

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

**Fonctions écologiques et services écosystémiques rendus  
par les champignons au sein des territoires forestiers  
boréaux dans un contexte de gestion durable des forêts**

Examen doctoral présenté comme exigence partielle  
du programme de doctorat en écologie et aménagement des écosystèmes  
forestiers (1579)

Par **Jonathan Cazabonne**

**Sous la direction de :**

Maxence Martin (IRF-UQAT)  
Mélanie Roy (Université Paul Sabatier, IRL IFAECI)

**Comité d'encadrement :**

Christine Martineau (Centre de Foresterie des Laurentides, Ressources  
Naturelles Canada)  
Antoine Brin (Dynafor INRA, École d'ingénieur de Purpan)

DÉCEMBRE 2025

**RÉSUMÉ :** Les forêts boréales abritent des communautés fongiques diversifiées qui assurent un large spectre de fonctions et de processus écologiques. Toutefois, les services et les bénéfices fournis par cette diversité fonctionnelle demeurent encore largement méconnus. De plus, nous manquons de données sur la manière dont cette diversité fonctionnelle est structurée à l'échelle des territoires forestiers boréaux mêlant vieilles forêts et forêts aménagées. Nous avons effectué une revue de la littérature à l'aide d'approches systématiques et non systématiques afin (i) d'identifier les fonctions et les services fournis par la diversité fonctionnelle des champignons en forêts boréales, ainsi que les tendances de recherche dans ce domaine ; (ii) d'évaluer l'impact de l'aménagement forestier sur les fonctions et les services fournis par les champignons ; et (iii) d'identifier les enjeux et les défis posés par ces recherches. Les champignons fournissent des services de régulation et de maintien, d'approvisionnement et socio-culturels, bien que leurs rôles dans la dynamique du carbone et des nutriments soient de loin les plus étudiés. Seule une minorité des études utilise le terme de services écosystémiques et en propose une évaluation monétaire. Nous avons également observé une augmentation rapide, au cours des dernières décennies, du nombre d'études utilisant les guildes comme proxies des fonctions et services fournis par les champignons, que nous attribuons à l'essor des assignations fonctionnelles réalisées sur la base de séquences d'ADN environnemental. De plus, nous avons remarqué l'émergence récente de nouvelles approches utilisant les traits fonctionnels et la transcriptomique comme proxies. Les réponses taxonomiques et fonctionnelles des communautés fongiques face aux pratiques d'aménagement forestier et aux perturbations naturelles sont complexes et variées, tant à l'échelle du peuplement qu'à celle du paysage. Enfin, nous discutons des enjeux et des défis liés à l'utilisation du terme services écosystémiques, à l'étude des fonctions et des services fournis par les champignons à différentes échelles spatiales, aux lacunes de connaissances sur la diversité fonctionnelle des champignons, ainsi qu'à l'utilisation des guildes et des traits fonctionnels comme proxies. Nous pensons que davantage d'efforts visant à combler ces lacunes aideront à une meilleure intégration des champignons dans les plans d'aménagement durable des forêts et les stratégies de conservation de la biodiversité en forêts boréales.

*Mots-clés :* carbone, écologie du paysage, guildes, métabarcoding, multifonctionnalité, perturbations, proxy, quantification, saprotrophes, sol, traits fonctionnels

## Table des matières

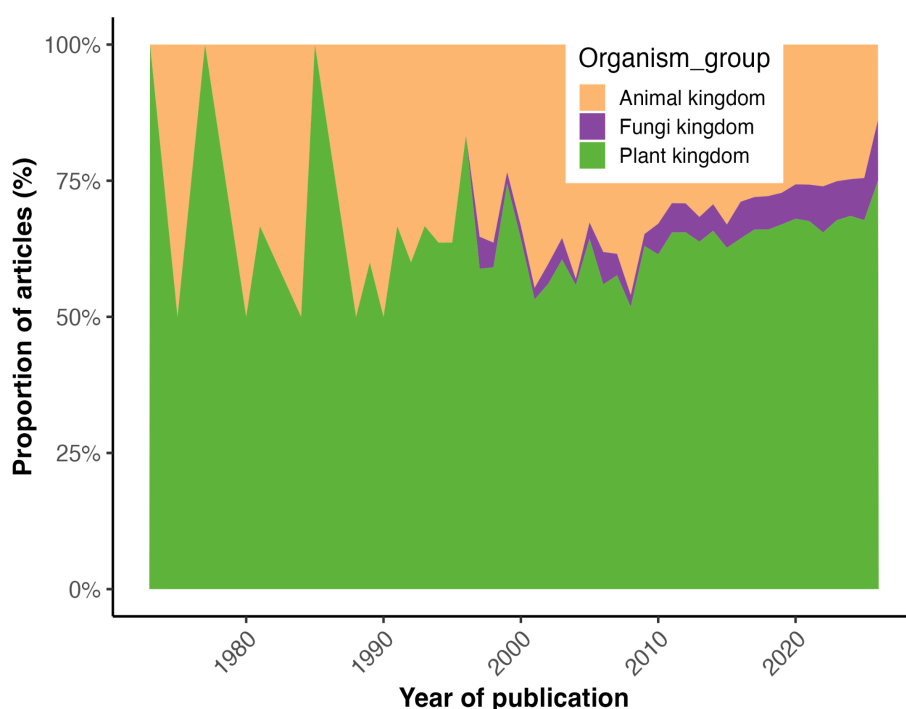
<b>1. Introduction</b>	4
<b>2. Revue de la littérature</b>	7
<b>3. Tendances de recherche sur les champignons, les fonctions et les services écosystémiques qu'ils fournissent en forêts boréales</b>	9
<b>4. Fonctions et services de régulation et de maintien</b>	11
4.1 Cycle du carbone	11
4.1.1 Décomposition de la matière organique	12
4.1.2 Respiration ( $CO_2$ )	13
4.1.3 Stockage du carbone	13
4.2 Cycles des nutriments organiques et inorganiques	15
4.2.1 Mobilisation des nutriments et altération chimique des minéraux	15
4.2.2 Dénitrification ( $N_2O$ ) et rétention des nutriments	16
4.3 Agrégation, stabilité et structure de la matière organique des sols	16
4.4 Productivité, croissance et protection des plantes boréales	17
4.5 Habitat et source de nourriture pour la biodiversité	18
4.6 Autres services de régulation et de maintien	18
4.7 Impact de l'aménagement forestier	19
<b>5. Fonctions et services d'approvisionnement (matériels)</b>	21
5.1 Production de champignons comestibles et de produits naturels	21
5.2 Impact de l'aménagement forestier	21
<b>6. Fonctions et services socio-culturels (immatériels)</b>	22
6.1 Bioindicateur	22
6.2 Valeurs culturelles	23
6.3 Impact de l'aménagement forestier	23
<b>7. Enjeux et défis</b>	24
7.1 Cadre conceptuel des services écosystémiques	24
7.2 L'enjeu de l'échelle spatiale : du peuplement au paysage	25
7.3 Biais fonctionnels et complexité des interactions	26
7.4 Quel proxy pour quelle fonction ?	27
<b>8. Conclusions et perspectives</b>	29

## 1. Introduction

Les champignons représentent l'un des règnes les plus importants en termes de diversité taxonomique dans les écosystèmes forestiers (Niskanen et al. 2023 ; Hyde et al. 2024). Toutefois, au-delà de la diversité taxonomique, la diversité fongique d'un écosystème renvoie également à sa partie fonctionnelle (i.e., diversité fonctionnelle), souvent définie comme la composante de la biodiversité qui influence le fonctionnement d'un écosystème (Tilman 2001). Les principales questions auxquelles tentent de répondre les études en écologie fonctionnelle, qu'elles soient centrées sur les champignons ou sur d'autres groupes, sont : comment les espèces influencent-elles les fonctions des écosystèmes, et comment ces espèces, ainsi que les fonctions qu'elles supportent, répondent-elles aux changements environnementaux (Laureto et al. 2015) ? Ces questionnements sont d'autant plus importants dans le contexte des changements globaux auxquels la diversité fongique est confrontée et auxquels elle est particulièrement sensible (Tedersoo et al. 2022a ; Baldrian et al. 2022), ainsi qu'étant donné les potentielles conséquences sur le fonctionnement global des écosystèmes (e.g., Mohan et al. 2014 ; Marín & Kohout 2021).

Les diverses fonctions soutenues par la structure et la composition des communautés de champignons (e.g., diversité spécifique ou génétique, ou encore par la présence de certaines espèces) peuvent fournir des services potentiels (i.e., l'éventail complet des services) ou réalisés (i.e., la portion de ces services qui est utilisée et valorisée par les humains) à un ou plusieurs groupes humains – services qui eux-mêmes peuvent mener à des bénéfices (ou valeurs) quantifiables sur le plan économique (Aziz & Van Cappellen 2019). Cette vision utilitariste et anthropocentrée de la biodiversité renvoie à la notion de plus en plus utilisée de services écosystémiques (SE, ci-après). Même si la littérature portant sur les liens entre les champignons et les SE qu'ils fournissent reste très récente et largement moins fournie que celle portant sur les animaux et les plantes (Figure 1), nous savons que les champignons contribuent à l'ensemble des catégories de SE qui ont été proposé par le Millennium Ecosystem Assessment (MEA 2005 ; services d'approvisionnement, les services culturels, les services de régulation et les services de support/maintien), la Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) (Haines-Young & Potschin-Young 2018 ; similaire à celle du MEA, mais avec les services de support ayant été fusionné avec les services de régulation (voir Mouchet et al. 2023), et l'IPBES (2017), qui décrit les « contributions de la nature à l'Homme » (CNH) en trois catégories, les contributions de régulation, matérielles et immatérielles. Les champignons sont avant tout reconnus pour fournir de nombreux services de régulation qui contribuent au fonctionnement et à la résilience des écosystèmes forestiers face aux changements globaux (Martínez-García et al.

2017). Ils jouent notamment un rôle important dans la décomposition de la matière organique et le recyclage des nutriments, le stockage de carbone, la formation des sols, ainsi que la productivité des plantes et leur résistance face à l'environnement (Aker et al. 2025). Les champignons sont également de plus en plus reconnus comme des médiateurs clés des réseaux d'interactions entre espèces (Bahram & Netherway 2022), notamment en servant de source de nourriture ou d'habitat. Les champignons fournissent aussi des services d'approvisionnement (matériels), tels que des médicaments et des produits pharmaceutiques (Niego et al. 2023a), ainsi que des services socio-culturels (immatériels) – en témoigne leur place dans les œuvres artistiques et littéraires, les cultures et les traditions (Boddy & Mills 2025 ; Rapp 2019). Malgré cela, nous souffrons encore d'un grand manque de connaissances sur les fonctions écologiques et les services que les champignons fournissent dans les écosystèmes forestiers.



**Figure 1.** Évolution de la proportion d'articles utilisant les mots « ecosystem service\* » et « fung\* », ou « animal\* » ou « plant\* », au cours du temps. Recherche effectuée sur Scopus le 18 novembre 2025.

Afin de mieux comprendre comment la diversité fonctionnelle des champignons répond à son environnement biotique et abiotique, une approche communément utilisée consiste à regrouper les espèces en groupes fonctionnels ou guildes (ces deux termes étant parfois utilisés comme synonyme, voir Blondel 2003) sur la base de leur mode d'acquisition des ressources ; par exemple les saprotrophes, les mycorhiziens et les parasites/pathogènes en milieu forestier. Une autre approche de plus en plus utilisée comme proxy des fonctions réalisées par les champignons est

celle des traits fonctionnels (Zanne et al. 2020 ; Chagnon et al. 2013). Elle consiste à quantifier des caractéristiques d'organismes, qu'elles soient morphologiques, physiologiques ou liées aux gènes (e.g., Romero-Olivares et al. 2021), qui influencent leur réponse à l'environnement (trait de réponse) et/ou qui peuvent potentiellement affecter leurs rôles fonctionnels (trait d'effet) (Koide et al. 2014). Cependant, le regroupement des champignons en guildes, dans certains cas, est remis en question et nous manquons de données empiriques et quantitatives sur les liens entre guildes/trait fonctionnels, fonctions écologiques et SE (Runnel et al. 2025). Étant donné l'accumulation croissante de séquences de champignons issues du séquençage à haut débit et les biais inhérents à l'assignation taxonomique et fonctionnelle des OTUs/ASVs (Zanne et al. 2020, Tedersoo et al. 2022b), la question se pose de savoir dans quelle mesure ces proxys sont réellement informatifs des fonctions écologiques effectivement réalisées par les champignons (Streit & Bellwood 2023).

Les forêts boréales sont reconnues pour fournir de nombreux SE, comme l'apport en bois (productivité forestière) et la régulation du climat (Pohjanmies et al. 2017). Elle est toutefois au cœur de multiples enjeux liés aux changements globaux, puisque près des deux tiers des forêts boréales sont aménagées, et ce biome connaît l'un des réchauffements les plus rapides de la planète (Gauthier et al. 2015 ; Reich et al. 2022 ; Venäläinen et al. 2020 ; Triviño et al. 2023a). Par conséquent, l'une des questions majeures auxquelles l'aménagement forestier doit aujourd'hui répondre est de savoir comment mettre en place des pratiques sylvicoles permettant de maintenir durablement à la fois la biodiversité et les processus écologiques essentiels à la réalisation des SE à plusieurs échelles spatiales, tout en réduisant les écarts entre forêts naturelles et aménagées dans un contexte de changements climatiques (Pohjanmies et al. 2017 ; Kellomäki 2024). Un autre enjeu important concerne la conservation des vieilles forêts boréales. Celles-ci sont reconnues pour abriter une biodiversité fongique riche et unique par rapport aux forêts plus jeunes et aménagées (Heilmann-Clausen et al. 2016). Nous savons que de nombreux SE rendus par les forêts boréales sont directement ou indirectement dépendants des communautés fongiques, et que ces dernières sont particulièrement sensibles aux effets engendrés par l'aménagement forestier, tant à l'échelle des peuplements que du paysage (Tomaio et al. 2020). Malgré cela, nous manquons encore de données sur la diversité fonctionnelle des champignons et les SE associés au sein des forêts boréales, en particulier dans les vieilles forêts, ainsi que sur la façon dont ces composantes répondent aux pratiques sylvicoles et aux changements climatiques. Mieux comprendre ces effets est un indispensable afin de pouvoir mettre en place une approche véritablement durable de la gestion des forêts boréales.

À la lumière de ces éléments, cette revue de la littérature vise à répondre à la question suivante : Quels sont les SE potentiellement fournis et réalisés par la diversité fonctionnelle des champignons aux échelles du peuplement et du paysage dans les territoires forestiers boréaux mêlant vieilles forêts et forêts aménagées ? Pour répondre à cette question, nous avons menés une recherche bibliographique systématique et non systématique avec pour objectifs (i) d'identifier les fonctions écologiques et les SE fournis par la diversité fonctionnelle des champignons en forêts boréales ainsi que les tendances de recherche dans ces domaines ; (ii) d'évaluer l'impact de l'aménagement forestier sur les communautés fongiques et les conséquences fonctionnelle et en termes de réalisation de SE. Un objectif sous-jacent est d'identifier quels sont les facteurs à l'échelle des peuplements et du paysage qui influencent les fonctions et les SE fournis par les champignons ; et (iii) d'identifier les enjeux et défis liés à l'étude des fonctions et des SE rendus par les champignons en forêts boréales.

## 2. Revue de la littérature

En ce qui concerne la revue systématique de la littérature (Approche 1), celle-ci a été conduite en deux étapes. Dans un premier temps, nous avons exploré la littérature scientifique via les moteurs de recherche Scopus (<http://www.scopus.com>) et Web of Science (<http://www.webofscience.com>) en employant les mots-clés (ecosystem\* service\* AND fung\* AND boreal forest\*), afin de rassembler des travaux ayant étudié ou identifié des SE fournis par les champignons en forêts boréales. À l'instar des observations faites par d'autres auteurs ayant réalisé des revues systématiques sur les SE rendus par les insectes (Noriega et al. 2018 ; Ramos et al. 2019), il est apparu de cette première étape que peu d'articles traitant des champignons en forêts boréales emploient le terme SE, et que certains travaux utilisent les termes SE, fonctions, et processus écologiques de manière interchangeable. Par conséquent, nous avons élargi notre champ de recherche en intégrant plusieurs déclinaisons terminologiques du terme SE ainsi que des travaux portant plus largement sur les fonctions écologiques associées aux champignons en forêts boréales plutôt que sur les SE. En utilisant la requête 1 ci-dessous, cette première étape a permis d'extraire 651 articles. Dans un second temps, suivant Ramos et al. (2019), nous avons effectué une recherche complémentaire (requête 2) utilisant des mots-clés tirés de la littérature représentatifs des SE pour lesquels l'implication des champignons est documentée (i.e., Akter et al. 2025 ; Niego et al. 2023b ; Seena et al. 2023 ; Zedda & Rambold 2015 ; Fang et al. 2023 ; Sileshi et al. 2023). Ceci nous permet d'inclure des articles qui traitent spécifiquement de ces SE mais qui n'utilisent pas la terminologie des SE. Nous avons aussi contraint cette deuxième requête par l'utilisation des termes « function\* » ou « role\* » afin de maximiser nos chances d'inclure des

articles qui traitent à la fois des SE et des fonctions ou rôles écologiques sous-jacents. Cette seconde étape a permis d'identifier 945 articles, portant le total des articles extraits par les deux requêtes à 1 596 (Figure 2).

