



**DÉTERMINANTS DE LA CROISSANCE DE SEMIS D'ÉRABLE À SUCRE (*ACER SACCHARUM*) ET DE LA COMPOSITION TAXONOMIQUE DES ENDOPHYTES RACINAIRES LE LONG DE DEUX GRADIENTS ALTITUDINAUX**

par

**Joey Chamard**

mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, 14 juin 2023



14 juin 2023

*Le jury a accepté le mémoire de Joey Chamard dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeure Isabelle Laforest-Lapointe  
Directrice de recherche  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke

Professeur Pierre-Luc Chagnon  
Codirecteur de recherche  
Agriculture et Agroalimentaire Canada

Professeur Dominique Gravel  
Évaluateur interne  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke

Professeur Mark Vellend  
Président-rapporteur  
Département de biologie  
Université de Sherbrooke



## REMERCIEMENTS

Mes plus respectueux remerciements s'adressent au professeure Isabelle Laforest-Lapointe pour sa bienveillance, sa sensibilité et son soutien remarquable. J'ai eu le privilège de bénéficier d'une confiance immense ainsi qu'une liberté intellectuelle dans toutes les étapes de ce merveilleux projet. Je remercie chaleureusement mon co-directeur, Pr. Pierre-Luc Chagnon, pour ses judicieux conseils et ses raisonnements écologiques inspirants. Je leur exprime une immense reconnaissance pour avoir propulsé ma carrière de jeune scientifique et d'enseignant.

J'aimerais exprimer une importante gratitude envers mon comité conseiller, Pr. Mark Vellend et Pr. Dominique Gravel, pour leurs remarques éclairantes tout au long du processus de réalisation. Je remercie chaleureusement le Pr. Guillaume Blanchet, Dre. Tonia DeBellis, Dre. Maria Faticov, Dre. Mélanie Desrochers pour leur disponibilité ainsi que leur assistance dans la réalisation de figures et d'analyses associées au présent projet. J'exprime une profonde reconnaissance à Ema Lussier, Sarah Ishak, Geneviève Bourret, Dr. Rock Ouimet, Guillaume Martinez, Charlotte Blasi pour leur généreuse implication dans le processus d'extraction de données. Une mention particulièrement spéciale au Pr. Jean-Philippe Bellenger ainsi qu'au Pr. Robert Bradley pour m'avoir permis d'utiliser les instruments de leur laboratoire. Merci à tous les membres du laboratoire Laforest-Lapointe pour leur écoute et leurs commentaires constructifs sur l'ensemble des travaux réalisés dans la cadre de ma maîtrise.

Je dédie ce mémoire à ma mère, Marie-Josée Gouge, pour m'avoir inculqué les valeurs fondamentales à la personne ainsi qu'au scientifique que je suis devenu. Je ne saurai suffisamment la remercier de m'avoir supporté et encouragé dans tous les projets que j'ai entrepris à ce jour. Finalement, cet accomplissement est une dédicace à ma marraine, Monique Chamard, qui s'est battue la tête haute contre le cancer et qui nous a malheureusement quitté avant la finalisation de ce merveilleux projet. Repose en paix Monique, merci d'avoir contribué à la réalisation de mes rêves de jeune garçon.

## SOMMAIRE

Les changements climatiques génèrent des conséquences importantes sur la distribution de nombreuses espèces végétales, qui migrent graduellement vers les pôles en réponse aux fluctuations de température et de précipitations. Néanmoins, les conditions biotiques (ex. : les communautés microbiennes) ainsi qu'abiotiques (ex. : la disponibilité en nutriments) permettront-elles l'établissement des espèces végétales au sein de nouveaux territoires ? Le présent projet a donc pour objectifs de (1) déterminer les facteurs biotiques et abiotiques impliqués dans la croissance ainsi que la santé foliaire de l'érable à sucre et (2) identifier les déterminants de la structure de ses communautés bactériennes, fongiques et mycorhiziennes racinaires le long de deux gradients d'élévation. Pour ce faire, 98 semis ont été identifiés, mesurés et récoltés le long de deux flancs de montagne, soit le Mont-Écho (Sutton) et le Mont Saint-Joseph (Mégantic), afin de caractériser la colonisation des communautés microbiennes racinaires par séquençage d'amplicons ainsi que par microscopie optique. De plus, une caractérisation des paramètres édaphiques et des communautés végétales de sous-bois autour des semis a été réalisée. Les résultats ont permis de déterminer que les semis d'érable à sucre démontraient une meilleure croissance à la limite supérieure de leur distribution, malgré la diminution du calcium et du magnésium foliaire avec l'altitude. Alors que la colonisation mycorhizienne totale n'était pas corrélée avec le gradient d'élévation, nous avons observé une diminution de vésicules ainsi que de la colonisation par les endophytes septés sombres, qui semblent être associée à une bonne performance des semis. La caractérisation taxonomique des communautés microbiennes a permis d'observer que les familles d'endophytes racinaires bactériennes les plus relativement abondantes étaient conservées entre les semis aux deux sites, alors que les communautés de champignons étaient hypervariables. Le pH ainsi que les cations alcalins ont été les meilleurs prédicteurs de l'assemblage des communautés, alors que les plantes de sous-bois sont déterminantes dans la structure des communautés endomycorhiziennes. L'ensemble de ces résultats suggèrent qu'il existe une relation complexe entre la disponibilité des cations alcalins, la structure des communautés microbiennes ainsi que la croissance de

l'érable à sucre, qui seront d'importants facteurs à considérer pour la migration de cette espèce en forêt boréale.

**Mots clés** : Érable à sucre, endophytes racinaires, mycorhizes, gradients altitudinaux, limite de distribution, changements climatiques, microbiote, interactions hôte-microbe.





## TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1 INTRODUCTION .....	1
<b>1.1 Les conséquences des changements climatiques sur les populations végétales .....</b>	<b>1</b>
1.1.1. <i>Les gradients de végétation comme modèles d'étude</i> .....	2
1.1.1.1 Les gradients latitudinaux .....	3
1.1.1.2 Les gradients d'élévation .....	4
<b>1.2 Le cas de l'érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.) .....</b>	<b>5</b>
1.2.1. <i>Écologie</i> .....	6
1.2.2. <i>Valeur historique, culturelle et économique</i> .....	7
<b>1.3 Facteurs déterminants dans le recrutement et la croissance de l'érable à sucre ..</b>	<b>8</b>
1.3.1. <i>Les facteurs abiotiques</i> .....	8
1.3.1.1 Le climat .....	8
1.3.1.2 La disponibilité des cations alcalins et l'acidité du sol.....	9
1.3.2. <i>Les facteurs biotiques</i> .....	10
1.3.2.1 Les prédateurs, parasites ou pathogènes .....	10
1.3.2.2 La compétition .....	12
1.3.2.3 Les symbiotes .....	13
<b>1.4 Interactions plantes-microorganismes.....</b>	<b>14</b>
1.4.1. <i>Endophytes racinaires</i> .....	15
1.4.1.1 Les bactéries .....	16
1.4.1.2 Les champignons .....	17
1.4.1.3 Les mycorhizes arbusculaires .....	18
1.4.2. <i>L'endosphère racinaire de l'érable à sucre</i> .....	19
<b>1.5 Objectifs et hypothèses .....</b>	<b>21</b>
CHAPITRE 2 UNRAVELING MICROBIAL DIVERSITY AND COLONIZATION OF ROOT ENDOPHYTES ALONG SMALL-SCALE ELEVATIONAL GRADIENTS: A STORY BEYOND ALTITUDE.....	22
<b>2.1 Abstract.....</b>	<b>23</b>

<b>2.2</b>	<b>Introduction.....</b>	<b>24</b>
<b>2.3</b>	<b>Methods.....</b>	<b>28</b>
2.3.1.	<i>Study design.....</i>	28
2.3.2.	<i>Root sample preparation.....</i>	30
2.3.3.	<i>Soil sample preparation.....</i>	30
2.3.4.	<i>Foliar elements quantification.....</i>	31
2.3.5.	<i>Root staining, AMF and DSE quantification.....</i>	31
2.3.6.	<i>DNA extraction, amplification, and sequencing.....</i>	31
2.3.7.	<i>Bioinformatics.....</i>	32
2.3.8.	<i>Statistical analyses.....</i>	33
<b>2.4</b>	<b>Results.....</b>	<b>34</b>
2.4.1.	<i>Sutton &amp; Mégantic elevational gradients.....</i>	34
2.4.2.	<i>Seedlings growth and performance along elevational gradients.....</i>	35
2.4.3.	<i>Alpha-diversity results.....</i>	37
2.4.4.	<i>Variation in sugar maple's root microbial communities.....</i>	38
2.4.4.1	<i>Dominant microorganisms across sites.....</i>	38
2.4.4.2	<i>Bacteria.....</i>	38
2.4.4.3	<i>Fungi.....</i>	39
2.4.4.4	<i>Arbuscular mycorrhizae.....</i>	40
2.4.5.	<i>Drivers of microbial communities.....</i>	42
<b>2.5</b>	<b>Discussion.....</b>	<b>47</b>
2.5.1.	<i>Seedlings growth &amp; colonization along elevational gradients.....</i>	47
2.5.2.	<i>Alpha-diversity and community composition of root microbial communities.....</i>	49
2.5.3.	<i>Drivers of microbial communities.....</i>	52
2.5.4.	<i>Limits of the study.....</i>	54
<b>2.6</b>	<b>Conclusion.....</b>	<b>54</b>
<b>2.7</b>	<b>Acknowledgments.....</b>	<b>55</b>
<b>2.8</b>	<b>Data availability statement.....</b>	<b>55</b>
<b>2.9</b>	<b>References.....</b>	<b>56</b>
<b>2.10</b>	<b>Supplementary materials.....</b>	<b>70</b>

2.10.1. <i>Methods</i> .....	70
2.10.1.1    Root staining and mycorrhizal quantification .....	70
2.10.1.2    DNA extraction, amplification, and sequencing .....	70
<b>2.11    Supplementary tables and figures</b> .....	<b>72</b>
CHAPITRE 3 DISCUSSION ET CONCLUSION .....	88
<b>3.1    Croissance des semis et colonisation racinaire le long de gradients d'élévation.</b>	<b>88</b>
3.1.1. <i>La colonisation mycorhizienne</i> .....	89
3.1.2. <i>La colonisation des DSE</i> .....	90
<b>3.2    Diversité microbienne le long de gradients altitudinaux</b> .....	<b>91</b>
3.2.1. <i>Les bactéries</i> .....	92
3.2.2. <i>Les champignons</i> .....	92
3.2.3. <i>Les mycorhizes arbusculaires</i> .....	94
<b>3.3    Facteurs déterminants de l'assemblage des communautés</b> .....	<b>95</b>
3.3.1. <i>Le pH</i> .....	95
3.3.2. <i>Les cations alcalins</i> .....	96
3.3.3. <i>Les communautés végétales environnantes</i> .....	97
<b>3.4    Limites et perspectives</b> .....	<b>98</b>
<b>3.5    Conclusion</b> .....	<b>100</b>
BIBLIOGRAPHIE .....	101



## LISTE DES TABLEAUX

<b>Table 2.1</b>	Summary statistics and site differences (non-parametric Kruskal-Wallis tests). Arrows identify Mégantic difference compared to Sutton. ....	36
<b>Table 2.2</b>	Microbial community structure variation among sugar maple roots and surrounding soil according to various factors (PERMANOVA on Bray-Curtis dissimilarity). p-value were obtained based on 999 permutations, where bold values indicate significant results. ....	43
<b>Table 2.3</b>	Multivariate correlation coefficient (RV; %) of the covariation between the different configurations obtained from coeffRV function (FactoMineR). MC: microbial community, PC: plant community, Env: environmental parameters, ST: Seedlings traits. based on 999 permutations, where bold values indicate significant results. ....	45
<b>Table S1.</b>	Polymerase chain reaction (PCR) conditions for all microbial groups. ....	72
<b>Table S2.</b>	Summary statistics for each microbial dataset across the 98 samples. ....	73
<b>Table S3.</b>	Taxonomical annotation across microbial datasets. ....	73
<b>Table S4.</b>	Composition of the different configurations used for the determination of RV coefficients. ....	74
<b>Table S5.</b>	Statistics from linear models to assess the influence of altitude on the most relatively abundant families of all microbial groups found at Sutton. Bold values indicate a significant relationship between their relative abundance and altitude. NA are groups that can't be normalized. ....	75
<b>Table S6.</b>	Statistics from linear models to assess the influence of altitude on the ten most relatively abundant families of all microbial groups found at	76

Mégantic. Bold values indicate a significant relationship between their relative abundance and altitude. NA represents values that can't be normalized. ....

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.1</b>	Scénarios de distributions végétales sous pressions climatiques, représentées selon les taux de persistance ( <i>species' persistence rate</i> ; SPR) et de mouvement ( <i>species' movement rate</i> ; SMR) des populations .....	2
<b>Figure 1.2</b>	A. Distribution de l'érable, tiré de Elbert L. Little, Jr., USGS, B. Structures morphologiques 1) Rameau et bourgeons, 2) tige primaire en inflorescence, 3) fleur mâle, 4) fleur femelle, 5) rameau en fructification, possédant des samares, tiré de Dame et Brooks (1901). C. Profil d'un arbre mature, photo de Bruce Marlin.).....	5
<b>Figure 2.1</b>	Sampling design. (A) The black dots indicate the two elevational gradients respectively in Sutton and Mégantic located in Southern Québec, Canada. Shades of grey indicate the bioclimatic domains. (C and D) Location of seedlings at each site along the elevation gradient displayed in meters above sea level (masl). Starting at 567 and 675 at Sutton and Mégantic, seedlings were randomly sampled until the limit of the species distributions at ~725 and ~796 masl respectively. (B) Schematic of analyses performed with the various seedling tissues .....	29
<b>Figure 2.2</b>	Seedlings' annual growth and fungal colonization vary along elevational gradients (displaying untransformed variables). Linear models (on transformed variables) showed positive relationships between growth and altitude (A) whereas AMF vesicle colonization decreased with altitude at Sutton (B) and DSE presence decreased at Mégantic (C).....	37
<b>Figure 2.3</b>	Relative abundance of root endophytic bacterial families of sugar maple seedlings at Mégantic (A) and Sutton (B), ordered by altitude.	39



	Right axis shows the altitude, represented by the dark line on the graph. ....	
<b>Figure 2.4</b>	Relative abundance of root endophytic fungal communities of sugar maple seedlings at Mégantic (A) and Sutton (B), ordered by altitude. Right axis shows the altitude, represented by the dark line on the graph. ....	40
<b>Figure 2.5</b>	Relative abundance of arbuscular mycorrhizal communities of sugar maple roots (A & C) and surrounding soil samples (B & D) at Mégantic (A & B) and Sutton (C & D), seedlings ordered by altitude. Right axis shows the elevational gradient, represented by the dark line on the graph. ....	41
<b>Figure 2.6</b>	Schematic representation of the covariation (RV coefficients) between root and soil AMF communities, plant communities and environmental variables (ENV ; see Table S4 for the list of the environmental variables included in the analysis) at Mégantic (left side ; red) and Sutton (right side; blue). Significance codes: . < 0.1, * <= 0.05, ** < 0.01. Figure was made using Biorender. ....	46
<b>Figure S1.</b>	Preparation of root coloration for visualization and quantification of fungal structures by light microscopy. Upper panel shows root samples before discoloration (A), after discoloration (B) and after coloration (C). Roots were mounted on slides for observation of arbuscular mycorrhizal structures following McGonnigle's (1990) protocol. Quantification of arbuscules (D), vesicle (black arrow; E), hyphae (white arrow; E) as well as dark septed endophyte (brown structures; F) colonization was performed for all seedlings. Lower picture (F) shows co-occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi (blue) and dark septed endophytes (brown) within a root section. ....	77

<b>Figure S2.</b>	Venn diagrams of the shared and non-shared bacterial, fungal, and arbuscular mycorrhizal (AMF) ASVs between sites. (S: Sutton, M: Mégantic). .....	78
<b>Figure S3.</b>	Linear models correlating the total root length colonization (%; A) and arbuscule colonization (%; B) with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients. ....	79
<b>Figure S4.</b>	Linear models correlating sugar maple foliar (A-B) and soil (C-D) calcium and magnesium, respectively, with altitude at Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients .....	80
<b>Figure S5.</b>	Linear models correlating foliar phosphorus (ppm) with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients. ....	81
<b>Figure S6.</b>	Linear models correlating seedlings age with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients .....	82
<b>Figure S7.</b>	Linear models correlating the bacterial (A), fungal (B), root (C) and soil (D) mycorrhizal alpha-diversity with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients. Shannon index was used and transformed for normality assumption was needed. ....	83
<b>Figure S8.</b>	Plant diversity and richness in function of elevation. DCA plots show that plant communities don't differ according to the elevational gradient at Mégantic (A) and Sutton (B). Linear regression of plant Shannon index also showing that plant richness isn't correlated with elevation (C). .....	84
<b>Figure S9.</b>	Linear models correlating Chaetosphaeriaceae relative abundance in roots with altitude along Sutton elevational gradient. Transformed data were used to achieve normality. ....	85
<b>Figure S10.</b>	Linear models correlating Glomeraceae relative abundance in roots with altitude along Sutton elevational gradient. Transformed data were used to achieve normality. ....	86

**Figure S11.** Principal component analysis (PCA) relating soil properties and biological variables. RLC : Root length colonization, ARB : arbuscule colonization, VES : vesicle colonization, DSE: dark septate endophyte colonization, F\_Mg : foliar magnesium, F\_Ca : foliar calcium, F\_P : foliar phosphorus, F\_K : foliar potassium, C : soil total carbon, N: soil total nitrogen, Mg : soil magnesium, Ca: soil calcium, P: soil phosphorus, K: soil potassium, N\_conspect\_dia : nearest conspecific diameter, N\_cons : nearest conspecific distance .....

## LISTE DES ABRÉVIATIONS ET DES SIGLES

AMF	De l'anglais « <i>Arbuscular mycorrhizal fungi</i> »
ASV	De l'anglais « <i>Amplicon Sequence Variant</i> »
CEC	Capacité d'échange cationique
CPR	De l'anglais « <i>Candidate Phyla Radiation</i> »
DSE	De l'anglais « <i>Dark Septate Endophyte</i> »
PGPB	De l'anglais « <i>Plant Growth Promoting Bacterium</i> »
SMR	De l'anglais « <i>Species' movement rate</i> »
SPR	De l'anglais « <i>Species' persistence rate</i> »
°C	Degrés Celsius



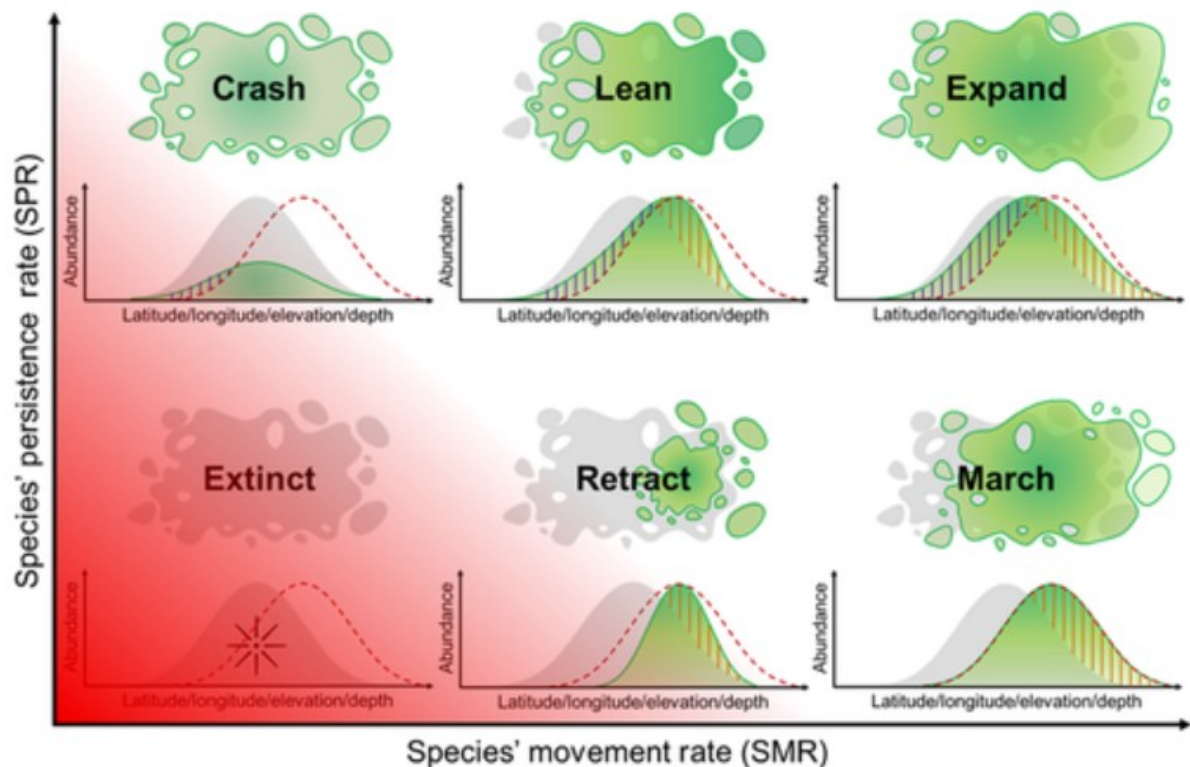
# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION

### 1.1 Les conséquences des changements climatiques sur les populations végétales

Les changements climatiques constituent une des plus grandes préoccupations contemporaines en ce qui a trait au maintien de l'intégrité des écosystèmes (Malhi et al. 2020). Exacerbés par les activités anthropiques, ces changements se traduisent par une hausse de la température moyenne globale, une augmentation de la fréquence des périodes de sécheresse de même qu'un nombre accru d'évènements météorologiques extrêmes (IPCC 2021). À titre d'exemple, les projections en matière de changements climatiques en Amérique du Nord estiment qu'on assistera à une hausse de température moyenne de 2 à 7°C d'ici la fin du siècle (Feng et al. 2014) ainsi qu'une température annuelle croissante au gré des années (IPCC 2021). Ces variations climatiques entraîneront des conséquences importantes sur les êtres vivants tant à l'échelle du gène que pour les services écosystémiques (Bellard et al. 2012). Comparativement à d'autres organismes, les plantes ont une vitesse de migration limitée et potentiellement plus lente que les projections en matière de changements climatiques (Bertrand et al. 2011). En addition, ces organismes contribuent à de nombreuses fonctions fondamentales au sein des écosystèmes ; leur diversité favorise l'activité microbienne des sols ainsi que la séquestration du carbone de l'atmosphère (Lange et al. 2015) en plus de supporter la biodiversité des écosystèmes assurant ainsi leur productivité (Tilman et al. 1997). Dès lors, la diversité taxonomique végétale et les fonctions qu'elle confère aux écosystèmes sont assujetties à de grandes modifications causées par les variations climatiques extrêmes et croissantes. À l'échelle de l'espèce, le taux de germination (Dantas et al. 2020; Liu et al. 2011; Walck et al. 2011), le taux de survie (McDowell et al. 2008; Corlett and Westcott 2013), la compétitivité (Usinowicz and Levine 2021), la croissance (Rötter and van de Geijn 1999; Mora et al. 2015) ainsi que la phénologie (Badeck et al. 2004; Prevéy et al. 2017; Piao et al. 2019) sont significativement affectées par les changements climatiques. À plus grande échelle, ces derniers altèrent les réseaux d'interactions des espèces, la distribution des populations (Figure 1) ainsi que la structure des communautés,

modifiant les fonctions des écosystèmes (Walther 2010; Mooney et al. 2009). À la lumière de ces propos, il existe sans équivoque un besoin d'approfondir les connaissances scientifiques quant aux conséquences des changements climatiques sur la distribution et la structure des populations végétales afin de contribuer à la conservation de la biodiversité de même que la productivité des écosystèmes.



**Figure 1.1** Scénarios de distributions végétales sous pressions climatiques, représentés selon les taux de persistance (*species' persistence rate*; SPR) et de mouvement (*species' movement rate*; SMR) des espèces, tiré de Lenoir et Svenning (2015).

### 1.1.1. Les gradients de végétation comme modèles d'étude

Parmi les différentes façons d'étudier la migration des plantes en réponse aux changements climatiques, les gradients d'élévation sont des environnements largement étudiés en écologie

(Kelly and Goulden 2008; Frei et al. 2014; Elmendorf et al. 2015; Alexander et al. 2018; Vellend et al. 2021). Ces gradients constituent des modèles idéaux pour mesurer les paramètres physico-chimiques et biologiques pouvant expliquer la distribution des organismes – de même que les écosystèmes – en termes de tolérance environnementale. La *règle de Rapoport* constitue une théorie de biogéographie stipulant que la domaine vital des organismes serait plus petite à basses latitudes, expliquant ainsi le gradient latitudinal de diversité des espèces (Rapoport 1975; Stevens 1989). C'est un des mécanismes qui expliquerait la plus importante biodiversité des forêts tropicales comparativement à ce qui est retrouvé dans d'autres biomes, par exemple les forêts tempérées ou boréales. Quelques années plus tard, Stevens (1992) publiait une extension de cette théorie s'appliquant sur des gradients altitudinaux. On y observait une tendance semblable en ce qui a trait à la diversité ainsi que la distribution des espèces expliquées selon des critères climatiques. Ces travaux pionniers ont notamment généré de nombreuses hypothèses écologiques afin d'expliquer les gradients de diversité, représentant l'un des plus grands défis de biogéographie au 21<sup>e</sup> siècle. Bien que le présent mémoire de maîtrise porte sur la distribution d'une seule espèce, comprendre les avancées historiques qui ont été permises grâce aux théories de Rapoport et de Stevens permet de mieux comprendre leur utilisation en écologie. Entre autres, ces théories ont permis d'instaurer les deux principaux types de gradients étant utilisés pour tenter de répondre aux questions quant à la distribution des espèces en écologie : les gradients latitudinaux ainsi que les gradients d'élévation (ou altitudinaux).

#### *1.1.1.1 Les gradients latitudinaux*

Supportés par la théorie de Rapoport mentionnée ci-haut, les gradients latitudinaux représentent des gradients de grande-échelle où l'on constate une décroissance de la biodiversité ainsi que de la coexistence des espèces de l'équateur jusqu'aux pôles (Stevens 1992). Ce type de modèle d'étude de biodiversité est particulièrement intéressant lorsqu'il est question de répondre à des questions de macroécologie, de phénomènes transcontinentaux ou de distribution des espèces à l'échelle mondiale. Bien que l'échelle (ex : locale, régionale, continentale, mondiale) demeure un facteur pouvant influencer la corrélation entre les variables étudiées (Hillebrand 2004), les

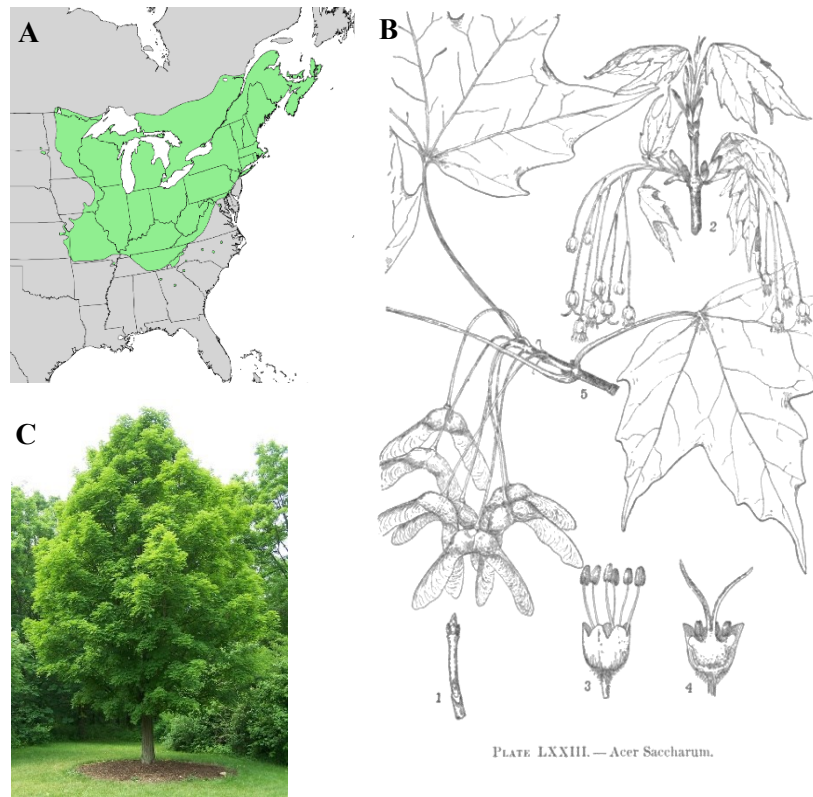


méta-analyses en biogéographie sont couramment utilisées et particulièrement pertinentes afin d'étudier l'influence des changements environnementaux (climat, migrations, espèces envahissantes, etc.) sur les communautés des différents biomes aux travers du globe (Eo et al. 2008; Yuan et al. 2011; Cameron et al. 2016; Kivlin et al. 2017; Nishizawa et al. 2022).

#### *1.1.1.2 Les gradients d'élévation*

Ces gradients constituent un modèle de l'étude de la diversité en fonction de l'altitude – généralement réalisée en montagne – démontrant un patron similaire de diversité de ce qui est retrouvé au sein des gradients latitudinaux (Stevens 1992) mais sur une plus courte distance physique. Dans ce sens, les gradients d'élévation et latitudinaux s'apparentent également quant à leurs précipitations, à la vitesse du vent ainsi qu'à leur substrat (Sundqvist et al. 2013). Un des principaux avantages de l'étude des gradients altitudinaux constitue leur accessibilité, en comparatif avec les gradients latitudinaux qui s'étendent sur des centaines – voire des milliers – de kilomètres, afin de répondre à certaines questions écologiques. Ils sont d'ailleurs reconnus comme étant des systèmes d'étude puissants afin de mieux comprendre la réponse sur le long terme et à plus grande échelle des communautés et des écosystèmes, d'une façon ne pouvant être réalisée en expérimentations contrôlées (Fukami and Wardle 2005; Walker et al. 2010). Parmi les principaux facteurs variant le long de gradients d'élévation, la diminution de la température a été corrélée à un déclin de croissance (Hoch and Körner 2012), une modification des interactions (positives, négatives, neutres ; Callaway et al. 2002), de la diversité des communautés (Rahbek 2005) de même que des processus écosystémiques tels que la minéralisation de l'azote (Powers 1990), le stockage du carbone (Harrison et al. 1995) et le taux de décomposition (Schinner 1982). Réaliser des expérimentations sur de tels modèles d'étude permet notamment d'évaluer l'importance des facteurs biotiques et abiotiques, de même que des processus locaux et régionaux, dans l'assemblage des communautés en contexte de changements climatiques (Sundqvist et al. 2013).

## 1.2 Le cas de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.)



**Figure 1.2** A. Distribution de l'érable, tiré de Elbert L. Little, Jr., USGS, B. Structures morphologiques 1) Rameau et bourgeons, 2) tige primaire en inflorescence, 3) fleur mâle, 4) fleur femelle, 5) rameau en fructification, possédant des samares, tiré de Dame et Brooks (1901). C. Profil d'un arbre mature, photo de Bruce Marlin.).

L'érable à sucre est une espèce clé emblématique des forêts décidues nord-américaines. Sa distribution s'étend notamment du centre-ouest des États-Unis allant jusqu'au sud du Québec et des maritimes (Horsley et al. 2002). Cette espèce est notamment reconnue pour la valeur de son bois au sein de l'industrie forestière, pour la saveur sucrée de sa sève ainsi que pour sa contribution aux couleurs chaudes des paysages automnaux lors de sa sénescence. Par son importance écologique, économique, sociale et culturelle, l'érable à sucre demeure une espèce grandement documentée et monitorée et ce, par une vaste diversité de parties prenantes dans les

milieux scientifiques et forestiers. La conservation de cette essence représente donc une excellente opportunité de parfaire les connaissances scientifiques quant aux préoccupantes conséquences des changements climatiques sur la distribution, l'abondance et le rendement de cette espèce emblématique.

