeglum, J.K., Ran, S. & Foster, N.W. (1996). *Effects of a range of biomass removals on long-term productivity of jack pine eco systems: Establishment report. Information Report O-X-454*. Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Natural Resources Canada, Sault Ste. Marie (Ontario), Canada. <http://cfs.nrcan.gc.ca/pubwarehouse/pdfs/9132.pdf>
- ter Braak, C.J.F., Peres-Neto, P. & Dray, S. (2017). A critical issue in model-based inference for studying trait-based community assembly and a solution. *PeerJ*, 5, e2885. <http://doi.org/10.7717/peerj.2885>
- Thiffault, E., Hannam, K.D., Paré, D., Titus, B.D., Hazlett, P.W., Maynard, D.G. & Brais, S. (2011). Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests — A review. *Environmental Reviews*, 19, 278–309. <http://doi.org/10.1139/a11-009>
- Timmermans, M., Roelofs, D., Mariën, J. & van Straalen, N. (2008). Revealing pancrustacean relationships: Phylogenetic analysis of ribosomal protein genes places Collembola (springtails) in a monophyletic Hexapoda and reinforces the discrepancy between mitochondrial and nuclear DNA markers. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 83. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-8-83>
- Toivanen, T., Markkanen, A., Kotiaho, J.S. & Halme, P. (2012). The effect of forest fuel harvesting on the fungal diversity of clear-cuts. *Biomass and Bioenergy*, 39(0), 84–93. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.11.016>

- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., de Ruiter, P. C., van der Putten, W. H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera H., W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V. & Hedlund, K. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biology*, 21(2), 973–985. <http://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- van Straalen, N.M. & Verhoef, H.A. (1997). The Development of a Bioindicator System for Soil Acidity Based on Arthropod pH Preferences. *The Journal of Applied Ecology*, 34(1), 217. <http://doi.org/10.2307/2404860>
- van Straalen, N.M. (1998). Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Applied Soil Ecology*, 9(1–3), 429–437. [http://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00101-2](http://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00101-2)
- Van Straalen, N.M., Kraak, M.H.S. & Denneman, C.A.J. (1988). Soil microarthropods as indicators of soil acidification and forest decline in the Veluwe area, the Netherlands. *Pedobiologia*, 32: 47–55.
- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M. & Islam, N. (2006). Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225(1–3), 190–199. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.051>
- Vanderwel, M.C., Thorpe, H.C. & Caspersen, J.P. (2010). Contributions of harvest slash to maintaining downed woody debris in selection-managed forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(8), 1680–1685. <http://doi.org/10.1139/X10-090>
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, Christian K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Martin da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, Adam J. & Woodcock, B. A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms.

- Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2921–2947.
<http://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. <http://doi.org/10.1086/652373>
- Venier, L., Work, T., Klimaszewski, J., Morris, D. M., Bowden, J., Kwiaton, M. M., Webster, K., Hazlett, P. (2017). Ground-dwelling arthropod response to fire and clearcutting in jack pine: implications for ecosystem management. *Canadian Journal of Forest Research*, cjfr-2017-0145. <http://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0145>
- Venier, L.A., Thompson, I.D., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J.A., Langor, D., Sturrock, R., Patry, C., Outerbridge, R.O., Holmes, S.B., Haeussler, S., De Grandpré, L., Chen, H.Y.H., Bayne, E., Arsenault, A. & Brandt, J.P. (2014). Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. *Environmental Review*, 22(4), 457–490.
<http://doi.org/10.1139/er-2013-0075>
- Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <http://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252.
<http://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
<http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wallwork, J.A. (1970). *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill.
- Walmsley, J.D. & Godbold, D.L. (2010). Stump Harvesting for Bioenergy - A Review of the Environmental Impacts. *Forestry*, 83(1), 17–38.
<http://doi.org/10.1093/forestry/cpp028>