**Requête 1 (format Scopus) :** TITLE-ABS-KEY("ecosystem service\*" OR "ecological service\*" OR "environmental service\*" OR "ecosystem good\*" OR "environmental good\*" OR "ecological good\*" OR "environmental benefit\*" OR "ecological benefit\*" OR "natur\* service\*" OR "cultural service\*" OR "regulating service\*" OR "provisioning service\*" OR "supporting service\*" OR "ecosystem function\*" OR "ecosystem process\*" OR "ecological function\*" OR "ecological process\*" OR "ecological diversity" OR "functional diversity" OR "functional trait\*" OR "functional group\*" OR guild\*) AND TITLE-ABS-KEY(fung\* OR mushroom\* OR macrofung\* OR macromycete\* OR micromycete\* OR mycorrhiz\* OR saprotroph\* OR saprophyt\* OR ascomycetes OR basidiomycetes OR lichen\*) AND TITLE-ABS-KEY("boreal forest\*" OR "circumboreal forest\*" OR taiga OR "subarctic forest\*")

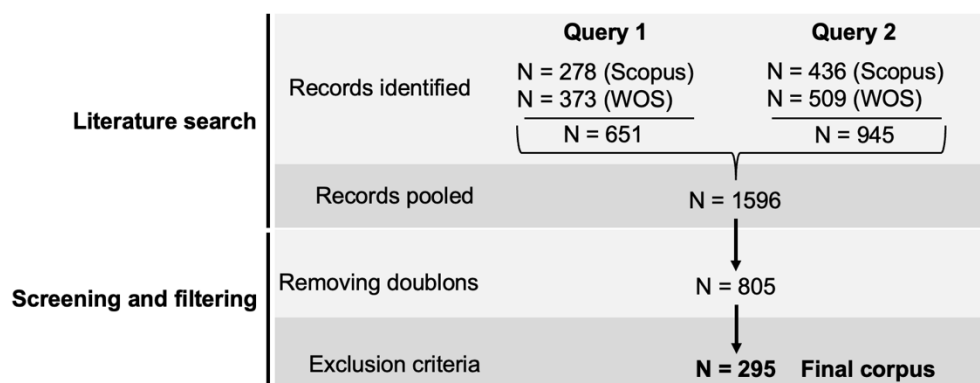
**Requête 2 (format Scopus) :** TITLE-ABS-KEY("ecosystem resilience" OR "ecosystem restoration" OR "primary product\*" OR "decompos\*" OR "carbon stor\*" OR "carbon sequestr\*" OR "nutrient cycling" OR "biogeochemical cycling" OR "soil formation\*" OR "soil fertility" OR "soil development" OR "soil health" OR "bioindicat\*" OR habitat\* OR regulati\* OR "food web" OR "interaction\* network\*" OR "metabolite\*" OR compound\* OR "natural product\*" OR "water purification" OR medicin\* OR "education\*" OR "inspiration\*" OR "tradition\* knowledge" OR "local knowledge" OR "indigenous knowledge" OR "cultur\* heritage" OR art\* OR food OR mycophag\* OR aesthetic\* OR symbol\* OR cognitive OR remediation OR livelihood OR recreation) AND TITLE-ABS-KEY(fung\* OR mushroom\* OR macrofung\* OR macromycete\* OR micromycete\* OR mycorrhiz\* OR saprotroph\* OR saprophyt\* OR ascomycetes OR basidiomycetes OR lichen\*) AND TITLE-ABS-KEY("boreal forest\*" OR "circumboreal forest\*" OR taiga OR "subarctic forest\*") AND TITLE-ABS-KEY(function\* OR role\*)

Après avoir éliminé les doublons, nous avons examiné les titres, résumés et mots-clés des 805 articles restants, ainsi que le texte intégral lorsque cela s'avérait nécessaire, afin d'écarter les articles ne répondant pas aux critères suivants : (1) articles de recherche publiés en anglais, excluant ainsi les articles de synthèse, les chapitres de livre et les comptes rendus de conférences. À noter toutefois que les revues de littérature et les chapitres de livres identifiés à cette étape ont été mobilisés pour compléter la recherche bibliographique non systématique (approche 2) présentées ci-après ; (2) des études menées entièrement ou partiellement en forêts boréales ; les travaux traitant par exemple s'inscrivant dans un contexte agricole ou minier n'ont été retenus que si la problématique était directement liée aux écosystèmes forestiers boréaux ; (3) des études portant entièrement ou partiellement sur les champignons ; et (4) des études qui étudie, identifie ou mentionne des fonctions, processus ou services en lien direct ou indirects avec les champignons. Pour des raisons de temps et considérant que ce groupe mériterait un traitement à part (voir par exemple Zedda & Rambold 2015), nous avons choisi d'exclure de notre corpus les articles traitant exclusivement des lichens et des fonctions et SE associés.

Cette étape de sélection et de filtrage a abouti à un total de 295 articles constituant le corpus final utilisé pour l'analyse des tendances de recherche. Bien que cette approche



systématique en deux étapes présente certaines limites (voir Noriega et al. 2018 et Ramos et al. 2019), nous considérons qu'elle permet un compromis efficace temps/résultats pour identifier les patrons de recherche sur les fonctions et SE fournis par la diversité fonctionnelle des champignons en forêts boréales. Le corpus final d'articles ainsi que le matériel supplémentaire associés aux analyses sont disponibles en libre accès via le lien suivant : <https://github.com/jonathancazabonne/Function-and-ecosystem-services-provided-by-fungi-in-boreal-forests>



**Figure 2.** Diagramme PRISMA de la revue systématique de la littérature (Approche 1).

En complément, afin d'identifier des articles de recherche qui auraient pu échapper à l'approche 1, nous avons également mené une recherche non systématique de la littérature (Approche 2). Celle-ci a été effectuée sur les plateformes Scopus, Web of Science et Google Scholar (<https://scholar.google.com>) en utilisant de multiples combinaisons des termes mobilisés dans les requêtes 1 et 2. Cette seconde approche a permis d'extraire des articles portant sur les fonctions et les SE rendus par les champignons en forêts boréales, et plus largement dans les écosystèmes forestiers, aidant ainsi à la structuration et à la rédaction de cette revue de littérature. L'intégralité de la littérature ainsi obtenue par les approches 1 et 2 a par ailleurs été complétée par les connaissances bibliographiques personnelles des auteurs et par les contributions d'autres collègues œuvrant dans des domaines connexes à cette revue (D. Fortier, comm. pers. ; S. de Miguel, comm. pers.).

### 3. Tendances de recherche sur les champignons, les fonctions et les services écosystémiques qu'ils fournissent en forêts boréales

Afin de mieux comprendre les tendances et les lacunes spécifiques à l'étude des SE rendus par les champignons en forêts boréales, nous avons conduit une analyse bibliométrique sur les 295 articles composant le corpus final (Approche 1). En plus d'extraire les noms des auteurs, les titres

et les dates de publications, nous avons classé chacun de ces articles selon (i) les approches utilisées pour quantifier les fonctions et SE fournis par les champignons selon trois catégories adaptées de Noriega et al. (2018) et Ramos et al. (2020) : *Quantification* (quantifie les liens entre champignons et fonctions/SE), *Proxy* (utilise des métriques comme l'abondance, la diversité, les guildes ou les traits fonctionnels, comme proxy de fonctions/SE) et *Not quantified* (les liens entre champignons et fonctions/SE sont présumé ; aucune tentative de quantification de ces liens) (voir les explications plus détaillées dans Tableau S1); (ii) le type de proxy utilisé si applicable (Tableau S1); (iii) si le terme SE et ses déclinaisons est utilisé ou non ; (iv) si une évaluation économique des fonctions/SE est produite ou estimée ; (v) le type de SE mentionné ou étudié selon la classification de CICES/IPBES, ainsi que le détail des fonctions/processus abordé. Dans les cas où plusieurs fonctions/SE à la fois sont mentionnées ou étudiés, nous les avons regroupés dans la catégorie *Multiple SE.* ; (vi) si l'étude s'inscrit dans un contexte de perturbation naturel (e.g., influence des feux ou épidémies d'insectes) ou anthropique (e.g., influence de l'aménagement forestier ou des changements climatiques), et (vii) le pays où l'étude se réalisée.

Un total de 1 175 auteurs a contribué à ce corpus de 295 articles. Parmi eux, 110 auteurs ont publié au moins trois articles, représentant environ 9,4 % des auteurs du corpus (Tableau S2). Environ 59 % de l'ensemble des articles ont été menés soit en Suède, au Canada ou en Finlande, la Suède affichant le nombre de publications le plus élevé ( $n = 77$ ) (Figure S1). Le corpus d'articles s'étend sur la période 1987 à 2025, et montrent une augmentation du nombre de publications au fil du temps (Figure S2, S3 et S4). Seulement 34 articles du corpus (11,5 %) mentionnent le terme SE ou ses déclinaisons dans le résumé, les mots-clés ou le corps du texte. De plus, seulement un article (moins de 1%), celui de Peura et al. (2016), propose une évaluation économique d'un SE rendu par les champignons en forêts boréales, en l'occurrence, la production de champignons comestibles. Il est intéressant de noter que nous n'avons extrait aucun article faisant la distinction entre les SE potentiellement fournis et réalisés.

La majorité des articles du corpus portent sur les fonctions/services de régulation et de maintien (70.8%,  $n = 209$ ) ou tombent dans la catégorie *Multiple SE* (24.7%,  $n = 73$ ), les services d'approvisionnement et socio-culturels constituant le reste (Tableau S4). Parmi les SE de régulation et de maintien, les articles traitant de la dynamique du carbone (e.g., la décomposition de la matière organique, le cycle et le stockage du carbone dans les sols) et des nutriments (e.g., le cycle de l'azote) représentent, à eux seuls, plus de la moitié (56 %) de tous les articles du corpus (Tableau S4). Environ 46,7 % ( $n = 138$ ) des articles quantifient les liens entre champignons et fonctions/SE, et environ 37,9 % ( $n = 112$ ) utilisent des proxies (Tableau S5). Parmi ces articles ayant recours à des proxies, le plus utilisé est celui des groupes fonctionnels ou guildes

(44,6%,  $n = 50$ ). En résumé, plus de la moitié des articles ( $n = 157$ , 53%) utilise soit des proxies soit ne quantifie pas les liens entre champignons et fonctions/SE. Environ 47 % ( $n = 139$ ) des articles étudient ou se placent dans un contexte de perturbations, parmi lesquelles près des trois quarts (74 %,  $n = 103$ ) sont des perturbations anthropiques. L'ajout d'azote (e.g., fertilisation, dépôts atmosphériques, etc.), l'aménagement forestier et les changements climatiques représentent environ 69 % des articles traitant de perturbations anthropiques, tandis que les feux sont la perturbation naturelle la plus étudiée dans notre corpus ( $n = 25$ ) (Tableau S6). De plus, sur la période couverte par les articles, la proportion relative d'articles dans la catégorie *Multiple ES* a augmenté, si bien que la majorité des articles sur la période 2019-2025 porte soit sur la dynamique du carbone, soit sur plusieurs fonctions/SE à la fois (Figure S2, S3, S4). Cette augmentation coïncide avec la forte augmentation de la proportion relative d'articles utilisant des proxies, et en particulier les groupes fonctionnels, au cours du temps (Figure S4, S5). De fait, il existe une corrélation positive entre le nombre d'articles utilisant les groupes fonctionnels comme proxy et le nombre d'articles dans la catégorie *Multiple ES* ( $R = 0.89$ ,  $p < 0,001$ , Figure S6).

#### 4. Fonctions et services de régulation et de maintien

##### 4.1 Cycle du carbone

Les forêts boréales abritent environ un tiers du stock de carbone à l'échelle mondiale, dont jusqu'à environ 80 % peuvent se trouver dans les sols (Kellomäki 2024 ; Pan et al. 2011 ; Bradshaw & Warkentin 2015). À l'échelle mondiale, le carbone organique stocké dans les sols est estimé en moyenne à 1500 Gt (Scharlemann et al. 2014), ce qui est supérieur au carbone stocké dans la biomasse végétale (450 PgC) et dans l'atmosphère (860 PgC) (Friedlingstein et al. 2025). L'augmentation des émissions anthropiques de CO<sub>2</sub> issues de la combustion des ressources fossiles perturbe déjà la dynamique mondiale du carbone (Friedlingstein et al. 2025). Cela dit, on se rend progressivement compte que le cycle du carbone dans les forêts boréales n'est pas uniquement une histoire de biomasse végétale, mais aussi une question de dynamique des communautés fongiques, surtout dans les sols (Zak et al. 2019 ; Frey 2019 ; Parihar et al. 2020). Mieux comprendre l'implication fonctionnelle des champignons dans la dynamique du carbone (e.g., décomposition de la matière organique, stockage et séquestration du carbone) permettra de mieux évaluer les stocks de carbone dans les forêts boréales et de mieux prédire leurs variations face à l'aménagement forestier et aux changements climatiques.

#### 4.1.1 Décomposition de la matière organique

Traditionnellement, les champignons saprotrophes sont considérés comme l'acteur principal de la décomposition du bois mort et de la litière tombée au sol, laquelle est particulièrement riche en tanin et autres composés phénoliques difficiles à dégrader par d'autres groupes d'organismes en forêts boréales (Jennings 1995 ; Grinhut et al. 2007). Cela est rendu possible grâce à la production d'enzymes extracellulaires qui viennent dépolymériser la matière organique afin d'assurer l'approvisionnement du saprotrophe en carbone (source d'énergie) et en nutriments. En plus de pouvoir dégrader des molécules relativement labiles comme la cellulose et l'hémicellulose, ils sont aussi capables de dégrader des molécules aussi complexes que la lignine (Lundell et al. 2010). Les mécanismes sous-jacents restent encore mal compris, mais ils impliquent, par exemple, la production d'enzymes hydrolytiques et la formation de radicaux libres (i.e., réaction de Fenton) chez les agents de pourriture brune, et des enzymes oxydatives (e.g., peroxydases de la lignine et du manganèse, classe II) chez les agents de pourriture blanche (Abdel-Hamid et al. 2013 ; Boer et al. 2005 ; Op De Beeck et al. 2018 ; 2020). Cependant, au cours des dernières décennies, des auteurs suggèrent que certaines espèces de champignons ectomycorhiziens (ECM, ci-après) pourraient, dans certaines conditions environnementales, décomposer la matière organique pour y récupérer de l'azote et du phosphore (Trappe 2005 ; Lindahl & Tunlid 2015 ; Tunlid et al. 2022 ; Pellitier & Zak 2018).

En forêts boréales, plusieurs études, recourant notamment au métabarcoding de l'ADNe, ont montré que la présence de certaines espèces de champignons ECM coïncidait avec une accumulation réduite de matière organique et de carbone dans le sol (e.g., Sterkenburg et al. 2019 ; Pérez-Izquierdo et al. 2021 ; Kvaschenko et al. 2017 ; Lindahl et al. 2021). Ceci s'expliquerait par la capacité qu'auraient certains taxons ECM de dégrader, jusqu'à un certain degré, la matière organique végétale récalcitrante, principalement dans des conditions où l'azote est la ressource limitante, via des enzymes oxydatives héritées d'ancêtres saprotrophes (Kohler et al. 2015 ; Delaux 2017 ; Lebreton et al. 2021 ; Martin & Van Der Heijden 2024). En forêts boréales, les genres *Cortinarius*, *Gautieria*, *Lactarius* et *Russula* abritent notamment plusieurs taxa possédant des capacités d'oxydation enzymatique via l'utilisation de peroxydases du manganèse (Mn-peroxydases, classe II), similaires à celles que l'on retrouve chez les champignons agents de pourriture blanche (Bödeker et al. 2009, 2014 ; Stendahl et al. 2017 ; Packard et al. 2025). Les analyses métatranscriptomiques ayant été conduites en forêts boréales montrent elles aussi que la guildes des ECM possède une capacité non négligeable à dégrader la matière organique récalcitrante. Cependant, cette capacité semble principalement orientée vers la dégradation des parois cellulaires des champignons (e.g., chitine et glucanes ; Zeng et al. 2023 ; Auer et al. 2024 ;

Law et al. 2022). Cependant, de nombreuses questions persistent quant au rôle réel et à l'ampleur de la contribution des champignons ECM en tant que décomposeurs de la matière organique dans les écosystèmes forestiers boréaux.

#### 4.1.2 *Respiration (CO<sub>2</sub>)*

L'activité des champignons dans les sols a comme conséquence inévitable la respiration. Celle-ci correspond au relargage dans l'atmosphère, sous forme de CO<sub>2</sub>, du carbone acquis, selon la guildes considérée, soit directement dans la matière organique, soit via les carbohydrates dérivés de la photosynthèse (Lindahl et al. 2002). Les flux de CO<sub>2</sub> du sol (respiration autotrophe + hétérotrophe) vers l'atmosphère peuvent représenter jusqu'à deux tiers de la respiration totale en forêts boréales, avec les champignons représentant l'une de ses principales composantes (Högberg et al. 2004 ; Stokland & Alfredsen 2024). Toutefois, peu d'études en forêts boréales mesurent *in situ* la respiration spécifique des champignons mycorhiziens, celle-ci étant souvent incluse dans la catégorie de « respiration autotrophe » des racines (Heinemeyer et al. 2007 ; Phillips et al. 2017). Une avenue prometteuse pour pallier ces lacunes méthodologiques est l'utilisation d'approches métatranscriptomiques pour étudier l'expression des gènes liés à la respiration des différentes guildes fongiques. À cet égard, Hasby et al. (2021) ont identifié l'expression des gènes codant pour la 2-oxoglutarate déshydrogénase (KGD), dont l'action dans le cycle des acides tricarboxyliques est directement liée à l'émission de CO<sub>2</sub>, comme un proxy pertinent de la respiration fongique dans les sols forestiers boréaux.

#### 4.1.3 *Stockage du carbone*

**Biomasse et nécromasse.** Un changement de paradigme concernant le stockage du carbone dans les sols des forêts boréales provient du fait que certaines études ont montré qu'une grande partie du carbone présent dans le sol ne provient en réalité pas directement du matériel végétal, mais plutôt de sources non végétales déjà présentes dans le sol de manière vivante ou morte, notamment les champignons mycorhiziens. Hawkins et al. (2023) ont estimé que, chaque année, les communautés végétales à l'échelle mondiale allouent respectivement 3,93 Gt CO<sub>2e</sub>, 9,07 Gt CO<sub>2e</sub> et 0,12 Gt CO<sub>2e</sub> aux champignons mycorhiziens arbusculaires (AMF, ci-après), aux ECM et aux mycorhizes éricoïdes (ErM, ci-après). Sur la base de ces estimations, ils concluent qu'environ 36 % du CO<sub>2</sub> actuellement émis par la combustion des énergies fossiles fixé par les plantes est, au moins temporairement, alloué aux champignons mycorhiziens dans leur ensemble, faisant ainsi du mycélium mycorhizien un large réservoir de carbone dans les sols. De plus, Wang et al. (2021) ont montré que, dans les écosystèmes forestiers, jusqu'à 35 % du carbone organique du sol

provient de la nécromasse microbienne, dont plus de 65 % est d'origine fongique (en moyenne  $11.5 \text{ g kg}^{-1}$ ). Une récente méta-analyse, quant à elle, à l'échelle mondiale, a estimé que le carbone issu de la nécromasse fongique (environ  $7.24 \pm 0.21 \text{ g C kg}^{-1}$ ) était supérieur à celui dérivé des plantes ( $5.63 \pm 0.45 \text{ g C kg}^{-1}$ ), suggérant que la nécromasse fongique domine les stocks de carbone organique terrestres (Fu et al. 2025).

Plusieurs études en forêts boréales suggèrent que les champignons mycorhiziens contribuent via leur production de biomasse (anabolisme) et leur nécromasse (voir le concept de *soil microbial carbon pump*, voir Zhu et al. 2020) au stockage du carbone dans les sols forestiers boréaux. La biomasse des champignons ECM dans le sol est reconnue pour être relativement importante en forêts boréales, avec des estimations variant de  $400\text{-}600 \text{ kg ha}^{-1}$  jusqu'à  $700\text{-}900 \text{ kg ha}^{-1}$  voire  $800/1100 \text{ kg ha}^{-1}$  (Wallander et al. 2001, 2003, 2004). Une partie importante de ce carbone utilisé pour produire de la biomasse provient des photosynthétats produits par les arbres via la photosynthèse. Cette allocation de carbone peut atteindre jusqu'à 50 % de la productivité primaire nette pour les champignons ECM et AMF (Hawkins et al. 2023). Les mécanismes qui contrôlent les transferts de carbone de la plante vers les champignons restent encore à ce jour méconnus, et surtout, débattus par les auteurs (Bunn et al. 2024). Un trait intéressant, qui peut être estimé par l'expression de gènes (voir Hasby et al. 2021), afin d'estimer la quantité de carbone incorporé dans la biomasse des champignons, est le *carbon use efficiency* (CUE), qui est le ratio entre le carbone utilisé pour la croissance et le carbone perdu par respiration (e.g. Hagenbo et al. 2019). De plus, Hagenbo et al. (2024) ont estimé que la nécromasse des ECM représentait environ un tiers du renouvellement total de la biomasse dans des forêts hémiboréales en Suède. De plus, dans une chronoséquence s'étalant sur 5 000 ans étudiée par Clemmensen et al. (2013) en Suède, jusqu'à deux tiers (i.e., 50–67 %) du carbone organique du sol proviendrait directement de la biomasse des mycorhizes associées aux racines. Plusieurs études ont identifié certains traits qui influencent la persistance temporelle de la nécromasse fongique et donc sa capacité à stocker du carbone, comme la teneur en mélanine et sa capacité à faire des liaisons avec des tanins ou des particules minérales (Fernandez & Kennedy 2018 ; Fernandez & Koide 2014 ; Adamczyk et al. 2019), les types d'exploration (Certano et al. 2018 ; Clemmensen et al. 2015) et l'hydrophobicité des filaments (Almeida et al. 2022). Toutefois, plus de recherches sont nécessaires afin de mieux comprendre les traits fonctionnels associés à la nécromasse des ECM et leurs liens avec la dynamique à long terme du carbone dans les sols forestiers (Fernandez & Kennedy 2015).

**Interaction inter-guildes.** Au-delà de leur biomasse et de leur nécromasse, les champignons ECM peuvent influencer le stockage du carbone des sols indirectement à travers leur capacité de suppression de l'activité des saprotrophes. Ce phénomène, appelé « *l'effet*

*Gadgil* », suppose que les champignons mycorhiziens et saprotrophes peuvent rentrer en compétition pour accéder à une ressource en azote limitée, mais les mycorhiziens ayant un avantage compétitif par rapport aux saprotrophes car ils tirent leur énergie directement des arbres, ils réduisent ainsi l'activité des saprotrophes qui se traduit par stockage du carbone plus élevé. De nombreux facteurs peuvent conditionner la présence et l'ampleur d'un éventuel effet Gadgil, comme la fertilité des sols, la stratification du sol, la disponibilité en eau et l'allocation en carbone vers les champignons ECM (Fernandez & Kennedy 2016), mais de plus en plus d'études suggèrent que cet effet serait largement contexte-dépendant et qu'il consisterait même plutôt une exception plutôt que la règle (Mielke et al. 2025 ; DeLancey et al. 2025).

## 4.2 Cycles des nutriments organiques et inorganiques

Les forêts boréales sont caractérisées par de faibles températures et des sols relativement acides par rapport à des forêts tempérées ou tropicales, ce qui ralentit la décomposition de la matière organique et limite ainsi la disponibilité de l'azote emprisonné dans les molécules organiques pour les plantes et autres organismes des sols (Lupi et al. 2013). Cette faible disponibilité en azote limite la croissance des plantes et la productivité des peuplements forestiers boréaux (Lupi et al. 2013), des conditions entretenues par la production et l'accumulation d'une litière surtout constituée d'aiguilles de conifères. De plus, les changements climatiques projetés sont attendus d'avoir un impact également sur le cycle des nutriments, en particulier de l'azote, et sur ses interactions avec le cycle du carbone (Bernal et al. 2012 ; Eliasson 2007).

### 4.2.1 Mobilisation des nutriments et altération chimique des minéraux

Les champignons ECM jouent un rôle particulièrement important dans la mobilisation de l'azote et du phosphore organiques et inorganiques en forêts boréales (Tunlid et al. 2022). Cette capacité découle de leur aptitude à décomposer la matière organique (voir section 4.1.1), mais aussi à mobiliser des cations basiques et des nutriments liés à la matière minérale – comme le magnésium – via l'altération chimique des minéraux (Finlay et al. 2020). Par exemple, *Paxillus involutus* peut directement protéolyser les liaisons protéines–fer pour accéder à la ressource en azote (Adamczyk 2021). Mahmood et al. (2024) ont aussi récemment montré que *Piloderma sphaerosporum* et *Suillus bovinus* pourraient être des espèces particulièrement importantes pour la mobilisation de l'azote et l'altération minérale en forêts boréales. Les mécanismes sous-jacents à la mobilisation des cations par les champignons ECM sont eux aussi encore méconnus (Finlay et al. 2009), mais font notamment intervenir des transporteurs membranaires, des acides organiques de faible poids moléculaire (LMWOAs), des sidérophores, des radicaux libres et des protons (King 2025). De

plus, l'implication des champignons saprotrophes et mycorhiziens dans le cycle des nutriments a permis de comprendre que ce dernier était beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait initialement, notamment à cause des transferts d'azote qui peuvent avoir lieu entre guildes (Lindahl et al. 2002).

#### 4.2.2 Dénitrification ( $N_2O$ ) et rétention des nutriments

Une composante encore très mal connue du cycle de l'azote en forêts boréales concerne l'implication des champignons dans la dénitrification ( $NO_3^-$  ou  $NO_2^-$  réduit en  $NO$ ,  $N_2O$  et/ou  $N_2$  selon les cas, Aldossari & Ishii 2021), un processus traditionnellement attribué aux bactéries. Comme les champignons ne possèdent pas la  $N_2O$  réductase présente chez d'autres microorganismes, ils peuvent constituer une source d'émissions de  $N_2O$  vers l'atmosphère, qui est considérée comme un gaz à effet de serre (Bösch et al. 2023 ; Aldossari & Ishii 2021). D'un autre côté, il a été montré que la présence de champignons AMF pouvait réduire les émissions de  $N_2O$  (e.g., Storer et al. 2018 ; Bender et al. 2014). Shen & Zhu (2021) suggèrent que les champignons AMF influencent les émissions de  $N_2O$  soit en modifiant les traits de la plante, les conditions abiotiques de l'environnement ou les communautés microbiennes associées à ces émissions. Les mécanismes sous-jacents restent toutefois largement méconnus, et la mesure dans laquelle les résultats obtenus en mésocosmes ou dans des systèmes agricoles (e.g., He et al. 2024) sont transférables aux conditions *in situ* en forêts boréales demeure incertaine. De plus, les filaments de champignons ECM et AMF jouent également un rôle important dans le lessivage des nutriments en forêts boréales (voir la méta-analyse de Qiu et al. 2022). Ce phénomène reste encore peu documenté *in situ* en forêts boréales, et à plus larges échelles, mais plusieurs mécanismes pourraient l'expliquer, dont la capacité d'assimilation des nutriments (Bahr et al. 2015) et la quantité de biomasse produite (Almeida et al. 2019).

### 4.3 Agrégation, stabilité et structure de la matière organique des sols

La littérature portant sur le rôle des champignons dans l'agrégation et la structuration des sols s'inscrit en contexte plutôt agricole ou agroforestier, même si les mécanismes décrits peuvent s'appliquer à des écosystèmes non-agricoles (Rillig & Mummey 2006 ; Lehmann et al. 2017). L'un des principaux facteurs pouvant expliquer l'implication des champignons dans l'agrégation et la structuration des sols forestiers est la production de molécules qui vont agir comme un agent de type « colle », notamment la glomaline (mais voir Irvin et al. 2021 et Holátko et al. 2021), les hydrophobines et autres composés extracellulaires (Rillig & Mummey 2006 ; de Goede et al. 2025) permettant l'agrégation des particules organiques. De plus, Wang et al. (2017) ont suggéré



que des champignons saprotrophes et ECM de la forêt boréale (respectivement *Hydnomerulius pinastri* et *Paxillus involutus*) peuvent contribuer à la formation et à la stabilisation de la matière organique en formant des complexes organo-minéraux via leur activité de décomposition oxydative, mais aussi en synthétisant des métabolites qui réagissent avec les surfaces minérales.

#### 4.4 Productivité, croissance et protection des plantes boréales

Les champignons mycorhiziens, du fait de leur association mutualiste à bénéfice réciproque où, en échange de carbone, ils fournissent aux plantes des sucres, des nutriments et des sels minéraux, contribuent avant tout à la croissance des végétaux. De manière générale, une plus grande colonisation des racines par les champignons mycorhiziens se traduit par une croissance accrue des semis (Ibáñez & McCarthy-Neumann 2016), et la croissance des semis de nombreuses espèces boréales a été montrée comme étant influencée par la présence de champignons mycorhiziens (e.g., Jonsson et al. 2001) – bien que cet effet puisse varier selon les conditions environnementales. Toutefois, la majorité des études évaluent l’impact des mycorhizes sur des semis ou des plantules, rarement sur la croissance des arbres adultes. À cet égard, à l’échelle européenne, Anthony et al. (2022) ont justement montré que la composition des communautés ECM était de très bons prédicteurs de la croissance des arbres, mais davantage d’études doivent être menées afin de voir si ces patrons sont observables aussi à l’échelle des paysages forestiers boréaux nord-américain et nord européen, mais aussi à des échelles plus locales. De plus, les champignons mycorhiziens peuvent également aider les arbres des forêts boréales à migrer vers le nord (e.g., érable à sucre et sapin baumier, Enea et al. 2025 ; Nagati et al. 2019, 2020) et à s’établir dans de nouveaux environnements, comme aux écotones forêt tempérée–boréale ou boréale–toundra ainsi que dans des sites ayant été impacté par des perturbations naturelles ou anthropique (e.g., sites miniers) (Policelli et al. 2020 ; Lethielleux-Juge 2025), mais aussi à atténuer les effets de facteurs de stress abiotiques induits par les changements climatiques, tels que l’augmentation des températures, les sécheresses, la salinité ou encore les inondations (Usman et al. 2021). Des études ont aussi montré que les champignons mycorhiziens pouvaient servir de protection chimique et physique contre des pathogènes présents dans le sol (Wagner et al. 2019 ; Štraus et al. 2024). Enfin, des études en forêts boréales ont pu détecter la présence de réseaux communs mycorhiziens, mais nous manquons de données pour répondre à de nombreuses questions encore en suspens concernant la fonctionnalité de ces réseaux, leur étendue spatiale et leur persistance dans le temps (Karst et al. 2023 ; Henriksson et al. 2023)

#### 4.5 Habitat et source de nourriture pour la biodiversité

Les champignons des forêts boréales peuvent également jouer un rôle de fournisseur d'habitat pour la biodiversité. La matière organique d'origine fongique – qu'elle se présente sous forme de mycélium diffus dans le sol ou dans le bois mort, de spores, ou encore de sporocarpes – représente une ressource nutritive riche en protéines, particulièrement prisée en forêts boréales par de nombreuses espèces d'invertébrés, notamment les insectes (Schigel 2007, 2016 ; Jonsell et al. 2016). Ainsi, Komonen (2003) proposait déjà que les sporocarpes de champignons lignicoles soient considérés comme de véritables hotspots de biodiversité pour les insectes en forêts boréales. Des études montrent également que les sporocarpes de champignons en forêts boréales constituent une source de nourriture pour la faune vertébrée, notamment les écureuils (e.g., Currah et al. 2000) et les cervidés (e.g., Cadotte et al. 2021), mais aussi des communautés diversifiées de microorganismes (e.g., Fjelde et al. 2025, preprint). Les champignons peuvent aussi, au-delà d'être eux-mêmes un habitat, créer directement ou indirectement des habitats pour la biodiversité, comme en créant du bois mort qui va abriter de riches communautés d'organismes saproxyliques (Johansson 2023 ; Löfroth et al. 2023) ou en facilitant la création de cavités par les pics (Cadieux et al. 2023). Enfin, certaines études suggèrent que les filaments de champignons mycorhiziens (*hyphosphere*) serviraient d'« autoroutes » pour des communautés de bactéries qui, à leur tour, fournissent de nombreux services de régulation et de maintien (Wang et al. 2022a), mais ce domaine de recherche est encore relativement récent et nous manquons de données expérimentales *in situ* pour comprendre à quel point ces interactions peuvent impacter le fonctionnement des peuplements forestiers boréaux.

#### 4.6 Autres services de régulation et de maintien

Des études montent, ou du moins suggèrent, que la diversité fonctionnelle des champignons fournit de nombreux autres services de régulation et de maintien en forêts boréales, comme (1) leur capacité à remédier des polluants dans les sols contaminés (Robertson et al. 2007), (2) le contrôle biologique d'insectes ravageurs d'arbres (Ivantsova et al. 2019), (3) leur rôle en tant que médiateurs des chaînes alimentaires et des réseaux d'interactions (Bahram & Netherway 2022), et (4) leur implication dans le cycle de l'eau, incluant la nutrition hydrique des plantes (Lehto & Zwiazek 2011), le transport d'eau à travers les réseaux mycéliens dans les sols (Antunes 2025) ainsi que la circulation de l'eau à travers les porosités créées par le passage des filaments (van Schöll et al. 2008), leur capacité de rétention de l'eau (Ellison et al. 2017 ; Lal 2020), et enfin, la capacité des spores à condenser l'air et à favoriser localement des précipitations (Niego et al. 2023b ; Hassett et al. 2015).

#### 4.7 Impact de l'aménagement forestier

Parmi les pratiques sylvicoles ayant les effets négatifs les plus marqués sur les communautés fongiques des sols forestiers boréaux et sur leurs fonctions figurent les coupes totales. De manière générale, les mycorrhiziens sont les plus impactés par les coupes totales puisque ces derniers sont coupés de leur source de carbone (Prescott & Grayston 2023 ; Last et al. 1979). Les coupes totales ont des impacts négatifs sur l'abondance, la biomasse, la richesse, la diversité et la composition des communautés ECM dans les premières années suivant la coupe (Holden & Treseder 2013 ; Sterkenburg et al. 2019 ; Jones et al. 2003 ; Kohout et al. 2018 ; Roth et al. 2025). Les communautés ECM peuvent mettre en moyenne au moins 50 ans à revenir à un état pré-coupe (Gundale et al. 2024 ; Kyaschenko et al. 2017 ; Varenus et al. 2016 ; Lunde et al. 2025), pouvant aller même jusqu'à 90 ans pour la richesse spécifique (Spake et al. 2015) – mais ces estimations varient fortement d'une étude à l'autre (voir Wallander et al. 2010 ; Rähn et al. 2023). La réduction de l'abondance des champignons mycorrhiziens après coupes, en plus de l'apport soudain de bois mort et de matière organique vers le sol, stimulerait l'abondance des champignons saprotrophes et donc leur activité de décomposition (i.e., effet Gadgill), ce qui contribuerait en partie au fait que les peuplements après coupes présentent généralement des pertes nettes de carbone (Kyaschenko et al. 2017). Avec l'avancement de la succession, la composition des communautés fongiques tend généralement à évoluer vers une dominance des champignons ECM (e.g., *Cortinarius*, *Russula*), en particulier des ECM décomposeurs. La stabilisation à long terme du carbone serait en partie due à l'accumulation de nécromasse fongique récalcitrante ayant un faible turnover (Gundale et al. 2024 ; Clemmensen et al. 2015). Cependant, peu de données existent sur l'évolution à long terme de divers facteurs susceptibles de contrôler la dynamique du carbone, tels que les traits fonctionnels associés au stockage du carbone ainsi que les interactions entre les champignons ECM et les ErM. Cela dit, l'impact des coupes totales sur les communautés fongiques reste complexe et les résultats dépendent fortement des caractéristiques des coupes totales, des guildes et des variables de réponse étudiées (Lunde et al. 2025). Même si la rétention d'arbres peut permettre la survie de quelques espèces de champignons ECM après une coupe totale, il est recommandé de maintenir de larges surfaces de vieilles forêts boréales intactes afin de maintenir les communautés fongiques et les SE qu'elles fournissent (Varenus et al. 2016).

Plusieurs études mettent en évidence les impacts potentiellement négatifs que peuvent avoir les plantations sur les communautés fongiques des sols, notamment en raison du caractère monospécifique des peuplements et de la simplification de leur structure (rangée linéaire d'arbres). Cependant, des plantations plus anciennes peuvent, dans certains cas, accueillir des communautés fongiques, en particulier d'ECM, comparables à celles présentes dans des forêts

régénérées naturellement (Spake et al. 2016). Toutefois, peu d'études ont été menées visant à évaluer l'impact direct des plantations sur les fonctions et les SE associés à ces communautés fongiques en forêts boréales. Dans certains cas, la plantation d'arbres peut contribuer à la restauration des communautés fongiques ECM après une coupe totale (Rähn et al. 2023), une méthode s'avérant plus efficace que l'ensemencement de graines (mais voir Varenius et al. 2016). Le choix de l'espèce d'arbre plantée peut également changer la composition des communautés fongiques (Danielsen et al. 2021). La préparation du terrain par scarification du sol, précédant généralement une plantation, et ses impacts sur les fonctions liées aux champignons en forêts boréales demeurent eux aussi peu étudiés. Ces effets semblent néanmoins être variables selon le type de peuplement (Rähn et al. 2023). Davantage d'études explorant diverses intensités de scarification et mélanges d'espèces plantées (voir Wang et al. 2022b, 2025 ; Xu et al. 2023) seront certainement nécessaires pour mieux comprendre les effets des plantations en milieu boréal sur les fonctions et les SE fournis par les champignons, notamment en ce qui concerne les dynamiques du carbone et des nutriments.

Une des pratiques d'aménagement forestier qui pourrait être recommandée pour atténuer les écarts dans les communautés fongiques et les fonctions associées entre les forêts naturelles et les forêts aménagées est la foresterie à couvert continu. La revue systématique de Savilaakso et al. (2021) montre que la richesse fongique est généralement plus élevée dans les peuplements sous régime de foresterie à couvert continu, par rapport aux jeunes peuplements équiens ayant subi une coupe totale. Toutefois, des études montrent que les réponses des communautés fongiques peuvent être très variables. Même si elles restent généralement plus similaires entre les peuplements sous foresterie à couvert continu et ceux non aménagés qu'avec des coupes totales, elles demeurent néanmoins différentes de celles présentes dans les peuplements non aménagés (Kim et al. 2021 ; Roth et al. 2025 ; Paillet et al. 2010). D'un point de vue fonctionnel, Roth et al. (2025) ont montré que les stocks de carbone organique, les taux de décomposition de la cellulose et la nécromasse fongique ne différaient pas significativement entre les différents traitements équiens et inéquiens, les coupes totales et les parcelles non coupées, suggérant l'existence d'une certaine redondance fonctionnelle. Toutefois, Roth et al. (2026) suggèrent, en se basant sur des données isotopiques de l'azote ( $^{15}\text{N}$ ), une plus grande contribution des champignons mycorhiziens à la formation de la matière organique du sol dans les parcelles sous aménagement inéquien, comparativement aux autres traitements sylvicoles.

## 5. Fonctions et services d'approvisionnement (matériels)

### 5.1 Production de champignons comestibles et de produits naturels

Certaines espèces de champignons en forêts boréales, notamment des ECM, produisent des sporocarpes comestibles par l'Homme, aussi appelés produits forestiers non ligneux (PFNL), et qui vont être cueillis chaque année à des fins économiques (Vanhanen et al. 2012). En effet, le rendement des champignons récoltés chaque année peut atteindre des millions de kilogrammes annuellement (Triviño et al. 2023b), soutenant ainsi une socio-économie grandissante autour du mycotourisme et de la mycosilviculture (Savoie & Largeteau 2011 ; Cloutier et al. 2025). De plus, les champignons, notamment les endophytes (voir Stierle & Stierle 2015 ; Tienaho et al. 2020), sont reconnus pour leur capacité à synthétiser une vaste gamme de métabolites secondaires. Plusieurs de ces métabolites présentent des propriétés bioactives susceptibles d'avoir des applications majeures en santé humaine (Ngwogu & Ngwogu 2025). Rien que pour les années 2023 et 2024, Shi et al. (2024) et Bao et al. (2025) ont respectivement recensé 553 et 907 produits naturels d'origine fongique. À ce jour, environ 15 600 composés naturels issus des champignons ont été décrits dans la littérature (Bills & Gloer 2016). En Amérique du Nord, Zeb & Le (2021) ont compilé 79 espèces de champignons étudiées pour leurs propriétés médicinales, dont 60 % présentaient des propriétés bioactives qui n'avaient jusqu'alors pas été rapportées. Ceci indique qu'un nombre important de composés bioactifs sont susceptibles d'être découverts et potentiellement utilisés par l'humanité à l'avenir, bien que davantage de recherches soient nécessaires pour l'extraction, l'isolation et l'évaluation des propriétés bioactives des composés issus des champignons en forêts boréales. Enfin, Niego et al. (2023a) ont également mis en évidence que les champignons peuvent être à l'origine de nombreux produits pharmaceutiques et médicaux, ainsi que d'aliments et de boissons, et d'autres commodités, ayant des applications pour l'industrie.

### 5.2 Impact de l'aménagement forestier

Étant donné l'impact documenté des coupes totales sur les communautés ECM (voir section 4.7), leur utilisation devrait, théoriquement, entraîner une réduction drastique, voire complète, de la production de champignons comestibles destinés au marché (de-Miguel et al. 2014). Cela dit, des études, principalement conduites en Espagne, montrent que la production de champignons comestibles était maximisée dans des scénarios d'aménagement intensif avec des éclaircies commerciales (de-Miguel et al. 2014 ; Peura et al. 2016). Néanmoins, de tels scénarios d'aménagement intensifs ne sont pas nécessairement compatibles avec la réalisation d'autres SE.

Dans la simulation sur 100 ans réalisée par Triviño et al. (2023b) à l'échelle de la forêt boréale suédoise, le scénario de traitement sylvicole qui favorisait le plus la production de champignons comestibles (en kg ha<sup>-1</sup>) était le régime d'aménagement équié sans éclaircies mais avec des rotations courtes. Or, ce régime était également celui qui fournissait les valeurs les plus basses pour la production de baies sauvages et de bois mort. Dans le centre et le sud de la Finlande, Peura et al. (2018) ont obtenu des résultats similaires, la production de champignons comestibles étant favorisée sous un régime d'aménagement avec rotation. Des études suggèrent par ailleurs que l'adoption d'une foresterie favorisant la croissance des arbres et le maintien du couvert forestier peut permettre de concilier la production de champignons comestibles et tout en à la demande en bois (Peura et al. 2016 ; Tahvanainen et al. 2016). Mieux comprendre comment les différentes espèces de champignons comestibles en forêts boréales réagissent aux diverses intensités d'aménagement forestier nécessite avant tout des connaissances approfondies sur leur écologie, leur distribution et leurs exigences en matière d'habitat, données qui nous font actuellement défaut (mais voir Gévy & Villeneuve 2009).

## **6. Fonctions et services socio-culturels (immatériels)**

### **6.1 Bioindicateur**

En forêts boréales, de nombreuses espèces de champignons, particulièrement les polypores, manifestent des affinités prononcées pour les attributs caractéristiques des vieilles forêts. Elles sont de ce fait fréquemment considérées comme des indicateurs des vieilles forêts, des stades avancés de succession forestière, ou encore de la continuité temporelle, de la qualité de l'habitat, de la « naturalité » ou de la valeur de conservation d'un peuplement (Virolainen et al. 2000 ; Kyraschenko et al. 2025). Ces espèces sont particulièrement sensibles à la fragmentation de l'habitat induite par l'aménagement forestier et nécessitent donc la présence d'un continuum de bois mort diversifié au sein des peuplements (Ruokolainen et al. 2018). De même, la présence et la connectivité de forêts offrant des habitats de qualité ou clés pour la biodiversité à l'échelle du paysage (Atrena et al. 2025 ; Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003) sont des éléments importants pour comprendre la distribution des espèces de polypores indicatrices en forêts boréales. Néanmoins, le concept et la désignation d'espèces de champignons bioindicatrices ne sont pas toujours clairement définis ni intégralement étayés par des données empiriques et quantitatives (Halme et al. 2017). Des recherches supplémentaires sont par conséquent nécessaires afin d'évaluer si ces espèces bioindicatrices sont effectivement représentatives de ce qu'elles sont censées indiquer (Heilmann-Clausen et al. 2016 ; Halme et al. 2017). Enfin, de manière plus générale, certaines études suggèrent également que des espèces de champignons pourraient servir

de bioindicateurs de la fertilité des sols (Kranabetter et al. 2009), de la résilience des peuplements (Taylor et al. 2010), ainsi que du niveau de pollution de l'environnement (Ediriweera et al. 2022).

## 6.2 Valeurs culturelles

La cueillette de champignons comestibles est également une activité récréative et touristique largement pratiquée en forêts boréales (Tunón 2022 ; Pérez-Moreno et al. 2021 ; Cloutier et al. 2025). Par ailleurs, les champignons occupent une place importante dans les œuvres et représentations artistiques, notamment contemporaines, ainsi que dans la communication artistique visuelle (Boddy & Mills 2025 ; Rapp 2019 ; Meyer 2019 ; Nai & Meyer 2016). Les champignons des forêts boréales jouent également un rôle culturel pour de nombreuses communautés autochtones. Par exemple, Uprety et al. (2012) ont répertorié 13 espèces de champignons aux propriétés médicinales utilisées par les Premières Nations dans les forêts boréales canadiennes. Plus récemment, Turner & Cuerrier (2022) ont documenté environ 30 à 40 espèces de champignons possédant une valeur culturelle pour les Premières Nations dans les forêts boréales canadiennes. Ces usages culturels s'étendent de la cueillette pour la consommation personnelle ou comme marchandise, à l'utilisation comme allume-feu, pour leurs propriétés médicinales, ou pour leurs valeurs spirituelles et leur place dans les rites, cérémonies, récits, croyances et les expressions artistiques (Turner & Cuerrier 2022). Cependant, des études ethnomycologiques approfondies sur les connaissances culturelles et traditionnelles des communautés locales et des Premières Nations dans les forêts boréales font toujours défaut. Kaaronen (2025) a récemment ouvert la voie en réalisant une première revue ethnomycologique de l'utilisation des champignons à travers 193 sociétés dans le monde.

## 6.3 Impact de l'aménagement forestier

Contrairement aux SE de régulation/maintien et d'approvisionnement, l'impact de l'aménagement forestier sur les services socio-culturels fournis par les champignons en forêts boréales est largement moins étudié (Figure SX) et, de fait, plus difficile à évaluer. A priori, l'un des services socio-culturels les plus susceptibles d'être impactés par les pratiques sylvicoles est l'utilisation de certains champignons forestiers par les communautés locales et les Premières Nations. Bélisle et al. (2025) ont montré, à travers des simulations, que l'impact cumulatif de la foresterie et des changements climatiques pourrait avoir des conséquences négatives sur plusieurs valeurs attribuées aux vieilles forêts par les Premières Nations, telles que la chasse et le piégeage. De même, Carroll et al. (2025) ont récemment mis en évidence, par le biais également de modélisation, les effets négatifs de la foresterie sur la capacité des Premières Nations de l'Ouest

de la forêt boréale canadienne à utiliser traditionnellement les plantes. Nous pouvons ainsi émettre l'hypothèse que des impacts similaires sont à prévoir pour l'utilisation culturelle des champignons. Certains auteurs appellent d'ailleurs à ce que l'aménagement durable des forêts boréales inclue davantage les services socio-culturels rendus par la biodiversité qui bénéficient aux Premières Nations et aux communautés locales à travers les paysages forestiers boréaux (Berkes & Davidson-Hunt 2006).

## 7. Enjeux et défis

### 7.1 Cadre conceptuel des services écosystémiques

En forêts boréales, les champignons sont des fournisseurs potentiels, directs et indirects, de toutes les catégories de SE (Fang et al. 2023 ; Pringle et al. 2011 ; Heilmann-Clausen et al. 2015 ; Dighton 2018 ; Akter et al. 2025). Toutefois, certaines catégories de SE, telles que les services de régulation et de maintien liés à la dynamique du carbone et des nutriments, sont surreprésentées dans notre corpus d'articles par rapport aux services d'approvisionnement et socio-culturels. De plus, notre corpus d'articles montre qu'à l'échelle des travaux réalisés spécifiquement en forêts boréales, une minorité d'études utilise explicitement le terme SE, même dans des cas où des SE sont effectivement étudiés. A fortiori, très peu d'études proposent une évaluation économique de ces SE. Cette situation peut être attribuée à deux raisons. Premièrement, le fait que de nombreux auteurs utilisent les termes SE, fonctions et processus écologiques de manière très vague (Costanza et al. 2017 ; Ferraro et al. 2025). Par exemple, deux des thématiques les plus étudiées, le stockage du carbone et la décomposition de la matière organique, peuvent être considérées soit comme une fonction écologique, soit comme un SE, selon les auteurs. Dans certains cas, le terme SE peut également être employé uniquement comme mot-clé dans les introductions ou les résumés afin de justifier des recherches sur des aspects multiples de la biodiversité, sans pour autant traiter des SE *per se* (Ferraro et al. 2025). Deuxièmement, l'utilisation du terme SE semble être plus courante dans certains domaines de recherche spécifiques (Ramos et al. 2019), tels que la production de champignons comestibles.