### 1.2.1. Écologie

L'érable à sucre constitue une essence tolérante à l'ombre, de grande longévité ( $\pm 200$  ans) étant associée aux environnements frais, humides, possédant des sols riches et moyennement bien drainés (Leboeuf 2007). Ses conditions optimales de croissance incluent un pH d'environ 6,5 et une température estivale de 24°C (Online Encyclopedia of Life). Il a été documenté que l'érable à sucre se retrouve sur une grande variété de sols, mais une étude américaine a observé une plus forte abondance sur des tills glaciaires à forte teneur en carbonates (Cogbill 2000). En ce sens, l'équilibre ainsi que la teneur du sol en cations alcalins – tels que le calcium, le magnésium et le potassium – ont été identifiées comme facteurs considérables pour la santé de cette espèce (Ouimet et al. 1996; St Clair and Lynch 2005; Juice et al. 2006). Cette essence cohabite avec d'autres espèces telles que le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* L.), le sapin baumier (*Abies balsamea* Mill.) ainsi que d'autres espèces d'érables et de conifères (Bormann et al. 1970; Horsley et al. 2002; Vellend et al. 2021). Considérant que cet arbre démontre une croissance lente, il arrive que les jeunes pousses survivent de nombreuses années en sous-bois, jusqu'à la formation d'une trouée laissant pénétrer de la lumière au sol, essentielle à leur maturation. Les érablières constituent des écosystèmes ayant une grande valeur pour la biodiversité : elles assurent une source importante de nourriture pour de nombreuses espèces de mammifères et d'insectes, en plus de conférer un habitat de reproduction optimal pour une grande variété d'oiseaux (Wild Adirondacks 2022). L'érable à sucre, contrairement à de nombreuses autres essences d'arbres, entretient une relation symbiotique avec les mycorhizes arbusculaires (MacDougall 1914; Brundrett and Tedersoo 2020).

### 1.2.2. Valeur historique, culturelle et économique

L'érable à sucre constitue l'essence la plus socialement, culturellement et économiquement importante en Amérique du Nord. Il est fondamental de mentionner que, bien avant le développement économique exponentiel entourant l'extraction de ses multiples ressources, l'érable à sucre constitue une plante culturellement importante pour les nations autochtones et initialement développée par celles-ci (Murphy et al. 2009). Pour les Premières Nations et les Métis, cette essence était utilisée – parallèlement avec le miel – comme source de sucre. Alors que les Dakotas, les Cherokees, les Micmacs et les Ojibwés l'utilisaient pour agrémenter les repas, de nombreuses Nations Iroquoises s'en servaient également à des fins thérapeutiques et médicales (Wild Adirondacks 2022). L'utilisation culinaire de l'érable s'est transmise aux peuples colonisateurs et constitue aujourd'hui une source économique non-négligeable en Amérique du Nord. Au Canada, l'industrie de l'érable a rapporté plus de 550 millions de dollars en 2020 (Statistiques Canada 2022) tandis qu'aux États-Unis elle s'élevait à 132 millions (US\$). Le Québec produit d'ailleurs plus de 70% des produits de sirop d'érable à travers le monde (Wild Adirondacks 2022). On constate cependant une diminution de production de 21% en 2021 représentant un phénomène interannuel pouvant être particulièrement variable (Statistiques Canada 2022). En addition à l'industrie de sa sève, l'érable demeure une ressource forestière particulièrement lucrative. Le Canada exporte des produits bruts (copeaux, pâte, billes), des produits de pâtes et papiers ainsi que des produits fabriqués (contreplaqués, panneaux, placages) s'étant élevés à une valeur totale de plus de 315 millions de dollars (Statistiques Canada 2022).

Au-delà de sa valeur économique, des chercheurs autochtones et non-autochtones travaillent en synergie afin de non-seulement monitorer à long terme les effets des changements climatiques sur la productions du sirop d'érable, mais également d'offrir des nouvelles perspectives quant à l'importance de valoriser les voix des groupes marginalisés (Murphy et al. 2009). Somme toute, l'importance sociale et culturelle de l'érable à sucre pour de nombreuses populations présentes sur le territoire offre plusieurs opportunités de collaboration inclusive afin de mieux comprendre

et de limiter les conséquences des changements climatiques sur les populations d'arbres indigènes.

### **1.3 Facteurs déterminants dans le recrutement et la croissance de l'érable à sucre**

Depuis des décennies, de nombreuses recherches menées au Québec et au nord des États-Unis s'intéressent à la santé des populations de l'érable à sucre. À la fin des années 1990 et au début des années 2000, on constatait notamment une diminution importante et groupée de l'abondance d'érable à sucre au États-Unis ainsi qu'au sud du Québec. Les signes du déclin de l'espèce s'observent par une croissance particulièrement lente, un faible taux de recrutement sur plusieurs niveaux d'élévation ainsi qu'une haut taux de mortalité au sein des populations d'arbres matures (Siccama et al. 2007). Dès lors, les recherches d'hier à aujourd'hui permettent d'identifier les facteurs abiotiques et biotiques étant importants dans le recrutement et la croissance de l'érable à sucre afin d'assurer le suivi ainsi que la pérennité des populations.

#### **1.3.1. Les facteurs abiotiques**

Les communautés végétales sont fortement modifiées par les conditions environnementales instables et changeantes. Ces conditions incluent non-seulement le climat, mais également d'autres paramètres abiotiques plus spécifiques tels que la physico-chimie du sol, les précipitations, l'humidité, la température, la lumière, le pH, la saisonnalité, l'assise rocheuse, etc. Bien que les modèles permettent de prédire les conséquences du climat sur la distribution de l'érable, d'autres facteurs abiotiques sont fondamentaux à la santé, la croissance et l'établissement de cette espèce.

##### *1.3.1.1 Le climat*

En ce qui a trait aux effets du climat sur les populations d'érable à sucre, Solarik et al. (2016) ont notamment démontré qu'une augmentation de température moyenne aura pour effet

principal de réduire le taux de germination des graines de l'érable à sucre au sud de sa distribution, en opposition à ce qui a été retrouvé au nord de celle-ci. Ces résultats suggèrent que l'établissement de cette espèce serait plus propice au-delà de la limite nord. Selon sa capacité de persistance aux multiples stress générés par les changements climatiques ainsi que sa capacité de migration (Lenoir and Svenning 2015), la distribution de l'érable à sucre pourrait s'étendre, se maintenir ou, dans une situation moins optimiste, se rétrécir voir disparaître (Figure 1). Les études portant sur l'influence du climat sur les populations d'érable à sucre ont notamment pour objectif de déterminer si cette essence sera en mesure de s'adapter ainsi que de coloniser de nouveaux territoires. Néanmoins, les effets directs et indirects du climat sur les composantes abiotiques et biotiques des écosystèmes forestiers demeurent à ce jour particulièrement difficiles à anticiper.

#### *1.3.1.2 La disponibilité des cations alcalins et l'acidité du sol*

Une conséquence également limitante associée à la physico-chimie du sol réside dans la disponibilité en cations alcalins, tels que le calcium et le magnésium. À titre d'exemple, Kolb et McCormick (1993) ont identifié que les carences en magnésium et en calcium ont mené à un important déclin de l'érable à sucre au sein de quatre érablières en Pennsylvanie. En addition, une étude plus récente a également identifié une faible régénération de l'érable en présence d'une déplétion en calcium (Cleavitt et al. 2018). La disponibilité en cations alcalins semble non-seulement être directement impliquée dans la santé et le recrutement de cette essence, mais il semble également y avoir une corrélation entre la santé foliaire de l'érable ainsi que la colonisation racinaire par ses symbiotes fongiques dans une forêt au sud du Québec par (Ouimet, Camiré et Furlan, 1996). En présence de pH acide, on observe un lessivage des cations alcalins ainsi qu'une réduction de la saturation alcaline (Juice et al. 2006). Cette réduction de la saturation du sol en cations alcalins, en parallèle avec une tendance similaire de capacité d'échanges cationiques (CEC), ont été observées de la forêt tempérée à la forêt boréale (Carteron et al. 2020). Ces observations ont été notamment associées à une contrainte majeure quant à l'établissement de l'érable à sucre au-delà de son aire de répartition, où l'on retrouve un pH plus

acide qu'en forêts tempérées. Lorsque des amendements en cations alcalins sont ajoutés sur des sols acides, il est possible de constater non-seulement une meilleure activité photosynthétique des semis d'érable à sucre, mais également un meilleur taux de colonisation par ses symbiotes mycorhiziens (St Clair and Lynch 2005). Cette étude a également démontré que ces amendements étaient couplés aux concentrations des nutriments foliaires de l'érable à sucre, suggérant qu'il s'agit potentiellement d'un bon indicateur de la teneur du sol en cations alcalins.

### 1.3.2. Les facteurs biotiques

Au cours du dernier siècle, beaucoup d'efforts ont été réalisés dans le domaine de l'écologie forestière afin de caractériser les facteurs abiotiques optimaux et contraignants associés à la santé des populations d'érable à sucre. En contrepartie, l'évaluation des paramètres biotiques constitue un domaine commençant à être plus extensivement étudié (Gravel et al. 2011; Brown and Vellend 2014; Urli et al. 2016; DeBellis et al. 2019; Carteron et al. 2020). Ces travaux permettent non-seulement de tester de nombreuses théories écologiques tentant d'expliquer la distribution des espèces, mais contribuent à parfaire la littérature sur l'importance relative des interactions interspécifiques négatives, neutres ou positives sur la régénération et la croissance de l'érable à sucre.

#### 1.3.2.1 *Les prédateurs, parasites ou pathogènes*

Au cours des dernières décennies, plusieurs organismes ont été identifiés comme étant des agents nuisibles à la santé et le recrutement de l'érable à sucre. Parmi ceux-ci, on retrouve les champignons, les chancre, les insectes défoliateurs, foreurs et suceurs, les cochenilles ainsi que les tordeuses de bourgeons (Godman et al. 1990). Une étude menée en 2011 a permis d'identifier que l'agent pathogène responsable du plus haut taux de mortalité chez les semis de l'érable à sucre appartient au genre *Rhizoctonia*, un champignon s'attaquant aux racines et au système vasculaire de la plante (Cleavitt et al. 2011). En addition, les champignons appartenant au genre *Armarillia* de même que la thrips du poirier (*Taeniothrips inconsequens*) ont été identifiés

comme des organismes pouvant infecter autant des arbres sains que affaiblis par d'autres sources de stress (Horsley et al. 2002). Une importante prédation par les insectes et mammifères herbivores a également été observée au cœur de la distribution de l'érable à sucre, alors que des semis plantés au-delà de la limite de distribution démontraient des signes minimaux de prédation (Urli et al. 2016). Le brout du cerf de virginie a d'ailleurs été identifié comme un facteur majeur sur la densité (Godman et al. 1990) et la régénération (Henry et al. 2021) d'érable à sucre. En ce qui a trait aux pressions de prédation, l'hypothèse de la libération de l'ennemi (provenant de l'anglais *Enemy release hypothesis*) stipule qu'une plante exotique (ou non native d'un environnement donné) peut obtenir un gain de performance significatif en s'affranchissant des pressions de co-évolution avec certains agents pathogènes ou prédateurs provenant de leur distribution native (Keane and Crawley 2002). Cette hypothèse complémente d'autres théories importantes en écologie, notamment celle de la dépendance négative à la densité (*negative density dépendance*) aussi connue sous l'hypothèse de Janzen-Connell. Élaborée à partir d'observations en forêts tropicales au début des années 1970, ce concept stipule que la présence de prédateurs spécifiques à une espèce rend l'environnement inhospitalier pour l'établissement de conspécifiques à proximité de celle-ci (Janzen 1970; Connell 1971)..Quelques décennies plus tard, les analyses complémentaires de Moorcroft et al. (2006) ont démontré qu'en contexte de changements climatiques, la vitesse de colonisation d'espèces compétitrices homologues pourrait dépendre des interactions secondaires avec les pathogènes spécifiques. Ces travaux ont permis de théoriser l'effet Janzen-Connell transitoire, stipulant que les espèces colonisatrices de nouvelles niches constituent temporairement des « super-espèces » compétitrices au détriment des espèces résidentes jusqu'à ce que leurs pathogènes spécifiques migrent à leur tour. L'ensemble des théories préalablement mentionnés permettent conjointement de supporter l'importance des interactions hôtes-pathogènes dans la distribution des espèces forestières tel que l'érable à sucre.



### 1.3.2.2 *La compétition*

Des études réalisées sur le long terme ont identifié des changements de dominance marquée au sein des dynamiques de populations entre l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles. En effet, une augmentation de l'abondance du hêtre à grandes feuilles a été observée en présence de l'érable à sucre, qui se traduit par une réduction de l'établissement de ce dernier ayant débutée il y a environ 50 ans (Gravel et al. 2011). Ces auteurs mentionnent donc qu'un élément central au sein des changements dans la dynamique des populations serait davantage associé aux taux du recrutement plutôt que de croissance, d'où l'importance d'évaluer la survie et l'établissement des jeunes arbres. De plus, une récente étude a démontré qu'en présence de nouveaux stress (ex : variations climatiques) l'érable à sucre démontre une croissance légèrement plus lente et semble moins résilient que le hêtre à grande feuilles (Nolet and Kneeshaw 2018). Ces observations soulèvent la complexité des interactions biotiques et abiotiques en contexte d'intensification des événements climatiques particulièrement stressants pour les populations végétales. Un second exemple de pression de compétition s'observe au nord de son aire de répartition, qui est caractérisée par une diversité végétale surtout composée de conifères. Ces essences, par le processus de rétroactions plante-sol, contribuent à modifier les paramètres physico-chimiques de l'environnement défavorisant ainsi l'établissement de nouvelles espèces. À titre d'exemple, les feuilles de conifères contribuent à acidifier le pH de la litière ce qui limite la croissance de certaines espèces végétales. Il a d'ailleurs été démontré que la composition végétale a une incidence sur la capacité de recrutement des espèces décidues – par exemple l'érable à sucre – par le type de litière et de bois en décomposition que l'on retrouvait (Solarik et al. 2020). Cette composition défavorable génère de forts effets de priorités, ce qui signifie que les espèces préalablement établies ont des avantages quant à leur recrutement en comparatif aux autres espèces. À plus grande échelle, Solarik et ses collaborateurs (2020) soulignent que ces effets de priorités pourraient générer un décalage entre l'évolution du climat et la vitesse de migration des espèces décidues en forêts mixtes ou boréales.

### 1.3.2.3 *Les symbiotes*

La présence de symbiotes spécifiques au sein d'un environnement permet de favoriser la santé et la croissance végétale par l'échange de ressources, l'atténuation des stress ainsi que la protection contre les agents pathogènes. De nombreuses études se sont notamment intéressées à la relation entre l'érable à sucre et les mycorhizes arbusculaires (Spitko et al. 1978; Yawney and Schultz 1990; St Clair and Lynch 2005; De Bellis et al. 2022). Ces études ont permis de non-seulement caractériser ces associations d'une perspective microscopique, mais également leur influence sur la croissance et la santé de l'érable à sucre. Il a notamment été démontré qu'il existe une relation entre le taux de colonisation et les nutriments foliaires tel que le calcium et le magnésium (St Clair and Lynch 2005). Bien que la colonisation mycorhizienne serait positivement corrélée au pH ainsi qu'au magnésium du sol, un statut nutritionnel déséquilibré ne serait pas associé avec une faible colonisation mycorhizienne (Ouimet et al. 1995), suggérant que d'autres mécanismes sont responsables d'une carence nutritive. En ce qui a trait au rôle des symbiotes sur la distribution des espèces végétales, il a été suggéré que la disponibilité en ectomycorhizes peut favoriser l'établissement d'espèces exotiques au sein de nouveaux environnements (Pringle et al. 2009). Toutefois, il existe peu d'évidences quant au rôle facilitant des mycorhizes arbusculaires dans la colonisation de l'érable à sucre en sol boréal. Au contraire, une expérimentation réalisée en serre a permis d'observer une diminution significative de la colonisation par les champignons mycorhiziens lorsque les semis sont plantés sur des sols boréaux, pouvant constituer une limite à sa colonisation au nord de sa distribution (Carteron et al. 2020). Il existe à ce jour peu d'études portant sur la colonisation, la disponibilité ainsi que la diversité de ces symbiotes fongiques en association avec l'érable à sucre le long de gradients de végétation, tels que ceux retrouvés entre les forêts tempérées et boréales. En addition, peu d'études se sont intéressées à d'autres types d'organismes potentiellement bénéfiques pour la croissance et le recrutement de l'érable. L'étude des relations symbiotiques entre plantes et les microorganismes représente néanmoins un champ de recherche actuellement en plein essor, où la disponibilité, l'abondance et la diversité des organismes symbiotiques ont non-seulement des conséquences sur la diversité végétale (van der Heijden et al. 1998, 2008; Carteron et al. 2022),

mais également sur les fonctions des écosystèmes (Hart and Klironomos 2003; Laforest-Lapointe et al. 2017; Powell and Rillig 2018; Wagg et al. 2019).

#### **1.4 Interactions plantes-microorganismes**

Beaucoup d'attention a été portée quant aux diverses fonctions des mycorhizes sur la diversité (Klironomos et al. 2000; Hart et al. 2003; Horn et al. 2017; Carteron et al. 2022), la nutrition (Van Der Heijden et al. 2006; Smith et al. 2011; Makarov 2019) ainsi que la résilience des plantes (Rodriguez et al. 2008; Evelin et al. 2009; Begum et al. 2019). Toutefois, il existe une vaste diversité de microorganismes qui interagissent avec les tissus externes et internes des plantes, pouvant également contribuer à la performance de l'hôte (Yuan et al. 2010; Peñuelas and Terradas 2014; Saleem et al. 2017) et aux fonctions des écosystèmes (Laforest-Lapointe et al. 2017; Wagg et al. 2019). Ces organismes ont longtemps été étudiés et cultivés pour leur potentielle pathogénicité, mais le développement et la démocratisation des technologies de séquençage à haut débit ont permis de révéler leur diversité taxonomique et fonctionnelle, ainsi que leur rôle au sein des écosystèmes (Huttenhower et al. 2012; Banerjee et al. 2018; Jansson and Hofmockel 2020; révisé dans Perreault and Laforest-Lapointe 2022).

Les plantes sont d'ailleurs intimement associées à diverses communautés microbiennes structurées sur le plan taxonomique. Elles comportent notamment des bactéries, des champignons, des protistes, des archées, des virus et des nématodes qui sont retrouvées au sein de plusieurs types de tissus végétaux (Trivedi et al. 2020). Les interactions complexes et dynamiques entre les plantes et les microorganismes sont notamment définies par l'identité de la plante hôte (Laforest-Lapointe et al. 2016), le compartiment et la localisation des tissus (Andrews and Harris 2000). Les organismes colonisant la surface des tissus constituent des épiphytes, alors que ceux associés au compartiment interne des tissus sont appelés endophytes. Ces derniers sont fortement influencés par l'environnement et sont notamment reconnus comme étant des organismes pouvant améliorer la résilience végétale aux différents stress environnementaux (Naylor and Coleman-Derr 2018; Singh et al. 2020; Trivedi et al. 2020, 2021,

2022). Une meilleure compréhension de la relation plante-endophytes est nécessaire afin de non-seulement mieux comprendre l'assemblage des communautés microbiennes, mais ultimement de développer des techniques de biocontrôle permettant d'atténuer les impacts des changements climatiques sur la productivité primaire ainsi que sur la diversité végétale.

#### 1.4.1. Endophytes racinaires

Les endophytes – qu'ils soient de nature bactérienne ou fongique – colonisent l'intérieur des tissus et sont notamment à l'interface entre leur environnement et la physiologie de leur hôte. Ils peuvent être classifiés comme étant des endophytes systémiques (également nommés « vrais » endophytes) ou non systémiques (Wani et al. 2015). En opposition aux non systémiques, les endophytes systémiques constituent des mutualistes, en coévolution avec leur hôte, ne lui causant aucune réponse immunitaire et étant strictement bénéfiques pour celui-ci (théorisé par Mostert et al. 2000). L'effet du processus d'endophytisme sur la spécialisation de la niche de sa plante hôte variera en fonction du génotype de celle-ci, des ressources disponibles ainsi que des stress environnementaux (Wani et al. 2015). Les endophytes non-systèmeux démontrent, quant à eux, une certaine plasticité fonctionnelle pouvant osciller entre symbiote, commensal ou pathogène (Wani et al. 2015). Dès lors, la diversité microbienne endophytique de même que les conditions environnementale ont des conséquences majeures sur la productivité végétale (Tkacz and Poole 2015).

Les microorganismes de la phyllosphère sont associés à la productivité d'un écosystème (Laforest-Lapointe et al. 2017) d'autant plus que les microorganismes racinaires sont fondamentaux en matière de nutrition (Van Der Heijden et al. 2006; Smith et al. 2011) et de tolérance à de nombreux stress environnementaux (Malinowski and Belesky 2000; Rodriguez et al. 2008; Rolli et al. 2015; Gonzalez Mateu et al. 2020). Parmi les types d'endophytes les plus documentés, on retrouve surtout les bactéries, les actinomycètes et les champignons (incluant les mycorhizes arbusculaires; Kaul et al. 2016). Donc, l'étude de la relation inter-domaine entre les plantes et les endophytes constitue un axe de recherche fondamental dans la lutte des plantes

contre les stress environnementaux ainsi que pour leur capacité à s'établir au sein de nouveaux territoires.

#### 1.4.1.1 Les bactéries

Parmi les bactéries endophytes les plus caractérisées, on retrouve les bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR, provenant de l'anglais *plant growth promoting rhizobacteria*). Des bactéries appartenant aux classes des Alphaprotéobactéries, Betaprotéobactéries et Gammaprotéobactéries ont été identifiées comme ayant des propriétés de PGPR (Rodríguez-Díaz et al. 2008). À titre d'exemple, une famille de PGPR bien reconnue et associée aux actinomycètes, les *Frankiaceae*, sont des organismes en interaction avec les aulnes (*Alnus* sp.) et contribuent à leur croissance en fixant l'azote atmosphérique via la formation de nodules au niveau des racines (Benson and Silvester 1993). Bien que certains microorganismes ont la fonction de favoriser la croissance végétale, une étude a démontré que la présence de certaines classes endophytes bactériens telles que les Betaprotéobactéries (*Burkholderiaceae*) et Gammaprotéobactéries (*Pseudomonadaceae*) n'avaient pas d'influence directement sur la croissance mais plutôt sur l'allocation différentielle du carbone au sein de la plante (Henning et al. 2016).

Au-delà de leur implication au niveau de l'acquisition et la translocation de nutriments, les endophytes bactériens peuvent occuper une niche conférant une protection à leur plant hôte. À titre d'exemple, une alphaprotéobactérie appartenant au genre *Sphingomonas* est non-seulement en mesure d'être transférée verticalement entre les générations de plants de riz, mais celle-ci confère une protection contre un pathogène affectant significativement le rendement des cultures (Matsumoto et al. 2021). Une autre fonction intéressante de ces organismes est la capacité de réduire les stress de toxicité en plus d'améliorer la phytoremédiation de sites contaminés (Mukherjee et al. 2018). Il a été également rapporté qu'un consortium d'endophytes contenant plusieurs souches bactériennes ont permis d'atténuer le stress associé à la sécheresse chez une espèce de peuplier (Khan et al. 2016). Les endophytes bactériens sont donc des

organismes ayant la capacité de promouvoir la santé de leur hôte lorsque les conditions de croissance ne sont pas optimales. Néanmoins, les endophytes en association avec les essences d'arbres en milieu forestier demeurent à ce jour peu caractérisés, ce qui contraste avec l'effort considérable déployé pour étudier la diversité microbienne retrouvée en milieux agricoles.

#### 1.4.1.2 Les champignons

Les champignons représentent un grand groupe d'endophytes non-obligatoires accomplissant plusieurs fonctions non-seulement pour leur plant hôte mais également pour de nombreux services écosystémiques. Tout comme certains endophytes bactériens, les champignons de l'endosphère contribuent à la nutrition végétale (Zabalgoitia et al. 2006; Behie and Bidochka 2014; Siddique et al. 2016; Ikram et al. 2018), à la protection contre les pathogènes (Rúa et al. 2013; Pérez et al. 2013; Busby et al. 2016; Mousa et al. 2016) et la médiation des stress abiotiques (Lewis 2004; Azad and Kaminskyj 2016; Ali et al. 2018; Ikram et al. 2018; Gonzalez Mateu et al. 2020). À l'échelle écosystémique, ils contribuent à la séquestration du carbone (Clemmensen et al. 2013), à la décomposition (Lemons et al. 2005) et leur diversité serait corrélée avec la diversité végétale (Carteron et al. 2022). Leur distribution semble donc être grandement influencée par la distribution ainsi que la diversité d'hôtes disponibles (U'Ren et al. 2019). En ce sens, l'identité de l'hôte a été rapportée comme étant un facteur structurant davantage les communautés d'endophytes foliaires et racinaires que l'altitude le long de gradients d'élévation (Kivlin et al. 2022).

En plus de leurs fonctions écologiques fondamentales, les champignons colonisant les tissus internes racinaires peuvent accomplir différentes fonctions. Sur ce sujet, les endophytes septés sombres (traduit de l'anglais *dark septate endophytes*; DSE) constituent des organismes fongiques dont leur écologie ne fait pas consensus au sein de la littérature. Les DSE représentent un groupe paraphylétique d'ascomycètes classifiés selon des critères morphologiques, dont l'écologie demeure à ce jour peu caractérisée. Leurs fonctions en tant qu'endophytes varient de symbiotiques à pathogéniques (Jumpponen 2001). Des études ont permis d'associer une

influence négative des DSE sur la croissance (Mayerhofer et al. 2013), la performance et la survie (Tellenbach et al. 2011) de jeunes arbres. Toutefois, les conséquences de leur colonisation sur la performance végétale demeurent mitigées. Une récente revue de littérature identifiait que 47 % des études observaient une influence négative des DSE à la croissance végétale (Gibert et al. 2019). Les champignons constituent des organismes pouvant non-seulement s'associer à des plantes, mais peuvent également interagir avec d'autres microorganismes tels que les bactéries, afin de conférer des avantages à leur hôte. À titre d'exemple, un basidiomycète appartenant au genre *Serendipita* combiné avec des communautés bactériennes, procure des effets synergiques bénéfiques chez l'orge commune (*Hordeum vulgare*) et l'arabette (*Arabidopsis thaliana* : Mahdi et al. 2022). La récente étude de Mahdi (2022) souligne l'importance d'incorporer des analyses de diversité inter-domaine quant à l'étude des communautés microbiennes sur la croissance et la productivité végétale.

#### 1.4.1.3 Les mycorhizes arbusculaires

Les mycorhizes arbusculaires (également connues sous le nom d'endomycorhizes) constituent des symbiotes fongiques obligatoires en association avec plus de 80% des plantes terrestres (Smith and Read 2008). Ce type de champignon mycorhizien aurait notamment été responsable de la colonisation rapide des continents par les plantes vasculaires lors du Paléozoïque (Delaux 2017). Il est reconnu que les mycorhizes arbusculaires sont non-seulement des organismes hautement bénéfiques en matière d'acquisition d'éléments essentiels à la croissance végétale et moins accessibles (George et al. 1995; Burghelea et al. 2015; Chen et al. 2018; Begum et al. 2019) par exemple le phosphore (Jasper et al. 1979; Smith et al. 2011; Yang et al. 2014) et l'azote (George et al. 1995; Hodge and Storer 2015), mais elles contribuent également à atténuer les stress abiotiques tels que la sécheresse (Augé 2001), la salinité (Evelin et al. 2009), le pH (Clark 1997) et la toxicité des métaux (Miransari 2011). S'associant avec une grande diversité d'espèces végétales, ces symbiotes ont notamment co-évolué avec certaines espèces ligneuses telles que les érables (*Acer* sp.), les frênes (*Fraxinus* sp.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.; Bainard et al. 2011). De plus, ces organismes sont impliqués dans les

dynamiques de populations végétales (Eck et al. 2019; Eagar et al. 2020; Tedersoo et al. 2020) et pouvant influencer la productivité végétale (Klironomos et al. 2000). Dès lors, ce sont des organismes considérés comme des espèces clés (concept de *keystone species*, provenant de l'anglais) des écosystèmes forestiers (Wall et al. 2020) et agricoles (Banerjee et al. 2018).

Étant prépondérants dans les prairies, leur abondance diminue dans les forêts tempérées et boréales où d'autres types mycorhiziens – les ectomycorhizes et les mycorhizes éricoïdes – sont mieux adaptées pour ces écosystèmes (Fortin et al. 2015). Il a été démontré que les écosystèmes dominés par un type de champignon mycorhizien sont associés avec une réduction de la diversité végétale en milieux forestiers (Carteron et al. 2022). Dès lors, la diversité mycorhizienne peut favoriser la coexistence des espèces végétales (van der Heijden et al. 1998) ainsi que modifier la distribution de nouvelles espèces ou espèces invasives en favorisant leur établissement (Pringle et al. 2009; DeBellis et al. 2019). Somme toute, les dynamiques de communautés végétales et mycorhiziennes demeurent un sujet particulièrement central en écologie afin de comprendre les différents processus biotiques responsables de l'altération des écosystèmes forestiers assujettis aux variations climatiques grandissantes.

#### 1.4.2. L'endosphère racinaire de l'érable à sucre

L'étude des communautés microbiennes (ou microbiome) de l'érable à sucre a connu un important essor au cours des dernières années (Laforest-Lapointe et al. 2016; Wallace et al. 2018; DeBellis et al. 2019; Lajoie and Kembel 2021; De Bellis et al. 2022). Avant le développement des technologies de séquençage à haut débit, la plupart des recherches portant sur les interactions entre l'érable à sucre et les microorganismes étaient limitées à la colonisation racinaire par microscopie optique (Yawney and Schultz 1990; Ouimet et al. 1996; St Clair and Lynch 2005). Parmi les résultats émergents des récentes études, Laforest-Lapointe et ses collaborateurs (2016) ont notamment démontré que l'identité de l'hôte était un facteur déterminant dans l'assemblage des communautés bactériennes de la phyllosphère, comparativement à d'autres variables telles que le site ou le moment d'échantillonnage. De plus,



une étude réalisée au Mont Saint-Joseph à Mégantic (Qc, Canada) a permis de déterminer que l'identité des espèces végétales voisines à l'érable à sucre contribuent également aux communautés bactériennes de la phyllosphère (Lajoie and Kembel 2021).

Nonobstant, ces facteurs potentiellement importants dans l'assemblage des communautés microbiennes de l'érable à sucre n'ont à ce jour pas été testés en ce qui a trait aux endophytes racinaires. Il a été observé que, le long d'un gradient latitudinal, la variation entre les sites était le facteur le plus significativement important dans l'assemblage des communautés bactériennes, fongiques et mycorhiziennes des racines et feuilles de l'érable à sucre, en référence à d'autres facteurs tels que l'origine des graines (De Bellis et al. 2022). Ainsi, l'environnement local semble être une variable plus importante que le génotype de l'hôte dans l'assemblage des communautés microbiennes le long de gradient latitudinaux. En ce qui a trait aux mycorhizes arbusculaires, une diminution significative de la diversité alpha le long du gradient latitudinal a été observée, suggérant une perte de symbiotes fongiques en forêts mixtes et boréales. De plus, Carteron et ses collaborateurs (2020) ont observé une diminution de la colonisation mycorhizienne de semis d'érables à sucre lorsqu'ils sont cultivés sur des sols provenant de forêts mixtes et boréales. Toutefois, les mécanismes expliquant ces changements de diversité et la colonisation mycorhizienne de l'érable à sucre *in natura* manquent à la littérature actuelle.