- Watkins, L. (2011). *The Forest Resources of Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources, Sault Ste. Marie (Ontario), Canada.
http://www.web2.mnr.gov.on.ca/mnr/forests/public/publications/FRO_2011/forestresources_2011.pdf
- Webster, K.L., Beall, F.D., Creed, I.F. & Kreutzweiser, D.P. (2015). Impacts and prognosis of natural resource development on water and wetlands in Canada's boreal zone. *Environmental Reviews*, 23(1), 78–131. <http://doi.org/10.1139/er-2014-0063>
- Webster, K.L., Hazlett, P. & Fleming, R.A. (2010). *Soil Microbial Activities in a Regenerating Jack Pine Forest-Implications for Long-term Soil Sustainability*. American Geophysical Union (AGU) Fall Meeting.
<http://adsabs.harvard.edu/abs/2010AGUFM.B41A0295W>
- Webster, K.L., Wilson, S.A., Hazlett, P.W., Fleming, R.L. & Morris, D.M. (2016). Soil CO₂ efflux and net ecosystem exchange following biomass harvesting: Impacts of harvest intensity, residue retention and vegetation control. *Forest Ecology and Management*, 360, 181–194.
<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.032>
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403–2413. <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
- Wellstein, C., Schröder, B., Reineking, B. & Zimmermann, N. E. (2011). Understanding species and community response to environmental change – A functional trait perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 145(1), 1–4. <http://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.024>
- Wheeler, R.E. (2016). *lmPerm: Permutation tests for linear models*. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmPerm/vignettes/lmPerm.pdf>
- Widenfalk, L.A., Bengtsson, J., Berggren, Å., Zwiggelaar, K., Spijkman, E., Huyer-Brugman, F. & Berg, M.P. (2015). Spatially structured environmental filtering

- of collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia*, 179(2), 537–549. <http://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z>
- Widenfalk, L.A., Malmström, A., Berg, M.P. & Bengtsson, J. (2016). Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 103(August), 52–62. <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.006>
- Wihersaari, M. (2005). Greenhouse gas emissions from final harvest fuel chip production in Finland. *Biomass and Bioenergy*, 28(5), 435–443. <http://doi.org/10.1016/j.biombioe.2004.11.007>
- Wood, S.M. & Layzell, D.B. (2003). *A Canadian biomass inventory: feedstocks for a bio-based economy*. BIOCAP Canada Foundation, Kingstson (Ontario), Canada. <http://infohouse.p2ric.org/ref/44/43548.pdf>
- Work, T.T., Klimaszewski, J., Thiffault, E., Bourdon, C., Paré, D., Bousquet, Y., Venier, L. & Titus, B. (2013). Initial responses of rove and ground beetles (Coleoptera, Staphylinidae, Carabidae) to removal of logging residues following clearcut harvesting in the boreal forest of Quebec, Canada. *ZooKeys*, 258, 31–52. <http://doi.org/10.3897/zookeys.258.4174>
- Work, T.T. & Hibbert, A. (2011). Estimating species loss of saproxylic insects under scenarios of reduced coarse woody material in eastern boreal forests. *Ecosphere*, 2(4), art41. <http://doi.org/10.1890/ES10-00075.1>
- Work, T.T., Brais, S. & Harvey, B.D. (2014). Reductions in downed deadwood from biomass harvesting alter composition of spiders and ground beetle assemblages in jack-pine forests of Western Quebec. *Forest Ecology and Management*, 321, 19–28. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.021>
- Young, M. R., Behan-Pelletier, V. M., & Hebert, P. D. N. (2012). Revealing the Hyperdiverse Mite Fauna of Subarctic Canada through DNA Barcoding. *PLoS ONE*, 7(11), e48755. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0048755>

- Zaitsev, A.S., Chauvat, M. & Wolters, V. (2014). Spruce forest conversion to a mixed beech-coniferous stand modifies oribatid community structure. *Applied Soil Ecology*, 76, 60–67. <http://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.12.009>
- Zaitsev, A.S., Chauvat, M., Pflug, A. & Wolters, V. (2002). Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(12), 1919–1927. [http://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00208-0](http://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00208-0)
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.