Nos résultats soulignent la nécessité d'établir un cadre conceptuel pour l'étude des SE fournis par la diversité fonctionnelle des champignons dans les forêts boréales, distinguant clairement l'étude des services (potentiels et réalisés), les bénéfices qui en sont tirés par les populations humaines et leurs valeurs (monétaires ou non), des fonctions et processus écologiques qui les soutiennent, ainsi que tous les liens de connexion entre ces notions (voir Saarikoski et al. 2015 ; Pohjanmies et al. 2017). Comme pistes de réflexion, Saarikoski et al. (2015) ont proposé à cet égard de distinguer les notions de SE intermédiaires (e.g., le stockage et la séquestration du



carbone) des SE finaux (e.g., la régulation du climat) afin de rendre la définition de SE plus opérationnelle pour les forêts boréales. D'un point de vue de l'évaluation monétaire, une première tentative à l'échelle globale d'estimer la valeur monétaire de plusieurs SE rendus par les champignons a été proposée par Niego et al. (2023a). Cependant, cette valeur (54,57 billions de dollars US) est sans doute sous-estimée car elle ne tient pas compte d'autres services fournis par les champignons qui sont plus difficiles à quantifier monétairement, comme la productivité forestière. De plus, le concept de SE réalisés dépend de la proximité géographique des populations humaines à l'endroit où le SE est fourni, ainsi que de l'offre, de la demande et du flux de ces services (Goldenberg et al. 2017 ; Erdozain et al. 2019). Que ce soit via notre approche 1 ou 2, nous n'avons pas observé d'études sur les SE rendus par les champignons qui fassent clairement la distinction entre des SE potentiels et des SE réalisés.

## 7.2 L'enjeu de l'échelle spatiale : du peuplement au paysage

L'échelle spatiale à laquelle sont évalués les SE et les fonctions fournies par les champignons est un facteur important à prendre en compte, car la réalisation de ces services peut varier entre l'échelle du peuplement et celle du paysage (Turner et al. 2013 ; Roces-Díaz et al. 2018). En forêts boréales, plusieurs facteurs agissant à l'échelle du peuplement peuvent influencer les fonctions et les SE potentiellement fournis par la diversité fonctionnelle des champignons, incluant la structuration verticale du sol (e.g., Santalahti et al. 2016 ; Peršoh et al. 2018), la composition, la structure et l'âge du peuplement arboré (e.g., Nagati et al. 2018 ; Sun et al. 2015 ; DeBellis et al. 2006 ; Kyaschenko et al. 2017), ainsi que l'hétérogénéité locale de l'environnement et des habitats (e.g., Foudyl-Bey et al. 2016 ; Hekkala et al. 2023). En contrepartie, peu d'études en forêts boréales ont examiné comment la configuration et la composition du paysage (e.g., la quantité, la taille et la distribution des habitats, la fragmentation, la continuité physique et fonctionnelle, les « effets de bord », etc.) peuvent expliquer la distribution des espèces de champignons et leur impact sur les fonctions et les SE fournis. Ceci s'explique sans doute par le fait que l'intégration des champignons dans les études d'écologie du paysage est récente par rapport à d'autres groupes d'organismes (Grilli et al. 2017). En forêts boréales, la fragmentation des territoires forestiers boréaux, induite principalement par l'aménagement forestier et l'application at large-scale des coupes totales, ont des effets négatifs sur de nombreuses espèces de champignons, notamment en réduisant la quantité de vieilles forêts dans le paysage, la connectivité des patchs résiduels à des vieilles forêts et en augmentant les effets de bord (Lunde et al. 2025 ; Rianhard et al. 2025 ; Lariviere et al. 2025). Cependant, il a été montré que certains effets peuvent être variables d'une

étude à l'autre (e.g., effet de la quantité/fragmentation d'habitats), du moins comme le suggère des études en forêts tempérées (Raimbault et al. 2024 ; Mennicken et al. 2020 ; Su et al. 2022).

L'une des caractéristiques des vieilles forêts boréales est qu'elles présentent une dynamique spatiotemporelle complexe contrôlée par des perturbations naturelles primaires (e.g., feux) et secondaires (e.g., épidémies d'insectes) (Martin et al. 2020), ce qui pourrait avoir des conséquences sur les fonctions et les SE fournis par les communautés fongiques à l'échelle locale et du paysage. À ce jour, les études ont montré en forêts boréales que (1) les perturbations naturelles telles que les feux, les épidémies d'insectes et les chablis ont des impacts largement plus négatifs que positifs sur de nombreux SE fournis par la forêts boréales (Thom & Seidl 2016), mais ces effets peuvent varier d'une guildes à l'autre ; et (2) la sévérité, la fréquence et le type de perturbation naturelle peuvent impacter directement ou indirectement l'évolution temporelle des communautés fongiques ainsi que leurs activités fonctionnelles post-perturbation (Hewitt et al. 2023 ; Day et al. 2019 ; Pérez-Izquierdo et al. 2021 ; Gundale et al. 2024 ; Rodriguez-Ramos et al. 2021). Néanmoins, les conséquences fonctionnelles des perturbations naturelles sur l'ensemble des SE fournis par les champignons en forêts boréales restent largement sous-étudiées. De plus, leurs effets cumulatifs avec les pratiques d'aménagement forestier et les changements climatiques rendent l'ensemble encore plus complexe et les effets difficiles à prévoir (Peichl et al. 2023). Des pistes de recherche prometteuses pour surmonter les biais spatiaux dans la cartographie des fonctions et des SE fournis par les champignons, ainsi que de leurs réponses face aux perturbations, en forêts boréales est la télédétection (voir Andrew et al. 2014 ; Akujärvi et al. 2016). Nous pensons que les analyses et la modélisation en écologie spatiale pourraient aider à dépasser la simple description de patrons contexte-dépendants pour faire de l'écologie prédictive des fonctions et des SE fournis par les champignons à plusieurs échelles spatiales.

### 7.3 Biais fonctionnels et complexité des interactions

Une grande partie de la littérature portant sur les liens entre champignons et fonctions/SE en forêts boréales est surreprésentée par les champignons ECM et les saprotrophes (Lindahl & Clemmensen 2016). Cependant, de plus en plus d'études mettent en lumière les rôles potentiellement importants d'autres guildes fongiques, encore largement sous-étudiées, dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers boréaux. Par exemple, des travaux ont suggéré que, en partie en raison du fort taux de mélanisation de certaines espèces, les champignons ErM et les endophytes racinaires sont susceptibles de jouer un rôle dans la séquestration à long terme du carbone dans les sols des forêts boréales (Clemmensen et al. 2015) et dans la dynamique temporelle post-feux des communautés fongiques (Kohout et al. 2018). Des études suggèrent également que certains

endophytes racinaires seraient impliqués dans les premières étapes de décomposition de la biomasse racinaire morte suite à une coupe totale (Kohout et al. 2018), et que les *dark-septate endophytes* (DSE) contribueraient à la tolérance à la chaleur des plantes boréales ECM après le passage d'un feu (Hewitt et al. 2023). Contrairement à leur mauvaise réputation (Hyde et al. 2018), les champignons pathogènes/parasites ne fournissent pas que des *disservices* (Sandbrook & Burgess 2015), mais jouent aussi un rôle important dans la dynamique du carbone forestier (e.g., mortalité des arbres, Brassard & Chen 2006) ou peuvent avoir des applications de biocontrôle d'insectes ravageurs (Ivantsova et al. 2019). De plus, outre les interactions entre ECM et saprotrophes qui ont fait l'objet de nombreuses études en forêts boréales, les conséquences fonctionnelles de nombreuses autres interactions inter-guildes (e.g., champignons ECM et DES, Terhonen et al. 2019 ; champignons ECM et AMF chez des plantes doublement mycorhizées, Rog et al. 2025) et inter-royaume (e.g., champignons mycorhiziens et bactéries, Wang et al. 2022a) sur les fonctions et SE fournis par les diverses guildes de champignons en forêts boréales restent encore à explorer. Une première étape serait d'intégrer le cadre conceptuel des réseaux d'interactions à l'étude des SE fournis par les champignons, ce qui permettrait d'étudier l'impact des changements globaux sur la complexité et la structure de ces réseaux et, par extension, sur leur capacité à fournir des SE (Dee et al. 2017 ; Stanworth et al. 2024).

#### 7.4 Quel proxy pour quelle fonction ?

Même si, dans notre corpus d'articles, 46.7% des études quantifient les relations entre champignons et fonctions/SE, les études qui emploient des proxies pour évaluer les fonctions et services fournis par les champignons sont de plus en plus nombreuses. Avec l'avènement du séquençage à haut débit et l'utilisation désormais beaucoup plus répandue des analyses de métabarcoding de l'ADNe, il est possible, à partir des séquences récupérées à partir d'échantillons environnementaux, d'assigner une guildes/groupe trophique aux OTUs/ASVs fongiques à partir de bases de données de référence comme FunGuild (Nguyen et al. 2016 ; Tedersoo et al. 2022b). Ceci pourrait expliquer, dans notre corpus d'articles, la forte augmentation du nombre d'articles utilisant comme proxy les groupes fonctionnels (ou guildes) (Figure S5), ainsi que la proportion d'articles traitant de multiples fonctions/SE à la fois (Figure S2, S3). En effet, ces approches permettent d'inférer indirectement sur plusieurs fonctions simultanément ou sur l'implication fonctionnelle générale d'une guildes donnée, sans avoir à quantifier ces liens de manière directe ou via des expériences *in situ*. Toutefois, l'utilisation des guildes fongiques comme proxy présente plusieurs défis. Premièrement, certaines espèces de champignons peuvent transiter d'une guildes à une autre au cours de leur cycle de vie (e.g., continuums saprophyte–mutualiste ou saprophyte–

endophyte ; Selosse et al. 2018 ; Peng et al. 2025). Deuxièmement, de nombreux cas ont été documentés, notamment en forêts boréales, où des modes de vie différents peuvent être retrouvés au sein d'une même guild, d'une même famille et même au sein d'un même genre (e.g., *Cortinarius*, Lindahl & Tunlid 2015). Troisièmement, il existe un manque important de connaissances sur la diversité taxonomique et les rôles fonctionnels au sein de nombreux groupes fongiques qui sont détectés de manière abondante dans les sols forestiers boréaux (e.g., *Archaeorhizomycetes*, Thoen et al. 2025). Ces lacunes doivent inciter à la prudence dans l'interprétation ou les inférences fonctionnelles faites à partir de proxies comme les guildes fonctionnelles assignées sur la base de séquences.

Notre revue montre également l'utilisation croissante des approches par traits fonctionnels afin d'étudier l'implication fonctionnelle des champignons en forêts boréales. Cet élan est soutenu notamment par la mise en place de bases de données de traits fonctionnels pour les champignons, telles que FunFun (Zanne et al. 2020) et FungalTrait (Pöhlme et al. 2021). Ces efforts se sont principalement concentrés sur des traits fonctionnels en lien avec le stockage du carbone et le cycle des nutriments, et sur les guildes ECM et saprotrophes (e.g., Jörgensen et al. 2022, 2025 ; Wurzbürger & Clemmensen 2018 ; Fernandez & Kennedy 2015 ; Schaffer-Morrison & Zak 2023). En effet, très peu d'études ont été comparativement menées sur les liens entre des traits fonctionnels et d'autres fonctions/SE fournis par les champignons, comme la croissance des arbres (Anthony et al. 2022) ou bien la structure des sols forestiers (Lehmann et al. 2020). Des efforts sont également en cours pour proposer la mise en place de groupes fonctionnels culturels chez les oiseaux, basés sur des traits fonctionnels, comme proxy de SE socio-culturels qu'ils fournissent (e.g., Zoeller et al. 2020). Cependant, à notre connaissance, aucune initiative de ce type n'a été entreprise à ce jour pour les champignons dans les écosystèmes forestiers. Par conséquent, il existe un réel besoin de construire des bases de données globales sur les relations entre des traits fonctionnels – qu'ils soient morphologiques, transcriptomiques, ou même liés aux réseaux d'interaction (e.g., Aguilar-Trigueros et al. 2025) – chez un large spectre de groupes taxonomiques et de guildes, et différentes catégories de fonctions et de SE. De manière plus générale, nous manquons encore de travaux qui documentent de manière empirique et quantitative, à la fois *in situ* et à travers des expérimentations en conditions contrôlées, les relations entre les nombreux proxies liés aux champignons et les fonctions, les processus et la multifonctionnalité des écosystèmes forestiers (Li et al. 2019). Une manière d'aller de l'avant serait de (1) faire progresser notre compréhension des traits fonctionnels chez les champignons aux niveaux du taxon, de l'individu et des gènes ; (2) mieux comprendre comment ces traits sont liés aux fonctions

écologiques et SE ; et (3) étudier comment ces relations varient in situ à différentes échelles spatiales, selon les guildes, et en réponse aux perturbations naturelles et anthropiques.

## 8. Conclusions et perspectives

Les champignons fournissent tous les types de SE. Toutefois, dans les forêts boréales, ce sont principalement les fonctions et services liés au stockage du carbone et à la décomposition de la matière organique qui ont été les plus étudiés. Il existe néanmoins un besoin clair de développer un cadre conceptuel propre à l'étude des SE fournis par la diversité fonctionnelle des champignons en forêts boréales, faisant la distinction avec les fonctions et les processus écologiques qui les sous-tendent. Il existe également un besoin d'accumuler des données quantitatives sur les relations entre proxies et fonctions/SE fournies par les champignons. Pour ce faire, des efforts doivent notamment être consacrés à mobiliser les technologies *omiques* et les outils de génomique fonctionnelle (ère post-génomique, voir Nagy et al. 2025), afin de mieux caractériser la diversité fonctionnelle des champignons en forêts boréales. Dans une perspective de gestion durable des forêts, les recherches devraient également mettre l'accent sur la documentation des effets combinés des traitements sylvicoles, des perturbations naturelles et des changements climatiques sur les communautés fongiques et leurs fonctions, ainsi que sur leur capacité à fournir plusieurs SE à la fois. Enfin, nous croyons qu'une meilleure connaissance des SE fournis par les champignons permettrait de sensibiliser aux dépendances des sociétés humaines envers les champignons, et de favoriser leur intégration dans les stratégies de conservation de la biodiversité.

## 10. Références

- Adamczyk, B., Sietiö, O. M., Biasi, C., & Heinonsalo, J. (2019). Interaction between tannins and fungal necromass stabilizes fungal residues in boreal forest soils. *The New Phytologist*, 223(1), 16-21.
- Aguilar-Trigueros, C. A., & Frew, A. (2025). Connecting the dots: Network structure as a functional trait in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plants, People, Planet*.
- Abdel-Hamid, A. M., Solbiati, J. O., & Cann, I. K. (2013). Insights into lignin degradation and its potential industrial applications. In *Advances in applied microbiology* (Vol. 82, pp. 1-28). Academic Press.
- Akter, S., Mahmud, U., Shoumik, B. A. A., & Khan, M. Z. (2025). Although invisible, fungi are recognized as the engines of a microbial powerhouse that drives soil ecosystem services. *Archives of Microbiology*, 207(4), 79.

- Akujärvi, A., Lehtonen, A., & Liski, J. (2016). Ecosystem services of boreal forests—carbon budget mapping at high resolution. *Journal of Environmental Management*, 181, 498-514.
- Aldossari, N., & Ishii, S. (2021). Fungal denitrification revisited—Recent advancements and future opportunities. *Soil Biology and Biochemistry*, 157, 108250.
- Almeida, J. P., Rosenstock, N. P., Forsmark, B., Bergh, J., & Wallander, H. (2019). Ectomycorrhizal community composition and function in a spruce forest transitioning between nitrogen and phosphorus limitation. *Fungal Ecology*, 40, 20-31.
- Almeida, J. P., Rosenstock, N. P., Woche, S. K., Guggenberger, G., & Wallander, H. (2022). Nitrophobic ectomycorrhizal fungi are associated with enhanced hydrophobicity of soil organic matter in a Norway spruce forest. *Biogeosciences*, 19(15), 3713-3726.
- Andrew, M. E., Wulder, M. A., & Nelson, T. A. (2014). Potential contributions of remote sensing to ecosystem service assessments. *Progress in Physical Geography*, 38(3), 328-353.
- Anthony, M. A., Crowther, T. W., Van Der Linde, S., Suz, L. M., Bidartondo, M. I., Cox, F., ... & Averill, C. (2022). Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe. *The ISME journal*, 16(5), 1327-1336.
- Antunes, P. M. (2025). Fluid mechanics within mycorrhizal networks: exploring concepts, traits, and methodologies. *New Phytologist*, 248(3), 1180-1191.
- Atrena, A., Undin, M., Edman, M., Carlsson, F., Englund, O., & Jonsson, B. G. (2025). Fragmented forests, isolated fungi: Saproxylic polypores in boreal woodland key habitats. *Forest Ecology and Management*, 596, 123065.
- Auer, L., Buée, M., Fauchery, L., Lombard, V., Barry, K. W., Clum, A., ... & Martin, F. M. (2024). Metatranscriptomics sheds light on the links between the functional traits of fungal guilds and ecological processes in forest soil ecosystems. *New Phytologist*, 242(4), 1676-1690.
- Aziz, T., & Van Cappellen, P. (2019). Comparative valuation of potential and realized ecosystem services in Southern Ontario, Canada. *Environmental Science & Policy*, 100, 105-112.
- Bahr, A., Ellström, M., Bergh, J., & Wallander, H. (2015). Nitrogen leaching and ectomycorrhizal nitrogen retention capacity in a Norway spruce forest fertilized with nitrogen and phosphorus. *Plant and Soil*, 390(1), 323-335.
- Bahram, M., & Netherway, T. (2022). Fungi as mediators linking organisms and ecosystems. *FEMS microbiology reviews*, 46(2), fuab058.
- Baldrian, P., Bell-Dereske, L., Lepinay, C., Větrovský, T., & Kohout, P. (2022). Fungal communities in soils under global change. *Studies in Mycology*, 103(1), 1-24.
- Bao, M., Shi, Y., Gong, X., Guo, Y., Wang, J., Chen, X., & Liu, L. (2025). New bioactive secondary metabolites from fungi: 2024. *Mycology*, 16(3), 961-987.

- Bélisle, A. C., Mantyka-Pringle, C., Boulanger, Y., Croteau, B., Wapachee, A., Drapeau, L. J., ... & Asselin, H. (2025). Indigenous knowledge, forest landscape modeling, and the cumulative effects of environmental changes. *Ecological Applications*, 35(5), e70053.
- Bender, S. F., Plantenga, F., Neftel, A., Jocher, M., Oberholzer, H. R., Köhl, L., ... & Van Der Heijden, M. G. (2014). Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N<sub>2</sub>O emissions from soil. *The ISME journal*, 8(6), 1336-1345.
- Berkes, F., & Davidson-Hunt, I. J. (2006). Biodiversity, traditional management systems, and cultural landscapes: examples from the boreal forest of Canada. *International Social Science Journal*, 58(187), 35-47.
- Bernal, S., Hedin, L. O., Likens, G. E., Gerber, S., & Buso, D. C. (2012). Complex response of the forest nitrogen cycle to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3406-3411.
- Bills, G. F., & Gloer, J. B. (2016). Biologically active secondary metabolites from the fungi. *Microbiology spectrum*, 4(6), 10-1128.
- Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: Does it matter? *Oikos*, 100(2), 223–231.
- Boddy, L., & Mills, M. E. H. O. (2025). The visual art of mycology. *Current Biology*, 35(11), R440-R447.
- Bödeker, I. T., Clemmensen, K. E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å., & Lindahl, B. D. (2014). Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 203(1), 245-256.
- Bödeker ITM, Nygren CMR, Taylor AFS, Olson Å and Lindahl BD. (2009). Class II peroxidase-encoding genes are present in a phylogenetically wide range of ectomycorrhizal fungi. *ISME Journal* 3, 1387–1395.
- Boer, W. de, Folman, L.B., Summerbell, R.C. & Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development\*. *FEMS Microbiology Reviews*, 29 (4), 795–811.
- Bösch, Y., Pold, G., Saghai, A., Karlsson, M., Jones, C. M., & Hallin, S. (2023). Distribution and environmental drivers of fungal denitrifiers in global soils. *Microbiology spectrum*, 11(3), e00061-23.
- Bradshaw, C. J. A., & Warkentin, I. G. (2015). Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. *316 Global and Planetary Change*, 128, 24-30.
- Brassard, B. W., & Chen, H. Y. (2006). Stand structural dynamics of North American boreal forests. *Critical reviews in plant sciences*, 25(2), 115-137.

- Bunn, R. A., Corrêa, A., Joshi, J., Kaiser, C., Lekberg, Y., Prescott, C. E., ... & Karst, J. (2024). What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi?. *New Phytologist*, 244(4), 1199-1215.
- Cadieux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, L., Deschênes, R., & Nappi, A. (2023). Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6, 1084696.
- Cadotte, M., Richard, J. H., Bérubé, J. A., & Côté, S. D. (2021). Mycophagy of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) in the boreal forest. *Forests*, 12(9), 1247.
- Carroll, K. A., Grey, F., Anderson, N., Anderson, N., Goward, S. L., & Fisher, J. T. (2025). Indigenous-led research on traditional territories highlights the impacts of forestry harvest practices on culturally important plants. *Earth Stewardship*, 2(1), e70009.
- Certano, A. K., Fernandez, C. W., Heckman, K. A., & Kennedy, P. G. (2018). The afterlife effects of fungal morphology: Contrasting decomposition rates between diffuse and rhizomorphic necromass. *Soil Biology and Biochemistry*, 126, 76-81.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in plant science*, 18(9), 484-491.
- Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 205(4), 1525-1536.
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., ... & Lindahl, B. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339(6127), 1615-1618.
- Cloutier, A., Vachon, M. A., & Coulombe, P. (2025). Characterising the landscape of mycotourism initiatives in Quebec: a comprehensive overview including a classification, cluster analysis and strategic group approach. *Journal of Ecotourism*, 24(3), 349-376.
- Costanza, R., De Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., ... & Grasso, M. (2017). Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go?. *Ecosystem services*, 28, 1-16.
- Currah, R. S., Smreciu, E. A., Lehesvirta, T., Niemi, M., & Larsen, K. W. (2000). Fungi in the winter diets of northern flying squirrels and red squirrels in the boreal mixedwood forest of northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, 78(12), 1514-1520.



- Danielsen, J. S., Morgado, L., Mundra, S., Nybakken, L., Davey, M., & Kauserud, H. (2021). Establishment of spruce plantations in native birch forests reduces soil fungal diversity. *FEMS microbiology ecology*, 97(7), fiab074.
- Day, N. J., Dunfield, K. E., Johnstone, J. F., Mack, M. C., Turetsky, M. R., Walker, X. J., ... & Baltzer, J. L. (2019). Wildfire severity reduces richness and alters composition of soil fungal communities in boreal forests of western Canada. *Global change biology*, 25(7), 2310-2324.
- DeBellis, T., Kernaghan, G., Bradley, R., & Widden, P. (2006). Relationships between stand composition and ectomycorrhizal community structure in boreal mixed-wood forests. *Microbial ecology*, 52(1), 114-126.
- Dee, L. E., Allesina, S., Bonn, A., Eklöf, A., Gaines, S. D., Hines, J., ... & Thompson, R. M. (2017). Operationalizing network theory for ecosystem service assessments. *Trends in ecology & evolution*, 32(2), 118-130.
- de Goede, S. P., Hannula, S. E., Jansen, B., & Morriën, E. (2025). Fungal-mediated soil aggregation as a mechanism for carbon stabilization. *The ISME Journal*, 19(1), wraf074.
- DeLancey, L. C., McCarthy, M. J., Peterson, K., Yeam, J. J., Kaminsky, L., Smith, M. E., ... & Kennedy, P. G. (2025). More exceptions than rules: Variable effects of ectomycorrhizal fungi on leaf litter decomposition in temperate pine forests. *Journal of Ecology*.
- Delaux, P. M. (2017). Comparative phylogenomics of symbiotic associations. *New Phytologist*, 213(1), 89-94.
- de-Miguel, S., Bonet, J. A., Pukkala, T., & de Aragón, J. M. (2014). Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: a regional model-based scenario analysis. *Forest Ecology and Management*, 330, 218-227.
- Dighton, J. (2018). Fungi in ecosystem processes. CRC press.
- Ediriweera, A. N., Karunarathna, S. C., Yapa, P. N., Schaefer, D. A., Ranasinghe, A. K., Suwannarach, N., & Xu, J. (2022). Ectomycorrhizal mushrooms as a natural bio-indicator for assessment of heavy metal pollution. *Agronomy*, 12(5), 1041.
- Eliasson, P. (2007). *Impacts of climate change on carbon and nitrogen cycles in boreal forest ecosystems* (No. 2007: 89).
- Ellison, D., Morris, C. E., Locatelli, B., Sheil, D., Cohen, J., Murdiyarso, D., ... & Sullivan, C. A. (2017). Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Global environmental change*, 43, 51-61.
- Enea, M., Beauregard, J., De Bellis, T., Faticov, M., & Laforest-Lapointe, I. (2025). The temperate forest phyllosphere and rhizosphere microbiome: a case study of sugar maple. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1504444.

- Erdozain, M., Freeman, E. C., Ouellet Dallaire, C., Teichert, S., Nelson, H. W., & Creed, I. F. (2019). Demand for provisioning ecosystem services as a driver of change in the Canadian boreal zone1. *Environmental Reviews*, 27(2), 166-184.
- Fang, W., Devkota, S., Arunachalam, K., Phyo, K. M. M., & Shakya, B. (2023). Systematic review of fungi, their diversity and role in ecosystem services from the Far Eastern Himalayan Landscape (FHL). *Heliyon*, 9(1).
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2016). Revisiting the ‘Gadgil effect’: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils?. *New phytologist*, 209(4), 1382-1394.
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2015). Moving beyond the black-box: fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils. *New Phytologist*, 205(4), 1378-1380.
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2018). Melanization of mycorrhizal fungal necromass structures microbial decomposer communities. *Journal of Ecology*, 106(2), 468-479.
- Fernandez, C. W., & Koide, R. T. (2014). Initial melanin and nitrogen concentrations control the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 150-157
- Ferraro, K. M., Ferraro, A. L., Lundgren, E., & Sommer, N. R. (2025). The use and abuse of ecosystem service concepts and terms. *Biological Conservation*, 308, 111218.
- Finlay, R. D., Mahmood, S., Rosenstock, N., Bolou-Bi, E. B., Köhler, S. J., Fahad, Z., ... & Lian, B. (2020). Reviews and syntheses: Biological weathering and its consequences at different spatial levels—from nanoscale to global scale. *Biogeosciences*, 17(6), 1507-1533.
- Finlay, R., Wallander, H., Smits, M., Holmstrom, S., Van Hees, P., Lian, B., & Rosling, A. (2009). The role of fungi in biogenic weathering in boreal forest soils. *Fungal Biology Reviews*, 23(4), 101-106.
- Fjelde, M., Kauserud, H., Halvorsen, R., Nilsen, C., Konestabo, H., Skrede, I., & Maurice, S. (2025). Ecosystem sequencing of the boreal forest mycobiome reveals high substrate specificity.
- Foudyl-Bey, S., Brais, S., & Drouin, P. (2016). Litter heterogeneity modulates fungal activity, C mineralization and N retention in the boreal forest floor. *Soil Biology and Biochemistry*, 100, 264-275.
- Frey, S. D. (2019). Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 50(1), 237-259.
- Friedlingstein, P., O'sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Hauck, J., Landschützer, P., ... & Zeng, J. (2025). Global carbon budget 2024. *Earth System Science Data Discussions*, 2024, 1-133.

- Fu, H., Chen, H., Ma, Z., Liang, G., Chadwick, D. R., Jones, D. L., ... & Ma, Q. (2025). Fungal necromass carbon dominates global soil organic carbon storage. *Global Change Biology*, 31(8), e70413.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822.
- Gévry, M., & Villeneuve, N. (2009). Ecology and management of edible ectomycorrhizal mushrooms in eastern Canada. *Advances in mycorrhizal science and technology*. NRC Research Press, Ottawa, 175-191.
- Goldenberg, R., Kalantari, Z., Cvetkovic, V., Mörtberg, U., Deal, B., & Destouni, G. (2017). Distinction, quantification and mapping of potential and realized supply-demand of flow-dependent ecosystem services. *Science of the Total Environment*, 593, 599-609
- Grilli G, Longo S, Huaïs PY, Pereyra M, Verga EG, Urcelay C, Galetto L. 2017. Fungal diversity at fragmented landscapes: synthesis and future perspectives. *Current Opinion in Microbiology* 37: 161–165.
- Grinhut, T., Hadar, Y., & Chen, Y. (2007). Degradation and transformation of humic substances by saprotrophic fungi: processes and mechanisms. *Fungal biology reviews*, 21(4), 179-189.
- Gundale, M. J., Axelsson, E. P., Buness, V., Callebaut, T., DeLuca, T. H., Hupperts, S. F., ... & Lindahl, B. D. (2024). The biological controls of soil carbon accumulation following wildfire and harvest in boreal forests: A review. *Global Change Biology*, 30(5), e17276.
- Hagenbo, A., Hadden, D., Clemmensen, K. E., Grelle, A., Manzoni, S., Mölder, M., ... & Fransson, P. (2019). Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal mycelium increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence. *Journal of Ecology*, 107(6), 2808-2822.
- Hagenbo, A., Fransson, P., Menichetti, L., Clemmensen, K. E., Olofsson, M. A., & Ekblad, A. (2024). Ectomycorrhizal necromass turnover is one-third of biomass turnover in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests. *Plants, People, Planet*, 6(4), 951-964.
- Haines-Young, R., & Potschin-Young, M. B. (2018). Revision of the common international classification for ecosystem services (CICES V5. 1): a policy brief. *One Ecosystem*, 3, e27108.
- Halme, P., Holec, J., & Heilmann-Clausen, J. (2017). The history and future of fungi as biodiversity surrogates in forests. *Fungal Ecology*, 27, 193-201.
- Hasby, F. A., Barbi, F., Manzoni, S., & Lindahl, B. D. (2021). Transcriptomic markers of fungal growth, respiration and carbon-use efficiency. *FEMS Microbiology Letters*, 368(15), fnab100.
- Hassett, M. O., Fischer, M. W., & Money, N. P. (2015). Mushrooms as rainmakers: how spores act as nuclei for raindrops. *PloS one*, 10(10), e0140407.

- Hawkins, H. J., Cargill, R. I., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., ... & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Current Biology*, 33(11), R560-R573.
- He, T., Lin, W., Yang, S., Du, J., Giri, B., Feng, C., ... & Zhang, X. (2024). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce soil N<sub>2</sub>O emissions by altering root traits and soil denitrifier community composition. *Science of the Total Environment*, 933, 173065.
- Heilmann-Clausen, J., Barron, E. S., Boddy, L., Dahlberg, A., Griffith, G. W., Nordén, J., ... & Halme, P. (2015). A fungal perspective on conservation biology. *Conservation biology*, 29(1), 61-68.
- Heilmann-Clausen, J., Adamčík, S., Bässler, C., Halme, P., Krisai-Greilhuber, I., & Holec, J. (2016). State of the art and future directions for mycological research in old-growth forests. *Fungal Ecology*, 30, 1e4.
- Heinemeyer, A., Hartley, I. P., Evans, S. P., Carreira de La Fuente, J. A., & Ineson, P. (2007). Forest soil CO<sub>2</sub> flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*, 13(8), 1786-1797.
- Hekkala, A. M., Jönsson, M., Kärvelö, S., Strengbom, J., & Sjögren, J. (2023). Habitat heterogeneity is a good predictor of boreal forest biodiversity. *Ecological Indicators*, 148, 110069.
- Henriksson, N., Marshall, J., Höglberg, M. N., Höglberg, P., Polle, A., Franklin, O., & Näsholm, T. (2023). Re-examining the evidence for the mother tree hypothesis—resource sharing among trees via ectomycorrhizal networks. *New Phytologist*, 239(1), 19-28.
- Hewitt, R. E., Day, N. J., DeVan, M. R., & Taylor, D. L. (2023). Wildfire impacts on root-associated fungi and predicted plant–soil feedbacks in the boreal forest: research progress and recommendations. *Functional Ecology*, 37(8), 2110-2125.
- Höglberg, P., Nordgren, A., Höglberg, M. N., Ottosson-Löfvenius, M., Singh, B., Olsson, P., & Linder, S. (2004). Fractional contributions by autotrophic and heterotrophic respiration to soil-surface CO<sub>2</sub> efflux in Boreal forests. *The carbon balance of forest biomes*, 251-267.
- Holátko, J., Brtnický, M., Kučerík, J., Kotianová, M., Elbl, J., Kintl, A., ... & Jansa, J. (2021). Glomalin—Truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein. *Soil Biology and Biochemistry*, 153, 108116.
- Holden, S. R., & Treseder, K. K. (2013). A meta-analysis of soil microbial biomass responses to forest disturbances. *Frontiers in microbiology*, 4, 163.

- Hyde, K. D., Saleh, A., Aumentado, H. D. R., Boekhout, T., Bera, I., Khyaju, S., ... & Wanasinghe, D. N. (2024). Fungal numbers: global needs for a realistic assessment. *Fungal Diversity*, 128(1), 191-225.
- Hyde, K. D., Al-Hatmi, A. M., Andersen, B., Boekhout, T., Buzina, W., Dawson Jr, T. L., ... & Tsui, C. K. (2018). The world's ten most feared fungi. *Fungal Diversity*, 93(1), 161-194.
- Ibáñez, I., & McCarthy-Neumann, S. (2016). Effects of mycorrhizal fungi on tree seedling growth: quantifying the parasitism–mutualism transition along a light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(1), 48-57.
- IPBES. (2017). Update on the classification of nature's contributions to people by the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES/5/INF/24).
- Irving, T. B., Alptekin, B., Kleven, B., & Ané, J. M. (2021). A critical review of 25 years of glomalin research: a better mechanical understanding and robust quantification techniques are required. *New Phytologist*, 232(4), 1572-1581.
- Ivantsova, E. D., Pyzhev, A. I., & Zander, E. V. (2019). Economic consequences of insect pests outbreaks in boreal forests: A literature review. *Журнал Сибирского федерального университета. Гуманитарные науки*, 12(4), 627-642.
- Jennings, D.H. (1995). *The physiology of fungal nutrition*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Johansson, T. (2023). Deadwood Biodiversity. In: M. M. Girona et al. (eds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change, Advances in Global Change Research* 74.
- Jones, M. D., Durall, D. M., & Cairney, J. W. (2003). Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157(3), 399-422.
- Jonsell, M., González Alonso, C., Forshage, M., van Achterberg, C., & Komonen, A. (2016). Structure of insect community in the fungus *Inonotus radiatus* in riparian boreal forests. *Journal of Natural History*, 50(25-26), 1613-1631.
- Jonsson L, Nilsson MC, Wardle DA, Zackrisson O. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93(3):353–64.
- Jørgensen, K., Granath, G., Strengbom, J., & Lindahl, B. D. (2022). Links between boreal forest management, soil fungal communities and below-ground carbon sequestration. *Functional Ecology*, 36(2), 392-405.
- Jørgensen, K., Clemmensen, K. E., Fransson, P., Manzoni, S., Wallander, H., & Lindahl, B. D. (2025). A trait spectrum linking nitrogen acquisition and carbon use of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 246(6), 2425-2434.

- Kaaronen, R. O. (2025). Living in the Mycelial World: A global cross-cultural ethnomycological review. *Topics in Cognitive Science*.
- Karst, J., Jones, M. D., & Hoeksema, J. D. (2023). Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. *Nature Ecology & Evolution*, 7(4), 501-511.
- Kellomäki, S. (2024). Global Forests, with a Focus on Boreal Forests. In *Forest Management for Timber Production and Climate Change Mitigation: Linking Dynamics of Carbon Cycle in Ecosystem Management* (pp. 9-29). Cham: Springer Nature Switzerland.
- Kim, S., Axelsson, E. P., Girona, M. M., & Senior, J. K. (2021). Continuous-cover forestry maintains soil fungal communities in Norway spruce dominated boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 480, 118659.
- King, K. A., Fransson, P., Finlay, R., & Sánchez-García, M. (2025). Transporter gene family evolution in ectomycorrhizal fungi in relation to mineral weathering capabilities. *EGUsphere*, 2025, 1-32.
- Kohler, A., Kuo, A., Nagy, L. G., Morin, E., Barry, K. W., Buscot, F., ... & Martin, F. (2015). Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature genetics*, 47(4), 410-415.
- Kohout, P., Charvátová, M., Štursová, M., Mašínová, T., Tomšovský, M., & Baldrian, P. (2018). Clearcutting alters decomposition processes and initiates complex restructuring of fungal communities in soil and tree roots. *The ISME journal*, 12(3), 692-703.
- Koide, R. T., Fernandez, C., & Malcolm, G. (2014). Determining place and process: functional traits of ectomycorrhizal fungi that affect both community structure and ecosystem function. *New Phytologist*, 201(2), 433-439.
- Komonen, A. (2003). Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conservation biology*, 17(4), 976-981.
- Kranabetter, J. M., Friesen, J., Gamiet, S., & Kroege, P. (2009). Epigeous fruiting bodies of ectomycorrhizal fungi as indicators of soil fertility and associated nitrogen status of boreal forests. *Mycorrhiza*, 19(8), 535-548.
- Kyaschenko, J., Mielke, L., Jönsson, M., Hekkala, A. M., Kärvelö, S., Sjögren, J., ... & Strengbom, J. (2025). Complex relationship between soil fungi and conservation value assessments in boreal forests. *Conservation Biology*, e70012.
- Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Hagenbo, A., Karlton, E., & Lindahl, B. D. (2017). Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME journal*, 11(4), 863-874.

- Lal, R. (2020). Soil organic matter and water retention. *Agronomy Journal*, 112(5), 3265-3277.
- Lariviere, D., Djupström, L., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. (2025). Tree retention levels and prescribed burning effects on ectomycorrhizal fungal communities in a boreal Scots pine forest. *Forest Ecology and Management*, 598, 123186.
- Last, F.T., Pelham, J., Mason, P.A. & Ingleby, K. (1979). Influence of leaves on sporophore production by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* spp. *Nature*, 280, 168–169.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112-116.
- Law, S. R., Serrano, A. R., Daguerre, Y., Sundh, J., Schneider, A. N., Stangl, Z. R., ... & Hurry, V. (2022). Metatranscriptomics captures dynamic shifts in mycorrhizal coordination in boreal forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(26), e2118852119.
- Lebreton, A., Zeng, Q., Miyauchi, S., Kohler, A., Dai, Y. C., & Martin, F. M. (2021). Evolution of the mode of nutrition in symbiotic and saprotrophic fungi in forest ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 52(1), 385-404.
- Lehmann, A., Leifheit, E. F., & Rillig, M. C. (2017). Mycorrhizas and soil aggregation. In *Mycorrhizal mediation of soil* (pp. 241-262). Elsevier.
- Lehmann, A., Zheng, W., Ryo, M., Soutschek, K., Roy, J., Rongstock, R., ... & Rillig, M. C. (2020). Fungal traits important for soil aggregation. *Frontiers in microbiology*, 10, 2904.
- Lehto, T., & Zwiazek, J. J. (2011). Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, 21(2), 71-90.
- Lethielleux-Juge, C. (2025). roles of mycorrhizal symbioses and associated soil microbiomes in ecological restoration. *Frontiers in Microbiology*, 16, 1456041.
- Li, J., Delgado-Baquerizo, M., Wang, J. T., Hu, H. W., Cai, Z. J., Zhu, Y. N., & Singh, B. K. (2019). Fungal richness contributes to multifunctionality in boreal forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107526.
- Lindahl, B. D., & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi–potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, 205(4), 1443-1447.
- Lindahl, B. D., Kvaschenko, J., Varenus, K., Clemmensen, K. E., Dahlberg, A., Karlton, E., & Stendahl, J. (2021). A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest. *Ecology Letters*, 24(7), 1341-1351.
- Lindahl, B. O., Taylor, A. F., & Finlay, R. D. (2002). Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests—towards a lessphytcentric'perspective. *Plant and soil*, 242(1), 123-135.

- Lindahl, B. D., & Clemmensen, K. E. (2016). Fungal ecology in boreal forest ecosystems. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 387-404.
- Löfroth, T., Birkemoe, T., Shorohova, E., Dynesius, M., Fenton, N. J., Drapeau, P., & Tremblay, J. A. (2023). Deadwood biodiversity. In *Boreal forests in the face of climate change: Sustainable management* (pp. 167-189). Cham: Springer International Publishing.
- Lunde, L. F., Birkemoe, T., Sverdrup-Thygeson, A., Asplund, J., Halvorsen, R., Kjønaas, O. J., ... & Kauserud, H. (2025). Towards repeated clear-cutting of boreal forests—a tipping point for biodiversity?. *Biological Reviews*, 100(3), 1181-1205.
- Lundell, T.K. et. Al. (2010). Lignin-modifying enzymes in filamentous basidiomycetes – ecological, functional and phylogenetic review. *Journal of Basic Microbiology* 50, 5–20.
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S., & Houle, D. (2013). Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest: a critical review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2(2), 155-189.
- Mahmood, S., Fahad, Z., Bolou-Bi, E. B., King, K., Köhler, S. J., Bishop, K., ... & Finlay, R. D. (2024). Ectomycorrhizal fungi integrate nitrogen mobilisation and mineral weathering in boreal forest soil. *New Phytologist*, 242(4), 1545-1560.
- Marín, C., & Kohout, P. (2021). Response of soil fungal ecological guilds to global changes. *The New Phytologist*, 229(2), 656-658.
- Martin, F. M., & van Der Heijden, M. G. (2024). The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytologist*, 242(4), 1486-1506.
- Martin, M., Krause, C., Fenton, N. J., & Morin, H. (2020). Unveiling the diversity of tree growth patterns in boreal old-growth forests reveals the richness of their dynamics. *Forests*, 11(3), 252.
- Martínez-García, L. B., De Deyn, G. B., Pugnaire, F. I., Kothamasi, D., & van der Heijden, M. G. (2017). Symbiotic soil fungi enhance ecosystem resilience to climate change. *Global Change Biology*, 23(12), 5228-5236.
- Mennicken, S., Kondratow, F., Buralli, F., Manzi, S., Andrieu, E., Roy, M., & Brin, A. (2020). Effects of past and present-day landscape structure on forest soil microorganisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 118.
- Meyer, V. (2019). Merging science and art through fungi. *Fungal Biology and Biotechnology*, 6(1), 5.
- Mielke, L. A., Klein, J., Ekblad, A., Finlay, R. D., Lindahl, B. D., & Clemmensen, K. E. (2025). Fungal guild interactions slow decomposition of boreal forest pine litter and humus. *The New Phytologist*, 247(5), 2367.



- Mohan, J. E., Cowden, C. C., Baas, P., Dawadi, A., Frankson, P. T., Helmick, K., ... & Witt, C. A. (2014). Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. *Fungal ecology*, 10, 3-19.
- Mouchet, M., Porcher, E., Baulaz, Y., Couvet, D., Ducarme, F., Juillard, L., ... & Sarrazin, F. (2023). Les services écosystémiques.
- Nagati, M., Roy, M., Desrochers, A., Manzi, S., Bergeron, Y., & Gardes, M. (2019). Facilitation of balsam fir by trembling aspen in the boreal forest: do ectomycorrhizal communities matter?. *Frontiers in Plant Science*, 10, 932.
- Nagati, M., Roy, M., DesRochers, A., Bergeron, Y., & Gardes, M. (2020). Importance of Soil, Stand, and Mycorrhizal Fungi in *Abies balsamea* Establishment in the Boreal Forest. *Forests*, 11(8), 815.
- Nagy, L. G., Branco, S., Floudas, D., Hibbett, D. S., Lofgren, L., Martin, F., ... & Varga, T. (2025). The biodiversity, genomics, ecology and evolution of mushroom-forming fungi. *Nature Reviews Biodiversity*, 1-16.
- Nai, C., & Meyer, V. (2016). The beauty and the morbid: fungi as source of inspiration in contemporary art. *Fungal biology and biotechnology*, 3(1), 10.
- Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., ... & Kennedy, P. G. (2016). FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal ecology*, 20, 241-248.
- Ngwogu, A. C., & Ngwogu, K. O. (2025). Production of secondary metabolites by forest fungi. In *Forest Fungi* (pp. 255-270). Academic Press.
- Niego, A. G. T., Lambert, C., Mortimer, P., Thongklang, N., Rapior, S., Grosse, M., ... & Stadler, M. (2023a). The contribution of fungi to the global economy. *Fungal Diversity*, 121(1), 95-137.
- Niego, A. G. T., Rapior, S., Thongklang, N., Raspé, O., Hyde, K. D., & Mortimer, P. (2023b). Reviewing the contributions of macrofungi to forest ecosystem processes and services. *Fungal Biology Reviews*, 44, 100294.
- Niskanen, T., Lücking, R., Dahlberg, A., Gaya, E., Suz, L. M., Mikryukov, V., ... & Antonelli, A. (2023). Pushing the frontiers of biodiversity research: Unveiling the global diversity, distribution, and conservation of fungi. *Annual review of Environment and resources*, 48(1), 149-176.
- Noriega, J. A., Hortal, J., Azcárate, F. M., Berg, M. P., Bonada, N., Briones, M. J., ... & Santos, A. M. (2018). Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and applied ecology*, 26, 8-23.

- Op De Beeck, M., Troein, C., Peterson, C., Persson, P. & Tunlid, A. (2018). Fenton reaction facilitates organic nitrogen acquisition by an ectomycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 218 (1), 335–343.
- Op De Beeck, M., Troein, C., Siregar, S., Gentile, L., Abbondanza, G., Peterson, C., Persson, P. & Tunlid, A. (2020). Regulation of fungal decomposition at single-cell level. *The ISME Journal*, 14 (4), 896– 905.
- Packard, E. E., Pérez-Izquierdo, L., Clemmensen, K. E., Dahlberg, A., Spohn, M., Stendahl, J., & Lindahl, B. D. (2025). Ectomycorrhizal decomposers and their niche (s) in boreal forests. *Functional Ecology*.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M. A. R. K. U. S., ... & Virtanen, R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation biology*, 24(1), 101-112.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *science*, 333(6045), 988-993.
- Parihar, M., Rakshit, A., Meena, V. S., Gupta, V. K., Rana, K., Choudhary, M., ... & Jatav, H. S. (2020). The potential of arbuscular mycorrhizal fungi in C cycling: a review. *Archives of Microbiology*, 202(7), 1581-1596.
- Peichl, M., Martínez-García, E., Fransson, J. E., Wallerman, J., Laudon, H., Lundmark, T., & Nilsson, M. B. (2023). Landscape-variability of the carbon balance across managed boreal forests. *Global Change Biology*, 29(4), 1119-1132.
- Pellitier, P. T., & Zak, D. R. (2018). Ectomycorrhizal fungi and the enzymatic liberation of nitrogen from soil organic matter: why evolutionary history matters. *New Phytologist*, 217(1), 68-73.
- Peng, L., Yang, Y., Martin, F. M., & Yuan, Z. Endophytes with mycorrhizal potentials: biological and ecological implications. *New Phytologist*.
- Pérez-Izquierdo, L., Clemmensen, K. E., Strengbom, J., Granath, G., Wardle, D. A., Nilsson, M. C., & Lindahl, B. D. (2021). Crown-fire severity is more important than ground-fire severity in determining soil fungal community development in the boreal forest. *Journal of Ecology*, 109(1), 504-518.
- Pérez-Moreno, J., Mortimer, P. E., Xu, J., Karunarathna, S. C., & Li, H. (2021). Global perspectives on the ecological, cultural and socioeconomic relevance of wild edible fungi. *Studies in Fungi*, 6(1), 408-424.

- Peršoh, D., Stolle, N., Brachmann, A., Begerow, D., & Rambold, G. (2018). Fungal guilds are evenly distributed along a vertical spruce forest soil profile while individual fungi show pronounced niche partitioning. *Mycological Progress*, 17(8), 925-939.
- Peura, M., Triviño, M., Mazziotta, A., Podkopaev, D., Juutinen, A., & Mönkkönen, M. (2016). Managing boreal forests for the simultaneous production of collectable goods and timber revenues. *Silva Fennica*, 50(5).
- Peura, M., Burgas, D., Eyvindson, K., Repo, A., & Mönkkönen, M. (2018). Continuous cover forestry is a cost-efficient tool to increase multifunctionality of boreal production forests in Fennoscandia. *Biological Conservation*, 217, 104-112.
- Phillips, C. L., Bond-Lamberty, B., Desai, A. R., Lavoie, M., Risk, D., Tang, J., ... & Vargas, R. (2017). The value of soil respiration measurements for interpreting and modeling terrestrial carbon cycling. *Plant and Soil*, 413(1), 1-25.
- Pohjanmies, T., Triviño, M., Le Tortorec, E., Mazziotta, A., Snäll, T., & Mönkkönen, M. (2017). Impacts of forestry on boreal forests: An ecosystem services perspective. *Ambio*, 46(7), 743-755.
- Policelli, N., Horton, T. R., Hudon, A. T., Patterson, T. R., & Bhatnagar, J. M. (2020). Back to roots: The role of ectomycorrhizal fungi in boreal and temperate forest restoration. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3(August), 1–15.
- Pölme, S., Abarenkov, K., Henrik Nilsson, R., Lindahl, B. D., Clemmensen, K. E., Kauserud, H., ... & Tedersoo, L. (2020). FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal diversity*, 105(1), 1-16.
- Prescott, C. E., & Grayston, S. J. (2023). TAMM review: Continuous root forestry—Living roots sustain the belowground ecosystem and soil carbon in managed forests. *Forest Ecology and Management*, 532, 120848.
- Pringle, A., Barron, E., & Sartor, K. (2011). Fungi and the Anthropocene: biodiversity discovery in an epoch of loss. *Fungal Ecology*, 4(2), 121-123.
- Qiu, Q., Bender, S. F., Mgelwa, A. S., & Hu, Y. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate soil nitrogen and phosphorus losses: A meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 807, 150857.
- Rähn, E., Tedersoo, L., Adamson, K., Drenkhan, T., Sibul, I., Lutter, R., ... & Drenkhan, R. (2023). Rapid shift of soil fungal community compositions after clear-cutting in hemiboreal coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 544, 121211.

- Raimbault, A., Brin, A., Manzi, S., Savoie, J. M., Gandois, L., Oliva, P., ... & Roy, M. (2024). Influence of habitat fragmentation and habitat amount on soil fungi communities in ancient forests. *Landscape Ecology*, 39(2), 19.
- Ramos, D. D. L., Cunha, W. L. D., Evangelista, J., Lira, L. A., Rocha, M. V. C., Gomes, P. A., ... & Togni, P. H. B. (2020). Ecosystem services provided by insects in Brazil: What do we really know?. *Neotropical entomology*, 49(6), 783-794.
- Rapp, R. (2019). On mycohuman performances: fungi in current artistic research. *Fungal Biology and Biotechnology*, 6(1), 22.
- Reich, P. B., Bermudez, R., Montgomery, R. A., Rich, R. L., Rice, K. E., Hobbie, S. E., & Stefanski, A. (2022). Even modest climate change may lead to major transitions in boreal forests. *Nature*, 608(7923), 540-545.
- Rianhard, O. M., Kranabetter, J. M., Penkova, L. V., Durall, D. M., & Jones, M. D. (2025). Ectomycorrhizal fungal community succession and fragmentation across forest edges nearly three decades postharvest. *Plants, People, Planet*.
- Rillig, M. C., & Mummey, D. L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New phytologist*, 171(1), 41-53.
- Robertson, S. J., McGill, W. B., Massicotte, H. B., & Rutherford, P. M. (2007). Petroleum hydrocarbon contamination in boreal forest soils: a mycorrhizal ecosystems perspective. *Biological reviews*, 82(2), 213-240.
- Roces-Díaz, J. V., Vayreda, J., Banque-Casanovas, M., Diaz-Varela, E., Bonet, J. A., Brotons, L., ... & Martinez-Vilalta, J. (2018). The spatial level of analysis affects the patterns of forest ecosystem services supply and their relationships. *Science of the Total Environment*, 626, 1270-1283.
- Rodriguez-Ramos, J. C., Cale, J. A., Cahill Jr, J. F., Simard, S. W., Karst, J., & Erbilgin, N. (2021). Changes in soil fungal community composition depend on functional group and forest disturbance type. *New Phytologist*, 229(2), 1105-1117.
- Rog, I., Lerner, D., Bender, S. F., & van Der Heijden, M. G. (2025). The increased environmental niche of dual-mycorrhizal woody species. *Ecology Letters*, 28(5), e70132.
- Romero-Olivares, A. L., Morrison, E. W., Pringle, A., & Frey, S. D. (2021). Linking genes to traits in fungi. *Microbial Ecology*, 82(1), 145-155.
- Roth, E. M., Sietiö, O. M., Adamczyk, B., Xu, P., Valkonen, S., Tuittila, E. S., ... & Karhu, K. (2026). Different effects of continuous-cover and rotation forest management on soil organic carbon stabilization in a boreal Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 601, 123347.

- Roth, E. M., Sietiö, O. M., Valkonen, S., Tuittila, E. S., Helmisaari, H. S., & Karhu, K. (2025). Uneven-aged and even-aged forest management shape the soil fungal community composition in a boreal Norway spruce (*Picea abies* Karst) forest. *Science of the Total Environment*, 965, 178648.
- Runnel, K., Tedersoo, L., Krah, F. S., Piepenbring, M., Scheepens, J. F., Hollert, H., ... & Bässler, C. (2025). Toward harnessing biodiversity–ecosystem function relationships in fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 40(2), 180-190.
- Ruokolainen, A., Shorohova, E., Penttilä, R., Kotkova, V., & Kushnevskaia, H. (2018). A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest. *European journal of forest research*, 137(5), 707-718.
- Saarikoski, H., Jax, K., Harrison, P. A., Primmer, E., Barton, D. N., Mononen, L., ... & Furman, E. (2015). Exploring operational ecosystem service definitions: The case of boreal forests. *Ecosystem Services*, 14, 144-157.
- Sandbrook, C. G., & Burgess, N. D. (2015). Biodiversity and ecosystem services: not all positive.
- Santalahti, M., Sun, H., Jumpponen, A., Pennanen, T., & Heinonsalo, J. (2016). Vertical and seasonal dynamics of fungal communities in boreal Scots pine forest soil. *FEMS microbiology ecology*, 92(11), fiw170.
- Savilaakso, S., Johansson, A., Häkkinen, M., Uusitalo, A., Sandgren, T., Mönkkönen, M., & Puttonen, P. (2021). What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environmental Evidence*, 10(1), 1-38.
- Savoie, J. M., & Largeau, M. L. (2011). Production of edible mushrooms in forests: trends in development of a mycosilviculture. *Applied microbiology and biotechnology*, 89(4), 971-979.
- Scharlemann, J. P., Tanner, E. V., Hiederer, R., & Kapos, V. (2014). Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon management*, 5(1), 81-91.
- Schigel, D. S. (2007). Fleshy fungi of the genera *Armillaria*, *Pleurotus*, and *Grifola* as habitats of Coleoptera. *Karstenia*, 47(2), 37-48.
- Schigel, D. (2016). 14 Beetles versus Fungi: Trophic Interactions in Boreal Forests. In *Environmental and Microbial Relationships* (pp. 269-278). Cham: Springer International Publishing.
- Schaffer-Morrison, S. A., & Zak, D. R. (2023). Mycorrhizal fungal and tree root functional traits: Strategies for integration and future directions. *Ecosphere*, 14(2), e4437.

- Seena, S., Baschien, C., Barros, J., Sridhar, K. R., Graça, M. A., Mykrä, H., & Bundschuh, M. (2023). Ecosystem services provided by fungi in freshwaters: a wake-up call. *Hydrobiologia*, 850(12), 2779-2794.
- Selosse, M. A., Schneider-Maunoury, L., & Martos, F. (2018). Time to re-think fungal ecology? Fungal ecological niches are often prejudged. *New Phytologist*, 217(3), 968-972.
- Shen, Y., & Zhu, B. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce soil nitrous oxide emission. *Geoderma*, 402, 115179.
- Shi, Y., Ji, M., Dong, J., Shi, D., Wang, Y., Liu, L., ... & Liu, L. (2024). New bioactive secondary metabolites from fungi: 2023. *Mycology*, 15(3), 283-321.
- Sileshi, G. W., Tibuhwa, D. D., & Mlambo, A. (2023). Underutilized wild edible fungi and their undervalued ecosystem services in Africa. *CABI Agriculture and Bioscience*, 4(1), 1-20.
- Spake, R., Ezard, T. H., Martin, P. A., Newton, A. C., & Doncaster, C. P. (2015). A meta-analysis of functional group responses to forest recovery outside of the tropics. *Conservation Biology*, 29(6), 1695-1703.
- Spake, R., van der Linde, S., Newton, A. C., Suz, L. M., Bidartondo, M. I., & Doncaster, C. P. (2016). Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and ancient old-growth broadleaved forests. *Biological Conservation*, 194, 71-79.
- Stanworth, A., Peh, K. S. H., & Morris, R. J. (2024). Linking network ecology and ecosystem services to benefit people. *People and Nature*, 6(3), 1048-1059.
- Stendahl, J., Berg, B., & Lindahl, B. D. (2017). Manganese availability is negatively associated with carbon storage in northern coniferous forest humus layers. *Scientific Reports*, 7(1), 15487.
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. (2019). The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *Journal of Applied Ecology*, 56(6), 1367-1378.
- Stierle, A. A., & Stierle, D. B. (2015). Bioactive secondary metabolites produced by the fungal endophytes of conifers. *Natural product communications*, 10(10), 1934578X1501001012.
- Stokland, J., & Alfredsen, G. (2024). From deadwood to forest soils: quantifying a key carbon flux in boreal ecosystems. *Biogeochemistry*, 167(10), 1225-1242.
- Storer, K., Coggan, A., Ineson, P., & Hodge, A. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce nitrous oxide emissions from N<sub>2</sub>O hotspots. *New Phytologist*, 220(4), 1285-1295.
- Štraus, D., Redondo, M. Á., Castaño, C., Juhanson, J., Clemmensen, K. E., Hallin, S., & Oliva, J. (2024). Plant–soil feedbacks among boreal forest species. *Journal of Ecology*, 112(1), 138-151.

- Streit, R. P., & Bellwood, D. R. (2023). To harness traits for ecology, let's abandon 'functionality'. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(5), 402-411.
- Su, N., Jarvie, S., Yan, Y., Gong, X., Li, F., Han, P., & Zhang, Q. (2022). Landscape context determines soil fungal diversity in a fragmented habitat. *Catena*, 213, 106163.
- Sun, H., Santalahti, M., Pumpanen, J., Köster, K., Berninger, F., Raffaello, T., ... & Heinonsalo, J. (2015). Fungal community shifts in structure and function across a boreal forest fire chronosequence. *Applied and Environmental Microbiology*, 81(22), 7869-7880.
- Sverdrup-Thygeson, A., & Lindenmayer, D. B. (2003). Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3), 353-363.
- Tahvanainen, V., Miina, J., Kurttila, M., & Salo, K. (2016). Modelling the yields of marketed mushrooms in *Picea abies* stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management*, 362, 79-88.
- Taylor, D. L., Herriott, I. C., Stone, K. E., McFarland, J. W., Booth, M. G., & Leigh, M. B. (2010). Structure and resilience of fungal communities in Alaskan boreal forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7), 1288-1301.
- Tedersoo, L., Mikryukov, V., Zizka, A., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Anslan, S., ... & Abarenkov, K. (2022a). Global patterns in endemism and vulnerability of soil fungi. *Global change biology*, 28(22), 6696-6710.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Zinger, L., Nilsson, R. H., Kennedy, P. G., Yang, T., ... & Mikryukov, V. (2022b). Best practices in metabarcoding of fungi: from experimental design to results. *Molecular ecology*, 31(10), 2769-2795.
- Terhonen, E., Blumenstein, K., Kovalchuk, A., & Asiegbu, F. O. (2019). Forest tree microbiomes and associated fungal endophytes: Functional roles and impact on forest health. *Forests*, 10(1), 42.
- Thoen, E., Krabberød, A. K., Nogerius, V. T., Skrede, I., Rosling, A., & Kauserud, H. (2025). Short-and long-read metabarcoding of Archaeorhizomycetes reveals high phylogenetic diversity structured by vegetation and climate. *New Phytologist*
- Thom, D., & Seidl, R. (2016). Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 91(3), 760-781.
- Tienaho, J., Karonen, M., Muilu-Mäkelä, R., Kaseva, J., De Pedro, N., Vicente, F., ... & Sarjala, T. (2020). Bioactive properties of the aqueous extracts of endophytic fungi associated with scots pine (*Pinus sylvestris*) roots. *Planta medica*, 86(13/14), 1009-1024.

- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition* (pp. 587-596). Elsevier Inc.
- Tomao, A., Bonet, J. A., Castano, C., & de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management*, 457, 117678.
- Trappe, J. M. (2005). AB Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza*, 15(4), 277-281.
- Triviño, M., Potterf, M., Tijerín, J., Ruiz-Benito, P., Burgas, D., Eyvindson, K., ... & Dufлот, R. (2023a). Enhancing resilience of boreal forests through management under global change: a review. *Current Landscape Ecology Reports*, 8(3), 103-118.
- Triviño, M., Morán-Ordoñez, A., Eyvindson, K., Blattert, C., Burgas, D., Repo, A., ... & Mönkkönen, M. (2023b). Future supply of boreal forest ecosystem services is driven by management rather than by climate change. *Global Change Biology*, 29(6), 1484-1500.
- Tunlid, A., Floudas, D., Op De Beeck, M., Wang, T. & Persson, P. (2022). Decomposition of soil organic matter by ectomycorrhizal fungi: Mechanisms and consequences for organic nitrogen uptake and soil carbon stabilization. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5,
- Tunón, H. (2022). Historical and Contemporary Views on Non-wood Forest Products in Sweden—Contrasting Reflections. In *Non-Wood Forest Products of Asia: Knowledge, Conservation and Livelihood* (pp. 13-39). Cham: Springer International Publishing.
- Turner, M. G., Donato, D. C., & Romme, W. H. (2013). Consequences of spatial heterogeneity for ecosystem services in changing forest landscapes: priorities for future research. *Landscape ecology*, 28(6), 1081-1097.
- Turner, N. J., & Cuerrier, A. (2022). ‘Frog’s umbrella’and ‘ghost’s face powder’: the cultural roles of mushrooms and other fungi for Canadian Indigenous Peoples. *Botany*, 100(2), 183-205.
- Upřety, Y., Asselin, H., Dhakal, A., & Julien, N. (2012). Traditional use of medicinal plants in the boreal forest of Canada: review and perspectives. *Journal of ethnobiology and ethnomedicine*, 8(1), 7.
- Usman, M., Ho-Plágaro, T., Frank, H. E., Calvo-Polanco, M., Gaillard, I., Garcia, K., & Zimmermann, S. D. (2021). Mycorrhizal symbiosis for better adaptation of trees to abiotic stress caused by climate change in temperate and boreal forests. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 742392.
- Vanhanen, H., Jonsson, R., Gerasimov, Y., Krankina, O., & Messieur, C. (2012). Making boreal forests work for people and nature.



- van Schöll, L., Kuyper, T. W., Smits, M. M., Landeweert, R., Hoffland, E., & Breemen, N. V. (2008). Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and biogeochemical cycles. *Plant and Soil*, 303(1), 35-47.
- Varenius, K., Kårén, O., Lindahl, B., & Dahlberg, A. (2016). Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, 380, 41-49.
- Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O. P., Viiri, H., ... & Peltola, H. (2020). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global change biology*, 26(8), 4178-4196.
- Virolainen, K. M., Ahlroth, P., Hyvärinen, E., Korkeamäki, E., Mattila, J., Pääivinen, J., ... & Suhonen, J. (2000). Hot spots, indicator taxa, complementarity and optimal networks of taiga. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1448), 1143.
- Wagner, K., Krause, K., Gallegos-Monterrosa, R., Sammer, D., Kovács, Á. T., & Kothe, E. (2019). The ectomycorrhizospheric habitat of Norway spruce and *Tricholoma vaccinum*: promotion of plant growth and fitness by a rich microorganismic community. *Frontiers in Microbiology*, 10, 307.
- Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, M. B., & Lindahl, B. D. (2010). Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytologist*, 1124-1134.
- Wallander, H., Nilsson, L. O., Hagerberg, D., & Rosengren, U. (2003). Direct estimates of C: N ratios of ectomycorrhizal mycelia collected from Norway spruce forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(7), 997-999.
- Wallander, H., Göransson, H., & Rosengren, U. (2004). Production, standing biomass and natural abundance of <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia*, 139(1), 89-97.
- Wallander, H., Nilsson, L. O., Hagerberg, D., & Bååth, E. (2001). Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist*, 151(3), 753-760.
- Wang, T., Tian, Z., Bengtson, P., Tunlid, A., & Persson, P. (2017). Mineral surface-reactive metabolites secreted during fungal decomposition contribute to the formation of soil organic matter. *Environmental Microbiology*, 19(12), 5117-5129.
- Wang, B., An, S., Liang, C., Liu, Y., & Kuzyakov, Y. (2021). Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 162, 108422.

- Wang, J., Shi, X., Lucas-Borja, M. E., Lam, S. K., Wang, Z., & Huang, Z. (2022a). Plants, soil properties and microbes directly and positively drive ecosystem multifunctionality in a plantation chronosequence. *Land Degradation & Development*, 33(16), 3049-3057.
- Wang, F., Zhang, L., Zhou, J., Rengel, Z., George, T. S., & Feng, G. (2022b). Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: processes and ecological functions. *Plant and Soil*, 481(1), 1-22.
- Wang, D., Li, S., Lv, D., Fan, Z., Song, H., Zhong, M., ... & Li, G. (2025). Fungal diversity drives soil multifunctionality after new tree species mixed into monoculture forest. *Applied Soil Ecology*, 214, 106365.
- Wurzburger, N., & Clemmensen, K. E. (2018). From mycorrhizal fungal traits to ecosystem properties—and back again. *Journal of Ecology*, 106(2), 463-467.
- Xu, H., Wei, X., & Cheng, X. (2023). Fungal diversity dominates the response of multifunctionality to the conversion of pure plantations into two-aged mixed plantations. *Science of the Total Environment*, 866, 161384.
- Zak, D. R., Pellitier, P. T., Argiroff, W., Castillo, B., James, T. Y., Nave, L. E., ... & Tunlid, A. (2019). Exploring the role of ectomycorrhizal fungi in soil carbon dynamics. *New Phytologist*, 223(1), 33-39.
- Zanne, A. E., Abarenkov, K., Afkhami, M. E., Aguilar-Trigueros, C. A., Bates, S., Bhatnagar, J. M., ... & Treseder, K. K. (2020). Fungal functional ecology: bringing a trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, 95(2), 409-433.
- Zeb, M., & Lee, C. H. (2021). Medicinal properties and bioactive compounds from wild mushrooms native to North America. *Molecules*, 26(2), 251.
- Zedda, L., & Rambold, G. (2015). The diversity of lichenised fungi: ecosystem functions and ecosystem services. *Recent Advances in Lichenology: Modern Methods and Approaches in Lichen Systematics and Culture Techniques*, Volume 2, 121-145.
- Zeng, Q., Lebreton, A., Auer, L., Man, X., Jia, L., Wang, G., ... & Martin, F. M. (2023). Stable functional structure despite high taxonomic variability across fungal communities in soils of old-growth montane forests. *Microbiome*, 11(1), 217.
- Zhu, X., Jackson, R. D., DeLucia, E. H., Tiedje, J. M., & Liang, C. (2020). The soil microbial carbon pump: From conceptual insights to empirical assessments. *Global Change Biology*, 26(11), 6032-6039.
- Zoeller, K. C., Gurney, G. G., Heydinger, J., & Cumming, G. S. (2020). Defining cultural functional groups based on perceived traits assigned to birds. *Ecosystem services*, 44, 101138.