Pour les autres classes de champignons ainsi que les bactéries, des pionniers quant à la caractérisation du microbiome de l'érable à sucre au Québec ont observés des différences significatives quant aux communautés d'endophytes le long d'un gradient altitudinal au Mont Saint-Joseph (Mégantic) (Wallace et al. 2018). Cependant, les facteurs responsables de ces patrons de diversité microbienne demeurent à ce jour inexplorés, de même que leur implication sur la croissance de l'érable. Il est donc nécessaire d'œuvrer à mieux comprendre les dynamiques de diversité taxonomique des communautés microbiennes en plus de caractériser les facteurs déterminants dans la variation de leur structure. Ces recherches contribueraient non-seulement à mieux comprendre le rôle des interactions hôte-microbes pour la performance et la croissance de cette essence emblématique, mais cela offrirait également des perspectives quant

à la capacité de l'érable à sucre à s'adapter aux conditions environnementales changeantes découlant des changements climatiques.

## **1.5 Objectifs et hypothèses**

Dans cette optique, les objectifs de la présente étude sont de :

1. Quantifier l'influence relative de facteurs abiotiques et biotiques impliqués pour la croissance et les indices de santé foliaires de semis d'érable à sucre le long de deux gradients altitudinaux.
2. Identifier les facteurs déterminants la composition ainsi que la diversité des communautés endophytes mycorhiziennes, fongiques et bactériennes des racines de l'érable à sucre le long de deux gradients altitudinaux.

En m'appuyant sur la littérature, j'ai émis les deux hypothèses suivantes :

1. La croissance ainsi que la santé foliaire de l'érable à sucre devraient diminuer avec l'élévation, dû aux conditions biotiques et abiotiques défavorables à sa croissance, tels que la colonisation mycorhizienne ainsi que les cations alcalins (Ouimet et al. 1996; St Clair and Lynch 2005; Carteron et al. 2020).
2. La composition des communautés d'endophytes pour tous les groupes microbiens (bactéries, champignons et mycorhizes arbusculaires)devraient covarier avec les communautés végétales , en référence à l'importance des facteurs abiotiques (Carteron et al. 2020; Davison et al. 2021), l'hôte (Laforest-Lapointe et al. 2016; U'Ren et al. 2019) ainsi que des plantes voisines (Lajoie and Kembel 2021) sur l'assemblage des communautés microbiennes.

**CHAPITRE 2**  
**UNRAVELING MICROBIAL DIVERSITY AND COLONIZATION OF ROOT**  
**ENDOPHYTES ALONG SMALL-SCALE ELEVATIONAL GRADIENTS: A STORY**  
**BEYOND ALTITUDE**

Joey Chamard<sup>123\*</sup>, Tonia De Bellis<sup>4</sup>, F. Guillaume Blanchet<sup>1,5,6</sup>, Pierre-Luc Chagnon<sup>7</sup>, and Isabelle Laforest-Lapointe<sup>123\*</sup>

<sup>1</sup>Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (J1K 2R1), Québec, Canada

<sup>2</sup>Centre Sève, Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada

<sup>3</sup>Centre d'Étude de la Forêt Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada

<sup>4</sup> Department of Biology, Dawson College, Montréal, QC, H4B 1R6, Canada

<sup>5</sup>Département de mathématiques, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (J1K 2R1), Québec, Canada

<sup>6</sup>Département des sciences de la santé communautaire, Université de Sherbrooke, Sherbrooke (J1K 2R1), Québec, Canada

<sup>7</sup>Agriculture et Agroalimentaire Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu (J3B 3E6), Québec, Canada

\*Correspondence: [isabelle.laforest-lapointe@usherbrooke.ca](mailto:isabelle.laforest-lapointe@usherbrooke.ca), [joeychamard@gmail.com](mailto:joeychamard@gmail.com)

ORCID NUMBERS

Isabelle Laforest-Lapointe (0000-0003-3630-9475)

F. Guillaume Blanchet (0000-0001-5149-2488)

Manuscript in preparation for *ISME Journal*

## 2.1 Abstract

Endophytic microbes can alleviate plant abiotic stress, thus potentially supporting host acclimation to novel environments. While climate change is extending plant species fundamental niches northward, the distribution and colonization of mutualists (e.g., arbuscular mycorrhizal fungi (AM) and pathogens) may constrain plant growth and regeneration in northern environments. Unfavorable soil properties may also act as abiotic constraints in range expansion. The relative importance of biotic and abiotic drivers of plant performance/recruitment at the edge of their distribution remains largely unknown. Here, we used short marker sequencing, coupled with microscopy, to study bacterial, fungal, and mycorrhizal root endophytic communities from 98 sugar maple seedlings distributed across two temperate-to-boreal elevational gradients in southern Québec, Canada. Seedling annual growth was positively correlated with altitude while mycorrhizal root colonization was not. Conversely, we found a decrease in dark septate endophyte colonization with altitude. Abundant bacterial endophytes tended to be conserved across seedlings and sites, whereas fungal endophytes were hypervariable across altitudes and between sites. We did not find any linear relationship between AMF diversity and altitude, although soil chemistry varied predictably with altitude at both sites. Host foliar nutrients, soil pH, and base cations were stronger determinants of endophyte community structure, as compared with altitude. In addition, AM communities showed a stronger covariation with surrounding plant communities than with abiotic environmental parameters. Overall, our results suggest that site characteristics (e.g., pH, soil base cations, and surrounding plant communities) might play a fundamental role in sugar maple migration by shaping root endophytic microbial community structure.

**Keywords:** arbuscular mycorrhizae, bacteria, climate change, fungi, elevational gradients, endophytes, microbial communities, sugar maple.

## 2.2 Introduction

Climate change, characterized by higher temperatures as well as by an increased frequency of extreme weather events and droughts, has major consequences on the diversity and distribution of organisms across kingdoms (Adler et al. 2022). Although climatic niches alone predict poleward migration of many plant species (Grabherr et al. 1994; Walter et al. 2002; Yesson et al. 2007; Elsen and Tingley 2015; Boisvert-Marsh and de Blois 2021), there is now accumulating evidence that non-climatic factors may also play a critical role for plant colonization beyond their current geographic range, and potentially constrain range expansion (Solarik et al. 2020; Carteron et al. 2020). Accordingly, climatic conditions are often found to shift more rapidly than species range limits (Bertrand et al. 2011; Corlett and Wescott 2013; Savage and Vellend 2015). Plants' ability to expand their geographic range in response to shifting climatic conditions relies on a complex combination of abiotic factors (e.g., temperature, soil pH and nutrients, water availability) and biotic interactions (e.g., with pathogens, nutritional symbionts, herbivores, pollinators, etc.). Previous studies have shown that soil chemistry, such as pH (Scarlett et al. 2021), base cations (Ouimet et al. 1996; Juic et al. 2006), and nutrient availability (Terrer et al. 2019), affect plant growth and recruitment. For example, sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), a widespread temperate tree species native to North America, has long been known to perform poorly in soils with low cation exchange capacity (Carteron et al. 2020), and this may constrain its colonization of mixed and boreal forest sites as temperature increases. Nonetheless, its interactions with aboveground and belowground biota (e.g., herbivores, pathogens, mycorrhizal fungi) may act as further constraints to its range expansion northward. A major challenge will be to explore, along climatic gradients, how these abiotic and biotic drivers covary and jointly determine the propensity of plants to expand northward their ranges.

In the last twenty years, next-generation sequencing technologies have evidenced the potential role for soil microorganisms in driving plant recruitment dynamics and range expansion (Callaway et al. 2004; Kaul et al. 2016; Liebhold et al. 2017). However, up to now, such studies

were typically restricted to narrow ecological guilds (with particular emphasis on arbuscular mycorrhizal fungi; AMF), neglecting most of the plant-associated microbial communities (van der Heijden et al. 1998; Parniske 2008; Smith and Smith 2011; Saks et al. 2014). Plant establishment and growth is influenced by a variety of microbial interactions, including endophytic associations. Endophytes are broadly defined as microorganisms (bacteria, fungi, archaea, and protists) colonizing inner plant tissues, which can have a range of impacts on their host along the parasitism-mutualism continuum (Hardoim et al. 2015). Beneficial endophytes can promote plant growth (Gaiero et al. 2013; Begum et al. 2019), nutrient acquisition (Behie et al. 2014), and/or stress tolerance (Hart et al. 2003; van der Heijden et al. 2008; Veresoglou et al. 2018; Gonzalez et al. 2020). Nevertheless, these benefits are rather the consequences of a myriad of dynamic interactions between the microbial communities and the associated host (Trivedi et al. 2020), as opposed to the influence of a single microbe or taxa. For example, interactions between bacteria and AMF can either promote (Sangwan and Prasanna 2022) or inhibit (Svenningsen et al. 2018) the activity of the symbiosis, which can have an impact on plant growth. Multi-kingdom studies are needed to better characterize microbial co-occurrence, functions, and interactions, based on their niche and resource use (Michalska-Smith et al. 2022). Studying plant-endophyte relationship in forest ecosystems remain challenging because of the broad diversity and functions of endophytes, as well as the lack of taxonomical and ecological characterization. Unraveling the structure of plant-associated microbial communities is crucial to better understand their implication on plant distribution and growth in a changing climate.

In the hope of discovering the microbial mechanisms driving plant colonization, adaptation, and survival, previous work has focused on parasitic or pathogenic microbes to theorize ecological phenomenon explaining plant distribution. The enemy-release hypothesis stipulates that species introduced in novel environments experience reduced pathogen loads beyond their range limits (Keane and Crawley 2002). This hypothesis is often invoked to explain higher seedling density at species range limits, where propagule density is high and pathogen density is low (Urli et al. 2016). Such balance between colonization and mortality is a direct extension of the Janzen-Connell hypothesis, which describes a negative density-dependent process suppressing high

abundance competitively dominant species due to enemy recruitment (Janzen 1970; Connell 1971). Plant species that successfully migrate beyond their current range limits have been shown to display less above- and below-ground enemy pressures (Engelkes et al. 2008). Another interesting theory is the enhanced mutualism hypothesis (Traveset and Richardson 2014; Sheng et al. 2022) based on the observations that plant colonization in their non-native ranges can be enhanced by associations with generalist mutualists (Reinhart and Callaway 2004) which can sometimes confer greater benefits compared to their native range (Reinhart and Callaway 2006). The latter hypothesis remains debated for AMF (Seifert et al. 2009; Callaway et al. 2011; Bunn et al. 2015) and seems context dependant (Nuske et al. 2021). Thus, the relative importance of negative and positive plant-microbial interactions influencing plant distribution is still poorly understood.

Elevational gradients have been frequently used to study plant-microbe interactions in successional ecosystems (Cordier et al. 2012, Cobian et al. 2019; Kivlin et al. 2022), based on the space-for-time substitution method (Pickett 1989). This method is particularly useful to study ecological processes over short distance, as well as anticipating biotic interactions dynamics in the context of climate change. For example, plant-microbe specificity has been shown to peak within the core of a host distribution (Cobian et al. 2019). The lack of specificity at a host range limit can potentially lead to stochastic community assembly, which could partly explain the shift of microbial community composition with altitude (Cordier et al. 2012; Davey et al. 2013; Shen et al. 2015). Studies conducted on elevational gradients have notably shown that root fungal endophytes tend to be less influenced by climate than leaf endophytes (Kazanel et al. 2019), whereas host identity rather represents a stronger driver of endophytic community assembly than elevation (Kivlin et al. 2022). These findings highlight the importance of biotic factors, such as plant community composition, in the structure of endophyte communities. In addition, the influence of abiotic and biotic factors on root microbial communities differs between groups (Abrego et al. 2020; Guo et al. 2020), which could lead to variable distribution of beneficial, commensal, and pathogenic endophytes along plant species distribution under climate change. Therefore, gaining a better understanding of the relative importance of biotic

and abiotic factors structuring ecologically diverse plant-associated communities along elevational gradients will be crucial in our attempt to anticipate plant-microbe interactions dynamics in the context of climate change.

Considering the clear chemical and plant gradient found across temperate to boreal forests (Vellend et al. 2021), the distribution and drivers of root endophytes along mountain elevational gradients have not been extensively characterized in the transition of these biomes. Sugar maple is a great example of a dominant, shade tolerant deciduous tree specie for which most research focused on AMF (Spitko et al. 1978; Moutoglis and Widden 1996; St-Clair and Lynch 2005; Brundrett and Kendrick 2011; Carteron et al. 2020). Seedlings productivity and mycorrhizal colonization are closely related to soil base cations availability, such as calcium and magnesium (St-Clair and Lynch 2005), but their influence on other root-associated microbes remain unknown. Variation of sugar maple microbiome along an elevational gradient has only been recently studied (Wallace et al. 2018). Yet, the type of associations, as well as the main factors structuring sugar maple root microbial communities remain poorly understood. Although it has been previously observed that sugar maple regeneration was greater at its northern edge through the release of predation pressure (Urli et al. 2016), others have found higher rates of seed infection beyond its range (Brown and Vellend, 2014). Characterizing the root microbial diversity and colonization, as well as their influence on plant growth, is fundamental to better understand the factors explaining sugar maple distribution in a changing climate.

In this study, we assessed the influence of abiotic and biotic factors on sugar maple's growth and colonization by fungal and bacterial endophytes along two small-scale elevational gradients. We hypothesized that (1) seedlings growth would decrease with altitude due to unfavourable soil conditions (e.g., low pH and base cations availability) as well as potential lack of mycorrhizae (Carteron et al. 2020), (2) community composition of bacterial and fungal endophytes should shift with altitude on both gradients and (3) arbuscular mycorrhizal community composition would be structured by understory plant communities, whereas non-

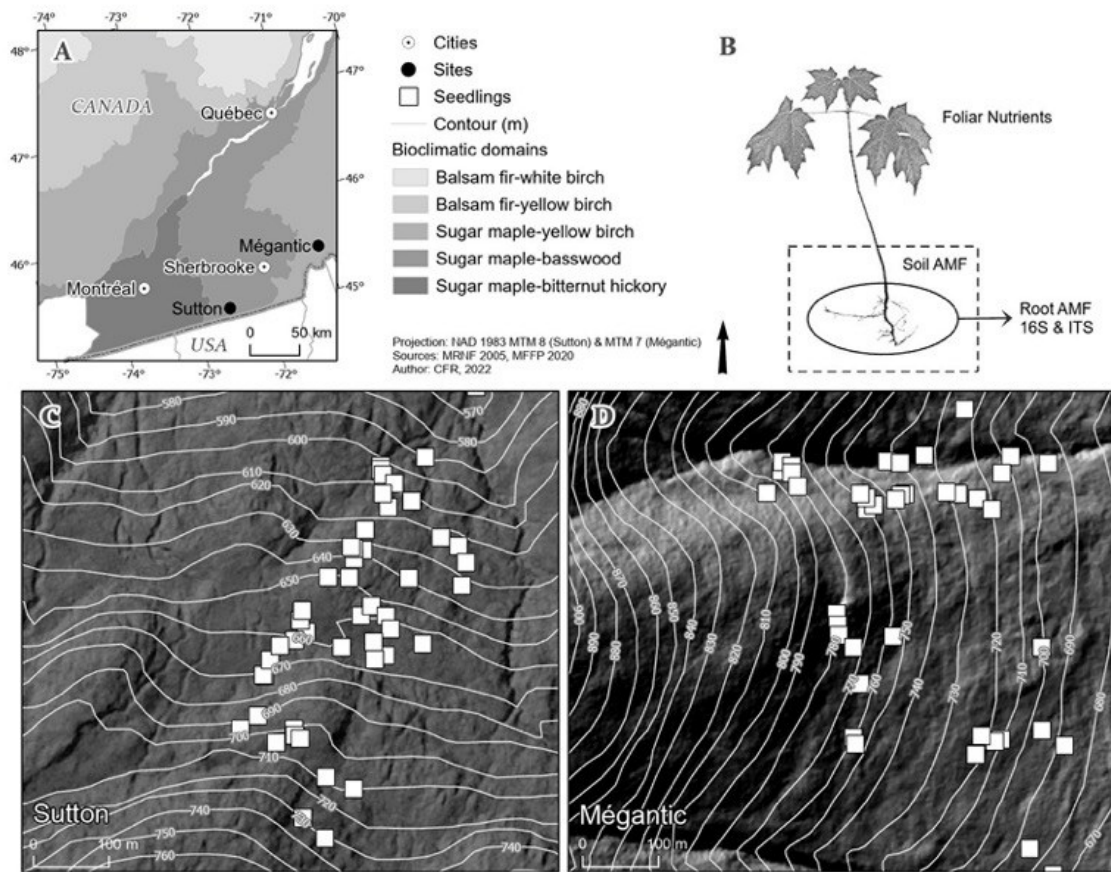


obligated fungal and bacterial endophytic communities would covary more strongly with abiotic environmental parameters.

## 2.3 Methods

### 2.3.1. Study design

Sampling was conducted along two altitudinal gradients located at Mont Écho near Sutton (45°6'46.09"N et 72°32'28.67"W) and Mont Saint-Joseph in Mont Mégantic National Park (45°26'51"N, 71°06'52"W) in southern Québec, Canada (Fig. 2.1a). For the remainder of this paper, we referred to both location as Sutton and Mégantic, respectively. From 1981 to 2010, the mean annual temperature of the region was 6.1°C and 4.0°C, and the total precipitation was 1309.5 mm and 1370.9 mm, measured at the nearest weather station for Sutton and Mégantic, respectively (Canada Weather Database). Along these altitude gradients, variations in abiotic conditions are portrayed by a transition of dominant vegetation from temperate tree species such as sugar maple (*Acer saccharum*), american beech (*Fagus grandifolia*), and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) to boreal tree species including balsam fir (*Abies balsamea*) and spruces (*Picea sp.*).



**Figure 2.1** Sampling design. (A) The black dots indicate the two elevational gradients respectively in Sutton and Mégantic located in Southern Québec, Canada. Shades of grey indicate the bioclimatic domains. (C and D) Location of seedlings at each site along the elevation gradient displayed in meters above sea level (masl) on top of topographic maps. Starting at 567 and 675 at Sutton and Mégantic, seedlings were randomly sampled until the limit of the species distributions at ~725 and ~796 masl respectively. (B) Schematic of analyses performed with the various seedling tissues.

To study the impacts of abiotic conditions on sugar maple root endophytes across kingdoms, we randomly sampled a total of 103 sugar maple seedlings (mean age of 12.3 years  $\pm$  4.3 in standard deviation (SD)) across both sites (53 Sutton / 50 Mégantic) in stands that had not been managed for at least 60 years (Fig. 2.1b-d). For each seedling, we measured the mean annual tip growth (mm), age (years), height (cm), neck diameter (mm), and we also characterized the spring (late may) neighboring understory plant communities in a 1 m radius. We also evaluated canopy

openness (%) above every seedling using Gap Light Analyzer based on fisheye photography. In addition, we collected seedling leaves, roots, and surrounding soil for chemical and molecular analyses. Soil and root samples were kept on ice and stored at -20°C. Unfortunately, five seedlings were discarded due to damage caused by grazers leaving a total of 98 seedlings for further analyses (51 Sutton / 47 Mégantic).

### 2.3.2. Root sample preparation

Roots were cleaned using distilled water to remove residual organic matter. We divided them into two subsamples respectively for microscopy and molecular analyses. Subsamples intended for mycorrhizal colonization were stored in FAA solution (5:5:50:40 formaldehyde: glacial acetic acid: 95% ethanol: distilled water) until root staining was performed. The second portion of the acquisition roots were cleaned as described in Wallace et al. (2018) to remove epiphytic organisms. Roots were submerged in 15 mL of ethanol and vortexed at high speed for five minutes. We vortex-rinsed them three times with DNA-free water for three minutes. Roots were subsequently stored in sterile 2 mL tubes at 80°C until processed.

### 2.3.3. Soil sample preparation

Soil samples were homogenized and 2 mL of soil per sample was transferred to a sterile tube for molecular analyses. The remaining sample was placed in one-liter aluminum containers and oven-dried at 65°C for 48 hours. The samples were then sieved (0.5 cm) to remove debris. Two grams of soil were used to determine samples' pH according to a standardized method (Hendershot et al. 1993). A second subsample of approximately 10 mL was finely ground using a soil mill (Ball Mill). Subsequently, chemical analyses were carried out on two soil subsamples per seedling (for a total of 196 samples). Total carbon and nitrogen were determined by dry combustion (LECO CR-412, LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA), while phosphorus and base cations (calcium, magnesium, and potassium) were extracted from 2.5 g dry soil with 25

ml of Mehlich-III solution (Mehlich, 1984) and quantified using inductively coupled plasma emission spectrophotometry (ICP-AES).

#### 2.3.4. Foliar elements quantification

Leaf elements were quantified according to Renaudin et al. (2022). Samples were air-dried for 72 h and ground in liquid N<sub>2</sub>. 50 mg of air-dried sample was weighed and placed in a trace metal-free tube (SCP Sciences) with 2 ml of nitric acid (trace metal-free grade, ThermoFisher Scientific) and 200 µl of hydrogen peroxide (trace metal-free grade, MilliporeSigma). Samples were digested at room temperature for 30 min followed by 1 hour at 45°C and 2 hours at 65°C in a heating block digestion system (DigiPREP, SCP Sciences). Digested samples were diluted with Milli-Q water (MilliporeSigma) to reach a 2% acid concentration. Ca, Mg, K, and P concentrations were measured by ICP-MS (X-Series II, ThermoFisher Scientific) using rhodium (Rh) as the internal standard. All leaf nutrient analyses were carried out in three replicates and concentrations were reported as ppm (µg of element per g of dry-weight leaf; Table 2.1).

#### 2.3.5. Root staining, AMF and DSE quantification

Staining protocol of Vierheilig et al. (1998) was used to stain sugar maple roots (see supplementary material for details). Stained root samples were mounted on slides with glycerin jelly solution to promote preservation for assessment of mycorrhizal colonization (Widden 2001; see Fig. S1). AMF root length colonization, arbuscule, vesicle colonization, and total DSE colonization, were determined using the gridline intersect method by McGonigle et al. (1990).

#### 2.3.6. DNA extraction, amplification, and sequencing

DNA was extracted from approximately 150 mg of root sample using the PowerSoil DNA Isolation Kit (QIAGEN, Hilden, Germany) with two modifications following DeBellis et al. (2019) protocol. Soil DNA was extracted from 250 mg of the homogenized subsample with the

same extraction kit following the manufacturer's protocol. All extracted DNA samples were then stored at -20°C.

To characterize the root bacterial community, we amplified the V5-V6 region of the bacterial 16S ribosomal RNA gene using the chloroplast-excluding primers 799F-1115R (799F: AACMGGATTAGATACCKG; 1115R: AGGGTTGCGCTCGTTG; Chelius and Triplett, 2001; Redford et al. 2010). For the root fungal communities, the internal transcribed spacer (ITS) region was amplified using primers ITS-1F (CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA; Gardes and Bruns 1993) and ITS2 (GCTGCGTTCTTCATCGATGC; White et al. 1990) specific to fungi. To identify root and soil AMF communities, we used the Glomeromycota specific primer AML2 (GAACCCAAACACTTTGGTTTCC; Lee et al. 2008) and the universal eukaryotic primer WANDA (CAGCCGCGGTAATTCCAGCT; Dumbrell et al. 2011). The WANDA and AML2 primers amplify a portion of the small subunit (SSU) RNA gene, that are recommended for accurate taxonomy assignment at high similarity threshold (Egan et al. 2018). Reaction conditions were adapted for each microbial group and are presented in Table S1 (see supplementary materials for more details on library preparation). The sequencing was performed on MISEQ (CERMO-FC genomic platform, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal) with MiSeq reagent kit v3 (600-cycles; Illumina).

### 2.3.7. Bioinformatics

Bioinformatic analyses were conducted using the dada2 package (Callahan et al. 2016) available in the R statistical language (R Core Team 2022) and included filtering for quality and excluding chimeras. To reduce the potential presence of bioinformatic artefacts, we filtered amplicon sequence variants (ASVs) with < 10 reads in their respective dataset, as well as ASVs not identified at the kingdom level. Summary statistics for (i) quality- and chimera-filtered sequences, (ii) final ASV counts as well as (iii) taxonomical annotation of the four final datasets are respectively presented in Table S2-S3. . For bacteria, we obtained a final dataset of 2 327 018 sequences ( $\bar{x} = 22\ 776$  per sample) assigned to 6 720 ASVs ( $\bar{x} = 441$  per sample). For fungi, we

obtained a final dataset of 1 745 695 sequences ( $\bar{x} = 17\,813$  per sample) assigned to 8 463 ASVs ( $\bar{x} = 84$  per sample). Finally, for root and soil mycorrhizae respectively, we obtained a final dataset of 1 037 179 and 454 110 sequences ( $\bar{x} = 10\,583$  and  $4\,634$  per sample) assigned to 4 431 and 2 008 ASVs ( $\bar{x}_R = 48$  and  $\bar{x}_S = 85$  per sample). From these databases, 2 405 bacterial, 408 fungal, as well as 286 root and 431 soil mycorrhizal ASVs were shared between sites. From these databases, 2 405 bacterial, 408 fungal, as well as 286 root and 431 soil mycorrhizal ASVs were shared between sites. Taxonomy was assigned respectively for 16S with SILVA version 138.1 (Quast et al. 2013), for ITS as well as AMF with UNITE version 8.3 (Abarenkov et al. 2022).

#### 2.3.8. Statistical analyses

All statistical analyses and visualization were conducted using the R statistical language (version 4.2.1 R Core Team, 2022) using `vegan` (Oksanen et al. 2022), `FactoMineR` (Lê and Husson 2008) and `ggplot2` (Wickham et al. 2022) packages. For two samples, we could not obtain the foliar nutrients measurements and for two samples we missed one entry of seed height and one entry of annual growth, respectively. These values were imputed using the package `missMDA` (Husson and Josse 2020). Non-parametric Kruskal-Wallis tests were used to compare sites across environmental, soil, seedling, and mycorrhizal parameters. In subsequent analyses, we used normalized variables transformed using the function `bestNormalize` (Peterson 2021) to achieve normality. The `vegan` (Oksanen et al. 2022) R package was used to compute microbial alpha-diversity (Shannon index) for all four datasets (root bacteria, fungi, and mycorrhizae, as well as soil mycorrhizae). Linear models were then performed to assess the relationship between microbial alpha-diversity, seedlings characteristics, AMF and DSE colonization with altitude. Each model was built in respect of the assumptions of linear relationship, normality, homoscedasticity, without collinearity nor autocorrelation.

To determine the abiotic and biotic drivers of the microbial community composition, we used two different statistical approaches. We first identified relationships between various abiotic variables by conducting permutation-based multivariate analysis of variance (perMANOVA ; Anderson 2001) using Bray-Curtis dissimilarity index (adonis2 function in the vegan R package; Oksanen et al. 2022). Predictors for each model were selected based on the highest variance explained by univariate analysis. Second, to evaluate the influence of the plant communities on microbial community composition, we calculated RV coefficients between different matrices using the FactoMineR package (Lê and Husson 2008). An RV coefficient is the multivariate generalization of the squared Pearson's correlation and quantifies the correlation between two matrices with corresponding rows (Escoufier 1973; Robert and Escoufier 1976). It results in a single value that ranges between 0 (no correlation) and 1 (perfect correlation). For this study, we used four types of matrices: (1) the microbial ASV table, (2) the environmental parameters, (3) the surrounding plant communities near the seedling, and (4) the host characteristics. Each variable selected in the previously mentioned matrices are represented in Table S4. Test of significance for the RV obtained from paired-matrices were determined based on 999 permutations following the approach proposed by Josse et al. (2008).

## 2.4 Results

### 2.4.1. Sutton & Mégantic elevational gradients

To study the drivers of sugar maple's root endophytic microbial communities, we collected a total of 103 seedlings of which 98 could be used for analysis (Sutton (**S**)  $n = 51$  / Mégantic (**M**)  $n = 47$ ; Fig. 2.1 and Table 2.1). Seedlings were found along an altitudinal range of 158 m for Sutton and 120 m for Mégantic (Fig. 2.1cd). In summary (see Table 2.1), Mégantic displayed higher altitude ( $p < 0.001$ ), canopy openness ( $p = 0.011$ ), exchangeable soil calcium ( $p < 0.001$ ) and magnesium ( $p < 0.001$ ), annual growth ( $p = 0.001$ ), as well as foliar phosphorus ( $p = 0.001$ ) and potassium ( $p = 0.001$ ). In comparison, Sutton displayed higher soil humidity ( $p = 0.041$ ),

total root length colonization by mycorrhizae ( $p = 0.016$ ), and colonization of dark septed endophytes ( $p < 0.001$ ).

#### 2.4.2. Seedlings growth and performance along elevational gradients

To assess the potential interplay of altitude and mycorrhizal colonization on seedling's growth across our gradients, we first tested the correlation between altitude and seedling's annual growth, as well as with root colonization of AMF and DSE (Fig. 2.2). We found a positive correlation between altitude and seedlings annual growth (**Sutton (S)**:  $R^2 = 11.4\%$ ,  $p = 0.006$  / **Mégantic (M)**:  $R^2 = 32.2\%$ ,  $p < 0.001$ ; Fig 2a) whereas there was no change in canopy openness with altitude at either site (**S**:  $R^2 = 2.5\%$ ,  $p = 0.492$  / **M**:  $R^2 = 1.0\%$ ,  $p = 0.290$ ). For AMF colonization, we did not observe a significant linear trend between altitude and AMF total root length colonization (**S**:  $R^2 = 1.2\%$ ,  $p = 0.447$  / **M**:  $R^2 = 0.2\%$ ,  $p = 0.764$ ) and not with arbuscule abundance (**S**:  $R^2 = 0.4\%$ ,  $p = 0.665$  / **M**:  $R^2 = 5.6\%$ ,  $p = 0.111$ ; Fig. S3).



**Table 2.1 Summary statistics and site differences (non-parametric Kruskal-Wallis tests). Arrows identify Mégantic difference compared to Sutton.**

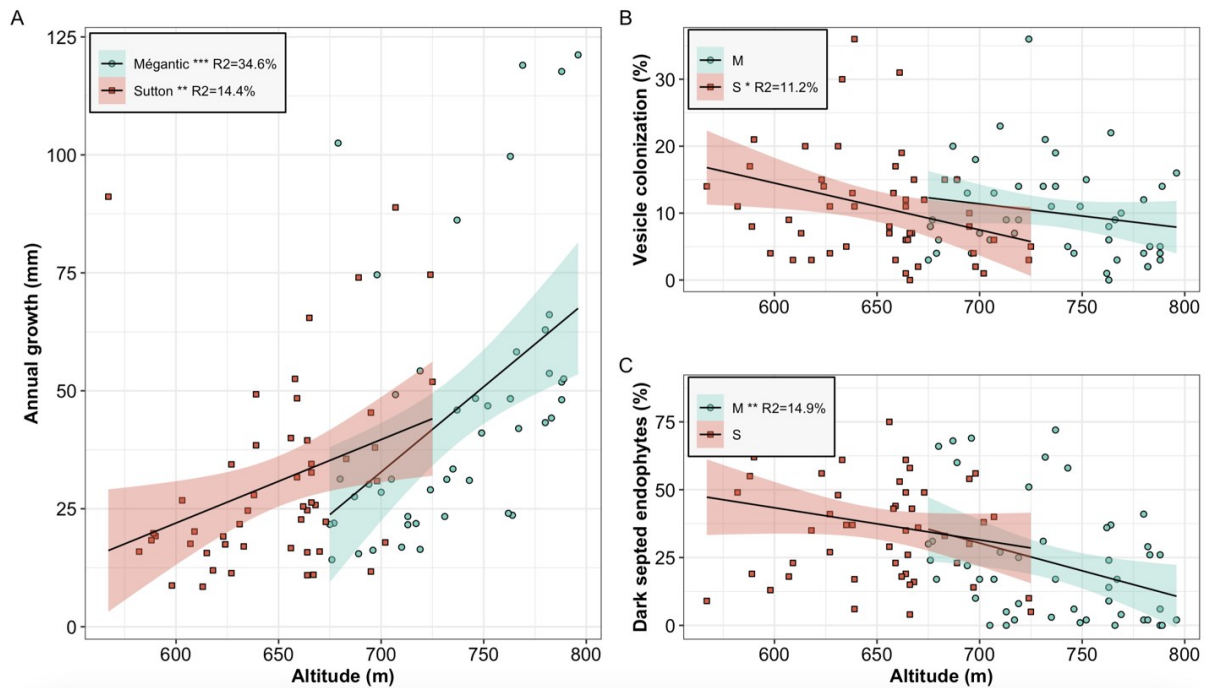
Parameters	Sites		
	Sutton (mean ±SD)	Mégantic (mean ±SD)	
<i>Site</i>			
Number of seedlings	<i>n</i> = 51	<i>n</i> = 47	
Gradient altitude (m.a.s.l.)	<b>649.37 (567-725)</b>	*** <b>736.45 (675-796)</b>	↑
Canopy openness (%)	<b>12.59 ± 5.08</b>	* <b>14.54 ± 5.19</b>	↑
Distance to flowbed (m)	32.50 ± 20.98	25.70 ± 18.69	
<i>Soil</i>			
pH	4.56 ± 0.41	4.56 ± 0.50	
Moisture (g/g)	<b>2.08 ± 1.33</b>	* <b>1.61 ± 1.19</b>	↓
Total C (g/Kg)	232.18 ± 120.30	<sup>m</sup> 191.47 ± 109.14	
Total N (g/Kg)	14.30 ± 6.62	11.99 ± 5.27	
Phosphorus (mg/Kg)	35.08 ± 37.41	<sup>m</sup> 51.89 ± 51.75	
Calcium (mg/Kg)	<b>752.29 ± 851.91</b>	*** <b>1 682.09 ± 1 548.87</b>	↑
Magnesium (mg/Kg)	<b>97.65 ± 65.87</b>	*** <b>204.43 ± 166.72</b>	↑
Potassium (mg/Kg)	189.43 ± 99.79	193.45 ± 90.32	
<i>Seedling</i>			
Age (years)	13.49 ± 3.84	12.94 ± 4.86	
Annual growth (mm)	<b>30.71 ± 19.92</b>	*** <b>45.96 ± 28.32</b>	↑
Height (cm)	49.88 ± 20.43	43.92 ± 11.33	
Neck diameter	7.48 ± 2.34	<sup>m</sup> 6.79 ± 2.13	
Foliar phosphorus (ppm)	<b>1 305.57 ± 215.54</b>	** <b>1 464.82 ± 240.62</b>	↑
Foliar calcium (ppm)	6 903.74 ± 2354.12	6 343.84 ± 2 584.17	
Foliar magnesium (ppm)	1 704.45 ± 487.36	<sup>m</sup> 1 912.80 ± 501.34	
Foliar potassium (ppm)	<b>6193.06 ± 1 389.97</b>	*** <b>7 282.95 ± 1 384.93</b>	↑
<i>AMF colonization</i>			
Root length colonization (%)	<b>52.96 ± 18.82</b>	* <b>44.36 ± 14.09</b>	↓
Arbuscules (%)	31.41 ± 14.36	27.77 ± 11.24	
Vesicles (%)	11.04 ± 8.43	10.6 ± 7.10	
<i>DSE colonization</i>			
Total colonization (%)	<b>37.49 ± 20.68</b>	*** <b>22.89 ± 21.91</b>	↓

Significance codes: <sup>m</sup> < 0.1 \* <= 0.05, \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001

Arrows on the right show if Mégantic's values were higher or lower than Sutton's.

However, we observed a significant decrease of vesicle frequency along Sutton's elevation gradient ( $R^2 = 11.2\%$ ,  $p = 0.017$ ; Fig.2b) and a decrease in presence of DSE with altitude at Mégantic ( $R^2 = 14.9\%$ ,  $p = 0.007$ ; Fig. 2.2c). Interestingly, seedling's annual growth was also negatively correlated with the percentage of DSE root colonization (S:  $R^2 = 18.3\%$ ,  $p = 0.002$  / M:  $R^2 = 11.8\%$ ,  $p = 0.018$ ). However, this effect was no longer significant in a linear model

including altitude, as a result of the important covariance between these two variables. As for foliar nutrients, we observed a significant decrease of foliar calcium along both elevational gradients (**S**:  $R^2 = 22.9\%$ ,  $p = 0.002$  / **M**:  $R^2 = 11.8\%$ ,  $p = 0.018$ ; Fig S4) while, on the other hand, foliar phosphorus was positively correlated with altitude at both sites (Fig. S5).



**Figure 2.2** Seedlings' annual growth and fungal colonization vary along elevational gradients (displaying untransformed variables). Linear models (on transformed variables) showed positive relationships between growth and altitude (A) whereas AMF vesicle colonization decreased with altitude at Sutton (B) and DSE presence decreased at Mégantic (C).

#### 2.4.3. Alpha-diversity results

Overall, we found poor evidence for altitudinal trends in microbial alpha diversity (as estimated using Shannon's diversity index). No significant linear relationships were found for bacteria (**S**:  $R^2 = 3.2\%$ ,  $p = 0.208$  / **M**:  $R^2 = 0.4\%$ ,  $p = 0.642$ ), root AMF (**S**:  $R^2 = 0.03\%$ ,  $p = 0.890$  / **M**:  $R^2 = 6.2\%$ ,  $p = 0.092$ ) and soil AMF (**S**:  $R^2 = 0.2\%$ ,  $p = 0.733$  / **M**:  $R^2 = 4.17\%$ ,  $p = 0.169$ ) at

both sites. Nonetheless, we found a negative relationship between fungal alpha-diversity and altitude at Sutton ( $R^2 = 15.1\%$ ,  $p = 0.007$ ), but this trend was not found at Mégantic.

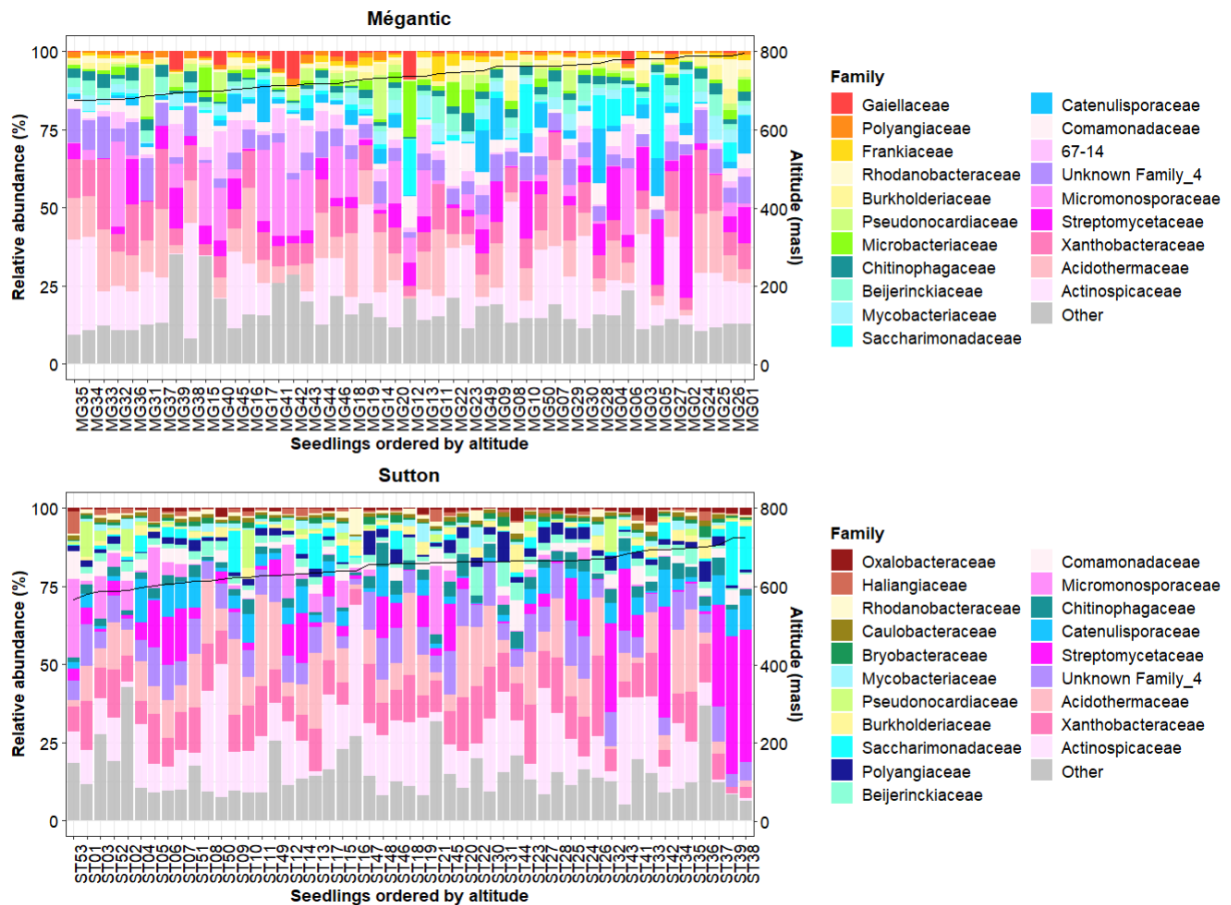
#### 2.4.4. Variation in sugar maple's root microbial communities

##### 2.4.4.1 *Dominant microorganisms across sites*

The most prevalent mycorrhizal ASVs (present in 97/98 samples) were respectively assigned to the family Glomeraceae in roots and soil. For bacteria, two ASVs were present in all samples, one belonging to the Comamonadaceae family (a  $\gamma$ -proteobacteria from the Burkholderiales order) and to the Xanthobacteraceae family (an  $\alpha$ -proteobacteria from the Rhizobiales order; Tables S5 & S6). For fungi, the most prevalent ASV (present in 82 samples) belonged to the *Cladophialophora* genera (from the phylum of Ascomycota).

##### 2.4.4.2 *Bacteria*

At both sites, the most relatively abundant bacterial families were the Actinospicaceae (**M**: 33.60 / **S**: 35.97% sequences), the Acidothermaceae (**M**: 30.18 / **S**: 31.87%) and Xanthobacteraceae (**M**: 29.42 / **S**: 33.57%; Fig. 2.3). Out of the ten most relatively abundant bacterial taxa, eight were shared between both sites. We tested if the ten most relatively abundant families varied along the elevational gradients. Out of these families, we found that the relative abundance of Chitinophagaceae were positively correlated with altitude at Sutton elevational gradients ( $R^2 = 11.7\%$   $p = 0.014$ ) while the relative abundance of the Saccharimonadaceae increased with altitude at Mégantic for ( $R^2 = 11.1\%$   $p = 0.014$ ).

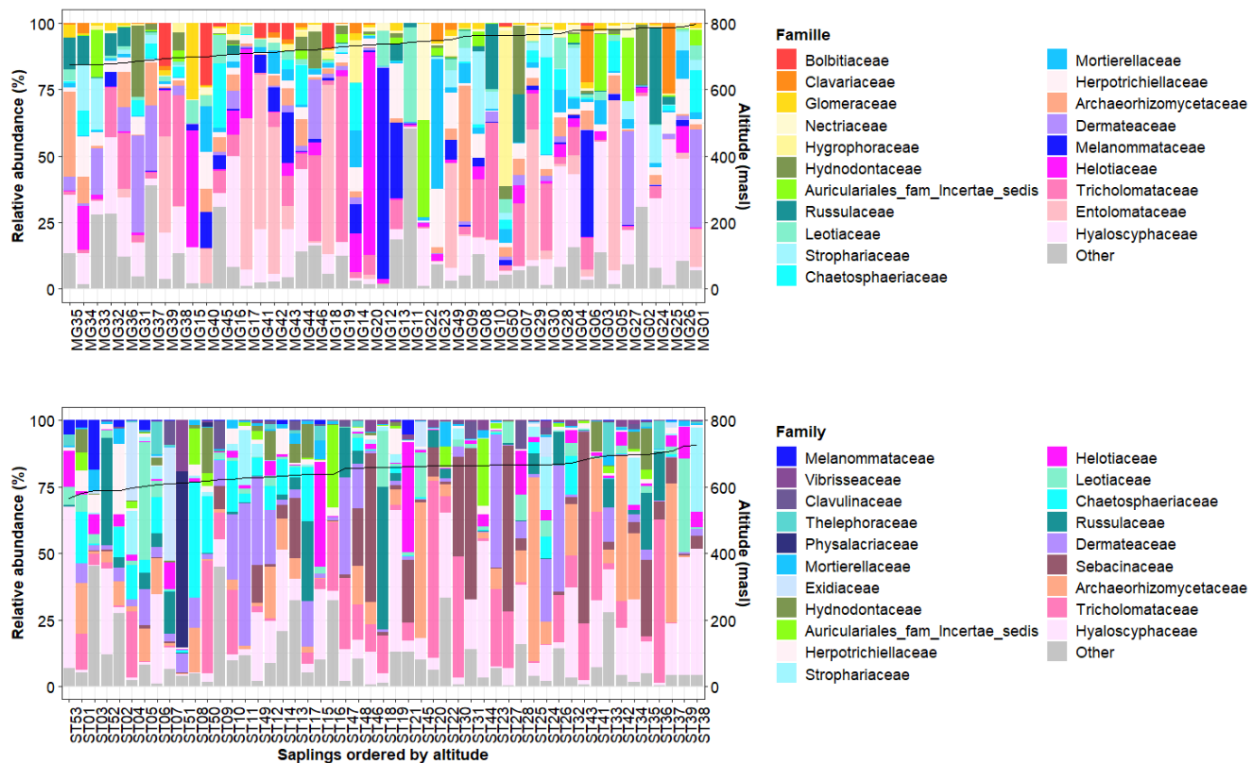


**Figure 2.3** Relative abundance of root endophytic bacterial families of sugar maple seedlings at Mégantic (A) and Sutton (B), ordered by altitude. Right axis shows the altitude, represented by the dark line on the graph.

#### 2.4.4.3 Fungi

Compared to bacteria, the most relatively abundant fungal families were highly variable between sites and seedlings (Fig. 2.4, Tables S5 & S6). At both sites, the most relatively abundant family was the Hyaloscyphaceae (M: 32.47 / S: 33.53% sequences). The Hyaloscyphaceae were positively correlated with elevation at Sutton ( $R^2 = 15.3\%$   $p = 0.028$ ; Table S5), whereas an opposite trend was observed for the Chaetosphaeriaceae at this site

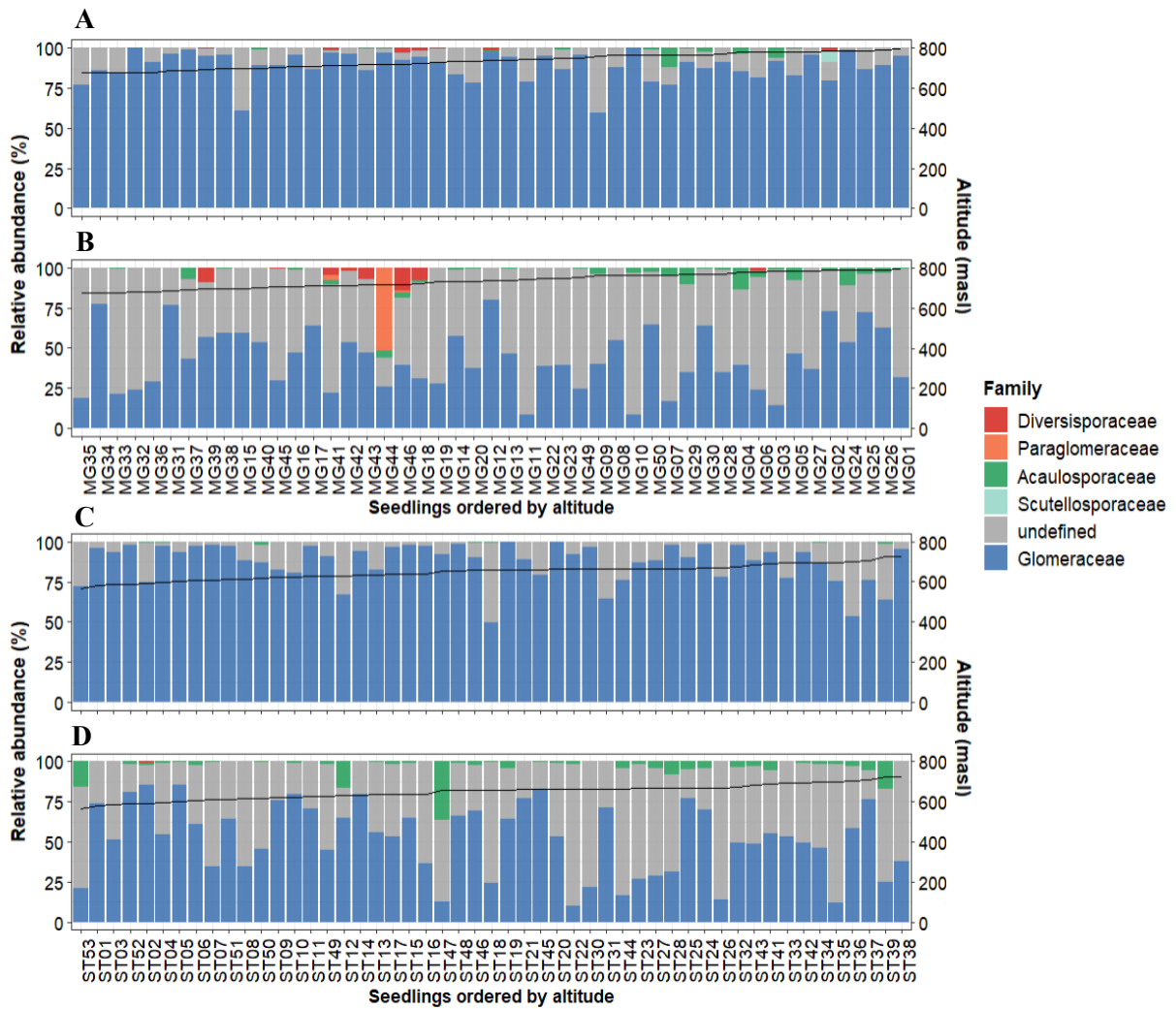
( $R^2 = 24.18\%$   $p < 0.001$ ). None of the ten most abundant fungal families were significantly correlated with altitude at Mégantic.



**Figure 2.4** Relative abundance of root endophytic fungal communities of sugar maple seedlings at Mégantic (A) and Sutton (B), ordered by altitude. Right axis shows the altitude, represented by the dark line on the graph.

#### 2.4.4.4 *Arbuscular mycorrhizae*

Overall, we identified five AMF families from root and soil samples. From all the assigned sequences, the Glomeraceae were the most relatively abundant across sites, sample type and seedlings (Fig. 2.5). From all the AMF families, only the Glomeraceae found in the soil at Sutton were weakly and negatively correlated with altitude ( $R^2 = 8.32\%$   $p = 0.040$ ). AMF families such as Paraglomeraceae, Diversisporaceae, and Scutellosporaceae did not show any linear relationship with elevation.



**Figure 2.5** Relative abundance of arbuscular mycorrhizal communities of sugar maple roots (A & C) and surrounding soil samples (B & D) at Mégantic (A & B) and Sutton (C & D), seedlings ordered by altitude. Right axis shows the elevational gradient, represented by the dark line on the graph.

#### 2.4.5. Drivers of microbial communities

To identify the main drivers of bacterial, fungal microbial communities in roots and AMF communities in roots and the surrounding soil, we performed permutational analysis of variance (PERMANOVA; Table 2.2). Models used in this study explained respectively 31.2% and 31.8% variation for bacteria, 21.1% and 23.6% for fungi, 16.8% and 17.5% for root AMF and finally 23.1% and 22.8% for soil AMF communities at Sutton and Mégantic, respectively. pH was the strongest predictor for all the microbial communities, except for the root AMF at Sutton. We found that altitude was overall a weak predictor of microbial community variation, where it was significant for bacteria (**S**: 2.6%,  $p = 0.042$ ), at both sites for fungi (**S**: 3.13%,  $p = 0.003$ /**M**: 3.1%,  $p = 0.013$ ) and soil AMF communities (**S**: 2.4%,  $p = 0.043$ /**M**: 4.0%,  $p < 0,001$ ). Nonetheless, we found that soil calcium was a significant predictor for all microbial groups at least at one site. For bacteria, it explained 10.0% ( $p < 0.001$ ) of community variation at Sutton and 4.7% ( $p = 0.002$ ) at Mégantic. Also, it explained 5.0% ( $p < 0.001$ ) of fungal community variation at Sutton without any significant effect on the seedlings collected at Mégantic. For AMF communities, the variance explained by soil calcium was higher in soil (**S**: 5.7%,  $p < 0.001$ /**M**: 2.8%,  $p = 0.018$ ) than in roots (**S**: 4.1%,  $p = 0.003$ /**M**: 1.8%, N.S.). We also observed that foliar nutrients (e.g., calcium and magnesium) significantly explained a small portion of bacterial and fungal community variance at least at one site.

**Table 2.2** Microbial community structure variation among sugar maple roots and surrounding soil according to various factors (PERMANOVA on Bray-Curtis dissimilarity). *p-value* were obtained based on 999 permutations, where bold values indicate significant results.

Microbial communities	Predictors	Sites				
		Sutton		Mégantic		
		R <sup>2</sup> (%)	<i>p</i> -value	R <sup>2</sup> (%)	<i>p</i> -value	
<b>Bacteria</b>	pH	<b>11.55</b>	<b>0.001</b>	<b>16.16</b>	<b>0.001</b>	
	Soil Ca	<b>9.95</b>	<b>0.001</b>	<b>4.71</b>	<b>0.002</b>	
	Soil Mg	3.00	0.079	2.73	0.065	
	Foliar Ca	2.33	0.079	2.64	0.069	
	Foliar Mg	1.78	0.266	<b>2.83</b>	<b>0.046</b>	
	Altitude	<b>2.62</b>	<b>0.042</b>	2.71	0.055	
	<b>Total</b>	<b>31.23</b>	-	<b>31.78</b>	-	
<b>Fungi</b>	pH	<b>5.24</b>	<b>0.001</b>	<b>9.18</b>	<b>0.001</b>	
	Moisture	<b>3.98</b>	<b>0.001</b>	<b>3.67</b>	<b>0.001</b>	
	Soil Ca	<b>5.03</b>	<b>0.001</b>	2.27	0.148	
	Altitude	<b>3.13</b>	<b>0.003</b>	<b>3.06</b>	<b>0.013</b>	
	Foliar Ca	2.19	0.131	2.23	0.177	
	Foliar Mg	1.54	0.738	<b>3.16</b>	<b>0.004</b>	
	<b>Total</b>	<b>21.11</b>	-	<b>23.57</b>	-	
<b>AMF</b>	<i>Roots</i>	pH	<b>3.97</b>	<b>0.003</b>	<b>5.82</b>	<b>0.001</b>
		Moisture	<b>3.34</b>	<b>0.005</b>	<b>2.80</b>	<b>0.011</b>
		Altitude	2.15	0.228	3.38	0.053
		Soil Ca	<b>4.10</b>	<b>0.003</b>	1.75	0.709
		Annual growth	<b>3.21</b>	<b>0.010</b>	<b>3.72</b>	<b>0.003</b>
		<b>Total</b>	<b>16.77</b>	-	<b>17.47</b>	-
	<i>Soil</i>	pH	<b>8.54</b>	<b>0.001</b>	<b>9.18</b>	<b>0.001</b>
		Moisture	<b>3.82</b>	<b>0.001</b>	<b>4.27</b>	<b>0.001</b>
		Altitude	<b>2.40</b>	<b>0.043</b>	<b>3.97</b>	<b>0.001</b>
		Soil Ca	<b>5.70</b>	<b>0.001</b>	<b>2.81</b>	<b>0.018</b>
Annual growth	<b>2.64</b>	<b>0.018</b>	2.57	0.054		
<b>Total</b>	<b>23.11</b>	-	<b>22.80</b>	-		



Root endophytic bacteria covaried strongly with host characteristics at Mégantic (RV 52.4%,  $p = 0.003$ ) which represented the highest RV coefficient among the microbial communities (Table 3). At Sutton, we observed a weaker covariation with host characteristics (RV 15.5%,  $p = 0.012$ ) and environmental parameters (RV 16.4%,  $p = 0.016$ ). We observed a similar covariation between fungal endophytes and environmental parameter at Mégantic, which represented the only significant relationship for fungal communities. Although root AMF communities didn't significantly covary with environmental parameters and plant communities (Fig. 2.6), soil communities were strongly and equally associated with the plant communities at both sites (**S**: RV 30.0%,  $p = 0.011$  / **M**: RV 30.7%,  $p = 0.003$ ). We observed a significant covariation of root and soil AMF communities at both sites (**S**: RV 18.3%,  $p = 0.031$  / **M**: RV 26.9%,  $p = 0.008$ ).

**Table 2.3** Multivariate correlation coefficient (RV; %) of the covariation between the different configurations obtained from *coeffRV* function (FactoMineR). *MC*: microbial community, *PC*: plant community, *Env*: environmental parameters, *ST*: Seedlings traits. based on 999 permutations, where bold values indicate significant results.

Microbial community	Configuration interaction	Sutton		Mégantic	
		RV (%)	<i>p</i> -value	RV (%)	<i>p</i> -value
<i>Bacteria</i>	<i>ST x Env</i>	<b>31,56</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>19,20</b>	<b>0,006</b>
	<i>MC x Env</i>	<b>16,40</b>	<b>0,016</b>	7,68	0,102
	<i>MC x PC</i>	17,24	0,543	12,77	0,192
	<i>MC x ST</i>	<b>15,52</b>	<b>0,012</b>	<b>52,36</b>	<b>0,003</b>
<i>Fungi</i>	<i>MC x Env</i>	2,67	0,643	<b>16,73</b>	<b>0,029</b>
	<i>MC x PC</i>	13,05	0,484	22,22	0,073
	<i>MC x ST</i>	4,88	0,502	8,36	0,351
<i>Arbuscular mycorrhizal fungi</i>	<i>MC x Env</i>	2,82	0,492	4,15	0,351
	<i>MC x PC</i>	15,62	0,090	9,48	0,563
	<i>MC x ST</i>	2,77	0,749	<b>16,00</b>	<b>0,024</b>
<i>Soil</i>	<i>MC<sub>R</sub> x MC<sub>S</sub></i>	<b>18,32</b>	<b>0,031</b>	<b>26,89</b>	<b>0,008</b>
	<i>MC x Env</i>	10,13	0,124	8,73	0,357
	<i>MC x PC</i>	<b>30,00</b>	<b>0,011</b>	<b>30,71</b>	<b>0,003</b>
	<i>MC x ST</i>	10,70	0,164	<b>20,32</b>	<b>0,034</b>

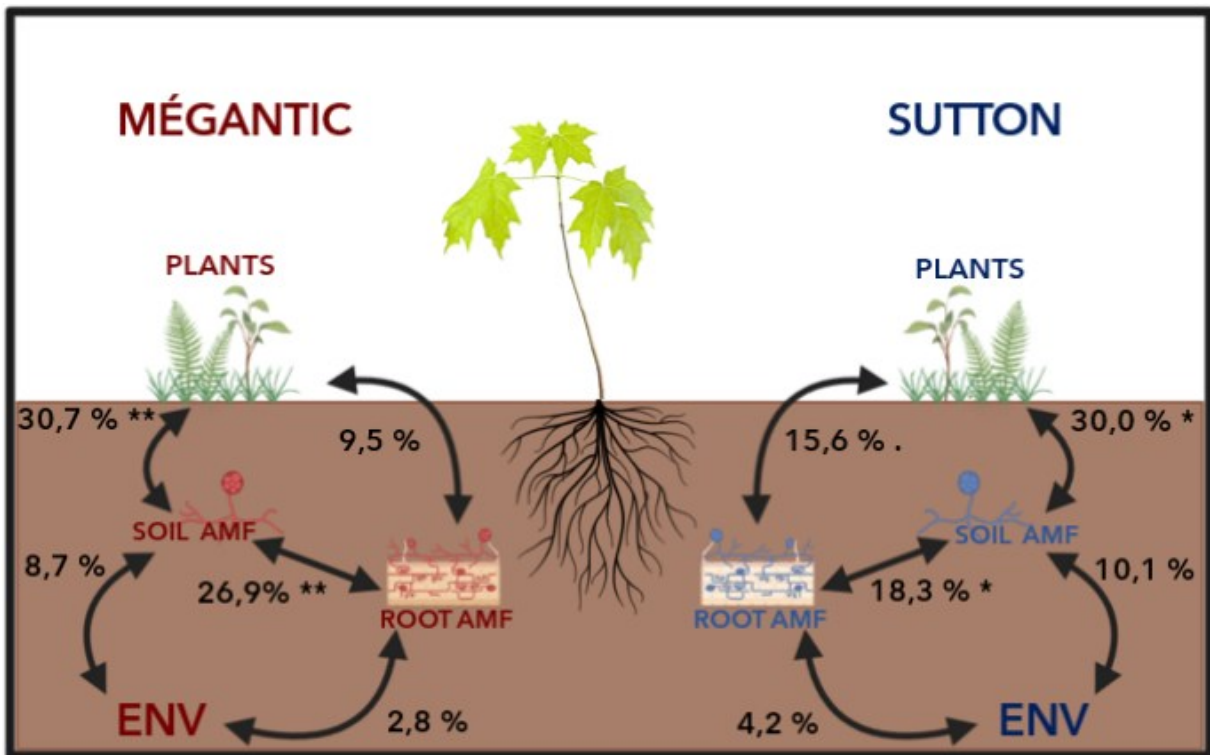


Figure 2.6 Schematic representation of the covariation (RV coefficients) between root and soil AMF communities, plant communities and environmental variables (ENV ; see Table S4 for the list of the environmental variables included in the analysis) at Mégantic (left side ; red) and Sutton (right side; blue). Significance codes: . < 0.1, \* <= 0.05, \*\* < 0.01. Figure was made using Biorender.

## 2.5 Discussion

Despite the decreasing micronutrients concentrations with altitude, we demonstrated that seedlings performance was greater at the upper elevational range of sugar maple distribution, associated with a decrease in AMF vesicle and DSE colonization. Altitude was a weak predictor of microbial diversity and community composition along both elevational gradients, whereas surrounding plant communities, host traits, soil pH, moisture and calcium were the strongest drivers in microbial community composition.

### 2.5.1. Seedlings growth & colonization along elevational gradients

We observed a positive relationship between annual growth and altitude at both sites. Notably, the relationship between seedling growth and altitude was not explained by the variation of the abiotic factors evaluated in the current study. For example, we did not find any significant relationship between canopy openness, soil N, Ca, moisture, pH, and seedling performance along the two elevational gradients. These results indicate that seedling growth might be driven by other environmental variables unmeasured in our study (e.g., temperature) or species interactions. Interestingly, we observed a significant decrease in soil and foliar calcium and magnesium with increasing altitude at both sites (Fig. S4), which can be explained by a decrease in cation exchange capacity at higher elevations (Helling et al. 1964; Rhoades 1983). We note that seedlings at high elevation had a greater growth, even though they had lower Ca and Mg foliar concentrations than seedlings growing at lower elevations (Fig. S4). This can be explained by the fact that exchangeable calcium and magnesium are greater in the top organic soil layer compared to the mineral horizon (St-Clair and Lynch 2005; Finzi et al. 1998). Since the seedlings were significantly younger at the middle of their distribution (Fig.S6), their acquisitive roots were largely in the topsoil horizons. This can be a limiting factor for older sugar maple trees at their northern range, where they need to rely on the base cation concentrations deeper in the soil to accommodate their nutritional needs. Overall, our results demonstrate that

seedlings performance is greater at the northern limit of their distribution and is not influenced by abiotic parameters.

As for biotic factors, we did not observe any correlation either between AMF total root length colonization and seedling growth or between arbuscule abundance and seedling growth. This is surprising since many studies have reported a positive relationship between plant growth and AMF colonization (Smith and Smith, 2011; Begum et al. 2019; Diagne et al. 2020), although it can be context dependant (Cahill et McNickle, 2011). We also did not find any significant relationship between arbuscule colonization and altitude. One explanation for the absence of such relationship is that other factors are influencing the exchange capacity between sugar maple seedlings and their fungal symbionts. Among those factors are nutrient availability [97–99], soil base cations (Juice et al. 2006), soil acidity (Liu et al. 2020) and hydrology (Miller 2000). We further found a negative relationship between vesicle colonization and altitude at one of the sites (Fig. 2.1), but not between vesicle colonization and seedling growth. Our findings are in line with previous studies, which demonstrated that higher vesicle abundance in sugar maple's roots was linked to reduction of growth and increased tree stress (Spitko et al. 1978; Cooke et al. 1992). Interestingly, we found a negative correlation between seedlings growth and dark septate endophytes colonization at both sites. For example, the most ubiquitous fungal ASV found in sugar maple seedlings belonged to the *Cladophialophora* genera, a plant colonizing DSE. Our results provide novel evidence of an important association between sugar maple and DSE, although the influence of DSE on plant performance and health is unclear. For example, it was reported that their roles as endophytes can vary from pathogenic to symbiotic in various host species (Jumpponen 2001). Based on a recent literature review, 49 of 105 (47%) papers reported a negative impact of DSE on plant growth (Gilbert et al. 2019). Similarly, studies focusing on trees also noted a negative influence of DSE on seedlings growth (Mayerhofer et al. 2013), performance, and survival (Tellenbach et al. 2011). Under the assumption that DSE has a negative influence on sugar maple growth, our results may support the enemy release hypothesis. For example, DeBellis et al (2019) observed a higher abundance of DSE in sugar maple roots compared to an invasive maple species, which highlights a potential specificity

between DSE and their hosts. Overall, we acknowledge that many fungal groups exhibit functional plasticity that makes them hard to categorize (Lofgren and Stajich, 2021). Thus, we encourage efforts toward a better characterization of taxonomic and functional diversity of forest fungi, including DSE, to improve our understanding of their implication for plant health.

#### 2.5.2. Alpha-diversity and community composition of root microbial communities

Our results showed no changes in alpha-diversity of bacterial, root and soil AMF communities along Sutton and Mégantic elevational gradients (Fig S7). In line with our results, several previous studies have reported the absence of correlation between microbial alpha-diversity and elevation for leaf and root fungal (Coince et al. 2014; Cobian et al. 2019; Kivlin et al. 2022) and bacterial (Wu et al. 2017) endophytes. Only one study that explored the relationship between sugar maples' microbiome and elevation along Mégantic reported a decrease in root bacterial diversity (Wallace et al. 2018). This contrasting finding might be due to the use of categorical analysis compared to linear models. The absence of consensus could be explained by high microbial variability according to site specificity, experimental setup, sampling, and spatial scales.

Interestingly, we observed a decrease in fungal diversity at higher elevation at Sutton, a relationship potentially explained by colder temperatures and harsher climatic conditions at higher elevation that negatively affect fungi diversity (Oita et al. 2021). The absence of correlation between AMF diversity in the soil and roots with altitude was unexpected, since we observed changes in soil nutrients and vegetation. Since AMF are obligate mutualists, their alpha-diversity is known to be linked with plant richness (plant diversity hypothesis; Hiiesalu et al. 2014). Here, we did not observe any significant relationship between understory plant richness and altitude (Fig. S9) which may explain why we did not detect a significant association between AMF fungal communities and elevation. Overall, for bacterial and AMF fungal communities the absence of shift in diversity along the studied elevational gradients may suggest

high species coexistence within sugar maple roots. Taken together, our findings show that root microbial diversity is not influenced by altitude along short elevational gradients.

Conversely, microbial community assembly profiles along elevation were strikingly different among bacterial, fungal and AMF microbial communities. We found little influence of altitude on microbial community composition along both elevational gradients, explaining respectively 2.6% and 2.7% of the variation at Sutton and Mégantic. Contrasting findings were previously reported for bacterial community composition of roots (Wallace et al. 2018) and soil (Bryant et al. 2008; Shen et al. 2015) showing striking differences with altitude. As for the most relatively abundant bacterial families, we only observed a positive relationship between altitude and microbial relative abundance for the Chitinophagaceae (Bacteroidota) at Sutton and the Saccharimonadaceae (CPR group) at Mégantic. Interestingly, representatives of the Actinospicaceae (Actinomycetota), Xanthobacteraceae (Pseudomonadota) and Acidothermaceae (Actinomycetota) found in roots were conserved across seedlings, altitude, and sites (Fig. 2.2). Among them, the Xanthobacteraceae are known as plant-growth promoting bacterium (PGPB) and are involved in nitrogen acquisition (Sanchez-Yanez 2022). As for the Actinospicaceae, their high and conserved relative abundance could either reflect their high abundance in the surrounding environment or suggest a potential beneficial interaction with their host Goodfellow and Williams 1983). Although bacterial endophytes are to this date weakly characterized, studying microbial communities beyond taxonomy is a crucial step to better understand the role of the conserved bacterial taxa in sugar maple acquisitive roots. Since host identity is a major factor in shaping endophytic communities (Kivlin et al. 2022), revealing their functional profiles and diversity is essential to help understand their role for plant nutrition and growth.

In opposition with bacteria, fungal community composition highly differed among sugar maple seedlings and between sites. In line with these findings, several studies showed the importance of stochastic processes in the assembly of fungal communities (Kennedy and Bruns, 2005; Evans et al. 2017), which could explain such high variation within the same host. As for fungal

taxa, most fungal ASVs were associated with the Ascomycota phylum (as previously observed on sugar maple (Wallace et al. 2018; DeBellis et al. 2019). Yet, many taxa were identified as basidiomycetes, a group known to be represented by ectomycorrhizal fungi. Some of these families, such as Russulaceae, associate with a phylogenetically wide host range and are strong competitors (van der Herijden and Horton 2009; Leng et al. 2011). From the ten most relatively abundant families, we observed a strong negative relationship between the relative abundance of the Chaetosphaeriaceae (Sordariomycetes) and altitude at Sutton. These fungi are diverse, but many species belong to plant pathogens (Maharachchikumbura et al. 2016). Their decreasing abundance in roots (Table S5 and Fig S9), coupled with an increasing seedling growth along the gradient, may represent a fungal taxon that has a negative impact on seedlings growth. Interestingly, we observed an opposite trend for Hyaloscyphaceae (Leotiomycetes) species along Sutton's gradient which were shown to promote nutrient acquisition and growth (Newsham 2011; Almario et al. 2017). Nevertheless, the literature about ecological roles of these non-obligated fungal endophytes in temperate forests remains poorly characterized (Jumpponen 2001) which supports (1) the importance of coupling microscopy and sequencing data and (2) the need for experimental studies demonstrating the link between sugar maple growth and fungal endophytic communities. Taken together, our findings show highly variable fungal community composition as well as significant changes in relative abundance of certain fungal taxa across both elevational gradients.

In our study, community composition of arbuscular mycorrhizal communities did not strikingly change along the elevational both in roots and soil (Fig. 2.3). Previous studies show contrasting results either highlighting high heterogeneity of AMF community composition at higher elevation (Egan et al. 2017) or no significant taxonomical change along elevational gradient (Guo et al. 2020). These differences could be explained by divergence in study scale or ecosystem type. On another hand, limitations in resolution beyond family with amplicon sequencing could also hinder our capacity to detect diversity in AMF within the same family (Davison et al. 2021). The most relatively abundant family found in soil and roots at both sites was the Glomeraceae, one of the most cosmopolitan and fast colonizing AMF family (Öpik et



al. 2010; Stürmer et al. 2018). We observed a weak but significant negative correlation between Glomeraceae relative abundance and altitude in Sutton soil samples (Table S5 and S10), potentially driven by a sensitivity to low pH compared to other AMF families (e.g., Acaulosporaceae; see Davison et al. 2021). Compared to Sutton, Acaulosporaceae species at Mégantic did not decrease in relative abundance at higher elevation which can be explained either by the absence of linear relationship between altitude and pH or host specificity. Overall, our findings indicate that most assigned soil and root AMF fungal taxa were associated with the Glomeraceae, but further taxonomical and ecological characterization is needed to better understand diversity and functions of these mutualist along temperate to boreal forests.

### 2.5.3. Drivers of microbial communities

Altitude was a weak predictor of the shifts in community composition (Table 2.2). It was previously shown that root fungal endophytes are shaped by temperature and plant host identity (Lyons et al. 2021), highlighting the importance of considering both biotic and abiotic factors when studying plant-microbe interactions. pH remained the strongest predictor all the microbial groups, except for root AMF. pH had the strongest effect on bacterial endophytes, which is known to be a strong driver of microbial community assembly (Rousk et al. 2010; Tripathi et al. 2018; Davison et al. 2021, Mod et al. 2021), but interestingly, we also found that soil and leaves micronutrients (e.g., calcium and magnesium) had a significant effect on community composition for all microbial groups in both Sutton and Mégantic. Calcium and Magnesium are important micronutrients for sugar maple physiology and growth (Horsley et al. 2002; Baoley et al. 2004; Juice et al. 2006), which also influence microbial associations through secreted compounds by the plant (Berendsen et al. 2012). In addition, soil calcium is closely related to various microbial activity (e.g., mineral leaching and carbonate precipitation; Zavarzin 2002) which could highly influence the diversity of microbes found around the seedlings. Base cations are also known to be related to sugar maple's photosynthesis activity and root colonization by AMF (St-Clair and Lynch 2005), thus potentially influencing indirectly community structure in both roots and soil. Altogether, we showed that base cations have direct (e.g., bioavailability in

the soil) and indirect (e.g., host performance) effects on microbial structure and diversity. Yet, the relative importance of these effects remains unclear. Therefore, our results highlight the need for further investigation of the effects of micronutrients (e.g., calcium and magnesium) on tree-microbe interactions.

Biotic factors appeared as important determinants of AMF but not for bacterial and fungal communities, thus providing partial support to our second hypothesis. The RV analysis demonstrated that AMF communities were more covarying with surrounding plant communities than environmental parameters on small-scale elevation gradients (Table 3). Similar findings were reported in other studies, (Šmilauer et al. 2021; Ferlian et al. 2021), however rarely for small-scale elevational gradients. Though abiotic factors have been identified as global drivers of AMF communities (Davison et al. 2021), their assembly is influenced differentially at local scale by both biotic and abiotic factors. This is notably supported by numerous studies who identified both the effect of plant diversity (Kokkoris et al. 2020; Šmilauer et al. 2021; Ferlian et al. 2021) and abiotic properties (Alguacil et al. 2016; Van Geel et al. 2018) structuring mycorrhizal communities. In line with our hypothesis, the RV analysis revealed that fungal communities did covary with environmental parameters at Mégantic. The absence of such trend at Sutton may be explained by the importance of few parameters. Contrary to our expectations, we found that bacterial endophytes and AMF were strongly covarying with host characteristics (e.g., age, growth, and foliar nutrients). This finding could support a potential relationship between seedlings performance and microbial community composition, although the cause and the consequence of this relationship remain unclear. . Since bacterial community composition remained homogenous between seedlings, sites and across elevation, these results suggest that the most relatively abundant taxa are potentially host specific whereas community composition variability strongly depend on host age (Kandel et al. 2017), growth, and health (Berendsen et al. 2012). Taken together, we showed that microbial communities are differentially influenced by environmental factors and host characteristics, whereas plant neighbours significantly contribute to fungal community composition.

#### 2.5.4. Limits of the study

Many studies on microbial diversity have been performed on large-scale mountain gradients (Ren et al. 2018; Cobian et al. 2019; Kanzenel et al. 2019; Albrecht et al. 2021; Kivlin et al. 2022) where ecological processes explaining community assembly (e.g., selection, dispersal, drift, and speciation) differ in function of distance (Siefert et al. 2015) and evolutionary history of sites (Clay and Schardl 2002). Therefore, we advocate for the importance of scale when it comes to (1) interpreting the importance of environmental factors (e.g., altitude) on microbial community composition; (2) comparison of results between different studies; and (3) gradient type (altitudinal or longitudinal). In addition, the taxonomical and ecological analysis of AMF communities based on amplicon sequencing is still limited in resolution (51.7% of sequences assigned at family level; see Table S3 for more details). This highlights the critical need to improve the characterization and standardization in taxonomical AMF studies (Öpik et al. 2010; Hart et al. 2015). Arbuscular mycorrhizae exhibit high intra- and inter-specific genetic variation and reference data is limited to only few taxa (Nilsson et al. 2008; Rosendahl 2008).

## 2.6 **Conclusion**

Root endophytes are intimately related to plant performance and can alter plant distribution in the context of climate change. While previous research has shown that both environment and host identity strongly influence root endophyte community composition, we observed little changes in microbial alpha-diversity or community composition along elevational gradients compared to the strong impacts of host traits, neighbouring plant communities, and soil chemistry. This result highlights the need to explore the mechanistic roles of surrounding plant neighbors as well as soil and foliar micronutrients in driving plant-microbe interactions across altitudinal gradients. Our results show that altitude is not a strong predictor on small-scale elevational gradients, whereas plant communities, soil pH and calcium drove microbial community structure. Endophytic community composition highly differs (i.e., from conserved to hypervariable) between microbial groups. Altogether, our data contributes to the literature

about the importance of both biotic and abiotic factors influencing plant performance, distribution, and microbial interactions in the context of climate change. Yet, one fascinating characteristic about these two altitudinal gradients is the striking changes in tree community composition over a short distance. The fundamental question of if sugar maple distribution will extend beyond its current northern limit remains unanswered, but it is becoming clearer that biotic factors, such as endophytic and soil microbial communities, play a key role in seedlings growth, establishment, and distribution.

## **2.7 Acknowledgments**

We would like to thank Mark Vellend, Dominique Gravel and Rock Ouimet for their involvement and constructive feedbacks. We also thank Dr. Jean-Philippe Bellenger and Dr. Robert Bradley for providing material and assistance in leaf chemical and soil analysis. We express appreciation to Ema Lussier, Sarah Ishak, Sophie Boutin, Guillaume Martinez and Charlotte Blasi for their participation from field sampling to sample processing. This work was funded by the Canada Research Chair (CRC) in Applied Microbial Ecology.

## **2.8 Data availability statement**

Raw sequence data is being deposited on NCBI.

## 2.9 References

- Abarenkov K, Zirk A, Piirmann T, Pöhönen R, Ivanov F, Nilsson HR, Kõljalg U. 2022. UNITE general FASTA release for Fungi 2. UNITE Community. <https://doi.plutof.ut.ee/doi/10.15156/BIO/2483912> (Accessed December 2, 2022).
- Abrego N, Huotari T, Tack AJM, Lindahl BD, Tikhonov G, Somervuo P, Martin Schmidt N, Ovaskainen O, Roslin T. 2020. Higher host plant specialization of root-associated endophytes than mycorrhizal fungi along an arctic elevational gradient. *Ecology and Evolution* 10: 8989–9002.
- Adler C, Wester P, Bhatt I, Huggel C, Insarov GE, Morecroft MD, Muccione V, Prakash A. 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* eds. H.O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, et al. 2273–2318.
- Albrecht J, Peters MK, Becker JN, Behler C, Classen A, Ensslin A, Ferger SW, Gebert F, Gerschlauser F, Helbig-Bonitz M, et al. 2021. Species richness is more important for ecosystem functioning than species turnover along an elevational gradient. *Nat Ecol Evol* 5: 1582–1593.
- Alguacil M del M, Torres MP, Montesinos-Navarro A, Roldán A. 2016. Soil Characteristics Driving Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in Semiarid Mediterranean Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 82: 3348–3356.
- Almario J, Jeena G, Wunder J, Langen G, Zuccaro A, Coupland G, Bucher M. 2017. Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal *Arabis alpina* and its contribution to plant phosphorus nutrition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: E9403–E9412.
- Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46.
- Bailey SW, Horsley SB, Long RP, Hallett RA. 2004. Influence of Edaphic Factors on Sugar Maple Nutrition and Health on the Allegheny Plateau. *Soil Science Society of America Journal* 68: 243–252.
- Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S, Khan MI, Ashraf M, Ahmed N, Zhang L. 2019. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic

- Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science* 10. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.01068> (Accessed March 3, 2022).
- Behie SW, Bidochka MJ. 2014. Nutrient transfer in plant–fungal symbioses. *Trends in Plant Science* 19: 734–740.
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science* 17: 478–486.
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrío-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat J-C, Gégout J-C. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517–520.
- Boisvert-Marsh L, de Blois S. 2021. Unravelling potential northward migration pathways for tree species under climate change. *Journal of Biogeography* 48: 1088–1100.
- Brown CD, Vellend M. 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20141779.
- Brundrett MC, Kendrick B. 2011. The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany*. <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b88-166> (Accessed March 3, 2021).
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11505–11511.
- Bunn RA, Ramsey PW, Lekberg Y. 2015. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 103: 1547–1556.
- Cahill JF, McNickle GG. 2011. The Behavioral Ecology of Nutrient Foraging by Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 289–311.
- Callahan BJ, McMurdie PJ, Rosen MJ, Han AW, Johnson AJA, Holmes SP. 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods* 13: 581–583.

- Callaway RM, Bedmar EJ, Reinhart KO, Silvan CG, Klironomos J. 2011. Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology* 92: 1027–1035.
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731–733.
- Canada Weather Database. [climate.weatheroffice.gc.ca](http://climate.weatheroffice.gc.ca).
- Carteron A, Parasquive V, Blanchard F, Guilbeault-Mayers X, Turner BL, Vellend M, Laliberté E. 2020. Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests. *Journal of Ecology* 108: 931–944.
- Chelius MK, Triplett EW. 2001. The Diversity of Archaea and Bacteria in Association with the Roots of *Zea mays* L. *Microbial Ecology* 41: 252–263.
- Clay K, Schardl C. 2002. Evolutionary Origins and Ecological Consequences of Endophyte Symbiosis with Grasses. *The American Naturalist* 160: S99–S127.
- Cobian GM, Egan CP, Amend AS. 2019. Plant–microbe specificity varies as a function of elevation. *ISME J* 13: 2778–2788.
- Coince A, Cordier T, Lengellé J, Defossez E, Vacher C, Robin C, Buée M, Marçais B. 2014. Leaf and Root-Associated Fungal Assemblages Do Not Follow Similar Elevational Diversity Patterns. *PLOS ONE* 9: e100668.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* 298–313.
- Cooke MA, Widden P, O’Halloran I. 1992. Morphology, Incidence and Fertilization Effects on the Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae of *Acer Saccharum* in a Quebec Hardwood Forest. *Mycologia* 84: 422–430.
- Cordier T, Robin C, Capdevielle X, Fabreguettes O, Desprez-Loustau M-L, Vacher C. 2012. The composition of phyllosphere fungal assemblages of European beech (*Fagus sylvatica*) varies significantly along an elevation gradient. *New Phytol* 196: 510–519.
- Corlett RT, Westcott DA. 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28: 482–488.

- Davey ML, Heegaard E, Halvorsen R, Kauserud H, Ohlson M. 2013. Amplicon-pyrosequencing-based detection of compositional shifts in bryophyte-associated fungal communities along an elevation gradient. *Molecular Ecology* 22: 368–383.
- Davison J, Moora M, Semchenko M, Adenan SB, Ahmed T, Akhmetzhanova AA, Alatalo JM, Al-Quraishy S, Andriyanova E, Anslan S, et al. 2021. Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 231: 763–776.
- DeBellis T, Kembel SW, Lessard J-P. 2019. Shared mycorrhizae but distinct communities of other root-associated microbes on co-occurring native and invasive maples. *PeerJ* 7: e7295.
- Diagne N, Ngom M, Djighaly PI, Fall D, Hocher V, Svistoonoff S. 2020. Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Plant Growth and Performance: Importance in Biotic and Abiotic Stressed Regulation. *Diversity* 12: 370.
- Duke SE, Jackson RB, Caldwell MM. 1994. Local reduction of mycorrhizal arbuscule frequency in enriched soil microsites. *Can J Bot* 72: 998–1001.
- Dumbrell AJ, Ashton PD, Aziz N, Feng G, Nelson M, Dytham C, Fitter AH, Helgason T. 2011. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist* 190: 794–804.
- Egan CP, Callaway RM, Hart MM, Pither J, Klironomos J. 2017. Phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an elevation gradient. *Mycorrhiza* 27: 273–282.
- Egan CP, Rummel A, Kokkoris V, Klironomos J, Lekberg Y, Hart M. 2018. Using mock communities of arbuscular mycorrhizal fungi to evaluate fidelity associated with Illumina sequencing. *Fungal Ecology* 33: 52–64.
- Elsen PR, Tingley MW. 2015. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Clim Change* 5: 772–776.
- Engelkes T, Morriën E, Verhoeven KJF, Bezemer TM, Biere A, Harvey JA, McIntyre LM, Tamis WLM, van der Putten WH. 2008. Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature* 456: 946–948.
- Escoufier Y. 1973. Le Traitement des Variables Vectorielles. *Biometrics* 29: 751–760.



- Evans S, Martiny JBH, Allison SD. 2017. Effects of dispersal and selection on stochastic assembly in microbial communities. *ISME J* 11: 176–185.
- Ferlian O, Goldmann K, Eisenhauer N, Tarkka MT, Buscot F, Heintz-Buschart A. 2021. Distinct effects of host and neighbour tree identity on arbuscular and ectomycorrhizal fungi along a tree diversity gradient. *ISME COMMUN* 1: 1–10.
- Finzi AC, Canham CD, Van Breemen N. 1998. CANOPY TREE–SOIL INTERACTIONS WITHIN TEMPERATE FORESTS: SPECIES EFFECTS ON pH AND CATIONS. *Ecological Applications* 8: 447–454.
- Gaiero JR, McCall CA, Thompson KA, Day NJ, Best AS, Dunfield KE. 2013. Inside the root microbiome: Bacterial root endophytes and plant growth promotion. *American Journal of Botany* 100: 1738–1750.
- Gardes M, Bruns TD. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2: 113–118.
- Gibert A, Tozer W, Westoby M. 2019. Plant performance response to eight different types of symbiosis. *New Phytologist* 222: 526–542.
- Gonzalez Mateu M, Baldwin AH, Maul JE, Yarwood SA. 2020. Dark septate endophyte improves salt tolerance of native and invasive lineages of *Phragmites australis*. *ISME J* 14: 1943–1954.
- Goodfellow M, Williams ST. 1983. Ecology of Actinomycetes. *Ann Rev Microbiol* 189–216.
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448–448.
- Guo Y, Ren C, Yi J, Doughty R, Zhao F. 2020. Contrasting Responses of Rhizosphere Bacteria, Fungi and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Along an Elevational Gradient in a Temperate Montane Forest of China. *Frontiers in Microbiology* 11. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2020.02042> (Accessed January 6, 2023).
- Hardoim PR, van Overbeek LS, Berg G, Pirttilä AM, Compant S, Campisano A, Döring M, Sessitsch A. 2015. The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 79: 293–320.

- Hart MM, Aleklett K, Chagnon P-L, Egan C, Ghignone S, Helgason T, Lekberg Y, Öpik M, Pickles BJ, Waller L. 2015. Navigating the labyrinth: a guide to sequence-based, community ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 207: 235–247.
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 418–423.
- Helling CS, Chesters G, Corey RB. 1964. Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution. *Soil Science Society of America Journal* 28: 517–520.
- Hendershot, W.H., Lalonde, H., Duquette, M. 1993. Soil Reaction and Exchangeable Acidity. In *Soil Sampling and Methods of Analysis*, pp. 141–145, Canadian Society of Soil Science ; CRC Press, [Pinawa, Manitoba] : Boca Raton, FL.
- Hiiesalu I, Pärtel M, Davison J, Gerhold P, Metsis M, Moora M, Öpik M, Vasar M, Zobel M, Wilson SD. 2014. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist* 203: 233–244.
- Horsley SB, Long RP, Bailey SW, Hallett RA, Wargo PM. 2002. Health of Eastern North American Sugar Maple Forests and Factors Affecting Decline. *Northern Journal of Applied Forestry* 19: 34–44.
- Husson F, Josse J. 2020. *missMDA: Handling Missing Values with Multivariate Data Analysis*. <https://CRAN.R-project.org/package=missMDA> (Accessed October 7, 2022).
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104: 501–528.
- Johnson NC, Wilson GWT, Bowker MA, Wilson JA, Miller RM. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 2093–2098.
- Josse J, Pagès J, Husson F. 2008. Testing the significance of the RV coefficient. *Computational Statistics & Data Analysis* 53: 82–91.
- Juice SM, Fahey TJ, Siccama TG, Driscoll CT, Denny EG, Eagar C, Cleavitt NL, Minocha R, Richardson AD. 2006. Response of sugar maple to calcium addition to northern hardwood forest. *Ecology* 87: 1267–1280.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes - are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207–211.

- Kaul S, Sharma T, K. Dhar M. 2016. “Omics” Tools for Better Understanding the Plant–Endophyte Interactions. *Frontiers in Plant Science* 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00955> (Accessed October 26, 2022).
- Kazenel MR, Kivlin SN, Taylor DL, Lynn JS, Rudgers JA. 2019. Altitudinal gradients fail to predict fungal symbiont responses to warming. *Ecology* 100: 1–11.
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164–170.
- Kennedy PG, Bruns TD. 2005. Priority Effects Determine the Outcome of Ectomycorrhizal Competition between Two *Rhizopogon* Species Colonizing *Pinus muricata* Seedlings. *The New Phytologist* 166: 631–638.
- Kivlin SN, Mann MA, Lynn JS, Kazenel MR, Taylor DL, Rudgers JA. 2022. Grass species identity shapes communities of root and leaf fungi more than elevation. *ISME COMMUN* 2: 1–11.
- Kobae Y, Ohmori Y, Saito C, Yano K, Ohtomo R, Fujiwara T. 2016. Phosphate Treatment Strongly Inhibits New Arbuscule Development But Not the Maintenance of Arbuscule in Mycorrhizal Rice Roots. *Plant Physiology* 171: 566–579.
- Kokkoris V, Lekberg Y, Antunes PM, Fahey C, Fordyce JA, Kivlin SN, Hart MM. 2020. Codependency between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities: what is the evidence? *New Phytologist* 228: 828–838.
- Lang C, Seven J, Polle A. 2011. Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. *Mycorrhiza* 21: 297–308.
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25: 1–18.
- Lee J, Lee S, Young JPW. 2008. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 65: 339–349.
- Liebhold AM, Brockerhoff EG, Kalisz S, Nuñez MA, Wardle DA, Wingfield MJ. 2017. Biological invasions in forest ecosystems. *Biol Invasions* 19: 3437–3458.

- Liu X, Feng Z, Zhao Z, Zhu H, Yao Q. 2020. Acidic soil inhibits the functionality of arbuscular mycorrhizal fungi by reducing arbuscule formation in tomato roots. *Soil Science and Plant Nutrition* 66: 275–284.
- Lofgren LA, Stajich JE. 2021. Fungal biodiversity and conservation mycology in light of new technology, big data, and changing attitudes. *Current Biology* 31: R1312–R1325.
- Lyons KG, Mann M, Lenihan M, Roybal O, Carroll K, Reynoso K, Kivlin SN, Taylor DL, Rudgers JA. 2021. Culturable root endophyte communities are shaped by both warming and plant host identity in the Rocky Mountains, USA. *Fungal Ecology* 49: 101002.
- Maharachchikumbura SSN, Hyde KD, Jones EBG, McKenzie EHC, Bhat JD, Dayarathne MC, Huang S-K, Norphanphoun C, Senanayake IC, Perera RH, et al. 2016. Families of Sordariomycetes. *Fungal Diversity* 79: 1–317.
- Mayerhofer MS, Kernaghan G, Harper KA. 2013. The effects of fungal root endophytes on plant growth: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 23: 119–128.
- McGONIGLE TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 115: 495–501.
- Michalska-Smith M, Song Z, Spawn-Lee SA, Hansen ZA, Johnson M, May G, Borer ET, Seabloom EW, Kinkel LL. 2022. Network structure of resource use and niche overlap within the endophytic microbiome. *ISME J* 16: 435–446.
- Miller SP. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *The New Phytologist* 145: 145–155.
- Mod HK, Buri A, Yashiro E, Guex N, Malard L, Pinto-Figueroa E, Pagni M, Niculita-Hirzel H, van der Meer JR, Guisan A. 2021. Predicting spatial patterns of soil bacteria under current and future environmental conditions. *ISME J* 15: 2547–2560.
- Moutoglis P, Widden P. 1996. Vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in sugar maple (*Acer saccharum* marsh. L.) forests. *Mycorrhiza* 6: 91–97.
- Newsham KK. 2011. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist* 190: 783–793.
- Nilsson RH, Kristiansson E, Ryberg M, Hallenberg N, Larsson K-H. 2008. Intraspecific ITS Variability in the Kingdom Fungi as Expressed in the International Sequence Databases

and Its Implications for Molecular Species Identification. *Evolutionary Bioinformatics Online* 4: 193.

Nuske SJ, Fajardo A, Nuñez MA, Pauchard A, Wardle DA, Nilsson M-C, Kardol P, Smith JE, Peltzer DA, Moyano J, et al. 2021. Soil biotic and abiotic effects on seedling growth exhibit context-dependent interactions: evidence from a multi-country experiment on *Pinus contorta* invasion. *New Phytologist* 232: 303–317.

Oita S, Ibáñez A, Lutzoni F, Miadlikowska J, Geml J, Lewis LA, Hom EFY, Carbone I, U'Ren JM, Arnold AE. 2021. Climate and seasonality drive the richness and composition of tropical fungal endophytes at a landscape scale. *Commun Biol* 4: 1–11.

Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, et al. 2022. *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (Accessed October 7, 2022).

Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, Moora M, Davison J, Kalwij JM, Reier Ü, Zobel M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* 188: 223–241.

Ouimet R, Camiré C, Furlan V. 1996. Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant Soil* 179: 207–216.

Parniske M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nat Rev Microbiol* 6: 763–775.

Peterson RA. 2021. The R Journal: Finding Optimal Normalizing Transformations via bestNormalize. *The R Journal* 13: 294–313.

Pickett STA. 1989. Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives* (ed. G.E. Likens), pp. 110–135, Springer, New York, NY [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5) (Accessed January 3, 2023).

Quast C, Pruesse E, Yilmaz P, Gerken J, Schweer T, Yarza P, Peplies J, Glöckner FO. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* 41: D590–D596.

R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/>.

- Redford AJ, Bowers RM, Knight R, Linhart Y, Fierer N. 2010. The ecology of the phyllosphere: geographic and phylogenetic variability in the distribution of bacteria on tree leaves. *Environmental Microbiology* 12: 2885–2893.
- Reinhart KO, Callaway RM. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170: 445–457.
- Reinhart KO, Callaway RM. 2004. Soil Biota Facilitate Exotic Acer Invasions in Europe and North America. *Ecological Applications* 14: 1737–1745.
- Ren C, Zhang W, Zhong Z, Han X, Yang G, Feng Y, Ren G. 2018. Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. *Science of The Total Environment* 610–611: 750–758.
- Renaudin M, Blasi C, Bradley RL, Bellenger J-P. 2022. New insights into the drivers of moss-associated nitrogen fixation and cyanobacterial biomass in the eastern Canadian boreal forest. *Journal of Ecology* 110: 1403–1418.
- Rhoades J d. 1983. Cation Exchange Capacity. In *Methods of Soil Analysis*, pp. 149–157, John Wiley & Sons, Ltd <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c8> (Accessed November 21, 2022).
- Robert P, Escoufier Y. 1976. A Unifying Tool for Linear Multivariate Statistical Methods: The RV- Coefficient. *Journal of the Royal Statistical Society Series C (Applied Statistics)* 25: 257–265.
- Rosendahl S. 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 178: 253–266.
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME J* 4: 1340–1351.
- Saks Ü, Davison J, Öpik M, Vasar M, Moora M, Zobel M. 2014. Root-colonizing and soil-borne communities of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate forest understorey. *Botany* 92: 277–285.
- Sanchez-Yanez JM. 2022. *Xanthobacter autotrophicus* an Endophytic Beneficial Bacterium for Wheat and Other Plants : a Short Review. In *Current Trends in Wheat Research*, BoD – Books on Demand.

- Sangwan S, Prasanna R. 2022. Mycorrhizae Helper Bacteria: Unlocking Their Potential as Bioenhancers of Plant–Arbuscular Mycorrhizal Fungal Associations. *Microb Ecol* 84: 1–10.
- Savage J, Vellend M. 2015. Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography* 38: 546–555.
- Scarlett K, Denman S, Clark DR, Forster J, Vanguelova E, Brown N, Whitby C. 2021. Relationships between nitrogen cycling microbial community abundance and composition reveal the indirect effect of soil pH on oak decline. *ISME J* 15: 623–635.
- Seifert EK, Bever JD, Maron JL. 2009. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology* 90: 1055–1062.
- Shen C, Ni Y, Liang W, Wang J, Chu H. 2015. Distinct soil bacterial communities along a small-scale elevational gradient in alpine tundra. *Frontiers in Microbiology* 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2015.00582> (Accessed January 6, 2023).
- Sheng M, Rosche C, Al-Gharaibeh M, Bullington LS, Callaway RM, Clark T, Cleveland CC, Duan W, Flory SL, Khasa DP, et al. 2022. Acquisition and evolution of enhanced mutualism—an underappreciated mechanism for invasive success? *ISME J* 16: 2467–2478.
- Siefert A, Lesser MR, Fridley JD. 2015. How do climate and dispersal traits limit ranges of tree species along latitudinal and elevational gradients? *Global Ecology and Biogeography* 24: 581–593.
- Šmilauer P, Košnar J, Kotlínek M, Pecháčková S, Šmilauerová M. 2021. Host age and surrounding vegetation affect the community and colonisation rates of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate grassland. *New Phytol.*
- Smith SE, Smith FA. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from Cellular to Ecosystem Scales. *Annual Review of Plant Biology* 62: 227–250.
- Solarik KA, Cazelles K, Messier C, Bergeron Y, Gravel D. 2020. Priority effects will impede range shifts of temperate tree species into the boreal forest. *Journal of Ecology* 108: 1155–1173.

- Spitko RA, Tattar TA, Rohde RA. 1978. Incidence and condition of vesicular-arbuscular mycorrhizae infections in the roots of sugar maple in relation to maple decline. *Canadian Journal of Forest Research* (Canada). [https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=Incidence+and+condition+of+vesicular+arbuscular+mycorrhizae+infections+in+the+roots+of+sugar+maple+in+relation+to+maple+decline&author=Spitko%2C+R.A.+%28Dep.+Plant+Path.%2C+Univ.+Massachusetts%2C+Amherst%2C+Mass.+%28USA%29%29&publication\\_year=1978](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Incidence+and+condition+of+vesicular+arbuscular+mycorrhizae+infections+in+the+roots+of+sugar+maple+in+relation+to+maple+decline&author=Spitko%2C+R.A.+%28Dep.+Plant+Path.%2C+Univ.+Massachusetts%2C+Amherst%2C+Mass.+%28USA%29%29&publication_year=1978) (Accessed November 10, 2022).
- St Clair SB, Lynch JP. 2005. Base Cation Stimulation of Mycorrhization and Photosynthesis of Sugar Maple on Acid Soils are Coupled by Foliar Nutrient Dynamics. *The New Phytologist* 165: 581–590.
- Stürmer SL, Bever JD, Morton JB. 2018. Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza* 28: 587–603.
- Svenningsen NB, Watts-Williams SJ, Joner EJ, Battini F, Efthymiou A, Cruz-Paredes C, Nybroe O, Jakobsen I. 2018. Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota. *ISME J* 12: 1296–1307.
- Tellenbach C, Grünig CR, Sieber TN. 2011. Negative effects on survival and performance of Norway spruce seedlings colonized by dark septate root endophytes are primarily isolate-dependent. *Environmental Microbiology* 13: 2508–2517.
- Terrer C, Jackson RB, Prentice IC, Keenan TF, Kaiser C, Vicca S, Fisher JB, Reich PB, Stocker BD, Hungate BA, et al. 2019. Nitrogen and phosphorus constrain the CO<sub>2</sub> fertilization of global plant biomass. *Nat Clim Chang* 9: 684–689.
- Traveset A, Richardson DM. 2014. Mutualistic Interactions and Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 89–113.
- Tripathi BM, Stegen JC, Kim M, Dong K, Adams JM, Lee YK. 2018. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria. *ISME J* 12: 1072–1083.
- Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa T, Singh BK. 2020. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat Rev Microbiol* 18: 607–621.



- Urli M, Brown CD, Narváez Perez R, Chagnon P-L, Vellend M. 2016. Increased seedling establishment via enemy release at the upper elevational range limit of sugar maple. *Ecology* 97: 3058–3069.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* 11: 296–310.
- Van Der Heijden MGA, Horton TR. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139–1150.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69–72.
- Van Geel M, Jacquemyn H, Plue J, Saar L, Kasari L, Peeters G, van Acker K, Honnay O, Ceulemans T. 2018. Abiotic rather than biotic filtering shapes the arbuscular mycorrhizal fungal communities of European seminatural grasslands. *New Phytologist* 220: 1262–1272.
- Vellend M, Béhé M, Carteron A, Crofts AL, Danneyrolles V, Gamhewa HT, Ni M, Rinas CL, Watts DA. 2021. Plant Responses to Climate Change and an Elevational Gradient in Mont Mégantic National Park, Québec, Canada. *ena* 28: 4–28.
- Veresoglou SD, Rillig MC, Johnson D. 2018. Responsiveness of plants to mycorrhiza regulates coexistence. *Journal of Ecology* 106: 1864–1875.
- Vierheilig H, Coughlan AP, Wyss U, Piche Y. 1998. Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microbiol* 64: 5004–5007.
- Wallace J, Laforest-Lapointe I, Kembel SW. 2018a. Variation in the leaf and root microbiome of sugar maple (*Acer saccharum*) at an elevational range limit. *PeerJ* 6: e5293.
- Wallace J, Laforest-Lapointe I, Kembel SW. 2018b. Variation in the leaf and root microbiome of sugar maple (*Acer saccharum*) at an elevational range limit. *PeerJ* 6: e5293.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.

- White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J. 1990. Amplification and Direct Sequencing of Fungal Ribosomal RNA Genes for Phylogenetics. In *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, pp. 315–322, Academic Press, New York.
- Widden P. 2001. The use of glycerin jelly for mounting stained roots for the observation and quantification of endomycorrhizal fungi. *Mycologia* 93: 1026–1027.
- Wu J, Anderson BJ, Buckley HL, Lewis G, Lear G. 2017. Aspect has a greater impact on alpine soil bacterial community structure than elevation. *FEMS Microbiology Ecology* 93: fiw253.
- Yesson C, Culham A. 2007. Plants at risk from climate change. *Nat Prec* 1–1.
- Zavarzin GA. 2002. Microbial Geochemical Calcium Cycle. *Microbiology* 71: 1–17.1.

## 2.10 Supplementary materials

### 2.10.1. Methods

#### *2.10.1.1 Root staining and mycorrhizal quantification*

In summary, samples were treated for four hours with 10% KOH at 90°C in a water bath and then exposed to an alkaline hydrogen peroxide solution (15% NH<sub>4</sub>OH, 15% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>; 70% H<sub>2</sub>O) for 15 min. When the roots showed little root discoloration after these two steps, the roots were exposed a second time to 10% KOH at 90°C in a water bath but this time with checks every 15 min to limit the alteration of the acquisition roots. When the roots had lost their epidermis and showed a golden coloration (see Figure S1), a rinse with distilled water followed by a five-minute soak in a 1% acetic acid solution at room temperature was performed. The roots were then exposed for four minutes in a 5% v/v solution of ink (Waterman Mysterious Blue) in 5% acetic acid. Successive washes in distilled water were performed to remove excess ink. Samples were stored in 50% lactoglycerol for a minimum of 24 hours before slide observation under light microscopy to remove excess dye.

#### *2.10.1.2 DNA extraction, amplification, and sequencing*

For all amplicons, PCR products were visualized on 2% agarose gel and were normalized using Just-a-plate 96 PCR purification and normalization kit (CharmBiotech) following the manufacturer protocol. Multiplexed amplicon libraries for each of the three groups were

prepared by mixing equimolar concentrations of DNA. The pools were purified with AMPure XP using the manufacturer protocol (Beckman Coulter). Quality control of the libraries as follows: libraries were quantified using the Qubit™ dsDNA HS Assay Kit (Invitrogen™) and the NEBNext® Library Quant Kit for Illumina® (New England BioLabs). Average size fragment was determined with Bioanalyzer (Agilent). Before sequencing, PhiX control library (Illumina) was spiked into the amplicon pool to improve the unbalanced base composition.

## 2.11 Supplementary tables and figures

**Table S1. Polymerase chain reaction (PCR) conditions for all microbial groups.**

<b>PCR parameters</b>	<b>Bacteria</b>	<b>Fungi</b>	<b>Arbuscular mycorrhizae</b>	
<b>Approach</b>	One-step PCR	One-step PCR	Two-steps PCR	
<b>Controls</b>	+ & -	-	-	
<b>PCR</b>			<b>Step 1</b>	<b>Step 2</b>
<i>Denaturation</i>	98 °C; 30 sec.	98 °C; 30 sec.	98 °C; 30 sec.	98 °C; 30 sec.
<i>Cycles</i>	<i>n</i> = 33	<i>n</i> = 33	<i>n</i> = 31	<i>n</i> = 15
<i>Amplification</i>	98 °C; 15 sec.	98 °C; 15 sec.	98 °C; 15 sec.	98 °C; 15 sec.
<i>conditions</i>	64 °C; 30 sec.	55 °C; 30 sec.	55 °C; 30 sec.	60 °C; 30 sec.
<i>Elongation</i>	72 °C; 30 sec.	72 °C; 30 sec.	72 °C; 30 sec.	72 °C; 30 sec.
	72 °C; 10 min	72 °C; 10 min	72 °C; 10 min	72 °C; 10 min
<b>Reagents</b>				
<i>5X Phusion</i>				
<i>HF Buffer</i>	1X	1X	1X	1X
<i>dNTPs (10mM)</i>	0.2 mM	0.2 mM	0.2 mM	0.2 mM
<i>DMSO</i>	3%	3%	3%	3%
<i>DNA template</i>	1 µl	1 µl	1 µl (1/10)	1 µl (1/50)
<i>Forward primer</i>	0.2 µM	0.2 µM	0.4 µM	0.2 µM (barcoded)
<i>Reverse primer</i>	0.2 µM	0.2 µM	0.4 µM	0.2 µM (barcoded)
<i>Phusion Hot Start II</i>				
<i>DNA pol. (2U/ul)</i>	0.02 U/µl	0.02 U/µl	0.02 U/µl	0.02 U/µl

**Table S2. Summary statistics for each microbial dataset across the 98 samples.**

Datasets*	Total sequences	Total ASVs	Sequences per sample		ASVs per sample		ASV sample occurrence	
			mean (range)	sd	mean (range)	sd	mean (range)	sd
Bacteria	2 327 018	6 720	22 776 (9 650-40 866)	6 430	441 (230-662)	99	6 1-98	12
Fungi	1 745 695	1 797	17 813 (4 235-47 897)	8 463	84 (47-130)	18	5 1-82	8
AMF roots	1 037 179	1 244	10 583 (2 681-22 848)	4 431	48 (12-96)	14	4 1-97	8
AMF soil	454 110	1 772	4 634 (973-11 636)	2 008	85 (39-156)	23	5 1-97	9

\*After filtering for quality, chimeras, and removing ASVs with less than 10 sequences.

**Table S3. Taxonomical annotation across microbial datasets.**

Datasets	Domain	Phylum	Class	Order	Family	Genera	Species
Bacteria	100%	93.9%	91.9%	80.0%	68.4%	48.6%	NA
Fungi	100%	98.3%	73.3%	69.8%	65.8%	52.8%	23.4%
Mycorrhizae	100%	100%	72.9%	57.3%	57.1%	17.5%	12%

**Table S4. Composition of the different configurations used for the determination of RV coefficients.**

<b>Configuration</b>	<b>Predictors included</b>
<i>Microbial community</i>	variance stabilized ASV table
<i>Seedling traits</i>	age neck diameter height annual growth foliar nutrients (Ca, Mg, K, P)
<i>Environmental parameters</i>	altitude light availability soil pH soil moisture soil nutrients (total C and N, Ca, Mg, K, P)
<i>Plant community</i>	understory plant abundance based on % cover around the seedlings

**Table S5. Statistics from linear models to assess the influence of altitude on the most relatively abundant families of all microbial groups found at Sutton. Bold values indicate a significant relationship between their relative abundance and altitude. NA are groups that can't be normalized.**

Microbial group	Families	Occurrence (/51)	Mean ± SD (%)	R <sup>2</sup> (%)	p-value	~alt*	Top 10 at both sites
<b>Bacteria</b>	<i>Actinospicaceae</i>	51	14.94±10.26	2.24	0.29		YES
	<i>Xanthobacteraceae</i>	51	11.75±4.55	1.41	0.41		YES
	<i>Acidothermaceae</i>	51	11.61±7.71	3.62	0.18		YES
	Unknown Family_4	51	8.54±3.16	2.93 <sup>-7</sup>	0.99		YES
	<i>Streptomycetaceae</i>	51	8.33±10.98	1.13	0.46		YES
	<i>Catenulisporaceae</i>	48	4.22±3.82	1.09	0.47		YES
	<b><i>Chitinophagaceae</i></b>	<b>51</b>	<b>3.16±1.49</b>	<b>11.66</b>	<b>0.014</b>	+	NO
	<i>Micromonosporaceae</i>	40	3.00±5.65	NA	NA		YES
	<i>Comamonadaceae</i>	51	2.68±2.02	0.49	0.63		YES
	<i>Beijerinckiaceae</i>	51	2.56±1.85	0.03	0.91		NO
<b>Fungi</b>	<b><i>Hyaloscyphaceae</i></b>	<b>51</b>	<b>15.33±16.03</b>	<b>9.43</b>	<b>0.028</b>	+	<b>YES</b>
	<i>Tricholomataceae</i>	46	11.09±15.96	1.94	0.32		YES
	<i>Archaeorhizomycetaceae</i>	44	9.66±15.56	0.03	0.98		YES
	<i>Sebacinaceae</i>	40	9.19±17.64	NA	NA		NO
	<i>Dermateaceae</i>	50	8.71±13.59	5.46	0.098		YES
	<i>Russulaceae</i>	40	5.41±10.77	NA	NA		NO
	<b><i>Chaetosphaeriaceae</i></b>	<b>44</b>	<b>4.76±8.40</b>	<b>24.18</b>	<b>&lt;0.001</b>	-	YES
	<i>Leotiaceae</i>	47	4.13±8.35	0.92	0.50		NO
	<i>Helotiaceae</i>	46	4.01±8.26	1.67 <sup>-5</sup>	0.97		YES
	<i>Strophariaceae</i>	33	2.77±6.53	NA	NA		NO
<b>AMF (soil)</b>	<b><i>Glomeraceae</i></b>	<b>51</b>	<b>51.88±22.10</b>	<b>8.32</b>	<b>0.040</b>	-	<b>YES</b>
	Undefined	51	44.92±21.04	-	-	-	-
	<i>Acaulosporaceae</i>	37	3.18±6.20	NA	NA		YES
<b>AMF (roots)</b>	<i>Diversisporaceae</i>	1	0.02±0.12	NA	NA		YES
	<i>Glomeraceae</i>	51	87.14±12.18	3.53	0.19		YES
	Undefined	49	12.71±12.08	-	-		-
	<i>Acaulosporaceae</i>	10	0.15±0.40	NA	NA		YES

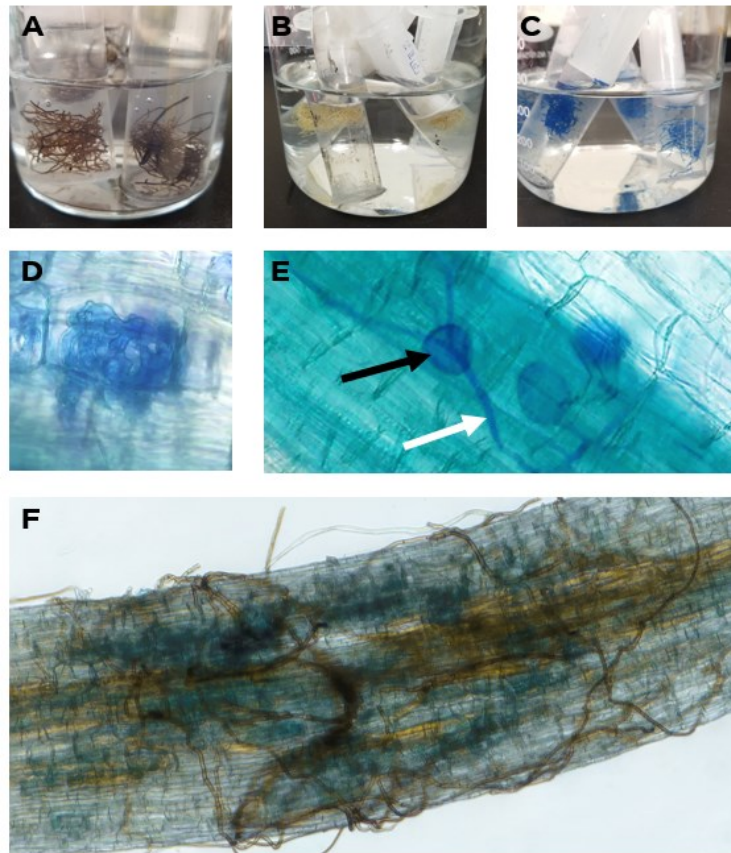
\*Significantly correlated with altitude; positive (+) or negative (-) relationship.



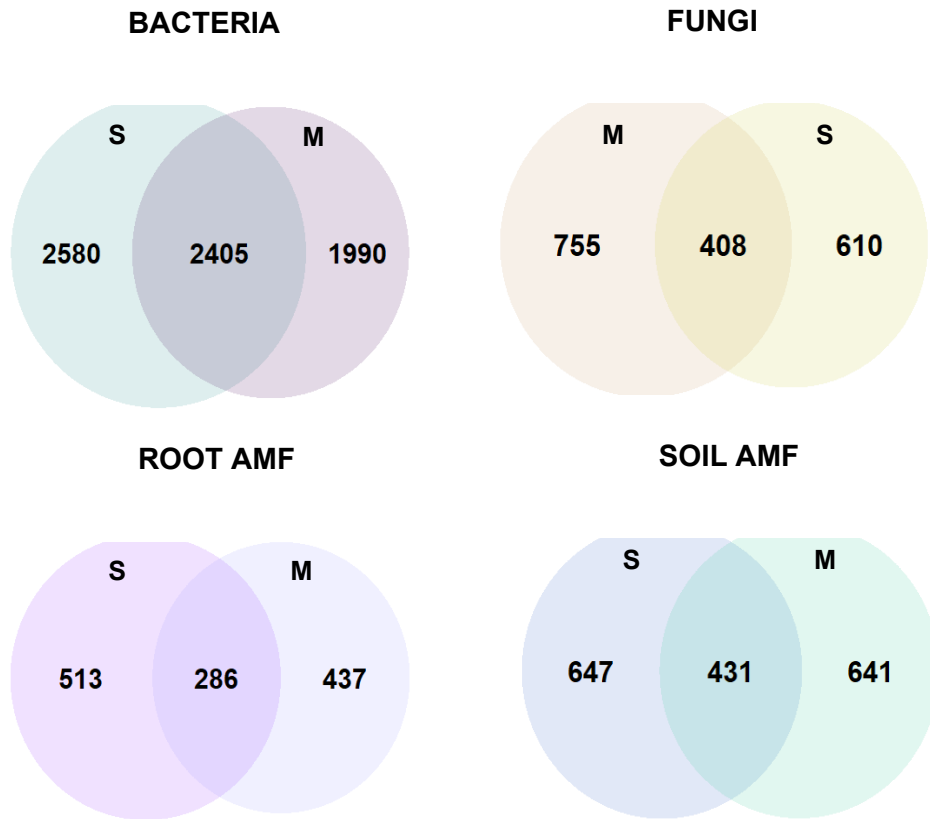
**Table S6. Statistics from linear models to assess the influence of altitude on the ten most relatively abundant families of all microbial groups found at Mégantic. Bold values indicate a significant relationship between their relative abundance and altitude. NA represents values that can't be normalized.**

Microbial group	Families	Occurrence (/47)	Mean rel. abundance and SD (%)	R <sup>2</sup> (%)	p-value	~alt*	Top 10 at both sites ?
<b>Bacteria</b>	<i>Actinospicaceae</i>	45	14.05±10.66	0.54	0.62		YES
	<i>Acidothermaceae</i>	46	10.32±6.65	1.45	0.42		YES
	<i>Xanthobacteraceae</i>	47	9.09±4.24	4.52	0.15		YES
	<i>Streptomycetaceae</i>	47	6.51±7.84	7.69	0.06	(+)	<b>YES</b>
	<i>Micromonosporaceae</i>	41	6.11±8.49	NA	NA		YES
	Unknown Family_4	47	5.92±2.88	2.39	0.3		YES
	67-14	45	3.81±4.04	3.04	0.24		NO
	<i>Comamonadaceae</i>	47	3.58±2.79	2.08	0.33		YES
	<i>Catenulisporaceae</i>	42	3.37±4.38	4.66	0.15		YES
	<b><i>Saccharimonadaceae</i></b>	<b>47</b>	<b>3.09±5.56</b>	<b>11.12</b>	<b>0.02</b>	+	NO
<b>Fungi</b>	<i>Hyaloscyphaceae</i>	46	14.19±14.13	0.78	0.55		YES
	<i>Entolomataceae</i>	33	10.27±20.16	NA	NA		NO
	<i>Tricholomataceae</i>	44	9.18±13.51	1.91	0.35		YES
	<i>Helotiaceae</i>	46	5.34±13.14	1.67	0.39		YES
	<i>Melanommataceae</i>	39	5.27±13.47	9.31 <sup>-5</sup>	0.94		NO
	<i>Dermateaceae</i>	41	4.95±9.83	3.16	0.23		YES
	<i>Archaeorhizomycetaceae</i>	43	4.82±8.91	4.39	0.16		YES
	<i>Herpotrichiellaceae</i>	47	4.48±5.36	0.14	0.80		NO
	<i>Mortierellaceae</i>	47	3.73±7.70	4.59	0.15		NO
	<i>Chaetosphaeriaceae</i>	36	3.66±7.37	NA	NA		YES
<b>AMF (soil)</b>	Undefined	47	52.94±8.84	-	-		-
	<i>Glomeraceae</i>	47	42.77±8.93	0.04	0.89		YES
	<i>Acaulosporaceae</i>	28	2.06±2.03	NA	NA		YES
	<i>Paraglomeraceae</i>	3	1.20±0.04	NA	NA		NO
	<i>Diversisporaceae</i>	8	1.03±0.59	NA	NA		YES
<b>AMF (roots)</b>	<i>Glomeraceae</i>	47	88.66±8.93	1.78			YES
	Undefined	45	10.32±8.84	-	-		-
	<i>Acaulosporaceae</i>	18	0.65±2.03	NA	NA		YES
	<i>Diversisporaceae</i>	8	0.21±0.59	NA	NA		NO
	<i>Scutellosporaceae</i>	1	0.15±1.00	NA	NA		NO
<i>Paraglomeraceae</i>	1	5.37 <sup>-5</sup> ±0.04	NA	NA		NO	

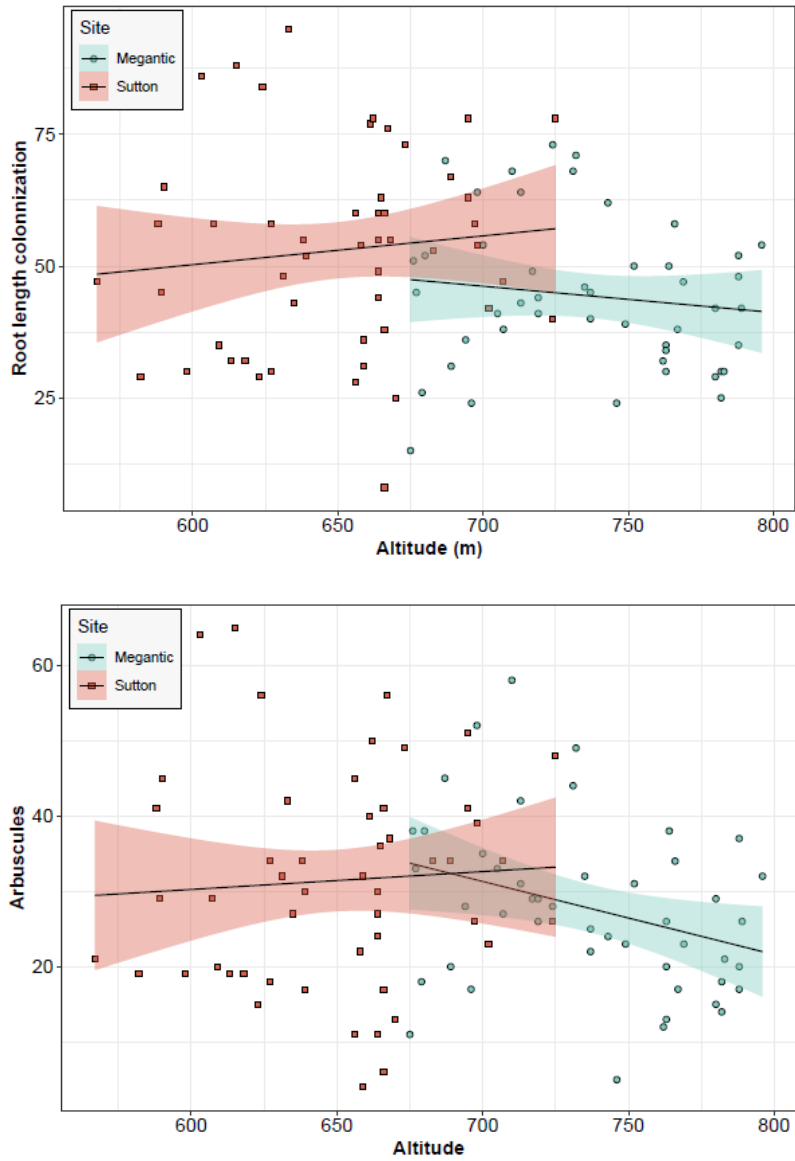
\*Significantly correlated with altitude; positive (+) or negative (-) relationship.



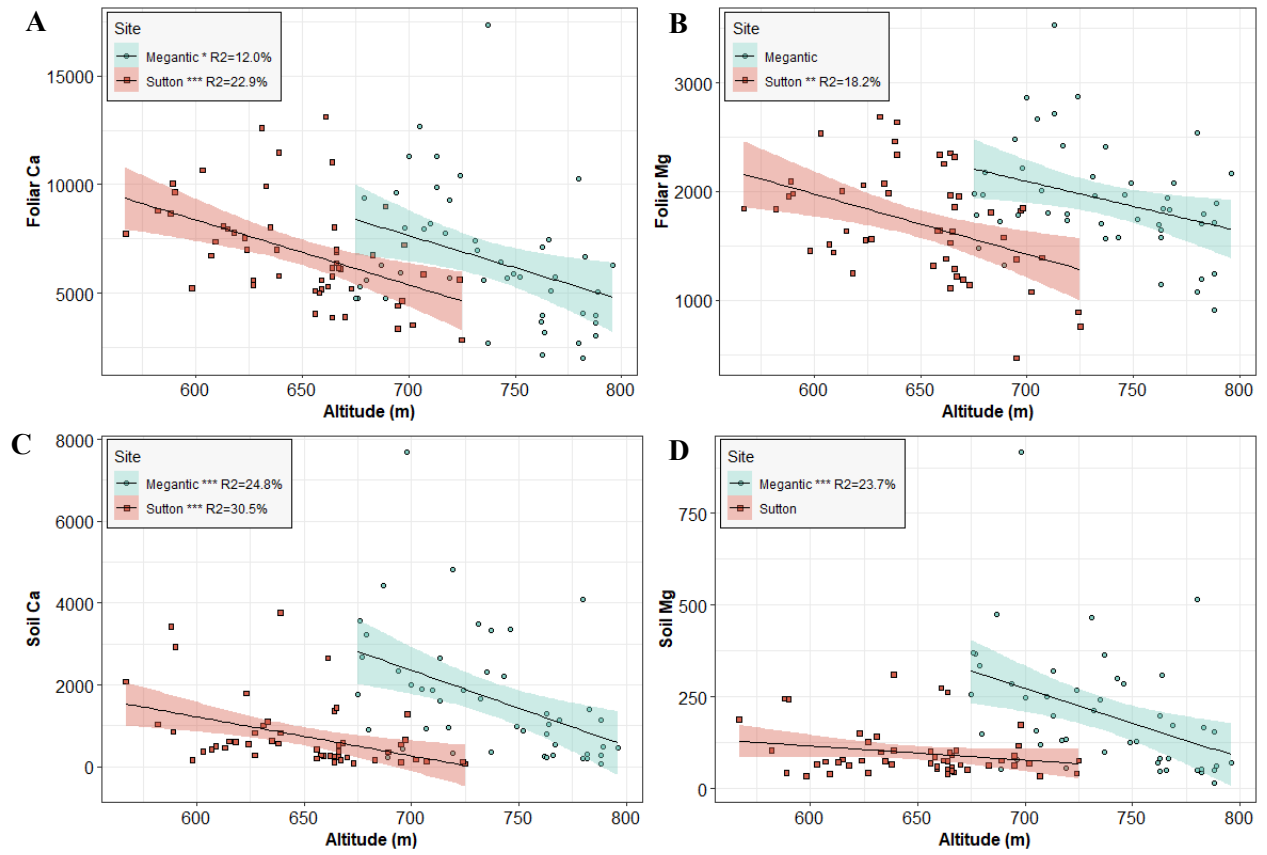
**Figure S1.** Preparation of root coloration for visualization and quantification of fungal structures by light microscopy. Upper panel shows root samples before discoloration (A), after discoloration (B) and after coloration (C). Roots were mounted on slides for observation of arbuscular mycorrhizal structures following McGonnigle's (1990) protocol. Quantification of arbuscules (D), vesicle (black arrow; E), hyphae (white arrow; E) as well as dark septed endophyte (*brown* structures; F) colonization was performed for all seedlings. Lower picture (F) shows co-occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi (*blue*) and dark septed endophytes (*brown*) within a root section.



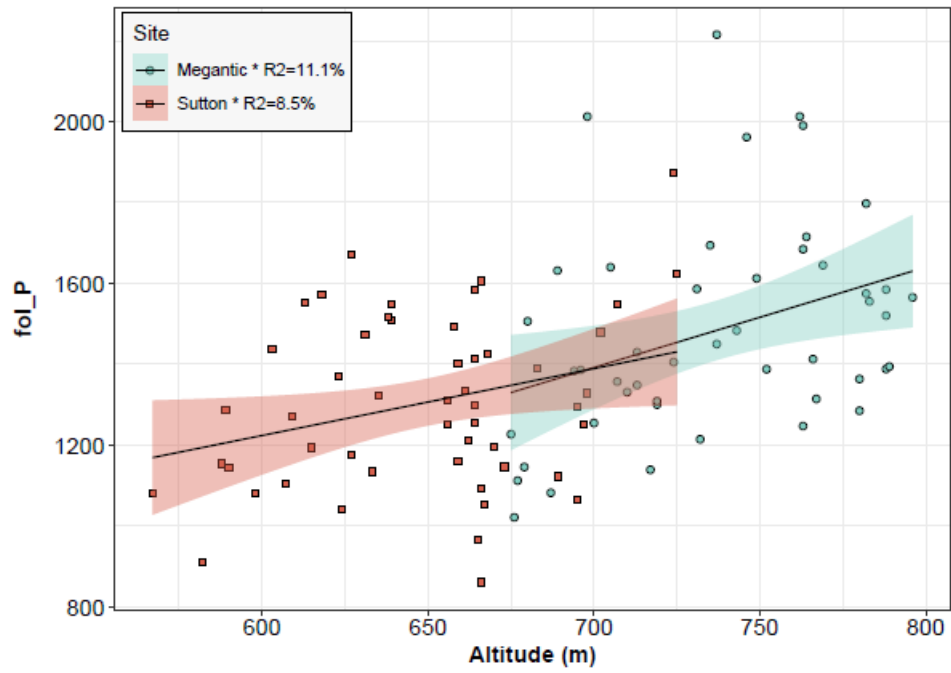
**Figure S2.** Venn diagrams of the shared and non-shared bacterial, fungal, and arbuscular mycorrhizal (AMF) ASVs between sites. (S: Sutton, M: Mégantic).



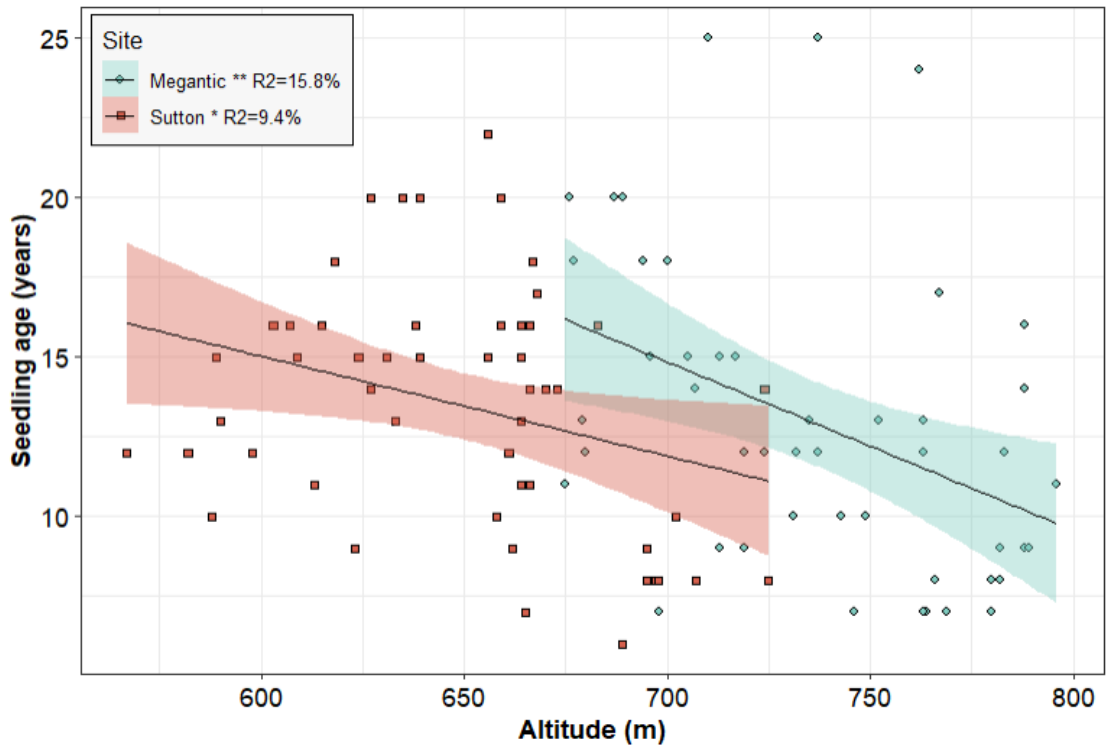
**Figure S3.** Linear models correlating the total root length colonization (%; A) and arbuscule colonization (%; B) with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients.



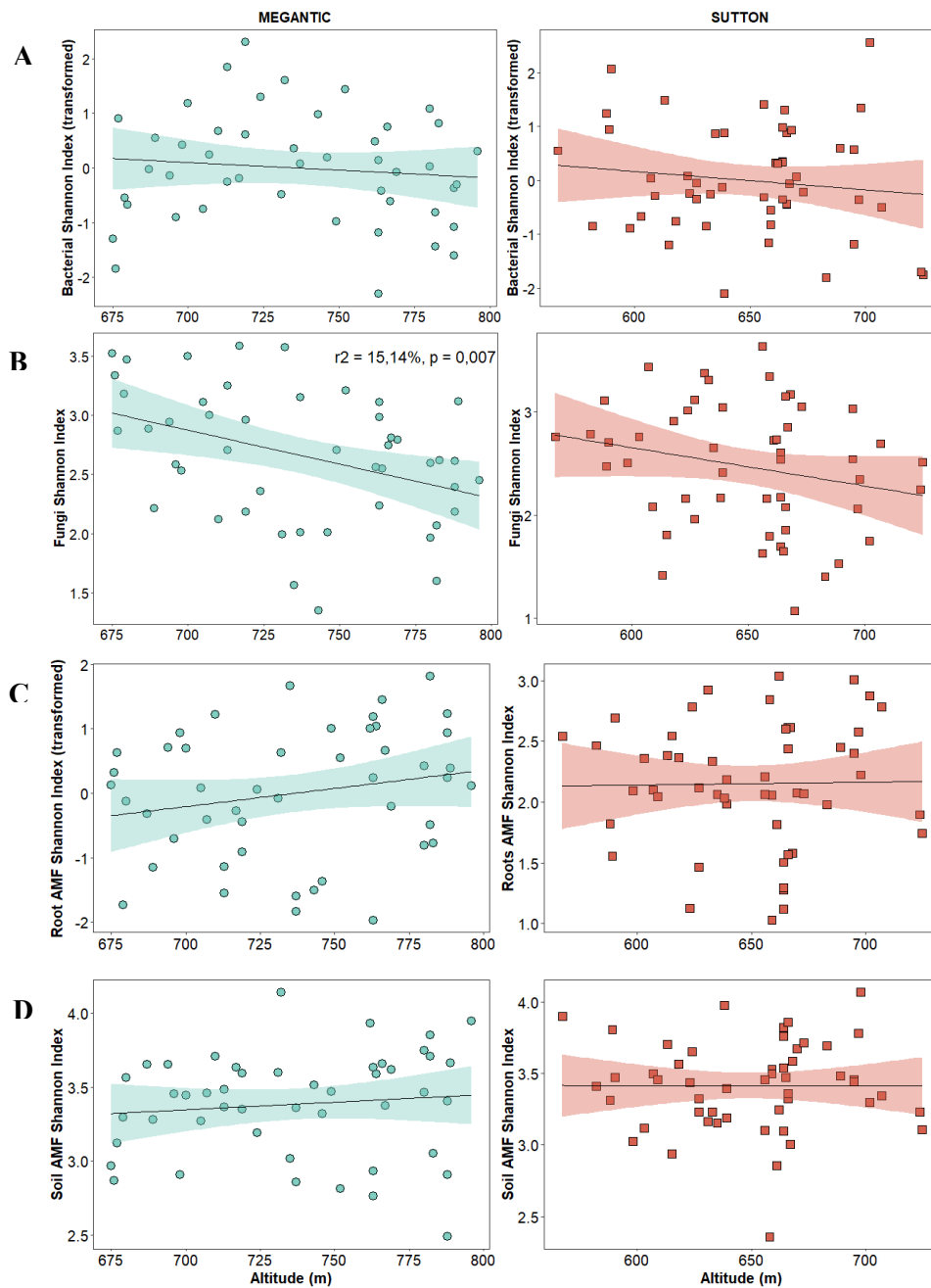
**Figure S4.** Linear models correlating sugar maple foliar (A-B) and soil (C-D) calcium and magnesium, respectively, with altitude at Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients.



**Figure S5. Linear models correlating foliar phosphorus (ppm) with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients.**

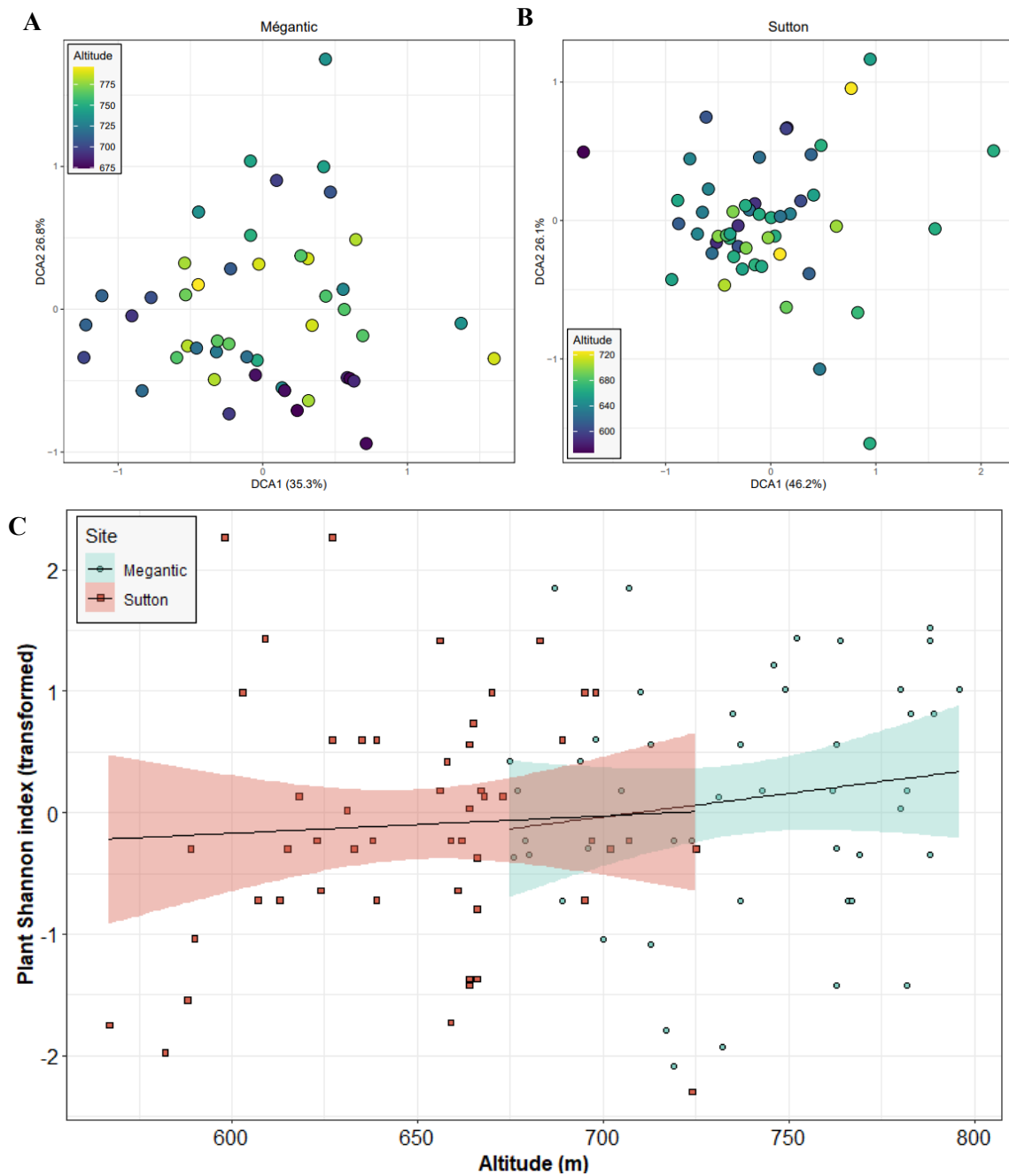


**Figure S6.** Linear models correlating seedlings age with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients.

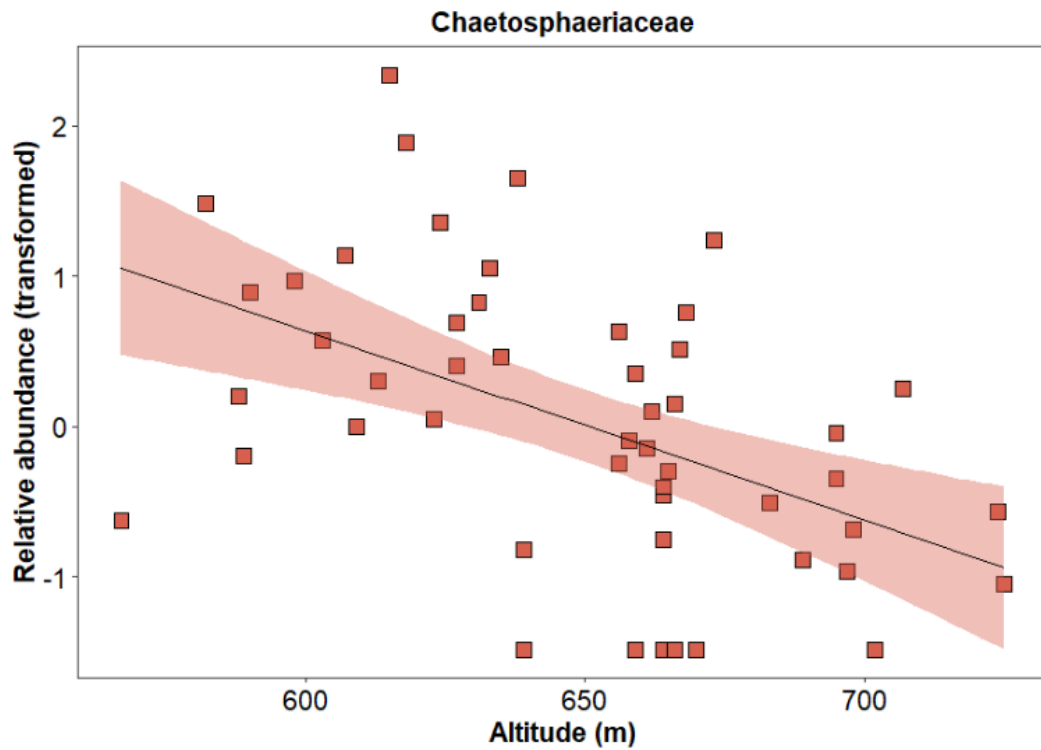


**Figure S7.** Linear models correlating the bacterial (A), fungal (B), root (C) and soil (D) mycorrhizal alpha-diversity with altitude along Mégantic (green) and Sutton (red) elevational gradients. Shannon index was used and transformed for normality assumption was needed.

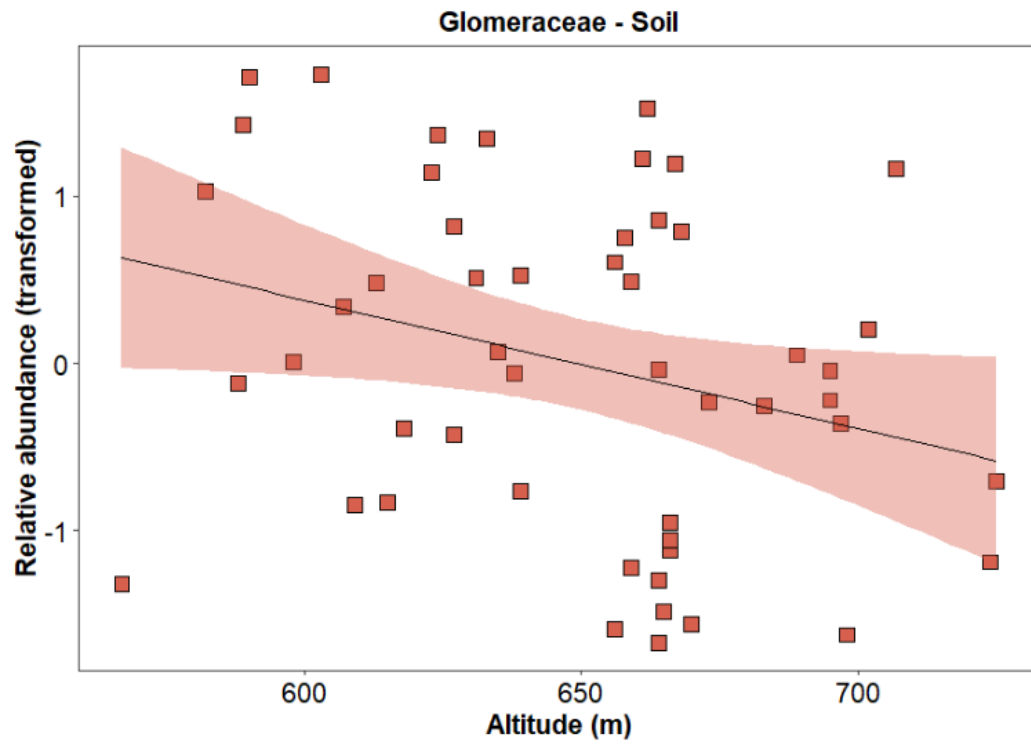




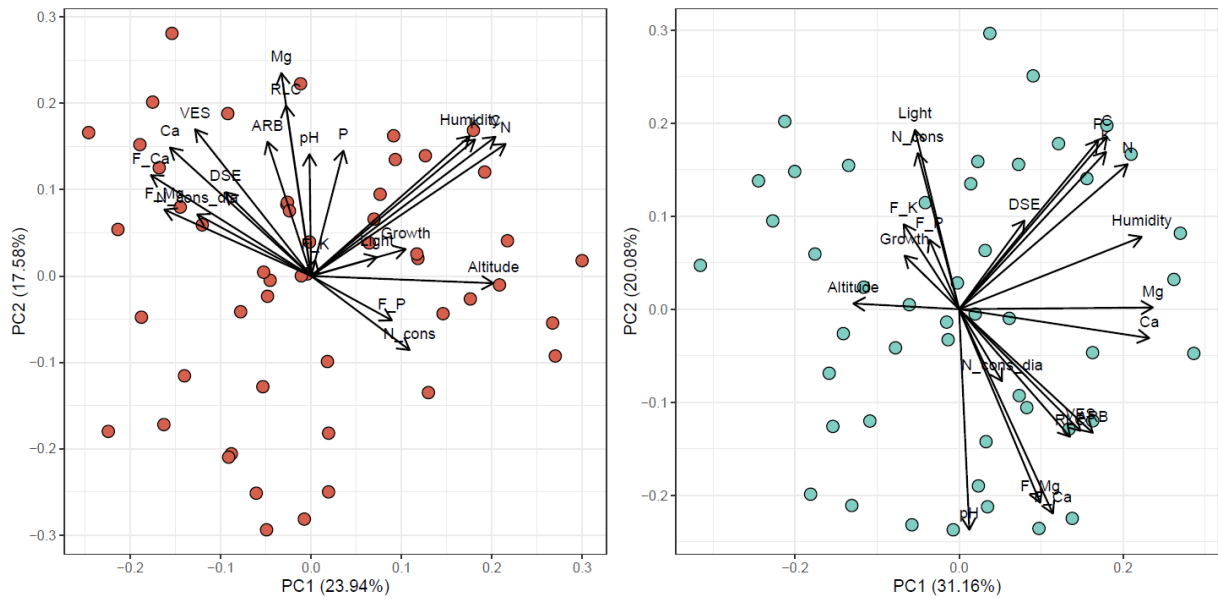
**Figure S8.** Plant diversity and richness in function of elevation. DCA plots show that plant communities don't differ according to the elevational gradient at Mégantic (A) and Sutton (B). Linear regression of plant Shannon index also showing that plant richness isn't correlated with elevation (C).



**Figure S9.** Linear models correlating Chaetosphaeriaceae relative abundance in roots with altitude along Sutton elevational gradient. Transformed data were used to achieve normality.



**Figure S10.** Linear models correlating Glomeraceae relative abundance in roots with altitude along Sutton elevational gradient. Transformed data were used to achieve normality.



**Figure S11. Principal component analysis (PCA) relating soil properties and biological variables. RLC : Root length colonization, ARB : arbuscule colonization, VES : vesicle colonization, DSE: dark septate endophyte colonization, F\_Mg : foliar magnesium, F\_Ca : foliar calcium, F\_P : foliar phosphorus, F\_K : foliar potassium, C : soil total carbon, N: soil total nitrogen, Mg : soil magnesium, Ca: soil calcium, P: soil phosphorus, K: soil potassium, N\_cons : nearest conspecific diameter, N\_cons : nearest conspecific distance**

## **CHAPITRE 3**

### **DISCUSSION ET CONCLUSION**

En somme, le présent projet permet de démontrer non-seulement que la croissance de l'érable est plus importante à la limite supérieure de sa distribution, mais également que la colonisation totale des racines par les mycorhizes arbusculaires ne semble pas influencée par les facteurs variant le long de nos gradients altitudinaux. De plus, les analyses de communautés d'endophytes racinaires ont révélé des patrons de diversité taxonomique particulièrement dichotomiques entre les différents groupes. Alors que les familles bactériennes les plus relativement abondantes étaient conservées parmi les semis, les communautés fongiques quant à elles étaient hypervariables entre les semis le long des deux gradients d'élévation. Le pH ainsi que les cations alcalins du sol et des feuilles ont été les facteurs les plus déterminants de l'assemblage des communautés microbiennes, alors que les communautés végétales ont été particulièrement déterminantes pour les communautés de mycorhizes arbusculaires.

#### **3.1 Croissance des semis et colonisation racinaire le long de gradients d'élévation**

Les résultats de la présente étude permettent de partiellement confirmer la première hypothèse stipulant que la croissance des semis ainsi que la santé foliaire diminuent le long de la distribution de l'érable, dû aux paramètres biotiques et abiotiques défavorables à l'érable à sucre. La croissance des semis d'érable prélevés s'est avérée significativement supérieure à sa limite supérieure de distribution et ce, à Sutton ainsi qu'à Mégantic. Ces résultats soulignent l'importance des facteurs non-climatiques dans la croissance des espèces végétales en marge de leur distribution. Des études ont préalablement démontré l'importance des facteurs biotiques, tels que la faible abondance de symbiotes (Carteron et al. 2020) ou la présence de pathogènes (Brown and Vellend 2014), et abiotiques (ex. : capacité d'échange cationique ; Carteron et al. 2020) dans la survie de l'érable en forêt boréale.

### 3.1.1. La colonisation mycorhizienne

Les résultats permettent d'affirmer que, dans l'aire de répartition de l'érable à sucre en montagne, la colonisation racinaire totale par les mycorhizes arbusculaires ne semble pas être corrélée avec l'altitude. Ces observations suggèrent que d'autres facteurs sont importants pour la colonisation racinaire des semis, soit le pH (Clark 1997) ainsi que la disponibilité en cations alcalins (St Clair and Lynch 2005). Les analyses de composantes principales démontrent que la colonisation mycorhizienne – comprenant la colonisation totale, l'abondance d'arbuscules et de vésicules – tendent à varier sur le même axe que les cations alcalins du sol et des feuilles, de même que le pH.

Contrairement à St-Clair et Lynch (2005), la colonisation mycorhizienne n'était pas corrélée avec les concentrations en ions foliaires. Alors que leur expérience était réalisée sur des groupes comportant des amendements en calcium et magnésium, la présente étude constitue plutôt des observations sur le long de gradients d'élévation (sans manipulation) ce qui pourrait expliquer l'absence de corrélation linéaire. De plus, les semis de cette étude en moyenne 12 080 ppm de calcium foliaire sans amendement, représentant presque le double de nos valeurs moyennes (Tableau 2.1) en opposition au magnésium où les concentrations étaient plutôt comparables. En conséquence, ces concentrations contrastantes de calcium pourraient supporter l'absence de relation entre colonisation mycorhizienne et santé foliaire des semis. Bien que les analyses aient permis d'observer une diminution significative de calcium et magnésium avec l'altitude et ce, aux deux sites étudiés (Fig. S4), ces faibles concentrations à la limite supérieure de distribution de l'érable ne semblaient pas être limitantes pour la croissance et la colonisation mycorhizienne.

En ce qui a trait à l'abondance de vésicules, une diminution significative avec l'altitude a été observée à Sutton. Les vésicules peuvent être associées à une hausse de stress chez la plante de même qu'une diminution de croissance (Spitko et al. 1978; Cooke et al. 1992), ce qui pourrait supporter les résultats de croissance des semis observés à ce site. Cependant, aucune tendance linéaire n'a été trouvée entre l'abondance d'arbuscules et l'altitude, suggérant que la capacité

d'échange entre l'érable et ses symbiotes fongiques serait influencée par d'autres facteurs tels que la disponibilité en nutriments (Johnson et al. 2010; Duke et al. 1994; Kobae et al. 2016) et de cations alcalins (Juice et al. 2006), de même que l'hydrologie (Miller 2000). Dès lors, des évidences supplémentaires sont nécessaires afin d'affirmer qu'il existe une relation entre l'effet des stress abiotiques sur la fréquence de vésicules mycorhiziennes chez l'érable à sucre.

### 3.1.2. La colonisation des DSE

Outre les mycorhizes, une diminution significative de colonisation par les DSE avec l'altitude a été observée à Mégantic. En assumant que ces organismes fongiques peuvent constituer des antagonistes à la croissance de l'érable à sucre, les données de cette présente recherche pourraient potentiellement supporter la théorie de la libération de l'ennemi (de l'anglais *enemy release hypothesis*). En effet, une recherche réalisée sur l'érable à sucre et l'érable de Norvège (*Acer platanoides* L. ; espèce exotique envahissante) a démontré une plus grande abondance de DSE sur l'érable à sucre comparativement à l'espèce exotique (De Bellis et al. 2019). Ces résultats concordent avec la faible abondance de DSE au sein des racines d'érable à sucre à sa limite supérieure de distribution, où l'on retrouve une plus grande abondance d'espèces typiques des forêts boréales. Conformément aux théories de la libération de l'ennemi et de la dépendance négative à la densité, la faible abondance de l'érable à sucre au nord de sa distribution pourrait expliquer la meilleure capacité d'établissement et de croissance des semis au sein de ces zones, tel que reporté par Urli *et al.* (2016). Cette affirmation est notamment appuyée par les analyses de composantes principales (Figure S11) où la croissance ainsi que la distance au conspécifique mature varient sur le même axe. À la lumière de nos résultats et de ces théories, la distance avec les conspécifiques matures pourraient expliquer une meilleure croissance ainsi qu'une faible colonisation par les parasites ou les pathogènes, tels que les DSE.

Il est cependant important de reconnaître que les champignons démontrent une certaine plasticité fonctionnelle – pouvant osciller entre mutualiste et parasite – selon différents paramètres environnementaux (Lofgren and Stajich 2021). Une meilleure caractérisation

taxonomique et fonctionnelle des champignons en écosystèmes forestiers, tels que les DSE, pourrait donc contribuer substantiellement à une meilleure compréhension de leurs implications sur la santé et la croissance végétale. En somme, nos résultats permettent d’infirmer la première hypothèse en observant une meilleure croissance des semis à la limite supérieure de distribution de l’érable à sucre, malgré les concentrations décroissantes de calcium et de magnésium. Les résultats suggèrent donc que les semis à la limite supérieure de leur distribution possèdent moins de vésicules mycorhiziennes, sont significativement moins colonisés par les DSE et démontrent une meilleure croissance, comparativement aux semis retrouvés au cœur de la distribution de l’érable à sucre.

### **3.2 Diversité microbienne le long de gradients altitudinaux**

Les interactions plante-microorganismes sont fondamentales à la croissance (Van Der Heijden et al. 2006) et pour la distribution des plantes (Kivlin et al. 2017), et jouent potentiellement un rôle bénéfique pour la productivité des écosystèmes terrestres (Laforest-Lapointe et al. 2017). En s’intéressant à la diversité-alpha des groupes d’endophytes les plus relativement abondants, nous avons identifié peu de changements significatifs le long des gradients altitudinaux de Sutton et Mégantic (Fig. S7). Ce phénomène a déjà été reporté provenant d’études sur les endophytes fongiques (Kivlin et al. 2022; Cobian et al. 2019; Coince et al. 2014) et bactériens (Wu et al. 2017) retrouvés dans les feuilles et les racines de leur hôte, suggérant que d’autres facteurs biotiques (ex. : identité de l’hôte) et abiotiques (ex. : physico-chimie du sol) influencent la diversité des endophytes. Néanmoins, les racines constituent des niches riches en nutriments et convoitées par de nombreux microorganismes (Berendsen et al. 2012), ce qui pourrait supporter une occupation totale de la niche que représente les tissus internes racinaires et ce, indépendamment du gradient altitudinal.



### 3.2.1. Les bactéries

La composition taxonomique des communautés d'endophytes s'est avérée être différentiellement influencée par l'altitude selon les trois groupes microbiens étudiés dans le cadre du présent projet. En ce qui a trait aux familles bactériennes les plus relativement abondantes, celles-ci étaient non-seulement conservées le long du gradient altitudinal, mais également entre les sites. Parmi celles-ci, on retrouve les représentants bactériens en moyenne les plus relativement abondantes au sein des deux sites appartenant aux familles des Actinospicaceae (Actinomycetota), Xanthobacteraceae (Pseudomonadota) et Acidothermaceae (Actinomycetota). Les Actinomycètes sont reconnus pour être particulièrement abondants au sein des sols dont de nombreux représentants démontrent un mode de vie endophytique, pouvant protéger leur hôte de potentiels agents pathogènes par la sécrétion de métabolites aux pouvoirs antibiotiques (Goodfellow and Williams 1983). De plus, plusieurs organismes bactériens appartenant aux Xanthobacteraceae sont reconnus comme étant des bactéries promouvant la croissance végétale (*plant growth promoting bacterium* ; PGPB). Un ASV bactérien appartenant à la famille des Commamonadaceae (Proteobacteria) a d'ailleurs été retrouvé comme colonisateur de tous les semis. Il a été reporté que des représentants de cette famille sont reconnus pour favoriser la mycorhization (Pivato et al. 2009) ainsi que la croissance à basses températures (Beirinckx et al. 2020). Bien que l'abondance des bactéries mentionnées-ci haut pourrait simplement refléter leur dominance au sein de l'environnement, leur omniprésence parmi les échantillons suggèrent une certaine sélectivité entre l'érable et ces endophytes bactériens. Conséquemment, plus d'investigation serait nécessaire afin de mieux comprendre l'importance écologique de ces associations sur la performance de l'érable à sucre.

### 3.2.2. Les champignons

Contrairement aux bactéries, les communautés fongiques les plus relativement abondantes se sont avérées hypervariables entre les semis ainsi que les sites étudiés. Ce phénomène pourrait être expliqué par l'importance prépondérante de certains processus stochastiques dans

l'assemblage des communautés fongiques tels que les effets de priorité, la dérive et les contraintes à la dispersion (Kennedy and Bruns 2005; Evans et al. 2017; Vellend 2016). La plupart des séquences associées aux semis appartenaient aux Ascomycètes (tel que préalablement caractérisé chez l'érable à sucre ; Wallace et al. 2018; DeBellis et al. 2019) ainsi qu'aux Basidiomycètes. Considérant leur stratégies de reproduction, ces derniers ne devraient pas être limités en matière de dispersion à l'échelle locale (Peay et al. 2012; Chaudhary et al. 2022). Dès lors, l'importance relative des processus stochastiques pourrait être supérieure aux processus déterministes dans l'assemblage des communautés fongiques tel que reporté antérieurement (Zhao et al. 2019). Une grande variabilité spatiale a été déjà observée dans la distribution des spores de basidiomycètes, variant en fonction de la diversité végétale et la période de l'année (Peay and Bruns 2014).

En ce qui a trait au facteurs déterministes, le niveau de spécificité des champignons pour leur(s) hôte(s) (Kivlin et al. 2022) et le degré de compétition (Kennedy 2010) sont également des facteurs majeurs pour la coexistence de tels organismes au niveau racinaire. Il est tout de même important de considérer que, puisque l'érable à sucre s'associe surtout avec les mycorhizes arbusculaires (Zahka et al. 1995; Brundrett and Kendrick 2011), la présence de séquences ectomycorhiziennes pourrait s'avérer être un artéfact issu du protocole de stérilisation de la surface des racines d'acquisition. Toutefois, leur grande abondance relative porte à croire qu'il existe tout de même des interactions entre les basidiomycètes et l'érable, interactions qui mériteraient d'être davantage investiguées. Parmi les Ascomycètes les plus relativement abondants, les Hyaloscyphaceae (Leotiomycètes) et les Chaetosphaeriaceae (Sordariomycètes) sont significativement influencées par le gradient altitudinal à Sutton. Étant positivement corrélées avec l'altitude, les Hyaloscyphaceae font partie des DSE dont les fonctions en tant qu'endophytes demeurent à ce jour discutées (Jumpponen 2001). Ces résultats contradictoires avec la colonisation des DSE en fonction de l'altitude supporte l'importante d'utiliser les techniques microscopiques dans l'étude des endophytes racinaires, en plus de démontrer les limites d'interprétation du séquençage d'amplicons utilisé dans le cadre du présent projet.

### 3.2.3. Les mycorhizes arbusculaires

En ce qui a trait aux mycorhizes arbusculaires, nous avons observé peu de variation taxonomique le long des deux gradients altitudinaux pour les racines et le sol. Au total, cinq familles endomycorhiziennes ont été identifiées. Parmi celles-ci, la famille des Glomeraceae était la plus relativement abondante parmi les échantillons de racines et de sol. Bien que cette famille soit écologiquement diversifiée (Davison et al. 2021), les Glomeraceae représentent des organismes cosmopolites et d'excellents colonisateurs de racines (Öpik et al. 2010; Stürmer et al. 2018). Nous avons toutefois observé une faible corrélation négative entre l'abondance relative des Glomeraceae avec l'altitude à Sutton, ce qui pourrait être expliqué par le fait que cette famille est plus sensible aux pH acides comparativement aux Acaulosporaceae (Davison et al. 2021), par exemple.

En ce qui a trait aux autres familles de Gloméromycètes observées dans le cadre de cette étude (c.à.d. Paraglomeraceae, Scutellosporaceae et Diversisporaceae), leur abondance relative n'était pas significativement influencée par l'altitude. Au contraire, celles-ci étaient regroupées le long des gradients d'élévation, laissant croire que d'autres facteurs biotiques, abiotiques ou spatiaux pourraient expliquer leur distribution nichée sur ces montagnes. Peu de conclusions peuvent être tirées de l'analyse de la composition des communautés endomycorhiziennes, principalement par le niveau malheureusement bas d'assignation taxonomique (51.7% au niveau de la famille; voir Tableau S3 pour plus de détails). La grande variabilité génétique intra- et inter- spécifique (Nilsson et al. 2008), la faible abondance de données de référence (Rosendahl 2008) ainsi que la caractérisation limitée de phylogroupes en milieux naturels complexifient les analyses taxonomiques, phylogénétiques et écologiques de ces organismes (Rosendahl 2008; van der Heijden et al. 2008).

### 3.3 Facteurs déterminants de l'assemblage des communautés

Les résultats de la présente recherche ont permis de confirmer la deuxième hypothèse, mentionnant l'importance des facteurs biotiques et abiotiques dans la structure des communautés microbiennes le long de gradients altitudinaux. Alors que les analyses multivariées de variance par permutations ont permis de démontrer l'effet important du pH ainsi que des cations alcalins dans la structure de l'ensemble des communautés microbiennes, les analyses de coefficient RV ont quant à elles permises de démontrer une importante covariation entre les communautés mycorhiziennes du sol ainsi que les communautés de plantes avoisinantes.

#### 3.3.1. Le pH

De tous les paramètres étudiés dans le cadre de ce projet, le pH a constitué le meilleur prédicteur de la composition de l'ensemble des communautés microbiennes. L'effet le plus fort a été observé sur les endophytes bactériens, expliquant 11.55 et 16.16 % de la variation à Sutton et Mégantic, respectivement. L'effet du pH sur les bactéries, les champignons et les mycorhizes constitue un sujet largement documenté (Rousk et al. 2010; Tripathi et al. 2018; Mod et al. 2021; Davison et al. 2021). Il a été déterminé que le pH agit comme un médiateur des processus stochastiques et déterministes de l'assemblage des communautés microbiennes (Tripathi et al. 2018), ce qui pourrait altérer les associations – potentiellement bénéfiques – en pH acides tels qu'en sols boréaux. Davison et al. (2021) ont déterminé que le pH, couplé à la température, expliquerait la distribution des mycorhizes arbusculaires à grande échelle. Nos résultats à l'échelle locale permettent de confirmer l'effet du pH dans l'assemblage des communautés, s'étant avéré plus important pour les mycorhizes du sol (8.54% / 9.18%) que les mycorhizes racinaires (3.97% / 5.24%). Cependant, ces résultats expliquent une faible portion de la variance des communautés mycorhiziennes, suggérant que d'autres facteurs sont également fondamentaux dans l'assemblage des communautés endomycorhiziennes. Contrairement à nos attentes, aucune tendance linéaire a été observée entre le pH et l'altitude. Cette observation

suggère que le pH varie spatialement et de façon non-linéaire le long de courts gradients d'élévation. Le pH peut donc directement influencer les communautés microbiennes présentes, mais il est également le paramètre central dans la chimie des sols et la nutrition végétale (Penn and Camberato 2019). Tel que supporté par les PCA (Fig. S11), le pH covarie avec la disponibilité en cations alcalins, qui sont identifiés comme d'importants prédicteurs de la variation des communautés microbiennes étudiées.

### 3.3.2. Les cations alcalins

Parmi les résultats saillants du présent projet, les modèles ont permis d'observer que les concentrations en cations alcalins – surtout le calcium et le magnésium – constituent d'importants prédicteurs de la structure des communautés microbiennes racinaires. Le calcium et le magnésium constituent des éléments nutritifs essentiels à la physiologie, la santé et la performance de l'érable à sucre (Horsley et al. 2002; Bailey et al. 2004; Juice et al. 2006), pouvant influencer les interactions plante-microorganismes via les composés racinaires sécrétés par l'hôte en fonction des ressources disponibles (Berendsen et al. 2012). De plus, le calcium est impliqué dans plusieurs processus microbiens – tels que la lixiviation et la précipitation de carbonates (Zavarzin 2002) – pouvant influencer la diversité microbienne retrouvée au sein de la rhizosphère. Les cations alcalins sont reconnus pour stimuler la capacité photosynthétique ainsi que la colonisation mycorhizienne de l'érable à sucre (St Clair and Lynch 2005), soulignant une meilleure capacité de l'hôte à conférer des ressources à ses symbiotes racinaires. C'est ce qui pourrait notamment expliquer l'effet des nutriments foliaires – étant un indice de santé de l'hôte – sur les communautés microbiennes racinaires présentes. Nos résultats suggèrent donc que les cations alcalins génèrent des effets directs sur les communautés microbiennes par leur présence au sein des sols, mais également indirects via la santé foliaire de l'hôte, modulant ainsi l'endosphère des semis d'érable à sucre.

### 3.3.3. Les communautés végétales environnantes

Afin de bien répondre à la seconde hypothèse, les tests de coefficients RV ont été utilisés pour évaluer l'effet de paramètres biotiques – soit la diversité végétale - sur les communautés microbiennes racinaires. En évaluant la covariation entre les matrices microbiennes et végétales, il a été possible d'observer une covariation de 30 % entre les mycorhizes arbusculaires du sol et les communautés végétales à proximité des semis. Cette tendance s'est non-seulement observée aux deux sites, mais une covariation de 22% ( $p=0.073$ ) a également été observée pour les champignons à Mégantic. Des études antérieures ont préalablement démontré l'influence des plantes voisines dans la structure des communautés fongiques (Chagnon et al. 2020; Šmilauer et al. 2021; Ferlian et al. 2021), mais nos résultats suggèrent que les communautés végétales de sous-bois jouent un rôle important dans la structure des communautés mycorhiziennes disponibles pour les semis d'érable.

De plus, la présence d'une codépendance entre plantes et mycorhizes arbusculaires (Kokkoris et al. 2020) supporte l'importance des facteurs biotiques dans l'assemblage des communautés fongiques (Zobel and Öpik 2014; Kivlin et al. 2022) et expliquerait l'importante covariation au sein de notre schéma expérimental. Bien qu'un gradient végétal de sous-bois ait été préalablement observé à Mégantic (Vellend et al. 2021), les communautés végétales de sous-bois à proximité de l'érable à sucre ne variaient pas en fonction de l'altitude. Au contraire, les espèces herbacées telles que le trille rouge (*Trillium erectum*), l'érythron d'Amérique (*Erythronium americanum*) ainsi que la dryoptère intermédiaire (*Dryopteris intermedia*) ont été retrouvées tout au long du gradient à proximité des semis et ont constitué des espèces modifiant de façon significative les communautés mycorhiziennes. Cette observation génère de nombreux questionnements, notamment quant aux rôles de ces espèces sur la diversité et la disponibilité en symbiotes fongiques du sol, ainsi que leur incidence sur la croissance de l'érable à sucre.

### 3.4 Limites et perspectives

Le présent projet a permis d'intégrer une quantité importante de données quant aux effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la colonisation, la croissance et la santé foliaire de l'érable à sucre le long de gradients altitudinaux. Cependant, il est fondamental de mentionner les limites dans l'interprétation de nos résultats. Dans un premier temps, le présent schéma expérimental s'est réalisé à un moment précis (statique) et ne représente donc pas la structure temporelle des processus écologiques, auquel fait référence le concept de substitution espace-temps (Damgaard 2019). Les conclusions pouvant être tirées quant à la substitution du temps, c.à.d. le changement de répartition par l'espace (la distribution spatiale de l'érable à sucre) doivent être interprétées avec parcimonie. Cette méthode a l'avantage de reproduire le gradient climatique duquel l'érable à sucre risque de rencontrer au gré des prochaines décennies. Néanmoins, les schémas expérimentaux s'appuyant sur la substitution espace-temps ne représentent pas les contraintes spatiales en matière de dispersion qui seraient observées sur les gradients latitudinaux, représentant un biais non-négligeable en matière d'assemblage des communautés. Afin de mieux comprendre les facteurs structurant les interactions plantes-microorganismes, il serait judicieux de non-seulement évaluer les fluctuations au gré de la saison de croissance, mais également sur plusieurs années et, si possible, à plusieurs localisations. En ce sens, l'évaluation de la croissance végétale sur plusieurs saisons constituerait une façon de mieux limiter les biais de l'effet saisonnier et mieux distinguer les effets de ces communautés sur la santé des semis.

Une seconde limite associée au traitement de données serait l'utilisation de marqueurs courts pour la taxonomie des microorganismes présents. Cette méthode, bien qu'elle soit abordable et nous permettant d'étudier les microbes impossibles à cultiver en laboratoire, ne permet guère de discerner les cellules actives des cellules inactives ou dormantes lors de l'échantillonnage. Afin de contribuer à la caractérisation fonctionnelle et taxonomique des endophytes en milieux forestiers, utiliser le séquençage shotgun permettrait d'avoir un portrait plus complet des communautés ainsi que de leurs fonctions.

Cette recherche s'insère donc dans une perspective englobant les interactions entre diverses communautés microbiennes ainsi leur hôte le long de gradients d'élévation, en plus d'identifier les facteurs biotiques et abiotiques importants dans leur structure. Les prochaines étapes dans la continuité de ce projet seraient de démêler les effets directs et indirects de l'environnement sur la croissance de l'hôte et la diversité des communautés microbiennes présentes. Est-ce que l'environnement ou les communautés microbiennes favorise ou non la croissance de l'érable à sucre ? L'utilisation de modèles d'équations structurelles pourraient d'ailleurs permettre d'isoler la composante biotique et abiotique sur la croissance de l'érable. Les résultats de la présente recherche pourront servir d'assise théorique afin structurer adéquatement les modèles de façon hiérarchique.

Il serait également intéressant de caractériser les communautés bactériennes et fongiques du sol, tel que réalisé avec les mycorhizes arbusculaires dans le cadre du présent projet, afin de déterminer si les interactions reflètent la diversité environnementale ou qu'il existe un processus de sélection des partenaires microbiens. Bref, il serait question de distinguer les associations stochastiques des interactions déterministes permettant ainsi d'identifier de potentiels partenaires microbiens contribuant positivement à la croissance et la santé de l'érable. Des cultures pourraient être réalisées au laboratoire afin d'inoculer de jeunes semis d'érable et ainsi confirmer ou infirmer les hypothèses issues des observations sur le terrain. En addition, l'étude des dynamiques de communautés entre les champignons endo- et ecto-mycorhiziens de la forêt tempérée vers la forêt boréale constitue un sujet peu caractérisé à ce jour.

Tel que mentionné dans le présent projet, la migration de l'érable à sucre au nord de sa répartition dépendra fortement de la disponibilité des symbiotes fongiques. Nous avons démontré que les mycorhizes arbusculaires ne semblent pas être limitantes au sein de la distribution de l'érable à sucre le long de gradients altitudinaux. Néanmoins, la dominance ectomycorhizienne en forêt boréale pourrait constituer un frein à la coexistence avec les essences s'associant avec les mycorhizes arbusculaires (Carteron et al. 2022). Conséquemment, s'intéresser non-seulement au rôle des plantes de sous-bois, mais également de la diversité



végétale de la canopée, pourrait nous informer sur l'importance relative de ces strates sur la distribution et la diversité mycorrhiziennes le long de gradients altitudinaux.

### **3.5 Conclusion**

Dans un monde assujéti à d'importantes variations climatiques, l'étude des interactions plantes-microorganismes représente une avenue de recherche cruciale afin de mieux anticiper les dynamiques de populations végétales futures, de même que leur capacité à s'établir au sein de nouveaux environnements. Les recherches antérieures ont souligné le rôle fondamental des endophytes racinaires sur la nutrition végétale, la croissance et l'atténuation des stress environnementaux, constituant un champ de recherche fondamental en contexte de changements climatiques. Le présent projet a permis de démontrer que les semis d'érable à sucre semblent croître plus vite à leur limite supérieure de distribution. De plus, les gradients altitudinaux à l'échelle locale exercent une faible influence sur la diversité ainsi que la structure des communautés microbiennes, en opposition à d'autres paramètres tels que le pH, le calcium, le magnésium ainsi que les communautés végétales de sous-bois. Il sera donc nécessaire d'approfondir nos connaissances quant aux mécanismes impliqués derrière ces déterminants biotiques (ex. : que les communautés végétales environnantes) et abiotiques (ex. : cations alcalins) dans la structure des interactions plantes-microorganismes le long de gradients d'élévation. Notamment, les patrons divergents de diversité entre les groupes microbiens – de conservés à hypervariables – soulignent le besoin de démêler l'influence des facteurs stochastiques et déterministes pour chacun des groupes d'endophytes étudiés. Somme toute, cette recherche permet non-seulement de valoriser une approche holistique de l'endosphère végétale, mais valorise également la synergie de l'utilisation de techniques traditionnelles et modernes dans l'étude de l'écologie microbienne. La diversification des approches permettra de mieux identifier et caractériser l'influence de la composante biotique – soit la diversité microbienne – impliquée au sein des différentes théories écologiques tentant d'expliquer la distribution des populations végétales le long de gradients d'élévation.

## BIBLIOGRAPHIE

- Alexander JM, Chalmandrier L, Lenoir J, Burgess TI, Essl F, Haider S, Kueffer C, McDougall K, Milbau A, Nuñez MA, et al. 2018. Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global Change Biology* **24**: 563–579.
- Ali AH, Abdelrahman M, Radwan U, El-Zayat S, El-Sayed MA. 2018. Effect of *Thermomyces* fungal endophyte isolated from extreme hot desert-adapted plant on heat stress tolerance of cucumber. *Applied Soil Ecology* **124**: 155–162.
- Andrews JH, Harris RF. 2000. The Ecology and Biogeography of Microorganisms on Plant Surfaces. *Annual Review of Phytopathology* **38**: 145–180.
- Augé RM. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**: 3–42.
- Azad K, Kaminskyj S. 2016. A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth. *Symbiosis* **68**: 73–78.
- Badeck F-W, Bondeau A, Böttcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J, Sitch S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* **162**: 295–309.
- Bailey SW, Horsley SB, Long RP, Hallett RA. 2004. Influence of Edaphic Factors on Sugar Maple Nutrition and Health on the Allegheny Plateau. *Soil Science Society of America Journal* **68**: 243–252.
- Bainard LD, Klironomos JN, Gordon AM. 2011. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments. *Mycorrhiza* **21**: 91–96.
- Banerjee S, Schlaeppli K, van der Heijden MGA. 2018. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nat Rev Microbiol* **16**: 567–576.
- Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S, Khan MI, Ashraf M, Ahmed N, Zhang L. 2019. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science* **10**. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.01068> (Accessed March 3, 2022).
- Behie SW, Bidochka MJ. 2014. Nutrient transfer in plant–fungal symbioses. *Trends in Plant Science* **19**: 734–740.

- Beirinckx S, Viaene T, Haegeman A, Debode J, Amery F, Vandenabeele S, Nelissen H, Inzé D, Tito R, Raes J, et al. 2020. Tapping into the maize root microbiome to identify bacteria that promote growth under chilling conditions. *Microbiome* **8**: 54.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* **15**: 365–377.
- Benson DR, Silvester WB. 1993. Biology of Frankia strains, actinomycete symbionts of actinorhizal plants. *Microbiological Reviews* **57**: 293–319.
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PAHM. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science* **17**: 478–486.
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrío-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat J-C, Gégout J-C. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* **479**: 517–520.
- Bormann FH, Siccama TG, Likens GE, Whittaker RH. 1970. The Hubbard Brook Ecosystem Study: Composition and Dynamics of the Tree Stratum. *Ecological Monographs* **40**: 373–388.
- Brown CD, Vellend M. 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 20141779.
- Brundrett MC, Kendrick B. 2011. The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany*. <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b88-166> (Accessed March 3, 2021).
- Brundrett MC, Tedersoo L. 2020. Resolving the mycorrhizal status of important northern hemisphere trees. *Plant Soil* **454**: 3–34.
- Burghilea C, Zaharescu DG, Dontsova K, Maier R, Huxman T, Chorover J. 2015. Mineral nutrient mobilization by plants from rock: influence of rock type and arbuscular mycorrhiza. *Biogeochemistry* **124**: 187–203.
- Busby PE, Ridout M, Newcombe G. 2016. Fungal endophytes: modifiers of plant disease. *Plant Mol Biol* **90**: 645–655.

- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, et al. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**: 844–848.
- Cameron EK, Vilà M, Cabeza M. 2016. Global meta-analysis of the impacts of terrestrial invertebrate invaders on species, communities and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* **25**: 596–606.
- Carteron A, Parasquive V, Blanchard F, Guilbeault-Mayers X, Turner BL, Vellend M, Laliberté E. 2020. Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests. *Journal of Ecology* **108**: 931–944.
- Carteron A, Vellend M, Laliberté E. 2022. Mycorrhizal dominance reduces local tree species diversity across US forests. *Nat Ecol Evol*. <https://www.nature.com/articles/s41559-021-01634-6> (Accessed February 28, 2022).
- Chaudhary VB, Aguilar-Trigueros CA, Mansour I, Rillig MC. 2022. Fungal Dispersal Across Spatial Scales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **53**: 69–85.
- Chen M, Arato M, Borghi L, Nouri E, Reinhardt D. 2018. Beneficial Services of Arbuscular Mycorrhizal Fungi – From Ecology to Application. *Front Plant Sci* **9**. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01270/full> (Accessed March 3, 2021).
- Clark RB. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil* **192**: 15–22.
- Cleavitt NL, Battles JJ, Johnson CE, Fahey TJ. 2018. Long-term decline of sugar maple following forest harvest, Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Can J For Res* **48**: 23–31.
- Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD. 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* **339**: 1615–1618.
- Cobian GM, Egan CP, Amend AS. 2019. Plant–microbe specificity varies as a function of elevation. *ISME J* **13**: 2778–2788.
- Cogbill CV. 2000. Vegetation of the Presettlement Forests of Northern New England and New York. *Rhodora* **102**: 250–276.

- Coince A, Cordier T, Lengellé J, Defosse E, Vacher C, Robin C, Buée M, Marçais B. 2014. Leaf and Root-Associated Fungal Assemblages Do Not Follow Similar Elevational Diversity Patterns. *PLOS ONE* **9**: e100668.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* 298–313.
- Cooke MA, Widden P, O’Halloran I. 1992. Morphology, Incidence and Fertilization Effects on the Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae of *Acer Saccharum* in a Quebec Hardwood Forest. *Mycologia* **84**: 422–430.
- Corlett RT, Westcott DA. 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 482–488.
- Dame LL, Brooks H. 1901. Handbook of the trees of New England, with ranges throughout the United States and Canada. Ginn & Company <https://doi.org/10.5962/bhl.title.31471> (Accessed April 28, 2023)
- Damgaard C. 2019. A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **34**: 416–421.
- Dantas BF, Moura MSB, Pelacani CR, Angelotti F, Taura TA, Oliveira GM, Bispo JS, Matias JR, Silva FFS, Pritchard HW, et al. 2020. Rainfall, not soil temperature, will limit the seed germination of dry forest species with climate change. *Oecologia* **192**: 529–541.
- Dastogeer KMG, Tumpa FH, Sultana A, Akter MA, Chakraborty A. 2020. Plant microbiome—an account of the factors that shape community composition and diversity. *Current Plant Biology* **23**: 100161.
- Davison J, Moora M, Semchenko M, Adenan SB, Ahmed T, Akhmetzhanova AA, Alatalo JM, Al-Quraishy S, Andriyanova E, Anslan S, et al. 2021. Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **231**: 763–776.
- De Bellis T, Laforest-Lapointe I, Solarik KA, Gravel D, Kembel SW. 2022. Regional variation drives differences in microbial communities associated with sugar maple across a latitudinal range. *Ecology* **103**: e3727.
- DeBellis T, Kembel SW, Lessard J-P. 2019. Shared mycorrhizae but distinct communities of other root-associated microbes on co-occurring native and invasive maples. *PeerJ* **7**: e7295.

- Delaux P-M. 2017. Comparative phylogenomics of symbiotic associations. *New Phytologist* **213**: 89–94.
- Duke SE, Jackson RB, Caldwell MM. 1994. Local reduction of mycorrhizal arbuscule frequency in enriched soil microsites. *Can J Bot* **72**: 998–1001.
- Eagar AC, Cosgrove CR, Kershner MW, Blackwood CB. 2020. Dominant community mycorrhizal types influence local spatial structure between adult and juvenile temperate forest tree communities. *Functional Ecology* **34**: 2571–2583.
- Eck JL, Stump SM, Delavaux CS, Mangan SA, Comita LS. 2019. Evidence of within-species specialization by soil microbes and the implications for plant community diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* **116**: 7371–7376.
- Elmendorf SC, Henry GHR, Hollister RD, Fosaa AM, Gould WA, Hermanutz L, Hofgaard A, Jónsdóttir IS, Jorgenson JC, Lévesque E, et al. 2015. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 448–452.
- Eo SH, Wares JP, Carroll JP. 2008. Population divergence in plant species reflects latitudinal biodiversity gradients. *Biology Letters* **4**: 382–384.
- Evans S, Martiny JBH, Allison SD. 2017. Effects of dispersal and selection on stochastic assembly in microbial communities. *ISME J* **11**: 176–185.
- Evelin H, Kapoor R, Giri B. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany* **104**: 1263–1280.
- Feng S, Hu Q, Huang W, Ho C-H, Li R, Tang Z. 2014. Projected climate regime shift under future global warming from multi-model, multi-scenario CMIP5 simulations. *Global and Planetary Change* **112**: 41–52.
- Ferlian O, Goldmann K, Eisenhauer N, Tarkka MT, Buscot F, Heintz-Buschart A. 2021. Distinct effects of host and neighbour tree identity on arbuscular and ectomycorrhizal fungi along a tree diversity gradient. *ISME COMMUN* **1**: 1–10.
- Fortin JA, Plenchette C, Piché Y. 2015. *Les mycorhizes ; l'essor de la nouvelle révolution verte*. 2nd ed. QUAE, Montréal <https://halldulivre.com/ebook/9782759224340-les-mycorhizes-l-essor-de-la-nouvelle-revolution-verte-2e-edition-j-andre-fortin-christian-plenchette-yves-piche/> (Accessed October 27, 2022).

- Frei ER, Ghazoul J, Matter P, Heggli M, Pluess AR. 2014. Plant population differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient. *Global Change Biology* **20**: 441–455.
- Fukami T, Wardle DA. 2005. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 2105–2115.
- George E, Marschner H, Jakobsen I. 1995. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Uptake of Phosphorus and Nitrogen From Soil. *Critical Reviews in Biotechnology* **15**: 257–270.
- Gibert A, Tozer W, Westoby M. 2019. Plant performance response to eight different types of symbiosis. *New Phytologist* **222**: 526–542.
- Godman RM, Yawney HW, Tubbs CH. 1990. Silvics of North America. In *Agriculture Handbook*, p. 675, USDA Forest Service.
- Gonzalez Mateu M, Baldwin AH, Maul JE, Yarwood SA. 2020. Dark septate endophyte improves salt tolerance of native and invasive lineages of *Phragmites australis*. *ISME J* **14**: 1943–1954.
- Goodfellow M, Williams ST. 1983. Ecology of Actinomycetes. *Ann Rev Microbiol* 189–216.
- Gravel D, Beaudet M, Messier C. 2011. Sapling age structure and growth series reveal a shift in recruitment dynamics of sugar maple and American beech over the last 40 years. *Can J For Res* **41**: 873–880.
- Hart MM, Klironomos JN. 2003. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Ecosystem Functioning. In *Mycorrhizal Ecology* (eds. M.G.A. Van der Heijden and I.R. Sanders), *Ecological Studies*, pp. 225–242, Springer, Berlin, Heidelberg [https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_9) (Accessed March 3, 2021).
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 418–423.
- Henning JA, Weston DJ, Pelletier DA, Timm CM, Jawdy SS, Classen AT. 2016. Root bacterial endophytes alter plant phenotype, but not physiology. *PeerJ* **4**: e2606.
- Hillebrand H. 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* **163**: 192–211.

- Hoch G, Körner C. 2012. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 861–871.
- Hodge A, Storer K. 2015. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant Soil* **386**: 1–19.
- Horn S, Hempel S, Verbruggen E, Rillig MC, Caruso T. 2017. Linking the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi and plants: a story of interdependence? *ISME J* **11**: 1400–1411.
- Horsley SB, Long RP, Bailey SW, Hallett RA, Wargo PM. 2002. Health of Eastern North American Sugar Maple Forests and Factors Affecting Decline. *Northern Journal of Applied Forestry* **19**: 34–44.
- Houle D, Duchesne L, Moore J-D, Laflèche MR, Ouimet R. 2002. Soil and Tree-Ring Chemistry Response to Liming in a Sugar Maple Stand. *Journal of Environmental Quality* **31**: 1993–2000.
- Huttenhower C, Gevers D, Knight R, Abubucker S, Badger JH, Chinwalla AT, Creasy HH, Earl AM, FitzGerald MG, Fulton RS, et al. 2012. Structure, function and diversity of the healthy human microbiome. *Nature* **486**: 207–214.
- Ikram M, Ali N, Jan G, Jan FG, Rahman IU, Iqbal A, Hamayun M. 2018. IAA producing fungal endophyte *Penicillium roqueforti* Thom., enhances stress tolerance and nutrients uptake in wheat plants grown on heavy metal contaminated soils. *PLOS ONE* **13**: e0208150.
- IPCC. 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA doi:10.1017/9781009157896.
- Jansson JK, Hofmockel KS. 2020. Soil microbiomes and climate change. *Nat Rev Microbiol* **18**: 35–46.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* **104**: 501–528.



- Jasper DA, Robson AD, Abbott LK. 1979. Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Soil Biology and Biochemistry* **11**: 501–505.
- Johnson NC, Wilson GWT, Bowker MA, Wilson JA, Miller RM. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**: 2093–2098.
- Juice SM, Fahey TJ, Siccama TG, Driscoll CT, Denny EG, Eagar C, Cleavitt NL, Minocha R, Richardson AD. 2006. Response of sugar maple to calcium addition to northern hardwood forest. *Ecology* **87**: 1267–1280.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes - are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* **11**: 207–211.
- Kaul S, Sharma T, K. Dhar M. 2016. “Omics” Tools for Better Understanding the Plant–Endophyte Interactions. *Frontiers in Plant Science* **7**. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00955> (Accessed October 26, 2022).
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 164–170.
- Kelly AE, Goulden ML. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 11823–11826.
- Kennedy P. 2010. Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. *New Phytologist* **187**: 895–910.
- Kennedy PG, Bruns TD. 2005. Priority Effects Determine the Outcome of Ectomycorrhizal Competition between Two Rhizopogon Species Colonizing Pinus muricata Seedlings. *The New Phytologist* **166**: 631–638.
- Khan Z, Rho H, Firrincieli A, Hung SH, Luna V, Masciarelli O, Kim S-H, Doty SL. 2016. Growth enhancement and drought tolerance of hybrid poplar upon inoculation with endophyte consortia. *Current Plant Biology* **6**: 38–47.
- Kivlin SN, Lynn JS, Kazenel MR, Beals KK, Rudgers JA. 2017. Biogeography of plant-associated fungal symbionts in mountain ecosystems: A meta-analysis. *Diversity and Distributions* **23**: 1067–1077.

- Kivlin SN, Mann MA, Lynn JS, Kazenel MR, Taylor DL, Rudgers JA. 2022. Grass species identity shapes communities of root and leaf fungi more than elevation. *ISME COMMUN* **2**: 1–11.
- Klironomos JN, McCune J, Hart M, Neville J. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* **3**: 137–141.
- Kobae Y, Ohmori Y, Saito C, Yano K, Ohtomo R, Fujiwara T. 2016. Phosphate Treatment Strongly Inhibits New Arbuscule Development But Not the Maintenance of Arbuscule in Mycorrhizal Rice Roots. *Plant Physiology* **171**: 566–579.
- Kokkoris V, Lekberg Y, Antunes PM, Fahey C, Fordyce JA, Kivlin SN, Hart MM. 2020. Codependency between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities: what is the evidence? *New Phytologist* **228**: 828–838.
- Kolb TE, McCormick LH. 1993. Etiology of sugar maple decline in four Pennsylvania stands. *Can J For Res* **23**: 2395–2402.
- Laforest-Lapointe I, Messier C, Kembel SW. 2016. Host species identity, site and time drive temperate tree phyllosphere bacterial community structure. *Microbiome* **4**: 27.
- Laforest-Lapointe I, Paquette A, Messier C, Kembel SW. 2017. Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature* **546**: 145–147.
- Lajoie G, Kembel SW. 2021. Host neighborhood shapes bacterial community assembly and specialization on tree species across a latitudinal gradient. *Ecological Monographs* **91**: e01443.
- Lange M, Eisenhauer N, Sierra CA, Bessler H, Engels C, Griffiths RI, