

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'IMPACT DES RÉCOLTES DE LA BIOMASSE FORESTIÈRE SUR LA  
COMPOSITION ET LA DIVERSITÉ  
DES CHAMPIGNONS DANS LES SOUCHES RÉSIDUELLES

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCE DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
CÉDRIC BOUÉ

JUILLET 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire 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

Je voudrais commencer par remercier Timothy Work de m'avoir accordé sa confiance pour réaliser ce projet si passionnant et m'avoir donné l'opportunité de découvrir le monde de la foresterie et des champignons. Je le remercie également pour toutes les conversations enrichissantes que nous avons eues régulièrement depuis le début de mon projet de recherche. Bien évidemment, je le remercie pour sa patience, sa disponibilité et son implication dans l'écriture, qui m'ont permis de mener ce projet.

Je remercie également grandement Steven Kembel pour son implication continuelle, pour sa présence et pour le temps qu'il a passé à m'aider pour les analyses moléculaires et statistiques. Au même titre que Timothy Work, je les remercie pour leur façon d'être et leur rigueur, qui m'ont conforté dans un milieu de travail sain et motivant. Je les remercie également de leur façon positive de toujours voir les choses.

Merci à Tonia De Bellis, qui a toujours été là pour m'aider, pour me faire rire, pour me motiver, pour me guider, pour manger du chocolat, puis pour attendrir les moments difficiles. Merci à Kerrie Wainio-Keizer pour son aide précieuse sur le terrain et sa bonne humeur. Merci à Lisa Venier que je n'ai pas souvent vu mais avec qui il a été très agréable de travailler sur le terrain.

Merci à mes amis César Gabillot, Catherine Leger-Baulieu, Adèle Mongeau, et Julie Simon. qui ont toujours été présentes et avec qui le rire est la priorité. Merci à mes proches de toujours avoir le mot et la présence qu'il a fallu pour que je me sente bien et tout particulièrement à Daniel Blouin pour sa patience et de son aide.

Et enfin, merci à Barbara Guy d'avoir ouvert les yeux sur ce qu'est le monde.

*“Ce flot incessant de bois mort fait partie de la mémoire écologique des forêts”*

Peterson 2002

---

## TABLE DES MATIÈRES

|                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| REMERCIEMENTS .....                                                                                                  | i   |
| LISTE DES FIGURES.....                                                                                               | v   |
| LISTE DES TABLEAUX.....                                                                                              | vi  |
| RÉSUMÉ .....                                                                                                         | vii |
| ABSTRACT .....                                                                                                       | ix  |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE .....                                                                                          | 1   |
| 1 Mise en contexte.....                                                                                              | 1   |
| 2 Organisation du mémoire .....                                                                                      | 3   |
| 3 La gestion forestière .....                                                                                        | 4   |
| 3.1 La récolte de la biomasse résiduelle en Fenno-Scandinavie.....                                                   | 6   |
| 3.2 L'impact sur la diversité fongique .....                                                                         | 8   |
| 4 Le bois mort.....                                                                                                  | 10  |
| 4.1 Le rôle des champignons dans le bois mort.....                                                                   | 12  |
| 4.2 L'établissement de la diversité fongique .....                                                                   | 13  |
| 5 Objectif.....                                                                                                      | 15  |
| 6 Hypothèse.....                                                                                                     | 17  |
| CHAPITRE I                                                                                                           |     |
| LIMITED INITIAL IMPACTS OF BIOMASS HARVESTING ON COMPOSITION<br>OF WOOD-INHABITING FUNGI WITHIN RESIDUAL STUMPS..... | 19  |
| 1.1 Introduction .....                                                                                               | 19  |

|                                                |    |
|------------------------------------------------|----|
| 1.2 Material and methods .....                 | 22 |
| 1.2.1 Study Site.....                          | 22 |
| 1.2.2 Fungal community sample collection ..... | 24 |
| 1.2.3 Fungal community sequencing .....        | 25 |
| 1.2.4 Data Analyses .....                      | 26 |
| 1.3 Results .....                              | 28 |
| 1.4 Discussion .....                           | 35 |
| 1.5 Référence pour le chapitre 1 .....         | 38 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE.....                       | 48 |
| BIBLIOGRAPHIE.....                             | 52 |

## LISTE DES FIGURES

1. Représentation des différentes formes de bois mort. À: racines souterraines; B: chicots; C: souches; D: branches; E: chablis ..... p.11
  
2. Représentation simplifiée du réseau saproxylique (modifié de Stokland et al., 2012). Les flèches indiquent les principaux flux de nutriments ou d'énergie. En rouge sont représentés les trois principaux décomposeurs fongiques dans le bois mort (décomposeurs à caries blanches, décomposeurs à caries marron, décomposeurs à caries molles)..... P.12
  
3. Photographie de la récolte de biomasse résiduelle des traitements expérimentaux après une coupe à blanc. À gauche: le traitement de la coupe avec ébranchage sur le parterre du sol, à droite le traitement de la coupe à arbre entier.(Images issues du rapport de Kwaiton et al., 2014)..... p.17
  
- 1.1 The study area of the Island Lake Experimental Research site in Ontario, Canada..... P.23
  
- 1.2. Rarefaction curves of the number of operational taxonomic units versus number of sequences per sample for fungal communities in residual stumps at Island Lake. Operational taxonomic units were defined using a 97% similarity cutoff of the fungal ITS1F-ITS2 gene. Curves for each community were based on 100 random resamplings of the data.....P.29
  
- 1.3 Three-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination comparing composition of fungal assemblages from 43 stumps between tree-length (blue ellipse and black points) and full-tree (pink ellipse and black triangles) treatments at Island Lake, Canada. The ordination was based on Bray-Curtis distances, calculated based on the square-root transformed relative abundances of fungal OTUs in each community..... p.34

## LISTE DES TABLEAUX

1.1 Relative abundance and taxonomic identity of the 20 most abundant fungal operational taxonomic units (OTUs) in stumps after full-tree and tree-length treatments..... p.32

1.2 Fungal species that were significantly differentially abundant in full-tree or tree-length harvesting treatments at Island Lake. Differential abundance was quantified using DeSeq2 with an adjusted P-value of 0.05 or lower considered as significant association with a treatment. Negative values for log-fold change in abundance between treatments corresponds to an association with the full-tree treatment, positive log-fold changes represents an association with the tree-length treatment. Information on the ecology, pathogenicity and wood-decaying ability of fungi was obtained from literature sources (see Methods text for details). For ecology, pathogenicity, and wood-decaying ability a blank cell indicates we were unable to find information for the species..... p.33

## RÉSUMÉ

Les pressions grandissantes liées au réchauffement climatique poussent les gouvernements à mettre en place des politiques visant à trouver des alternatives aux énergies fossiles. Dans ce contexte, il est possible qu'une intensification de la récolte de la biomasse résiduelle après une coupe forestière se produise. Dans cette étude, nous avons comparé l'impact du traitement de coupe avec protection de la régénération du sol et de la récolte intensive de la coupe à arbre entier, sur la composition des champignons vivants dans les souches résiduelles 5 ans après la récolte. Dans le traitement de la coupe avec ébranchage dans le parterre du sol, 84 m<sup>3</sup>ha<sup>-1</sup> (SE= 15 m<sup>3</sup>ha<sup>-1</sup>) e matière ligneuse est laissé au sol après la coupe alors qu'elle est de 28 m<sup>3</sup>ha<sup>-1</sup> (SE= 3 m<sup>3</sup>ha<sup>-1</sup>) pour la coupe à arbre entier. Nous avons échantillonné la sciure de bois à partir de 43 souches résiduelles dans les deux traitements afin de quantifier les taxons de champignons présents en utilisant le séquençage d'ADN. Nous avons identifié les unités taxonomiques opérationnelles des champignons (OTUs) présents en utilisant l'approche de séquençage nouvelle génération en ciblant la sous-unité ribosomique du gène ITS. Nous n'avons pas observé de différence concernant la diversité alpha, mesurée par l'indice de Shannon, entre le traitement de la coupe ébranchage dans le parterre du sol et le traitement de la coupe à arbre entier. De plus, nous n'avons observé que peu de différences concernant la composition des OTUs fongiques entre les échantillons des deux traitements en utilisant une approche multidimensionnelle non métrique (NMDS). Cependant nous avons observé par l'analyse de l'abondance des espèces, que des espèces telles que *Peniophorella pallida* (Bres.) KH Larss. et *Rhizoscyphus ericae* (D.J. Read) W.Y. se retrouvent principalement dans le traitement de la coupe à arbre entier contrairement à *Phlebia livida* (Pers.) Bres. et *Cladophialophora chaetospora* (Grove) Crous & Arzanlou, qui se retrouvent principalement dans le traitement de la coupe avec ébranchage dans le parterre du sol. Aucune espèce de pathogène ne se retrouve parmi les 20 espèces les plus abondantes de notre étude. Par contre, l'espèce pathogène *Serpula himantoides* (Fr.) P.Karst se retrouve principalement dans le traitement de la coupe à arbre entier. Cette espèce est reconnue comme causant d'importantes pertes de population de conifères. Notre étude montre que prélever de façon intensive la matière ligneuse n'a pas d'effet sur la diversité et les communautés des champignons dans les souches résiduelles 5 années après la coupe.

Mots clefs : bois mort, récolte de biomasse, souches résiduelles, coupe avec ébranchage sur le parterre du sol, coupe à arbre entier, diversité et communauté fongique, séquençage nouvelle génération.

## ABSTRACT

Growing pressures linked to global warming are prompting governments to put policies in place to find alternatives to fossil fuels. In this study, we compared the impact of tree-length harvesting to more intensive full-tree harvesting on the composition of fungi residing in residual stumps 5 years after harvest. In the tree-length harvesting treatment,  $84 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$  ( $\text{SE} = 15 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ ) of woody material was left behind after cutting, whereas  $28 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$  ( $\text{SE} = 3 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ ) was left after cutting for the full-tree harvesting treatment. We collected sawdust from 43 residual stumps following tree and residual biomass removal in both treatments in order to characterize the fungal taxa present using DNA sequencing. We identified fungal operational taxonomic units (OTUs) present in each sample using next generation sequencing of the fungal ITS gene. We observed no differences in Shannon diversity between tree-length and full-tree harvesting. Likewise we observed few differences in the composition of fungal OTUs among tree-length and full-tree samples using non-metric multidimensional scaling (NMDS). We did, however, detect several significant associations between specific fungi and the intensity of residual biomass harvest. For example, *Peniophorella pallida* (Bres.) KH Larss. and *Rhizoscyphus ericae* (D.J. Read) W.Y. were found mainly in the full-tree treatment, while *Phlebia livida* (Pers.) Bres. and *Cladophialophora chaetospora* (Grove) Crous & Arzanlou were found mainly in the tree-length treatment. None of the 20 most abundant species in our study were identified as pathogens. On the other hand, the pathogenic species *Serpula himantioides* (Fr.) P.Karst is mainly found in the full-tree treatment. This species is an important pathogen of conifer trees. Our study shows that intensive harvesting of woody material has no effect on fungal diversity in residual stumps 5 years after cutting.

Keywords: deadwood, biomass harvesting, residual stumps, full-tree and tree-length treatments, fungal diversity and communities, next generation sequencing.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1 Mise en contexte

Les pressions liées au réchauffement climatique nous contraignent à trouver des alternatives aux combustibles fossiles et à mettre en place des politiques favorisant le développement de bioénergies, aussi appelées énergies vertes (Walmsley et Godbold, 2009; Mabee et Saddler, 2010). Parmi ces dernières, les biocarburants sont de plus en plus considérés comme solution pour diminuer les émissions de gaz à effet de serre (GES). Cependant leur impact sur la biodiversité constitue un enjeu de protection majeur pour l'environnement et les sociétés humaines.

Parce que les biocarburants produisent une énergie renouvelable, de nombreux scientifiques y voient la une transition écologique de grande ampleur (Sun et Scharf, 2010). Donc, l'utilisation de bioénergies (biocarburant, bois de chauffage...) fabriquées à partir de la biomasse forestière est dans ce contexte, sujette à augmenter (Lauri et al., 2014). En effet, alors qu'en 2010, l'énergie mondiale provenant des débris ligneux était de 9%, il a été projeté que ce chiffre pourrait atteindre 40% en 2050 selon des estimations (GEA, 2012 ; Lauri et al., 2014) ce qui témoigne d'une transition énergétique déjà en cours.

Prélever les souches et des petits débris ligneux fins après une coupe forestière (débris jusqu'à présent souvent laissé sur le sol) permettrait d'augmenter la

production de biocarburant. Les pays Fenno-Scandinaves ont déjà entamé ce processus d'extraction intensive (Mabee et Saddler, 2010; Ranius et al., 2017). Par exemple, 23% de la production d'énergie totale actuelle de la Suède (Anon, 2014), soit une équivalence moyennant 115 TWh de production de bioénergies (prend entre autre en compte les chaufferies et les biocarburants), peut être augmentée de 5 TWh en prélevant 10% de souches résiduelles en plus (Ortiz et al., 2016) après une coupe forestière.

Le bois mort est un élément naturel ayant de nombreuses fonctions dans l'écosystème forestier. En effet, il va réguler le processus des cycles biogéochimiques des éléments tels que l'azote, le phosphore, le carbone, etc. notamment par l'action de nombreux microorganismes. De plus, le bois mort est aussi à la base d'un réseau appelé réseau saproxylique (Stokland et al., 2012). Le bois mort va pouvoir fournir l'énergie et la ressource nutritive pour de nombreux organismes. Il va également pouvoir jouer un rôle d'habitats pour de nombreuses espèces saproxyliques et non saproxyliques. Une espèce saproxylique se définit comme étant une espèce qui dépend du bois mort pendant une partie de son cycle de vie. Une explication plus détaillée sur ce réseau saproxylique sera donnée dans la partie 1.4 de ce mémoire. L'extraction de la biomasse résiduelle fine, telles que les branches, va créer une diminution d'habitat et/ou de ressources pour de nombreuses espèces saproxyliques (ex : arthropodes: scarabées: Jonsell, 2008; champignons: Bader et al., 1995; Stockland et Larson 2011) ou non saproxyliques (ex : arthropodes: araignées, carabidés (Work et al., 2014), acariens (Battigelli et al., 2004); et mammifères (Sullivan et al., 2011)) (Penttilä et al., 2006, Ranius et al., 2017). En effet, ces espèces vont directement se nourrir du bois mort laissé au sol (ou des champignons vivants dans ce bois mort) et/ou y vivent une partie de leur cycle de vie. L'intensification de l'extraction des débris ligneux fins pourra donc entraîner une augmentation de la compétition pour la ressource restante engendrée notamment par une perte nette de bois mort et de connectivité entre les

habitats (entre les souches résiduelles). Thorn et al., (2016) ont montré qu'une diminution de 15% de la quantité de bois mort laissé au sol après une tempête peut provoquer une diminution de la richesse spécifique des espèces saproxyliques due à une compétition exclusive (disparition d'une des deux espèces issues de la compétition).

Diminuer l'impact de l'utilisation des énergies fossiles en transitant vers des biocarburants et l'érosion de l'habitat forestier : voici un contexte de conflit naissant mettant en confrontation les sphères économiques (forestiers, concessionnaires automobiles...) et la sphère écologique (perte de la biodiversité). Ce projet prend donc place dans ce contexte où l'équilibre des bénéfices économiques et la protection environnementale est conflictuel. Dans ce projet, nous allons donc explorer comment l'intensité de la récolte de la biomasse résiduelle (prélèvement des branches autour des souches) peut affecter la composition de la diversité des organismes fongiques dans les souches résiduelles. Pour cela, nous avons mené notre étude avec le projet expérimental d'Island Lake, en Ontario, au Canada. Ce projet a été amorcé en collaboration avec le ministère ontarien des ressources naturelles (le service canadien des forêts de ressources naturelles Canada) afin d'approfondir les recherches concernant les impacts potentiels des récoltes intensives de la biomasse résiduelle dans une optique de transition vers des biocarburants.

## 2 Organisation du mémoire

Ce mémoire s'articule en trois chapitres dont le second est rédigé sous la forme d'un article scientifique. Le premier chapitre présente une revue de littérature divisée en deux sections principales. La première partie de ce chapitre explique comment sont menées les coupes forestières au Canada, plus particulièrement au Québec et en Ontario, cette dernière étant la province dans laquelle l'étude a été réalisée. La

seconde partie de ce chapitre se focalise sur des études principalement menées dans les forêts Fenno-Scandinaves (Europe). Dans cette partie, les conséquences des récoltes forestières sur la quantité de bois mort (ou matière ligneuse résiduelle) après les coupes sont présentées. Nous relierons ensuite les impacts que cela engendre sur les communautés et la diversité des champignons. Cette partie souligne également l'importance du bois mort et l'importance des champignons décomposeurs dans le bois mort afin de pouvoir argumenter l'intérêt de conserver la biomasse résiduelle au sol après une coupe forestière. Les facteurs qui influencent la structuration de la composition des communautés fongiques sont aussi expliqués. Le second chapitre constitue le corps de ce mémoire. Il présente l'impact que peut provoquer une extraction intensive de matière ligneuse fine sur les communautés de champignons présentes dans les souches résiduelles. Le chapitre sera soumis comme article scientifique dans *Forest Ecology and Management* sous le titre "Limited initial impacts of biomass harvesting on composition of wood-inhabiting fungi within residual stumps". Les auteurs sont Cédric Boué, Steven Kembel, Lisa Venier et Timothy Work. Les récoltes ont été effectuées en Ontario, au Canada, par Cédric Boué et Timothy Work. Les analyses des données et la rédaction du manuscrit ont été effectuées par Cédric Boué, Timothy Work et Steven Kembel. Ce projet a été supervisé, corrigé et commenté par Timothy Work et Steven Kembel. Le troisième chapitre dresse une conclusion générale du projet tout en proposant certaines pistes de recherche pour compléter et approfondir cette étude.

### 3 La gestion forestière

Par leurs valeurs économiques (ex : marché du bois) et sociales (ex : création d'emplois), les forêts canadiennes sont soumises à des pressions anthropiques constantes depuis le début de la commercialisation du bois (Drushka, 2003). Des

stratégies de récolte ont donc suivi l'histoire de la foresterie pour en arriver aujourd'hui à des plans d'aménagements visant la durabilité depuis l'accord des forêts établi en 1992 (Nation-Unies, 1992). Cet accord encadre une stratégie d'aménagement forestier applicable pour l'ensemble des forêts publiques du Canada. Par exemple, durant la récolte conventionnelle, le bois non commercialisable doit être laissé au sol afin de permettre le bon déroulement des cycles de nutriments et permettre à la matière organique de retourner dans le sol. Cependant, des différences notables concernant les méthodes de récolte de la biomasse résiduelle (bois mort issu d'une coupe forestière) sont à noter entre les différentes provinces canadiennes, notamment entre le Québec et l'Ontario. Ces différences s'expliquent par le fait que ce sont les législations des provinces qui sont responsables de la gestion durable des forêts et qui fixent les règles d'aménagement des forêts publiques.

En effet en Ontario, après une coupe à blanc, la matière ligneuse va être extraite puis emmenée sur le bord des routes. C'est à cet endroit-là que le prélèvement de la biomasse résiduelle sera effectué. Ce type de stratégie de la coupe à arbre entier ne permet pas de laisser assez de débris ligneux sur les sites de coupes et d'extraction du bois (e.i : Stokland et al., 2012). Cela va à l'encontre de l'idée de la coupe avec protection de la régénération et des sols effectuée dans les forêts provinciales Québécoises.

Au Québec depuis 1995, les coupes à blanc, jusqu'alors majoritairement utilisées, se sont modifiées pour laisser place à une stratégie de coupe avec protection de la régénération et des sols (Gagnon et Lambany, 2000). Ce type de coupes, bien que proches des coupes à arbre entier, s'effectuent dans des forêts dites 'équiennes'. L'idée dans cette stratégie de récolte est d'extraire uniquement les arbres de plus de 10 cm afin de laisser les 'plus petits' grandir en accès à la lumière. Les essences d'arbres (généralement des sapins, des épinettes, des pins gris, des bouleaux à papier

et des peupliers faux-trembles), sont coupées et démunies de leurs branches (matière ligneuse fine) sur place (Poulin, 2013). Cette matière ligneuse laissée au sol est essentiellement constituée de débris non commercialisable comme le haut des arbres ou les petites branches de petit diamètre. Une part de la matière ligneuse est ainsi laissée autour des souches après une coupe ce qui facilite le processus de régénération des sols.

En Ontario, entre 2005 et 2010, suite à une diminution du marché traditionnel du bois, la quantité de forêts coupées a diminué d'environ 100,000 ha<sup>-1</sup> (Kwiaton et al., 2014). Cependant, pour lutter contre cette perte économique, le gouvernement ontarien cherche à contrebalancer cette tendance en se focalisant sur les bioénergies (Kwiaton et al., 2014).

Il est donc envisageable de penser que l'intensification de la récolte de matière résiduelle puisse s'établir dans les provinces canadiennes afin de suivre un développement économique compétitif. Cependant, il est important de bien comprendre l'impact engendré par des récoltes intensives de biomasse résiduelle sur la biodiversité forestière. Les prochains paragraphes résument nos connaissances actuelles à ce sujet, notamment dans les forêts Fenno-Scandinaves qui ont une histoire de la foresterie beaucoup plus ancienne qu'au Canada.

### 3.1 La récolte de la biomasse résiduelle en Fenno-Scandinavie

Les coupes à blanc restent les méthodes de sylviculture les plus couramment effectuées. Cependant, ces pratiques doivent la majorité du temps laisser une quantité de bois mort minimale sur le sol afin d'éviter une dégradation de l'habitat forestier trop importante (Vasiliaukas et al., 2004, Siitonen, 2001). L'idée, dans une vision de conservation forestière, est de faire en sorte que les forêts aménagées soient le plus

possible dans un “état” proche des forêts naturelles. Pour cela, des indicateurs provenant des forêts non aménagées ou de vieilles forêts sont nécessaires. En effet, la quantité de bois mort, et notamment de bois mort au sol, est considérée comme un bon indicateur naturel pour estimer “l’état naturel” d’une forêt aménagée (Rondeux, et Sanchez, 2010). Il est estimé qu’en Amérique du Nord,  $1,000 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$  de bois mort sont présents dans les vieilles forêts (Harmon et al., 1986) alors que ce chiffre avoisine les  $400 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$  dans les forêts vierges de l’Europe centrale (Saniga et Schütz 2001). Cette distinction souligne l’effet que peut provoquer une histoire forestière plus longue dans le temps. Or, même s’il est difficile de déterminer quelle quantité de bois mort est nécessaire à préserver sur le sol après une coupe pour minimiser les perturbations relatives au fonctionnement écologique des forêts, il est largement admis que même dans les zones d’exploitation règlementées la quantité de bois mort reste inférieure aux chiffres associés aux forêts naturelles ou aux vieilles forêts (Bader et al., 1995, Fridman et Walheim, 2000; Valauri et al., 2003, Eräjää et al., 2010). Dans les études analysant le bois mort (et la diversité biologique qui lui est associée le plus souvent) deux types de débris se distinguent: les débris de bois grossiers et les débris de bois fins. Les débris de bois grossiers sont souvent associés aux fragments de bois ayant un diamètre supérieur à 10 cm. C’est le cas; par exemple, des troncs, des souches et des grosses branches. Les débris de bois fins sont considérés comme étant ceux ayant un diamètre inférieur à 10 cm. Il s’agit souvent de branches. Siitonen (2001) a souligné que dans les forêts aménagées, la quantité des gros débris ligneux est moins de 10% du volume retrouvé dans les forêts naturelles. De plus, certaines forêts sont soumises à des récoltes dans le but précis de fabriquer des biocarburants. Dans ces forêts, la quantité des débris ligneux fins est largement inférieure au standard de coupe à blanc recommandé (Eräjää et al., 2010).

L’intensification de la récolte de la biomasse résiduelle conduit à une augmentation de la perte d’habitat ainsi qu’à une diminution de ressources pour de nombreux

organismes (plus de précision dans les parties 3.2 et 4.2). Or, la perte et la dégradation de l'habitat figurent parmi les facteurs entraînant les pertes les plus importantes de biodiversité en général (Sala et al., 2000) et pour la diversité des espèces associées au bois mort (Dalberg et al., 2011). La récolte de débris de bois fins entre les souches peut favoriser une diminution de la connectivité entre ces souches résiduelles constituant l'habitat restant et ainsi affecter l'occurrence de certaines espèces (Hanski 1998). De plus, il est possible que les coupes forestières puissent engendrer l'augmentation de souches résiduelles et donc des surfaces de bois disponibles pour l'arrivée de nouvelles espèces pathogènes (Oliva et al., 2017). Nous pouvons supposer par exemple que l'espèce de champignon *Heterobasidion spp.* (Fr.) Bref., qui se déplace dans les airs par l'intermédiaire de ses spores (Redfern and Stenlid, 1998) puisse augmenter sa probabilité de se poser sur une souche. Comme pour de nombreux pathogènes, cette espèce a un impact négatif sur l'économie forestière (Garbelotto et Gonthier, 2013) et peut influencer la vitalité des arbres vivants en se répandant dans le sol par le système racinaire des arbres. Il est donc important de pouvoir connaître quelles sont les espèces pathogènes qui se présentent dans des milieux forestiers ayant subi des coupes afin de pouvoir, par exemple, élaborer des directives de lutte contre ces espèces pour éviter que les populations d'arbres nouvellement présents ne soient affectées ce qui pourrait engendrer des pertes économiques.

### 3.2 L'impact sur la diversité fongique

L'un des problèmes directement liés à une exploitation forestière intensive est l'impact que celle-ci peut avoir sur les espèces saproxyliques dépendantes du bois mort (Dalhberg et Stokland, 2004; Tikkanen et al., 2006) en raison, notamment, de l'altération et de l'isolement de tiges ou souches résiduelles.. En Fenno-Scandinavie, un grand nombre d'espèces ont disparu ou sont actuellement inscrites sur la liste

rouge des espèces menacées d'extinction. En effet, il est estimé que sur les 2000 espèces de champignons saproxyliques répertoriées en Fenno-Scandinavie, 700 sont sur cette liste rouge. De nombreux autres organismes y sont représentés, notamment les champignons (ex : Bader et al., 1995 ; Penttilä et al., 2004). En effet, beaucoup moins de champignons se retrouvent dans les forêts aménagées que dans les forêts non aménagées (Küffer and Senn-Irlet 2005). Les polypores (basidiomycètes), qui sont facilement distinguables par leur corps fructifère et sur lesquels de nombreuses études se sont focalisées, représentent bien ce phénomène. Par exemple, Penttilä et al. (2004) estiment qu'il y a entre 38 et 80% d'espèces de polypores vivants dans le bois mort en moins dans les forêts aménagées que dans les forêts non aménagées. De la même manière, Sippola et al. (2001) ont observé une diminution du nombre et de l'abondance de ces organismes dans les forêts aménagées Fenno-Scandinaves. Toivanen et ses collaborateurs (2012) ont obtenu la même tendance en se focalisant sur les forêts aménagées à des fins de bioénergies et en ciblant les souches résiduelles et les débris ligneux supérieurs à 2 cm. Enfin, d'autres recherches menées par Kebli et ses collaborateurs (2012) ont montré que la richesse spécifique des champignons est négativement affectée par des méthodes intensives de sylviculture dans les forêts boréales Québécoises.

Comme expliqué dans la partie 3.1, la perte de l'habitat forestier peut affecter négativement l'écosystème forestier. En effet, suite à une coupe à blanc, ce phénomène se produit de façon systématique. Il a été démontré que cela affecte les communautés de nombreux organismes, plus particulièrement les champignons, en raison de la perte de connectivité engendrée entre les populations locales (Nordén et al., 2013). En effet, l'intensification de récolte de la matière ligneuse peut entraîner une diminution de la richesse spécifique des espèces vivants dans des habitats spécifiques (Laaksonen et al., 2008, Abrego et Salcedo 2013, Nordén et al. 2013).

Ce phénomène de perte d'habitats impacte également les relations trophiques entre organismes, entraînant ainsi un dérèglement du fonctionnement écologique des forêts boréales. En effet, de nombreux champignons, qui réagissant négativement aux récoltes intensives de matières résiduelles, jouent un rôle clé dans les relations trophiques en décomposant la matière organique, en intervenant dans la formation des sols et les flux de carbone (Boddy et al., 1995) et en modifiant les ressources pour d'autres organismes (Lonsdale et al., 2008) (plus de détails dans la partie 4.1). De plus, la fragmentation de l'habitat peut avoir un impact sur la variabilité génétique de nombreux champignons et sur la valeur sélective des populations isolées. Par exemple, Edman et ses collaborateurs (2004) ont montré que l'isolement des habitats peut entraîner une diminution de la déposition des spores chez l'espèce *Fomitopsis resea* (Fr.) Karst., ce qui peut être relié à des facteurs tels que la compétition et la germination qui peuvent affecter sa capacité de colonisation (Stenlid, 1993).

De ce fait, nous émettons l'hypothèse que les habitats relatifs aux souches résiduelles s'isolent par une perte de connectivité lorsque la matière résiduelle est prélevée autour des souches et que cet isolement inhibe la prolifération des hyphes et donc la répartition des champignons peut s'en retrouver affectée.

#### 4 Le bois mort

Le bois mort est un constituant essentiel de la matière ligneuse des forêts boréales. Il peut se retrouver sur le sol sous forme de chicots, de souches, de chablis ou de branches ainsi que sous le sol sous forme de racines mortes et de tiges enfouies non décomposées (Fig. 1).

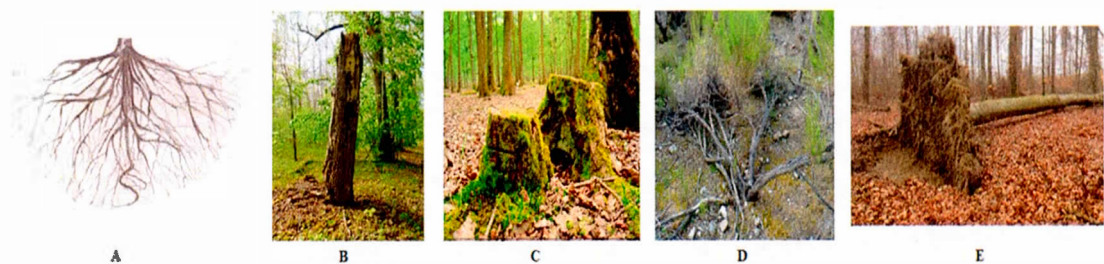


Figure 1. Représentation des différentes formes du bois mort. A : racines souterraines ; B : chicots ; C : souches ; D : branches ; E : chablis.

Le bois mort est utilisé comme habitat, substrat, source d'énergie et d'alimentation par de nombreux organismes (Moore et al., 2004) tels que certains oiseaux ou petits mammifères (Bowman et al., 2000 ; Drapeau et al., 2009), de nombreux coléoptères, lichens et champignons (Andersson et al., 2015 ; Hjältén et al., 2010 ; Toivanen et al., 2012). Les espèces qui dépendent du bois mort durant, au moins, une partie de leur cycle de vie sont appelées espèces saproxyliques. Dans les forêts boréales finlandaises, le nombre de ces espèces s'établit entre 4000 et 5000 (Stokland et al., 2012). On retrouve parmi elles des espèces saprotrophes (ex : *Aulacigaster leucopeza* Meig. (mouche), *Ips typographus* (L.) (scarabés)...), des fongivores (ex : *Bolitophagus reticulatus* (L.) (scarabés), certaine famille de papillon (ex : Tineidae) (Stockland et al., 2012). L'ensemble de ces espèces forment un vaste réseau d'interactions trophiques (Fig. 2), appelé réseau saproxylique, qui est composé de deux principaux groupes d'organismes : les décomposeurs (principalement les bactéries et les champignons) et les détritivores (principalement les animaux qui se nourrissent du bois mort) Le bois mort constitue la base de ce réseau (Burton et al., 2006). La décomposition du bois a un lien important avec le cycle chimique des nutriments (Harmon et Hua 1991). En effet, une partie des processus biogéochimiques des cycles du carbone, de l'azote, du phosphore, etc. va se réaliser dans le bois mort. Ce phénomène est principalement effectué par l'action des organismes fongiques.

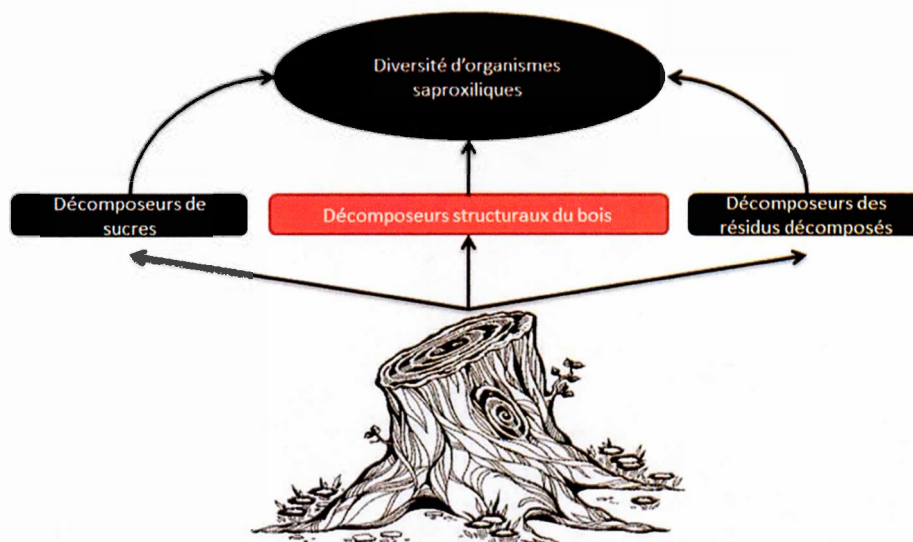


Figure 2. Représentation simplifiée du réseau saproxylique (modifié de Stokland et al., 2012). Les flèches indiquent les principaux flux de nutriments ou d'énergie à partir du bois mort et entre les différents organismes. En rouge sont représentés les trois principaux décomposeurs fongiques dans le bois mort (décomposeurs à caries blanches, décomposeurs à caries marron, décomposeurs à caries molles).

#### 4.1 Le rôle des champignons dans le bois mort

Bien que leur importance écologique soit reconnue par la communauté scientifique, le nombre total d'espèces de champignons reste encore méconnu. Les chiffres avancés sont estimés à 100,000 espèces, mais il est souligné que plus de 1.5 millions d'espèces pourraient être encore découvertes (Blackwell et al., 2001 ; Scheffers and al., 2012). Nous pouvons donc supposer qu'une grande majorité de champignons décomposeurs demeure non connue. Les champignons vivant dans le bois mort vont agir de plusieurs façons dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ces organismes vont avoir une fonction de ressource nutritionnelle directe pour de nombreuses espèces d'invertébrés (ex : arthropodes : *Bolitophagus reticulatus* (L.)) et vont pouvoir servir de microhabitats pour d'autres espèces (Stokland et al., 2012). Ces organismes vont également être des acteurs majeurs de la décomposition du bois.

Les champignons décomposeurs du bois mort sont les principaux recycleurs notamment dans les biomes forestiers de conifères (Harmon et al., 1986, Moore et al., 2004). De plus, Torres et Gonzalez (2005) ont obtenu une corrélation positive entre le taux de décomposition et la diversité d'espèces de champignon décomposeur de bois, ce qui confirme l'importance de ces organismes dans les cycles biochimiques des forêts boréales. Les champignons décomposeurs sont regroupés dans trois principaux groupes selon leur capacité d'action enzymatique à dégrader les constituants du bois (cellulose, hémicellulose et lignine) (Guillén et al., 2005): les décomposeurs de caries blanches, les décomposeurs de caries marron et les décomposeurs de caries molles. Une carie peut se définir comme une masse pullulante. La couleur associée aux caries est définie selon la coloration émanant de la prolifération des hyphes des champignons considérés. Les décomposeurs de caries blanches sont les plus représentés dans les forêts boréales et ont la capacité de dégrader les trois constituants principaux du bois (Stockland et al., 2012). Les décomposeurs de caries blanches et marron se regroupent principalement dans le phylum des basidiomycètes, plus particulièrement dans l'ordre des polypores, et sont considérés comme étant les principaux champignons décomposeurs (Green III et Highley 1997, Guillén et al., 2005).

#### 4.2 L'établissement de la diversité fongique

De nombreux facteurs influencent la diversité ainsi que la composition des communautés des champignons vivant dans le bois mort. Ces facteurs, décrits ci-dessous, peuvent fluctuer selon les pratiques de sylviculture employées.

Un des premiers facteurs est la taille des débris ligneux. Ces débris représentent une ressource importante pour l'expansion de la diversité des champignons. En effet, il a

été démontré que les débris de bois grossiers (>10cm) abritent une grande part de la biodiversité notamment une grande richesse spécifique de champignons (Høiland et Bendiksen, 1996 ; Bader et al, 1995). Cependant, même si la majorité des études se concentrent sur les débris ligneux grossiers, les débris ligneux fins abritent aussi de nombreuses espèces de champignons bien spécifiques (Kruys et Jonsson, 1999 ; Juutilainen et al., 2011 ; Küffer et al., 2008). De façon générale, 75% des organismes fongiques présents dans le groupe des ascomycètes se retrouvent dans des volumes de bois de petits diamètres. Par exemple, l'espèce *Fusicoccum quercus* Oudem. a des préférences pour les diamètres de bois compris entre 1 et 3 cm (Butin and Kowalski, 1983). Chez les basidiomycètes, les préférences relatives à la taille et au volume du bois sont moins claires (Nordén et al., 2004) bien qu'il semble que les espèces associées à ce groupe préfèrent se développer dans des plus grands volumes de bois comme par exemple l'espèce *Phellinus ferreus* (Pers.) Bourd. et Galz. qui se développe dans des volumes de bois compris entre 8 et 15 cm (Butin et Kowalski, 1983). Cependant, selon Nordén et ses collaborateurs (2004), pour un même volume de débris provenant de feuillus, la diversité des ascomycètes est plus grande dans les débris de bois fins que dans les débris ligneux grossiers.

La diminution du bois mort reliée à la récolte de biomasse résiduelle (notamment des branches) influence également la diversité des espèces fongiques en affectant notamment le microclimat du sol (Stokland and al., 2012). Il a été démontré que ce phénomène peut affecter les communautés de champignons qui se répandent par l'intermédiaire de leur hyphes et qui vont donc se retrouver affecté par de nouvelles variations abiotiques (Brazee et al., 2014) telles que l'humidité et la température.

Le stade de décomposition du bois va également jouer un rôle majeur pour la présence et la succession des organismes fongiques (Stokland et al., 2012). Par exemple, *Exidia saccharina* (Alb. & Schwein.) Fr. se retrouve dans les premiers

stades de décomposition du bois (c'est-à-dire au cours des trois premières années) alors que *Tylospora fibrillosa* (Burt.) apparait après la quatrième année suivant la mort de l'arbre (Renvall, 1995). Cependant, selon les études menées, les stades de décomposition considérés sont différents (Rondeux et Sanchez, 2010) ce qui peut avoir une influence sur la diversité des organismes présents dans chacune d'entre elles. Notre étude se base 5 années après la coupe, période représentant le plus généralement le second stade de décomposition.

Un autre facteur influençant la présence ou non de certains champignons est le type d'hôtes considéré. En effet, il a été démontré que la diversité des champignons diffère selon les arbres pris en considération (Hoppe et al., 2016). En effet, les espèces d'arbres représentent des qualités d'habitats différents pour de nombreuses espèces saproxyliques ou non saproxyliques. Ceci peut s'expliquer par les différences de composition des molécules qui constituent le bois (quantité de cellulose, hémicellulose, lignine) ainsi que la taille du diamètre (ressources disponibles) spécifique aux arbres considérés.

L'ensemble de ces facteurs démontre la sensibilité que présentent les champignons pour leur croissance et leur développement. Bien que l'ensemble de ces facteurs fluctuent naturellement, les pressions de coupes forestières peuvent agir de façon plus constante sur ces variations et peuvent donc en perturber la dynamique naturelle.

## 5 Objectif

À l'heure actuelle, la transition économique 'verte' tend à entraîner une intensification de la récolte de la biomasse forestière. En effet, les gouvernements et les compagnies forestières nord-américaines, qui fournissent la matière première résiduelle,

pourraient suivre les ambitions européennes pour satisfaire à une demande élevée concernant les biocarburants en exploitant la biomasse résiduelle fine (branches, souches, haut des arbres) non commercialisée jusqu'à présent. Les débris ligneux laissés après des coupes forestières pourraient donc devenir, dans un futur proche, une source importante de biocarburant. Or, comme présentées dans les paragraphes précédents, ces pratiques pourraient avoir des effets négatifs en diminuant la diversité et la structuration de la composition des communautés d'espèces saproxyliques.

Ainsi, dans le cadre d'une valorisation de la "bioéconomie" provinciale et d'une diminution de l'utilisation de combustibles fossiles, le gouvernement ontarien a débuté en 2008 le projet *Island Lake* dont l'objectif est d'approfondir les recherches concernant les effets des récoltes intensives de la biomasse résiduelle après une coupe forestière sur l'écosystème forestier. Il s'agit notamment de trouver des indicateurs de référence pour mener des directives forestières les plus responsables envers la biodiversité. Dans cette étude l'indicateur est le volume de bois mort à laisser au sol après une coupe.

Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à savoir si les méthodes de récolte effectuées dans le projet *Island Lake* diminuent le nombre d'espèces fongiques et influencent la structuration de leurs communautés. Pour cela, quatre traitements ont été expérimentés, mais seulement deux sont présentés dans cette étude. Ces deux traitements expérimentaux consistent à laisser les souches après la coupe (Fig. 3). Cependant dans le premier traitement de coupe, la récolte a consisté à extraire l'arbre en entier et à effectuer l'ébranchage du tronc sur les abords du traitement (sur le bord de la route). Cela a pour conséquence de ne laisser qu'un faible volume de biomasse résiduelle fine sur le sol ( $28 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$ ) autour des souches. Dans le second traitement de coupe, la matière résiduelle fine, telle que les branches, est laissée au sol en laissant ainsi un volume de la biomasse résiduelle restante autour des souches de  $84 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1}$ .

L'objectif de ce projet de recherche est donc d'évaluer si le seuil de rétention de  $28\text{m}^3\text{ha}^{-1}$  de biomasse résiduelle, établi par le traitement de la coupe à arbre entier, affecte la diversité et la composition des communautés fongiques dans les souches résiduelles en comparaison avec le traitement de coupe avec l'ébranchage dans le parterre du sol.



Figure 3. Photographie de la récolte de biomasse résiduelle des traitements expérimentaux après une coupe à blanc. À gauche: le traitement de la coupe avec ébranchage dans le parterre du sol, à droite : le traitement de la coupe à arbre entier. (Images issues du rapport de Kwaiton et al., 2014)

## 6 Hypothèse

La majeure partie des études relatives à la diversité biologique présente dans les souches résiduelles sont issues d'études provenant des forêts Fenno-Scandinaves qui ont été soumises à une longue histoire de foresterie. Mais que se passe-t-il dans les forêts aménagées en Amérique du Nord, et plus précisément dans les forêts expérimentales de la province ontarienne.

Nous avons vu dans les parties précédentes que le volume et la diversité et l'organisation spatiale du bois mort peut impacter la diversité de nombreuses espèces saproxyliques. De plus, les communautés de champignons décomposeur du bois

contribuent au fonctionnement des écosystèmes forestier notamment en décomposant la matière organique pour la transformer en matière minérale, afin que d'autres espèces puissent en bénéficier. Dans cette étude, nous posons donc l'hypothèse que la diversité des champignons présents dans les souches résiduelles est plus faible dans les milieux ayant subi une plus forte récolte de biomasse résiduelle. Nous pensons que cela peut influencer la structuration des communautés de ces organismes.

## CHAPITRE I

### LIMITED INITIAL IMPACTS OF BIOMASS HARVESTING ON COMPOSITION OF WOOD-INHABITING FUNGI WITHIN RESIDUAL STUMPS.

#### 1.1 Introduction

Residual forest biomass, including non-merchantable tree-tops and branches, may serve as a renewable feedstock for bioenergy and an alternative to fossil fuels (Mabee and Saddler, 2010), and is expected to provide up to 40% of the world's energy by 2050 (GEA, 2012). In regions that have already begun to transition towards increased reliance on bioenergy such as Fennoscandia, the extraction of forest biomass for bioenergy can reduce volumes of residual logging material after harvest by 42-65% (Rudolphi and Gustafsson 2005, Eräjää et al. 2010). However, increased utilization of residual biomass may pose significant conservation risks for many organisms that rely on deadwood either as a habitat or as a resource (Walmsley and Golbold, 2009; Toivanen et al., 2012). Furthermore, because of intensive harvest of timber forest products, numerous fungi are threatened with extinction (Stokland et al., 2012). In Fennoscandian boreal forests, numerous fungi species are dependent on deadwood (Siitonen 2001) and more than 37% of polypore fungi are endangered (Rassi et al., 2001).

Managed forests contain a lower quantity of deadwood than natural forests (Vallauri et al., 2003, Debeljak 2006; Fridman and Walheim, 2000). For example, Siitonen (2001) has shown that in clear-cut managed boreal forests, the quantity of coarse

wood debris (>10 cm diameter) (i.e. stumps, tree tops, and logs) is less than 10% of the volume observed in natural forests. Some European forests are currently subject to harvest for biofuel purposes. In these forests, residual biomass will be more intensely harvested than in clear-cut forests. For example, Eräjää et al. (2010) showed that the average residual biomass left on the ground in clear-cut forests is  $42.3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  while in forest fuel harvesting the quantity of residual biomass remaining is  $26.0 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . Numerous studies have shown that intensive residual biomass harvest can reduce species richness and abundance of some non-saproxyllic organisms (i.e.: arthropods: spiders, beetles (Work et al., 2014), oribatida (Battigelli et al., 2004); mammals (Sullivan et al., 2011)) and saproxyllic organisms (i.e.: arthropods: beetles: Jonsell, 2008; fungi: Bader et al., 1995; Stockland and Larson 2011).

Residual biomass is an important resource for many organisms and for forest ecosystem function. Coarse woody debris (stumps, logs) is an important habitat and resource in forests for numerous heterotrophic and decomposer organisms (Harmon et al., 1986) including beetles (Jonsell et al., 2014), lichens (Svensson et al., 2016), bryophytes (Caruso and Rudolphi, 2009) and wood inhabiting-fungi (Jonsson and Kruys, 2001; Nilsson et al., 2001, Toivanen et al., 2012; Kubart et al., 2016). Furthermore, decomposition of wood by organisms living on coarse woody material including saproxyllic fungi (Fukasawa et al., 2009) plays an important role in nutrient cycling and degradation of organic matter (Boddy and Watkinson, 1995; Laiho et al., 2004). Although most studies of fungal community composition in forests have focused on coarse woody debris, fine woody debris also appears to be an important habitat for many fungi (Kruys and Jonsson, 1999; Juutilainen et al., 2011; Küffer and al., 2008). For example, Nordén et al. (2004) found that for the same volume of broadleaf tree woody debris, the diversity of *Ascomycota* is higher in fine woody debris than in coarse woody debris. Decreasing the amount of deadwood and in particular fine woody debris after intensive logging in forest fuel harvesting can also

indirectly affect fungi, for example by modifying soil microclimate and influencing the spread of fungal communities (Ódor et al., 2006; Brazee et al., 2014). In Norway spruce dead wood, decreasing fungal diversity can lead to a reduced rates decomposition in the early stages (Valentín et al., 2014).

Stumps can provide a long-term resource for wood-decaying species compared with smaller diameter woody debris such as branches, because their rate of decomposition is slower and stumps are often larger and persist longer in the forest landscape than smaller woody debris (Holeksa et al., 2008). For wood-inhabiting fungi, biomass harvesting may reduce habitat availability and connectivity (Hanski, 2005) thus influencing community composition (Nordén et al., 2013) and species occurrence (Hanski 1998). Intensive harvesting of biomass lead to a decrease in the occurrence of fungal fruiting bodies on stumps and wood material > 2cm diameter five years after clear-cut harvesting (41% less in the forest fuel harvesting than clear cut) (Toivanen et al., 2012). In this context, stumps may be one of the only available substrate for fungi after harvesting.

Following clear-cutting, increased of exposure of stump surfaces tends to promote fungal pathogen infestations (Olivia et al., 2010). Some pathogens, such as the basiomycete *Heterobasidium annosum* (Fr.:Fr.) Bref., can expand from residual stumps to living tree root systems after harvesting, leading to increased disease and tree mortality. This pathogen spreads through the air via their spores that are deposited most often on tree stumps. Forest pathogen infestations can have major ecological and economic impacts, as for *Heterobasidium annosum* in the northern hemisphere (Garbelotto and Gonthier, 2013) that is currently causing losses of 790 million euros per year in Europe (Woodward et al., 1998). Moreover, it has already been demonstrated in Fennoscandinavian forests, that the presence of the pathogen *Heterobasidium parviporum* Niemelä & Korhonen on the Norway spruce population

can affect forest regeneration (Piri and Korhonen, 2001). For these reasons, it is important to monitor potential infestations caused by pathogens after forest harvesting in order to be able to detect potential economic and ecological losses.

In this study we evaluated the response of fungal communities in residual stumps five years post-harvest in two forest harvesting treatments that removed differing amounts of fine woody debris and coarse woody debris for use as a biomass feedstock. In the tree-length treatment, a larger amount of residual material was left around the residual stumps in contrast to the full-tree treatment where a large amount of woody debris was removed. We hypothesized that fungal diversity will be lower after the full-tree forest harvesting treatment, since intensive harvesting of residual biomass around stumps would cause a decrease in the resources available for wood-inhabiting fungi and a resulting decline in fungal diversity.

## 1.2 Material and methods

### 1.2.1 Study Site

We sampled fungi from stumps at the Island Lake Experimental Research Site (47° 42' N, 83° 36' W), 30 km south-west of Chapleau, Ontario, Canada (Fig. 1.1).

The Island Lake Experimental Research site is a replicated silvicultural experiment where residual woody material including fine and coarse woody debris, cut stumps and even organic material and the upper layers of soil were removed in three increasingly intensive biomass removal treatments which were applied following clear-felling. For our study, we focused on only two of these treatments; standard tree-length harvesting whereby trees were delimbed at the stump and all logging residuals were left on site and full-tree harvesting whereby all trees were cut and removed from the site prior to being delimbed. The tree-length treatment leaves

between 3.2–4.3 times more total deadwood biomass and 2.7–3.1 times more coarse woody material (>10cm diameter) volume than the full-tree treatment (Kwiaton and al., 2014).

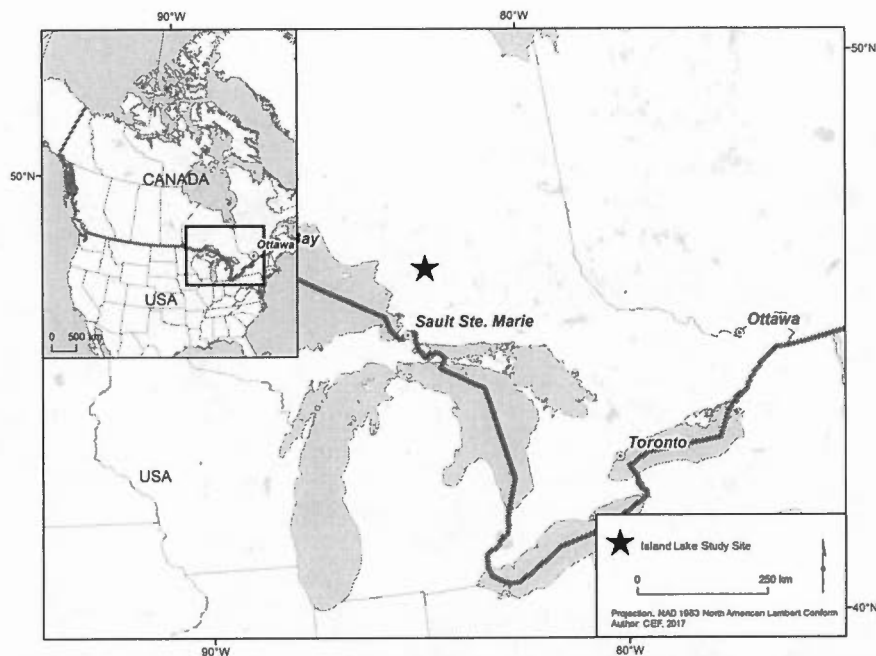


Figure 1.1. The study area of the Island Lake Experimental Research site in Ontario, Canada.

On average, in the tree-length treatment  $84\text{m}^3\text{ha}^{-1}$  ( $\text{SE}= 15 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ ) of residual biomass was left on the soil, while this volume was  $28\text{m}^3\text{ha}^{-1}$  ( $\text{SE}= 3 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ ) in the full-tree treatment. Because our study focused on fungal assemblages present in residual stumps, we did not study the remaining more intensive treatments where stumps were removed (stump removal and blading). All treatments were replicated five times in a randomized complete block design. The initial clear felling took place over the winter of 2010–2011 and was carried out using a Tigercat 870C feller plug and a Caterpillar 545C grapple skidder (Kwiaton et al., 2014). Prior to harvesting, the

site was dominated by jack pines (*Pinus banksiana* Lamb.) that were planted in 1960 and had not been subjected to pre-commercial thinning. Following biomass removal, sites were replanted with both jack pine and black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) with a target stocking density of 3300 stems/ha. The average annual temperature at this site is 1.7 ° C and the average annual precipitation is 797mm (532 mm of rain and 277 mm of snow).

### 1.2.2 Fungal community sample collection

Fungi were collected from stumps in September 2016 (5 years post-harvest). We collected samples from five randomly selected stumps in five blocks in each of the tree-length and full-tree treatments, yielding a total of 50 samples (25 in each treatment). Fungi were collected from sawdust (ca. 100 mg) extracted from stumps using a 1 mm diameter drill. Two sawdust samples were taken from the sides of each of the stumps, including wood and bark, and pooled together. Samples were placed directly in tubes containing a cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) solution after collection. The drill bit was sterilized between stumps using a blowtorch for twenty seconds followed by a 100% bleach wash to avoid contamination. All samples were transported to the lab and stored at -20° until further processing. The use of the CTAB solution to preserve and extract fungal DNA has been recommended (Van Burik et al., 1998; Kim et al., 1990), since its use makes it possible to denature and eliminate contaminants of proteins (Blin and Stafford, 1976). We followed the CTAB extraction protocol used by DeBellis and Widden (2006). The first step of the extraction consisted of breaking up sawdust pieces using a bead beater (MiniBead Beadbeater-16 (BioSpec Products, Bartlesville, OK, USA) for 6 minutes with shaking speeds of 2000-3800 strokes/minute using sterilized 2.3mm diameter stainless steel beads (BioSpec Products).

### 1.2.3 Fungal community sequencing

We prepared samples for high throughput sequencing by amplifying the internal transcribed spacer regions ITS1F and ITS2 which are the most frequently used in molecular studies of fungal communities (Schoch et al., 2012). The primers were designed for sequencing on the Illumina MiSeq platform by combining an Illumina sequencing adapter, a 12 nucleotide barcode to identify each sample, and the ITS1F-ITS2 primer sequences (ITS forward : 5' –CAAGCAGAAG ACGGCATACGAGATG TGA CTGGAGTTCAGACG TGTGCTCTTCCGATCT xxxxxxxxxxxx CTTGGTCATTTA GAGGAAGTAA 3', and ITS2 Reverse : 5' – AATGATACGGCG ACCACCGAGATCT ACACTCTTTCCTAC ACGA CGCTCTTCCGATCT xxxxxxxxxxxx GCTGCGTTCT TCATCGATGC – 3'. The symbol x represents the 12 barcode nucleotides used for demultiplexing of samples after sequencing). The amplification phase via polymerase chain reaction (PCR) was performed as follows: PCR reactions were carried out in a final volume of 25ul and included 5ul of buffer 5xHF (Thermo Scientific), 0.75M of DMSO, 0.5M of dNTP (10uM), 0.5M of the reverse and forward primer, 0.25M of polymerase *phusion* Hot start II and 16.5M of molecular grade water.

PCR reactions were performed following initial denaturation at 98°C for 30 s, followed by 35 cycles of 15 s at 98°C, 30 s at 60°C and 30 s at 72°C, with a final elongation phase for 10 min at 72°C. PCR products were cleaned and normalized with Invitrogen Sequalprep PCR clean-up and normalization kit. The resulting normalized samples were pooled and sequenced on an Illumina Mi-Seq using MiSeq® Reagent Kit v3 (paired end 300 base pair) at the Université de Montréal.

Sequencing of normalized samples yielded a total of 479,034 sequences from 49 samples. We processed raw sequence data using pear (Zhang et al., 2013) and QIIME version 1.9.1 (Caporaso et al., 2010) software to assemble paired end sequences into a single continuous sequence, demultiplex sequences based on the sample they were associated with, and to eliminate low quality sequences using a quality control cut-off that eliminated all sequences with a mean quality score of 30 or less. We then binned the remaining sequences into operational taxonomic units (OTUs) using a 97% sequence similarity cutoff using the uclust algorithm (Edgar, 2010). We determined the taxonomic identity of each OTU using the RDP algorithm by comparison with the UNITE sequence database (Nilsson et al., 2011) as implemented in QIIME. We then identified the potentially pathogenic fungi detected in our samples by comparing OTUs that could be identified taxonomically to the species level with various literature sources (Boulet, 2003, Kebli et al., 2012; Stokland and Larsson, 2011; Van der wal et al., 2017) describing pathogenic fungal species including *Leptodontidium elatius* (Mangenot), *Postia stiptica* (Pers. Fr.), and *Stereum sanguinolentum* (Alb. And Schw. Ex Fr.). We removed samples containing less than 1,350 sequences from all further analyses, leaving a total of 56,700 sequences from 43 samples after quality control and processing. We identified 2,745 OTUs from these sequences and samples. We were able to identify 625 of these OTUs to the taxonomic rank of species.

#### 1.2.4 Data analyses

In order to assure our sampling effort was sufficient to characterize the diversity of fungal communities, we calculated rarefaction curves for each sample to determine how the number of OTUs scaled with the number of sequences per sample. Rarefaction curves were based on 100 random iterations per sample.

We calculated the alpha diversity of fungal communities using the Shannon index (Shannon and Weaver, 1949) based on the rarefied relative abundances of OTUs. We compared Shannon diversity between treatments using linear mixed models where biomass removal was treated as a fixed effect and experimental block was treated as a random effect.

We quantified the taxonomic composition of fungal communities at different taxonomic ranks in each treatment by calculating the mean abundance of OTUs identified at the rank of phylum, class, order, family, genus and species and comparing the relative abundances of each taxon between treatments using ANOVA tests on log-transformed abundance data.

We compared the composition of fungal communities in residual stumps between treatments using a combination of non-metric multidimensional scaling (NMDS) and permutational multivariate ANOVA (PERMANOVA; Anderson et al., 2001) calculated based on the Bray-Curtis dissimilarity index calculated from square-root transformed OTU relative abundance data for communities rarefied to 100 sequences per sample. For the PERMANOVA analysis, experimental block was included as a grouping variable for permutations. A two-dimensional NMDS failed to converge and had high stress (26.6 %), and so we carried out a NMDS with three dimensions to obtain a stress of 17.8%; this three-dimensional NMDS was used for subsequent analyses. In these analyses, we used all OTUs, regardless of whether these OTUs could be resolved to recognized, named species. The initial sample by OTU matrix rarefied to 1350 sequences per sample was converted to a Bray-Curtis dissimilarity for both analyses.

In order to detect taxa or OTUs that were more abundant in the full-tree or tree-length treatment, we used the DESeq2 package (Love et al., 2014) to quantify differences in OTU and species abundances between treatments. We repeated this analysis for OTUs as well as for groups of sequences identified as belonging to different species. We used an adjusted P-value cutoff of 0.05 to consider an OTU or species as significantly differentially associated with one of the treatments.

Analyses were done using R (Team, R. (2013)) with packages picante (Kembel et al., 2010), vegan (Oksanen et al., 2007) and ggplot2 (Wickham, 2016), DESeq2 (Love and al., 2014), biom (McMurdie 2014), nlme (Pinheiro et al., 2014), multcomp (Hothorn et al., 2016), devtools (Wickham et al., 2015), and seqtools (Rasmussen, 2002).

### 1.3 Results

Rarefaction curves of the number of OTUs versus number of sequences in different samples demonstrated that our sampling effort was sufficient to quantify the diversity of the wood inhabiting fungi present in the residual stumps of the two treatments, as the observed number of OTUs within each sample reached a plateau at a lower number of sequences per sample than the number used for our analyses (1,350 sequences per sample) (Fig. 1.2).

The Shannon diversity of fungal communities differed marginally significantly between treatments (linear mixed model;  $F$ -value= 3.62,  $r^2=0.64$ ,  $P$  value = 0.06). Block as a random effect explained only 0.004% of the variance in diversity. The Shannon diversity per sample was slightly lower in the full-tree treatment ( $1.91 \pm 0.66$ ) compared to the tree-length treatment ( $2.31 \pm 0.59$ ), although there was a great variability in diversity among samples within each treatment. We did not detect any statistically significant differences in the abundance of fungal taxa considering all

named taxa at the ranks of phylum, class, order, family, and genus (ANOVAs of log-transformed relative abundance of each taxon between treatments for taxonomic ranks including phylum, class, order, family and genus; all P-values > 0.05). The most abundant fungal phyla across all communities collected from stumps after residual harvesting were *Basidiomycota* (32,938 sequences, 58% of sequences) and *Ascomycota* (16,961 sequences, 30% of sequences).

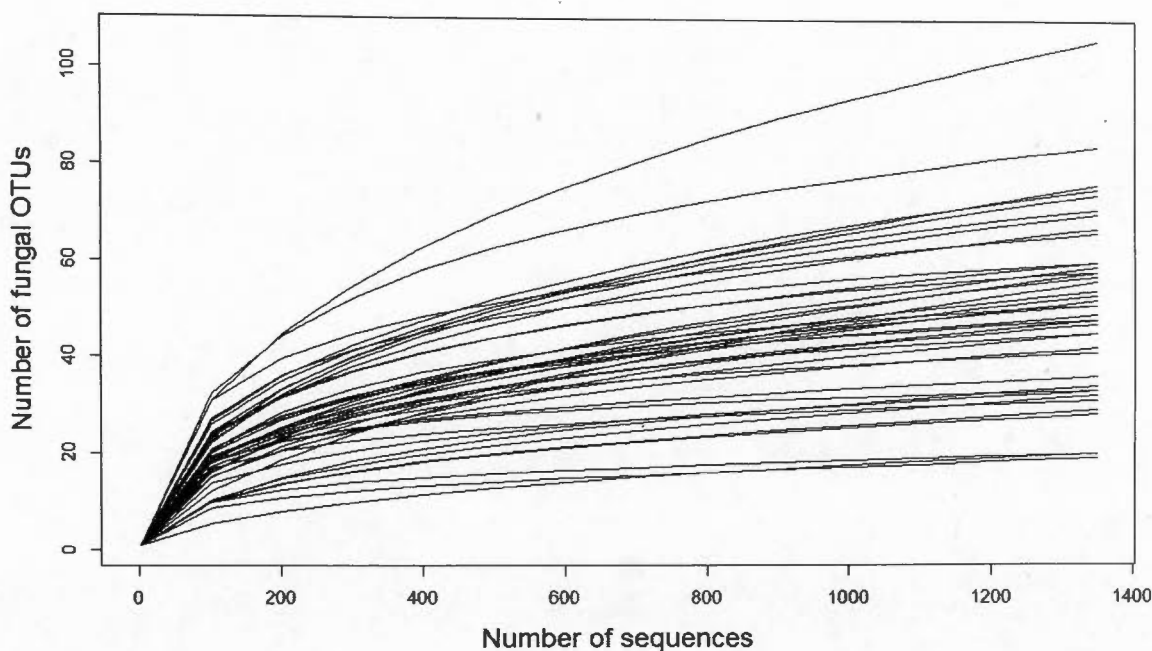


Figure 1.2. Rarefaction curves of the number of operational taxonomic units versus number of sequences per sample for fungal communities in residual stumps at Island Lake. Operational taxonomic units were defined using a 97% similarity cutoff of the fungal ITS1F-ITS2 gene. Curves for each community were based on 100 random resamplings of the data.

The most abundant fungal classes across all samples were *Agariomycetes* (28,402 sequences, 50% of sequences), *Leotiomycetes* (5,093 sequences, 9% of sequences) and *Eurotiomycetes* (3,661 sequences, 6% of sequences). *Polyporales* (15,147 sequences, 27% of sequences) and *Russulales* (6,245 sequences, 11% of sequences) were the most abundant orders in both treatments. At the taxonomic rank of family,

*Polyporaceae* (8,130 sequences, 14% of sequences) and *Lachnocladiaceae* (5,801 sequences, 10% of sequences) predominated in both treatments. Finally, the genera *Perenniporia* (6,458 sequences, 11% of sequences) and *Scytinostroma* (5,801 sequences, 10% of sequences) were the most abundant in both treatments.

Ignoring identification and classification at higher taxonomic ranks, the most abundant OTUs across both treatments included *Perenniporia subacida* (6,503 sequences, 11%), *Phanerochaete sp* (6,019 sequences, 10%) and *Scytinostroma sp* (5,600 sequences, 10%) (Table 1.1). Several taxonomically unidentified OTUs were among the most abundant OTUs (Table 1.1). The 23 most abundant species in our study, 12 OTUs representing 42% of all sequences are white rot fungi, one (*Cenococcum geophilum*) is an ectomycorrhizal fungus and two (*Xenopolyscytalum pinea* and *Coniophora arida*) are brown rot fungi. However, the ecology of nine of the 23 most abundant species could not be determined. None of the most abundant species found in our study are known to be pathogens but some could be unknown.

There were no significant differences in fungal community composition between treatments (PERMANOVA test on Bray-Curtis dissimilarities;  $r^2=0.04$ ,  $P$  value = 0.2). The variation in the original dissimilarities explained by the three axes of the NMDS was 11% (Fig. 1.3). While there were no differences in overall community composition between treatments, some OTUs and species were differentially abundant in one of the two treatments (Table 1.2). For example, the species *Peniophorella pallida*, *Rhizoscyphus Erica*, *Trichoderma citrinoviride* and *Tephromela sp.* are found to be more abundant in the full-tree treatment (-5.1, -2.78, -2.77 log fold change value respectively (Table 1.2)). Conversely, *Phlebia lavida* and *Cladophialophora chaetospora* are examples of species found much more abundantly in the tree-length treatment (3.69, 2.56 log-fold change values respectively (Table 1.2)). For the majority of the twenty species that were found to be differentially

abundant between treatments, we were unable to find any information on their ecology or pathogenicity. Of the other species, two are white rot fungi, one is a brown rot fungus, and two are ectomycorrhizal. The pathogen *Serpula himantioides* was differentially more abundant in the full-tree treatment.

Table 1.1. The relative abundance and taxonomic identity of the 20 most abundant fungal operational taxonomic units (OTUs) in wood from stumps after full-tree and tree-length treatments at Island Lake. Information on the ecology, pathogenicity, and wood-decaying ability of fungi was obtained from literature sources (see Methods text for details). For ecology, pathogenicity, and wood-decaying ability, a blank cell indicates we were unable to find information for the species.

| Phylum               | Species                            | Ecology           | Pathogen | Wood<br>decaying<br>fungi | Relative abundance<br>(% of sequences) |
|----------------------|------------------------------------|-------------------|----------|---------------------------|----------------------------------------|
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Phanerochaete sp</i>            |                   |          |                           | 0.11                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Hyaloscypha sp</i>              |                   | no       |                           | 0.03                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Capronia leucadendri</i>        |                   | no       |                           | 0.03                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Cladophialophora sp</i>         | Black yeast fungi | no       | yes                       | 0.02                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Chalara sp</i>                  |                   |          | yes                       | 0.02                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>unidentified</i>                |                   |          |                           | 0.01                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Cenococcum geophilum</i>        | Ectomycorrhiza    |          | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Eurotiomycetes sp</i>           |                   |          | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Ascomycota</i>    | <i>Xenopolyscytalum pinea</i>      | Brown rot         |          | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Perenniporia subacida</i>       | White rot         | no       | yes                       | 0.11                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Scytinostroma sp</i>            | White rot         | no       | yes                       | 0.10                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Peniophorella praetermissa</i>  | White rot         | no       | yes                       | 0.04                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Hyphoderma praetermissum</i>    | White rot         |          | yes                       | 0.04                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Trametes sp</i>                 | White rot         |          |                           | 0.02                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Phlebia livida</i>              | White rot         | no       | yes                       | 0.02                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Phlebia subserialis</i>         | White rot         | no       | yes                       | 0.02                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Botryobasidium subcoronatum</i> | White rot         | no       | yes                       | 0.02                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>   | White rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Hyphodontia floccosa</i>        | White rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Phlebia tremellosa</i>          | White rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Tyromyces chioneus</i>          | White rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Botryobasidium subcoronatum</i> | White rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |
| <i>Basidiomycota</i> | <i>Coniophora arida</i>            | Brown rot         | no       | yes                       | 0.01                                   |

Table 1.2. Fungal species that were significantly differentially abundant in full-tree or tree-length harvesting treatments at Island Lake. Differential abundance was quantified using DeSeq2 with an adjusted P-value of 0.05 or lower considered as significant association with a treatment. Negative values for log-fold change in abundance between treatments corresponds to an association with the full-tree treatment, and positive log-fold changes represent an association with the tree-length treatment. Information on the ecology, pathogenicity, and wood-decaying ability of fungi was obtained from literature sources (see Methods text for details). For ecology, pathogenicity, and wood-decaying ability, a blank cell indicates we were unable to find information for the species.

| Denovo             | Phylum        | Species                             | Ecology           | Pathogen | Wood decaying fungi | Log-fold change in abundance between treatments | Adjusted P-value |
|--------------------|---------------|-------------------------------------|-------------------|----------|---------------------|-------------------------------------------------|------------------|
| <b>Full-tree</b>   |               |                                     |                   |          |                     |                                                 |                  |
| OTU811             | Basidiomycota | <i>Peniophorella pallida</i>        | White rot         | no       | yes                 | -5.1                                            | <0.01            |
| OTU1451            | Ascomycota    | <i>Trichoderma citrinoviride</i>    |                   | no       |                     | -2.78                                           | <0.01            |
| OTU484             | Ascomycota    | <i>Tephromela</i> sp                | Lichen            | no       |                     | -2.77                                           | <0.01            |
| OTU2268            | Ascomycota    | <i>Rhizocyphus ericae</i>           | Ectomycorrhiza    | no       |                     | -2.73                                           | <0.01            |
| OTU1918            | Ascomycota    | <i>Scytalidium lignicola</i>        |                   | no       | yes                 | -2.41                                           | <0.01            |
| OTU2735            | Ascomycota    | <i>Leptodontidium elatius</i>       | Black yeast fungi | no       | yes                 | -2.26                                           | <0.01            |
| OTU959             | Ascomycota    | <i>Xylomelasma</i> sp               |                   |          |                     | -2.11                                           | <0.05            |
| OTU119             | Basidiomycota | <i>Tremella</i> sp                  |                   |          | yes                 | -1.78                                           | <0.05            |
| OTU668             | Ascomycota    | <i>Mytilinidion mytilinellum</i>    |                   | no       | no                  | -1.75                                           | <0.05            |
| OTU875             | Basidiomycota | <i>Saitozyma</i> sp                 | Yeast             | no       | yes                 | -1.64                                           | <0.05            |
| OTU1019            | Basidiomycota | <i>Serpula himantioides</i>         | Brown rot         | yes      | yes                 | -1.63                                           | <0.05            |
| OTU932             | Basidiomycota | <i>Subulicystidium</i> sp           |                   |          | yes                 | -1.56                                           | <0.05            |
| OTU1829            | Ascomycota    | <i>Leptodontidium</i> sp            |                   |          |                     | -1.5                                            | <0.05            |
| <b>Tree-length</b> |               |                                     |                   |          |                     |                                                 |                  |
| OTU436             | Basidiomycota | <i>Phlebia livida</i>               | White rot         | no       | yes                 | 3.69                                            | <0.01            |
| OTU2285            | Ascomycota    | <i>Cladophialophora chaetospora</i> | Black yeast fungi | no       |                     | 2.56                                            | <0.01            |
| OTU1740            | Ascomycota    | <i>Cadophora</i> sp                 |                   | no       | yes                 | 2.35                                            | <0.05            |
| OTU1535            | Ascomycota    | <i>Cladophialophora</i> sp          | Black yeast fungi | no       | yes                 | 2.17                                            | <0.05            |
| OTU1082            | Ascomycota    | <i>Rhinocladiella</i> sp            |                   |          | yes                 | 1.97                                            | <0.05            |
| OTU672             | Basidiomycota | <i>Russula</i> sp                   | Ectomycorrhiza    |          |                     | 1.53                                            | <0.05            |
| OTU294             | Ascomycota    | <i>Phialophora</i> sp               |                   |          |                     | 1.9                                             | <0.05            |

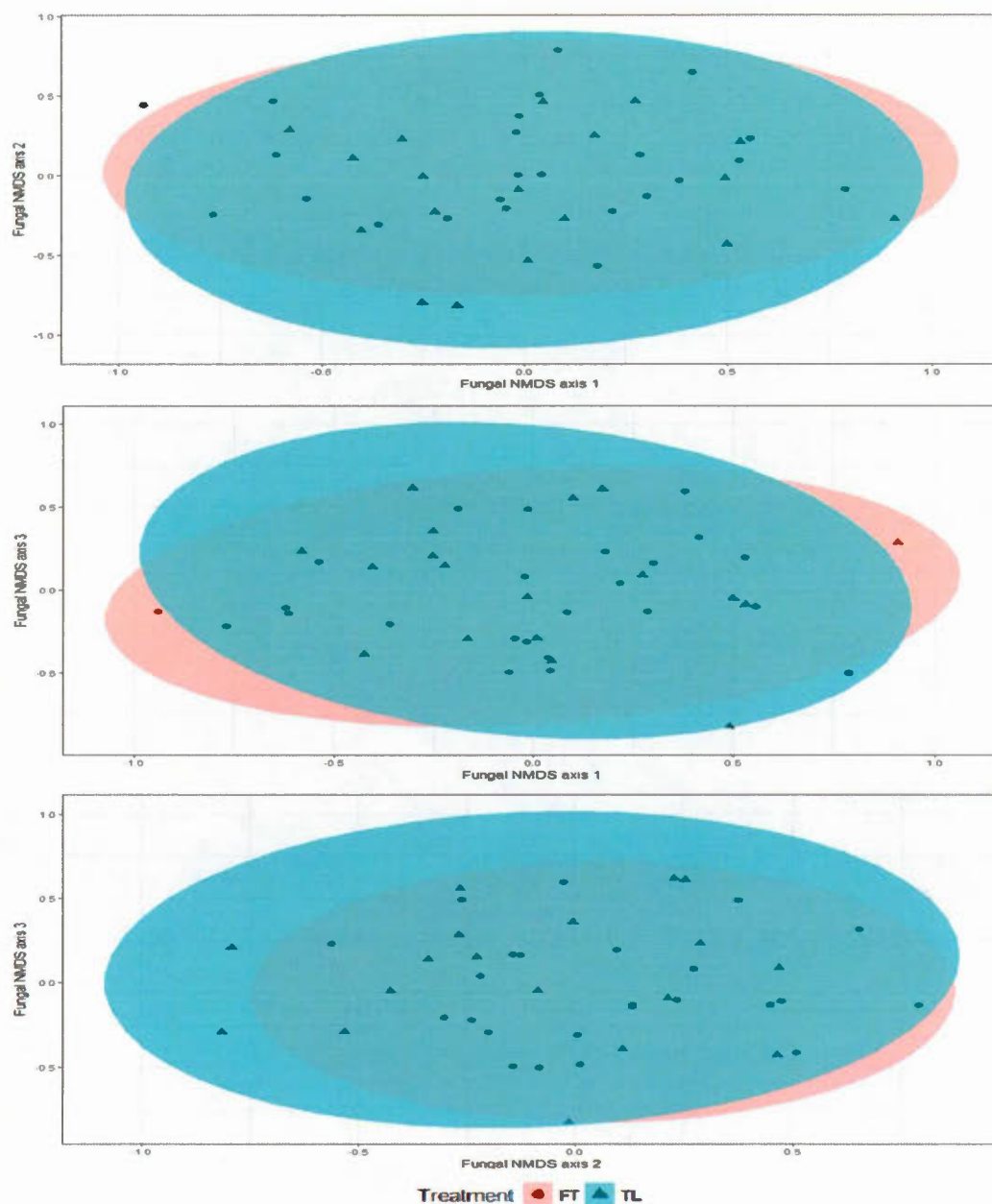


Figure 1.3. The three axes of a three-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination comparing composition of fungal assemblages from 43 stumps between tree-length (blue ellipse and black points) and full-tree (pink ellipse and black triangles) treatments at Island Lake, Canada. The ordination was based on Bray-Curtis distances among communities, calculated based on the square-root transformed relative abundances of fungal OTUs in each community.

## 1.4 Discussion

Contrary to our hypothesis, the diversity and composition of wood-inhabiting fungal communities in residual stumps were not significantly influenced by full-tree harvesting five years after harvest. Our results are consistent with other molecular studies of the diversity of wood-inhabiting fungi after forest harvesting (Purahon et al., 2014, Kwaśna et al., 2017), which did not detect any impact of harvesting intensity on fungal communities. Studies from Europe that demonstrate strong effects of biomass removal on fungal composition often come from landscapes with a long history of intensive management that have yet to be created in North America (Gu et al., 2002, Östlund, Zackrisson and Axelsson, 1997). Forests with a longer history of logging likely contain less deadwood at large spatial scales (Stokland et al., 2001), which for saproxylic fungi may result in habitat loss with ensuing effects related to isolation of individual habitat patches and overall reduced area of forests with old growth characteristics (Penttilä et al., 2006). The persistence in time of reduced volumes of dead wood have been shown to reduce the diversity of wood-inhabiting fungi (Siitonen, 2001). The minimum thresholds for harvesting biomass in Europe range between  $6.1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (Friedman and Walheim, 2000) and  $13 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (Gibb et al., 2005) depending on harvest intensity. This characteristic may be a consequence of the differences detected in the diversity of fungal organisms.

Basidiomycetes and Ascomycetes dominated the fungal communities in the residual stumps in our study, a result that is consistent with all types of fungal survey work on dead wood (Lindner et al., 2006; Rajala et al., 2010; Rajala et al., 2012). Many of the most abundant species and OTUs identified in our study, for which ecological data were available, were identified as white and brown rot fungi. These groups are characterized by their enzymatic ability to degrade wood (Erikson et al., 1995) and

are considered as the main decomposers of deadwood (Stokland et al., 2012). The most abundant species found in our study was *P. subacida*, a white rot fungus. This species is often reported to be present in stumps and residual branches in logged areas (Kubart et al., 2016 ; Penttilä et al., 2004 ; Brazee et al., 2012), but it is generally not one of the most abundant species. Interestingly, despite its abundance at our study site, *P. subacida* is a vulnerable species of conservation concern in Europe (Kubart et al., 2016 ; Parmasto, 2001). The relative abundance of this species in our study and its scarcity in Europe are consistent with the idea that prolonged and intensive forest management has had an impact on the abundance of wood-inhabiting fungi species; in Europe, *P. subacida* is more common in forests that have limited impacts from forestry (Penttilä et al., 2006).

Brown rot fungi were not found in large numbers in this study, which is surprising given that in many studies brown rot fungi are more numerous in studies based on fungal diversity on the dead wood (Rayner and Boddy 1998, Rajala et al., 2012). Brown rot fungi are considered the main decomposers of the boreal forest (Renval, 1995) but this was based on the identification of fruiting bodies on conifer wood (Gilbertson, 1980). Similarly, while ectomycorrhizal fungi can be retained by the root and stumps several years after forest harvesting and are ecologically important in boreal forests (Hagerman et al., 1999 ; Heinonsalo et al., 2007), we found only one of the 20 most abundant taxa in our study to be mycorrhizal. None of the 20 most abundant species in this study are known to be pathogens.

While the overall diversity and composition of fungal communities did not differ between harvesting treatments, there were individual fungal OTUs and species that were differentially abundant in one treatment. The abundance of 20 fungal species differed significantly between treatments, but information about their ecology could be found only for half of these species, and ecologically important fungi such as

mycorrhizal fungi were found in association with both the full-tree and tree-length treatments. The pathogenic species *S.himantioides*. was more abundant on stumps in the full-tree treatment. This species is primarily a pathogen of conifers (Seehann, 1986) that can cause a significant loss of tree volume (Chakravarty, 1995) and cause root tissue death (Seehann, 1986). Follow-up studies will be required to determine if the association of this pathogen with the full-tree treatment will lead to increased rates of infection in this treatment.

In general, our study highlights the advantages and limitations of molecular approaches to quantify fungal community structure. Molecular analyses of the fungal taxa present in deadwood such as the present study detect a greater diversity of fungi than do studies based on the identification of fungal fruiting bodies or morphological identification of fungi in wood (Ovaskainen et al., 2010; Kubartová et al.2012). However, molecular studies of fungal communities are currently limited by the lack of taxonomic resolution for many OTUs and the lack of information on the ecology of most of these taxa (Rajala et al., 2012, Ovaskainen et al., 2010). Some of the lack of taxonomic resolution is inherent to molecular barcoding approaches using the ITS gene (Ovaskainen et al., 2010), as the ITS gene provides varying amounts of information on the taxonomic identity among different groups of fungal organisms (Högberg and Land, 2004). Fungal OTUs identified using the ITS gene cannot always be assigned to a particular species, leading to difficulty combining data on the ecology of fungal species with lists of taxa obtained from molecular sequencing studies (Ovaskainen et al., 2010). Studies based on the quantification of fungal fruiting bodies have focused on groups with well-defined sporocarps such as the Polypores and Agaricles, and have found a decrease in the abundance and species richness of these fungi with decreasing quality and quantity of deadwood substrates (e.i Penttilä et al., 2006; Juutilainen et al., 2011; Bader et al., 1995 ; Müller et al., 2007, Toivanen et al., 2012). Differences between molecular studies and sporocarp

surveys are largely attributable to the presence of cryptic species and species present as a mycelium and not a fruiting body (Ovaskainen et al., 2013). The quantification of fruiting bodies can depend on environmental conditions such as season or rainfall and thus may be difficult to replicate between studies and between years. Sporocarp surveys are also unable to identify the vast majority of fungal taxa present in environmental samples (Allmér et al., 2005). However, because very little is known on the ecology of fungi identified with environmental sequencing approaches beyond making broad categorizations such as rot fungi or mycorrhizal fungi, our ability to infer ecological differences among communities is limited even though molecular studies provide a wider range of fungal diversity. There is thus a pressing need to develop databases of the ecology of different fungal taxa that can be used to understand community and ecosystem responses to forest harvesting.

Overall, our results do not suggest any difference in the diversity or structure of fungal communities between full-tree and tree-length treatments five years after harvesting. However, some fungal species and OTUs were more abundant in one or the other of the two treatments. This study took place 5 years after harvesting in a forest dominated by a single tree species. Variation among host trees and decay stages of dead wood are important factors in the structuring of fungal communities. Future studies will be required to understand the potential long-term impacts of forest harvesting on fungal diversity.

### 1.5 Références pour le chapitre 1

- Allmér, J., Vasiliauskas, R., Ihrmark, K., Stenlid, J., & Dahlberg, A. (2005). Wood-inhabiting fungal communities in woody debris of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) as reflected by sporocarps mycelial isolations and T-RFLP identification. *FEMS Microbiology Ecology*, 55(1), 57-67.

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Bader, P., Jansson, S., & Jonsson, B. G. (1995). Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72(3), 355-362.
- 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.
- Blin, N., & Stafford, D. W. (1976). A general method for isolation of high molecular weight DNA from eukaryotes. *Nucleic Acids Research*, 3(9), 2303-2308.
- Brazee, N. J., Lindner, D. L., D'Amato, A. W., Fraver, S., Forrester, J. A., & Mladenoff, D. J. (2014). Disturbance and diversity of wood-inhabiting fungi: effects of canopy gaps and downed woody debris. *Biodiversity and Conservation*, 23(9), 2155-2172.
- Brazee, N. J., Lindner, D. L., Fraver, S., D'Amato, A. W., & Milo, A. M. (2012). Wood-inhabiting, polyporoid fungi in aspen-dominated forests managed for biomass in the US Lake States. *Fungal Ecology*, 5(5), 600-609.
- Boddy, L., & Watkinson, S. C. (1995). Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1377-1383.
- Boulet Bruno. (2003). *Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord*. Sainte-Foy: Publications du Québec. Canada. Ressources naturelles Canada, & Québec (Province). Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs.
- Caporaso, J. G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F. D., Costello, E. K., ... & Huttley, G. A. (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature methods*, 7(5), 335-336.
- Caruso, A., & Rudolphi, J. (2009). Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *The Bryologist*, 112(3), 520-531.
- Chakravarty, P. (1995). *Decay and stain fungi of North American conifers with special reference to the prairie provinces* (Vol. 132). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre.

- DeBellis, T., & Widden, P. (2006). Diversity of the small subunit ribosomal RNA gene of the arbuscular mycorrhizal fungi colonizing *Clintonia borealis* from a mixed-wood boreal forest. *FEMS microbiology ecology*, 58(2), 225-235.
- Debeljak, M. (2006). Coarse woody debris in virgin and managed forest. *Ecological Indicators*, 6(4), 733-742.
- Edgar, R. C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26(19), 2460-2461.
- Eräjää, S., Halme, P., Kotiaho, J. S., Markkanen, A., & Toivanen, T. (2010). The volume and composition of dead wood on traditional and forest fuel harvested clear-cuts. *Silva Fennica*, 44.
- Erickson, H. E., Edmonds, R. L., & Peterson, C. E. (1985). Decomposition of logging residues in Douglas-fir, western hemlock, Pacific silver fir, and ponderosa pine ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(5), 914-921.
- Fukasawa, Y., Osono, T., & Takeda, H. (2009). Microfungus communities of Japanese beech logs at different stages of decay in a cool temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(8), 1606-1614.
- Fridman, J., & Walheim, M. (2000). Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131(1), 23-36.
- Garbelotto, M., & Gonthier, P. (2013). Biology, epidemiology, and control of *Heterobasidion* species worldwide. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 39-59.
- GEA. (2012). Global energy assessment-toward a sustainable future. Scenario Database Connected to Assessment, Cambridge University Press.
- Gilbertson, R. L. (1980). Wood-rotting fungi of North America. *Mycologia*, 72(1), 1-49.
- Gu, W., Heikkilä, R., & Hanski, I. (2002). Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes. *Landscape Ecology*, 17(8), 699-710.
- Hagerman, S. M., Jones, M. D., Bradfield, G. E., Gillespie, M., & Durall, D. M. (1999). Effects of clear-cut logging on the diversity and persistence of

- ectomycorrhizae at a subalpine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(1), 124-134.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41.
- Hanski, I. (2005). *The shrinking world: ecological consequences of habitat loss* (Vol. 14). Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... & Lienkaemper, G. W. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 133-302.
- Heinonsalo, J., Koskiahde, I., & Sen, R. (2007). Scots pine bait seedling performance and root colonizing ectomycorrhizal fungal community dynamics before and during the 4 years after forest clear-cut logging. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 415-429.
- Högberg, N., & Land, C. J. (2004). Identification of *Serpula lacrymans* and other decay fungi in construction timber by sequencing of ribosomal DNA—a practical approach.
- Holeksa, J., Zielonka, T., & Żywiec, M. (2008). Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), 415-428.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., & Hothorn, M. T. (2016). Package 'multcomp'. *Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- 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.
- Jonsell, M., & Schroeder, M. (2014). Proportions of saproxylic beetle populations that utilise clear-cut stumps in a boreal landscape—biodiversity implications for stump harvest. *Forest Ecology and Management*, 334, 313-320.
- Jonsson, B. G., & Kruys, N. (2001). Ecology of coarse woody debris in boreal forests: future research directions. *Ecological Bulletins*, (49), 279-281.
- Juutilainen, K., Halme, P., Kotiranta, H., & Mönkkönen, M. (2011). Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology* 4: 342–349.

- Kebli, H., Brais, S., Kernaghan, G., & Drouin, P. (2012). Impact of harvesting intensity on wood-inhabiting fungi in boreal aspen forests of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 279, 45-54.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., ... & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463-1464.
- Kim, W. K., Mauthe, W., Hausner, G., & Klassen, G. R. (1990). Isolation of high molecular weight DNA and double-stranded RNAs from fungi. *Canadian Journal of Botany*, 68(9), 1898-1902.
- Kruys, N., & Jonsson, B. G. (1999). Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(8), 1295-1299.
- Kubart, A., Vasaitis, R., Stenlid, J., & Dahlberg, A. (2016). Fungal communities in Norway spruce stumps along a latitudinal gradient in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 371, 50-58.
- Kubartová, A., Ottosson, E., Dahlberg, A., & Stenlid, J. (2012). Patterns of fungal communities among and within decaying logs, revealed by 454 sequencing. *Molecular Ecology*, 21(18), 4514-4532.
- Küffer, N., Gillet, F., Senn-Irlet, B., Job, D., & Aragno, M. (2008). Ecological determinants of fungal diversity on dead wood in European forests. *Fungal Diversity*, 30, 83-95.
- Kwaśna, H., Mazur, A., Kuźmiński, R., Jaszczak, R., Turski, M., Behnke-Borowczyk, J., ... & Łakomy, P. (2017). Abundance and diversity of wood-decay fungi in managed and unmanaged stands in a Scots pine forest in western Poland. *Forest Ecology and Management*, 400, 438-446.
- Kwiaton, M., Hazlett, P., Morris, D., Fleming, R.L., Webster, K., Venier, L., Aubin, I. (2014). Island Lake Biomass Harvest Research and Demonstration Area: Establishment report. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Sault Ste. Marie, Ont., Information Report GLC-X-11.
- Lacey, J. (1996). Spore dispersal—its role in ecology and disease: the British contribution to fungal aerobiology. *Mycological Research*, 100(6), 641-660.

- 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.
- Lindner, D. L., Burdsall Jr, H. H., & Stanosz, G. R. (2006). Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories. *Mycologia*, 98(2), 195-217.
- Love, M., Anders, S., & Huber, W. (2014). Differential analysis of count data—the DESeq2 package. *Genome Biol*, 15, 550.
- Mabee, W. E., & Saddler, J. N. (2010). Bioethanol from lignocellulosics: Status and perspectives in Canada. *Bioresource Technology*, 101(13), 4806-4813.
- McMurdie, P. J. Biom-Format Team (2014). biom: An interface package (beta) for the BIOM file format.
- Müller, J., Engel, H., & Blaschke, M. (2007). Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 126(4), 513-527.
- Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Larsson, K. H., & Kõljalg, U. (2011). Molecular identification of fungi: rationale, philosophical concerns, and the UNITE database. *Open Applied Informatics Journal*, 5, 81-86.
- Nilsson, S. G., Hedin, J., & Niklasson, M. (2001). Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16(S3), 10-26.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., & Olausson, B. (2004). Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation*, 117(1), 1-10.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E., & Ovaskainen, O. (2013). Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology*, 101(3), 701-712.
- Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., Van Dort, K. W., Piltaver, A., ... & Van Hees, A. F. M. (2006). Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131(1), 58-71.

- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631-637.
- Oliva, J., Messal, M., Wendt, L., & Elfstrand, M. (2017). Quantitative interactions between the biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*, the forest pathogen *Heterobasidion annosum* and the fungal community inhabiting Norway spruce stumps. *Forest Ecology and Management*, 402, 253-264.
- Oliva, J., Thor, M., & Stenlid, J. (2010). Long-term effects of mechanized stump treatment against *Heterobasidion annosum* root rot in *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(6), 1020-1033.
- Östlund, L., Zackrisson, O., & Axelsson, A. L. (1997). The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(8), 1198-1206.
- Ovaskainen, O., Nokso-Koivisto, J., Hottola, J., Rajala, T., Pennanen, T., Ali-Kovero, H., ... & Larsson, K. H. (2010). Identifying wood-inhabiting fungi with 454 sequencing—what is the probability that BLAST gives the correct species?. *Fungal Ecology*, 3(4), 274-283.
- Ovaskainen, O., Schigel, D., Ali-Kovero, H., Auvinen, P., Paulin, L., Nordén, B., & Nordén, J. (2013). Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME journal*, 7(9), 1696-1709.
- Parmasto, E. (2001). Fungi as indicators of primeval and old-growth forests deserving protection. *Fungal Conservation, Issues and Solutions*, 81-88.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H., & Hanski, I. (2006). Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos*, 114(2), 225-240.
- Penttilä, R., Siitonen, J., & Kuusinen, M. (2004). Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 117(3), 271-283.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2014). R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

- Piri, T., & Korhonen, K. (2001). Infection of advance regeneration of Norway spruce by *Heterobasidion parviporum*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(6), 937-942.
- Purahong, W., Kahl, T., Schloter, M., Bauhus, J., Buscot, F., & Krüger, D. (2014). Comparing fungal richness and community composition in coarse woody debris in Central European beech forests under three types of management. *Mycological Progress*, 13(3), 959-964.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., & Mäkipää, R. (2010). Relationship between wood-inhabiting fungi determined by molecular analysis (denaturing gradient gel electrophoresis) and quality of decaying logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(12), 2384-2397.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., & Mäkipää, R. (2012). Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 81(2), 494-505.
- Rasmussen, S. W. (2002). SEQtools, a software package for analysis of nucleotide and protein sequences.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T., Mannerkoski, I. (2001) The 2000 Red list of Finnish species. Ministry of the Environmental and Finnish Environment Institute, Helsinki.
- Rayner, A.D.M., Boddy, L. (1997). *Fungal Decomposition of Wood: Its Biology and Ecology*. Bath Press, Bath
- Renvall, P. (1995). Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35, 1-51.
- 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.
- Seehann, G. (1986). Butt rot in conifers caused by *Serpula himantoides* (Fr.) Karst. *Forest Pathology*, 16(4), 207-217.
- Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., ... & Miller, A. N. (2012). Nuclear ribosomal internal transcribed spacer

- (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(16), 6241-6246.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). The mathematical theory of information.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., & Rauh, J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128(3), 211-225.
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.
- Stokland, J. N. (2001). The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological Bulletins*, 71-83.
- Stokland, J. N., & Larsson, K. H. (2011). Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 261(11), 1707-1721.
- Stokland, J. N., Siitonen, J., & Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindgren, P. M., Ransome, D. B., Bull, J. G., & Ristea, C. (2011). Bioenergy or biodiversity? Woody debris structures and maintenance of red-backed voles on clearcuts. *Biomass and Bioenergy*, 35(10), 4390-4398.
- Svensson, M., Johansson, V., Dahlberg, A., Frisch, A., Thor, G., & Ranius, T. (2016). The relative importance of stand and dead wood types for wood-dependent lichens in managed boreal forests. *Fungal Ecology*, 20, 166-174.
- Team, R. C. (2013). R-a language and environment for statistical computing. RFoundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- 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, 84-93.
- Valentín, L., Rajala, T., Peltoniemi, M., Heinonsalo, J., Pennanen, T., & Mäkipää, R. (2014). Loss of diversity in wood-inhabiting fungal communities affects decomposition activity in Norway spruce wood. *Frontiers in Microbiology*, 5.

- Vallauri, D., Andre, J., & Blondel, J. (2003). Le bois mort, une lacune des forêts gérées. *Revue forestière française*, 55(2), 99-112.
- Van Burik, J. A., Schreckhise, R. W., White, T. C., Bowden, R. A., & Myerson, D. (1998). Comparison of six extraction techniques for isolation of DNA from filamentous fungi. *Medical Mycology*, 36(5), 299-303.
- Van der Wal, A., Gunnewiek, P. K., de Hollander, M., & de Boer, W. (2017). Fungal diversity and potential tree pathogens in decaying logs and stumps. *Forest Ecology and Management*, 406, 266-273.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer.
- Wickham, H., & Chang, W. (2015). Devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier, URL [http://CRAN.R-project.org/package= devtools](http://CRAN.R-project.org/package=devtools). *R package version*, 1(0), 185.
- Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., & Hüttermann, A. (1998). *Heterobasidion annosum: Biology, Ecology. Impact and Control*. CAB International, Wallingford.
- 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.
- Zhang, J., Kobert, K., Flouri, T., & Stamatakis, A. (2013). PEAR: a fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR. *Bioinformatics*, 30(5), 614-620.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de ce mémoire a été de déterminer quels seraient les potentiels impacts d'une récolte intensive de la biomasse résiduelle sur les communautés et la diversité des champignons dans les souches résiduelles du pin gris. Nous avons utilisé une approche nouvelle génération de séquençage afin d'identifier les séquences d'ADN des champignons présents dans les souches résiduelles.

D'une façon générale, les résultats de ce mémoire ne suggèrent aucune différence concernant la structuration des communautés de champignons entre le traitement avec le traitement de coupe avec ébranchage des arbres dans le parterre de la coupe et celui de la coupe à arbre entier. Cependant, certaines espèces de champignons se distinguent par leur sensibilité vis-à-vis des deux traitements. De plus, il semble que la diversité spécifique dans le traitement de la coupe avec protection de la régénération du sol est légèrement plus élevée que dans le traitement de la coupe à arbre entier. Il est cependant important de bien considérer que cette étude se déroule cinq ans après les coupes à blanc et que seules les souches des pin gris ont été échantillonnées. Les variations relatives aux hôtes et aux stades de décomposition du bois mort sont des facteurs de grande importance dans la structuration des communautés et de la diversité fongique. Nous ne pouvons donc pas prévoir si ces coupes vont avoir un impact sur les communautés et la diversité fongique dans les prochaines années et quels seraient les impacts sur d'autres espèces d'hôtes pour le même type de pratiques. Il aurait également été intéressant d'avoir une liste des

espèces de champignons présentes avant la coupe des arbres afin de savoir qu'elles auraient été les espèces pionnières et colonisatrices.

Afin d'approfondir cette étude, il serait intéressant de :

- Continuer à suivre l'évolution de la diversité des champignons présents dans les souches résiduelles entre les deux traitements. Cela permet de s'exprimer sur les éventuels effets de compétition entre les espèces fongiques et dénoter un potentiel '*priority effect*' à travers le temps (Ottoesson et al., 2014). Ce phénomène met en évidence l'influence des communautés pionnières sur les communautés futures.
- Réaliser ces deux traitements sur d'autres populations d'arbres afin de pouvoir détecter si les communautés présentes sur d'autres essences d'arbres réagissent différemment aux pressions de la récolte de la biomasse résiduelle autour des souches résiduelles. Mais il serait intéressant de dresser une liste des espèces de champignons présentes avant la coupe des arbres pour faire la distinction entre les espèces pionnières et colonisatrices.
- Mener une étude sur le développement et l'expansion du mycélium des champignons dans le sol entre les deux traitements. En effet, nous pourrions mettre en évidence si l'affectation du micro climat du sol, conséquence directe du prélèvement de la matière ligneuse résiduelle fine, influence l'expansion des mycéliums. Cela pourrait permettre de mettre en évidence d'éventuelle structuration d'espèces de champignons dans la matière résiduelle fine telles que les branches sur le sol ainsi que dans les racines (mycorhize), qui ont une influence importante dans la croissance des végétaux.
- Faire un lien avec les études menées sur les invertébrés afin de savoir si par exemple, la sensibilité de certains champignons aux traitements, peut avoir un effet sur la diversité des invertébrés. En effet, il a déjà été démontré que les champignons eux-mêmes, peuvent être une ressource nutritive et un habitat

potentiel pour de nombreux invertébrés (Stokland et al., 2012). De plus, nous pouvons supposer que les insectes, notamment les scarabées, qui peuvent être des vecteurs pour le transport des spores de champignons (Stokland et al., 2012), puissent être une explication à la présence ou non des champignons dans l'un des deux traitements.

Ce document complète des études ciblant la même problématique, à savoir l'effet de la récolte de la biomasse résiduelle, mais par une nouvelle approche moléculaire détaillant plus finement la diversité des champignons présente dans les souches. Par ce moyen, nous comblons certains doutes relatifs aux études portant uniquement sur le sporophore des champignons qui sont souvent limités et sensibles aux conditions météorologiques (Moore, 2008). De plus, les champignons les plus abondants vont avoir leur sporophore visible, ce qui impose une perte de distinction de la diversité des champignons lorsqu'on s'intéresse uniquement à leur sporophore.

Cependant, l'identification des séquences détectées par cette approche moléculaire doit se combiner à des bases de données beaucoup plus complètes, car elles ne couvrent pas une estimation correcte de la biodiversité des organismes fongiques vivants dans le bois mort. En effet, nous constatons dans notre étude moléculaire que de nombreux taxons sont non reconnus ('unknown' taxa) par les bases de données actuelles. Des bases de données plus complètes permettraient compléter l'identification taxonomique et approfondir les connaissances relatives aux traits fonctionnel des champignons. En effet, les connaissances relatives aux rôles fonctionnels des décomposeurs que sont les *ascomycètes* et les *basidiomycètes* restent encore peu connues à ce jour. Or, notre étude confirme que ces deux groupes sont majoritairement présents dans le bois mort. Nous pouvons donc penser à la création d'une plateforme unique destinée aux champignons vivant dans le bois mort où les informations sur leur sujet (écologie, séquence d'ADN, noms taxonomiques ...)

seraient compilées. Bien que cela pourrait s'avérer parfois difficile, des recherches sur les séquences d'ADN non connues pourraient être menées en effectuant par exemple des croissances in vitro afin d'assigner un nom taxonomique aux nouvelles séquences d'ADN. Bien évidemment, il est parfois impossible d'avoir le morphotype d'un champignon comme c'est le cas pour de nombreuses bactéries.

Il est très important de considérer les études portant sur les impacts relatifs à une récolte de biomasse résiduelle intensive sur la diversité de champignons lors des prises de décisions concernant l'aménagement forestier afin d'éviter le plus possible de perturber le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

## BIBLIOGRAPHIE

- Abrego, N., & Salcedo, I. (2013). Variety of woody debris as the factor influencing wood-inhabiting fungal richness and assemblages: Is it a question of quantity or quality? *Forest Ecology and Management*, 291, 377-385.
- Andersson, J., Hjältén, J., & Dynesius, M. (2015). Wood-inhabiting beetles in low stumps, high stumps and logs on boreal clear-cuts: implications for dead wood management. *PloS one*, 10(3), e0118896.
- Anon., (2014). Energy in Sweden 2013. ET 2013:29. Swedish Energy Agency, Eskilstuna, Sweden, p. 112.
- Bader, P., Jansson, S., & Jonsson, B. G. (1995). Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72(3), 355-362.
- 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.
- Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98(3), 426-438.
- Boddy, L., & Watkinson, S. C. (1995). Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1377-1383.
- Bowman, J. C., Sleep, D., Forbes, G. J., & Edwards, M. (2000). The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. *Forest Ecology and Management*, 129(1), 119-124.

- Brazee, N. J., Lindner, D. L., D'Amato, A. W., Fraver, S., Forrester, J. A., & Mladenoff, D. J. (2014). Disturbance and diversity of wood-inhabiting fungi: effects of canopy gaps and downed woody debris. *Biodiversity and Conservation*, 23(9), 2155-2172.
- Burton, P. J., Messier, C., Adamowicz, W. L., & Kuuluvainen, T. (2006). Sustainable management of Canada's boreal forests: progress and prospects. *Ecoscience*, 13(2), 234-248.
- Butin, H., & Kowalski, T. (1983). The natural pruning of branches and their biological conditions. 2. The fungal flora of English oak (*Quercus robur* L.). *European Journal of Forest Pathology*.
- Dahlberg, A., & Stokland, J. (2004). Substrate requirements of wood-inhabiting species-a synthesis and analysis of 3600 species. *Skogsstyrelsen, Report*, 7-04.
- 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.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., & Saint-Germain, M. (2009). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: managing for snag dynamics. *The Forestry Chronicle*, 85(2), 227-234.
- Drushka, K. (2003). *Canada's forests: a history*. McGill-Queen's Press-MQUP.
- Edman, M., Gustafsson, M., Stenlid, J., Jonsson, B. G., & Ericson, L. (2004). Spore deposition of wood-decaying fungi: importance of landscape composition. *Ecography*, 27(1), 103-111.
- Eräjää, S., Halme, P., Kotiaho, J. S., Markkanen, A., & Toivanen, T. (2010). The volume and composition of dead wood on traditional and forest fuel harvested clear-cuts. *Silva Fennica*, 44.
- Fridman, J., & Walheim, M. (2000). Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131(1), 23-36.
- Gagnon R., Lambany G (2000). Mise en application de la stratégie de protection des forêts. Ministère des Ressources naturelles – Direction des programmes forestiers.

- Garbelotto, M., & Gonthier, P. (2013). Biology, epidemiology, and control of Heterobasidion species worldwide. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 39-59.
- GEA. (2012). Global energy assessment-toward a sustainable future. Scenario Database Connected to Assessment, Cambridge University Press.
- Guillén, F., Martínez, M. J., Gutiérrez, A., & Del Río, J. C. (2005). Biodegradation of lignocelluloses: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. *International Microbiology*, 8, 195-204.
- Green III, F., & Highley, T. L. (1997). Brown-rot wood decay--insights gained from a low-decay isolate of *Postia placenta*. *Plant Pathology*, 1, 1-17.
- Hanski, I. K. (1998). Home ranges and habitat use in the declining flying squirrel *Pteromys volans* in managed forests. *Wildlife Biology*, 4(1), 33-46.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... & Lienkaemper, G. W. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 15, 133-302.
- Harmon, M. E., & Hua, C. (1991). Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41(9), 604-610.
- Hjältén, J., Stenbacka, F., & Andersson, J. (2010). Saproxylic beetle assemblages on low stumps, high stumps and logs: Implications for environmental effects of stump harvesting. *Forest Ecology and Management*, 260(7), 1149-1155.
- Høiland, K., & Bendiksen, E. (1996). Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Ser-Trendelag County, Central Norway. *Nordic Journal of Botany*, 16(6), 643-659.
- Hoppe, B., Purahong, W., Wubet, T., Kahl, T., Bauhus, J., Arnstadt, T., ... & Krüger, D. (2016). Linking molecular deadwood-inhabiting fungal diversity and community dynamics to ecosystem functions and processes in Central European forests. *Fungal Diversity*, 77(1), 367-379.
- 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.
- Juutilainen, K., Halme, P., Kotiranta, H., & Mönkkönen, M. (2011). Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology* 4: 342-349.

- Kebli, H., Brais, S., Kernaghan, G., & Drouin, P. (2012). Impact of harvesting intensity on wood-inhabiting fungi in boreal aspen forests of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 279, 45-54.
- Kruys, N., & Jonsson, B. G. (1999). Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(8), 1295-1299.
- Küffer, N., Gillet, F., Senn-Irlet, B., Job, D., & Aragno, M. (2008). Ecological determinants of fungal diversity on dead wood in European forests. *Fungal Diversity*, 30, 83-95.
- Küffer, N., & Senn-Irlet, B. (2005). Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests. *Biodiversity and Conservation*, 14(10), 2419-2435.
- Kwiaton, M., Hazlett, P., Morris, D., Fleming, R.L., Webster, K., Venier, L., & Aubin, I. (2014). Site de recherche et de démonstration sur la récolte de biomasse d'island Lake : rapport d'implantation du projet. Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs, Sault Ste. Marie (Ontario). Rapport d'information GLC-X-11.
- Laaksonen, M., Peuhu, E., Várkonyi, G., & Siitonen, J. (2008). Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos*, 117(7), 1098-1110.
- Lauri, P., Havlík, P., Kindermann, G., Forsell, N., Böttcher, H., & Obersteiner, M. (2014). Woody biomass energy potential in 2050. *Energy Policy*, 66, 19-31.
- Lonsdale, D., Pautasso, M., & Holdenrieder, O. (2008). Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127(1), 1-22.
- Mabee, W. E., & Saddler, J. N. (2010). Bioethanol from lignocellulosics: Status and perspectives in Canada. *Bioresource Technology*, 101(13), 4806-4813.
- Moore, D., Gange, A. C., Gange, E. G., & Boddy, L. (2008, December). Fruit bodies: their production and development in relation to environment. In *British Mycological Society Symposia Series* (Vol. 28, pp. 79-103). Academic Press.

- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., ... & Nadelhoffer, K. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7(7), 584-600.
- Nation Unies. (1992). Assemblée générale sur la déclaration de principes, non juridiquement contraignante, mais faisant autorité, pour un consensus mondial sur la gestion, la conservation et l'exploitation écologiquement viable de tous les types de forêts. À/CONF.151/26 (Vol. III) – 14 août 1992.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E., & Ovaskainen, O. (2013). Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology*, 101(3), 701-712.
- Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., & Olausson, B. (2004). Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation*, 117(1), 1-10.
- Oliva, J., Messal, M., Wendt, L., & Elfstrand, M. (2017). Quantitative interactions between the biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*, the forest pathogen *Heterobasidion annosum* and the fungal community inhabiting Norway spruce stumps. *Forest Ecology and Management*, 402, 253-264.
- Ortiz, C. A., Hammar, T., Ahlgren, S., Hansson, P. A., & Stendahl, J. (2016). Time-dependent global warming impact of tree stump bioenergy in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 371, 5-14.
- Ottosson, E., Nordén, J., Dahlberg, A., Edman, M., Jönsson, M., Larsson, K. H., ... & Ovaskainen, O. (2014). Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, 11, 17-28.
- Penttilä, R., Siitonen, J., & Kuusinen, M. (2004). Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 117(3), 271-283.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H., & Hanski, I. (2006). Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos*, 114(2), 225-240.
- Poulin, J. (2013). Coupe progressive régulière. Fascicule 3.6. Dans Bureau du forestier en chef. Manuel de détermination des possibilités forestières 2013 2018. Gouvernement du Québec, Roberval, Qc, pp. 99-102.

- Ranius, T., Mestre, L., Bouget, C., & Schroeder, M. (2017). Fragmentation effects on dead wood-dependent species associated with disturbed forest habitats: implications for stump harvesting. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 32(3), 260-267.
- Redfern, D. B., & Stenlid, J. (1998). Spore dispersal and infection. *Heterobasidion annosum*, 105-124.
- Renvall, P. (1995). Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35, 1-51.
- Rondeux, J., & Sanchez, C. (2010). Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. *Environmental monitoring and assessment*, 164(1-4), 617-630.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Saniga, M., & Schütz, J. P. (2001). Dynamics of changes in dead wood share in selected beech virgin forests in Slovakia within their development cycle. *Journal of Forest Science*, 47(12), 557-565.
- Scheffers, B. R., Joppa, L. N., Pimm, S. L., & Laurance, W. F. (2012). What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(9), 501-510.
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.
- Sippola, A. L., Similä, M., Mönkkönen, M., & Jokimäki, J. (2001). Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forests: effects of forest site type and logging intensity. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(2), 152-163.
- Stenlid, J. (1993). Community and population biology of boreal decay fungi. *Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation*, 171-180.
- Stokland, J. N., & Larsson, K. H. (2011). Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 261(11), 1707-1721.

- Stokland J., Siitonen J., Jonsson B. (2012): Biodiversity in Dead Wood. Cambridge press.
- Sullivan, T. P., Sullivan, D. S., Lindgren, P. M., Ransome, D. B., Bull, J. G., & Ristea, C. (2011). Bioenergy or biodiversity? Woody debris structures and maintenance of red-backed voles on clearcuts. *Biomass and Bioenergy*, 35(10), 4390-4398.
- Sun, J. Z., & Scharf, M. E. (2010). Exploring and integrating cellulolytic systems of insects to advance biofuel technology. *Insect Science*, 17(3), 163–165.
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt - Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., & Müller, J. (2016). Changes in the dominant assembly mechanism drive species loss caused by declining resources. *Ecology Letters*, 19(2), 163-170.
- Tikkanen, O. P., Martikainen, P., Hyvärinen, E., Junninen, K., & Kouki, J. (2006). Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 373-383). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- 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, 84-93.
- Torres, J. A., & González, G. (2005). Wood Decomposition of *Cyrilla racemiflora* (Cyrillaceae) in Puerto Rican Dry and Wet Forests: A 13 year Case Study. *Biotropica*, 37(3), 452-456.
- Vallauri, D., Andre, J., & Blondel, J. (2003). Le bois mort, une lacune des forêts gérées. *Revue forestière française*, 55(2), 99-112.
- Vasiliauskas, R., Vasiliauskas, A., Stenlid, J., & Matelis, A. (2004). Dead trees and protected polypores in unmanaged north-temperate forest stands of Lithuania. *Forest Ecology and Management*, 193(3), 355-370.
- Walmsley, J. D., & Godbold, D. L. (2009). Stump harvesting for bioenergy—a review of the environmental impacts. *Forestry*, 83(1), 17-38.
- 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.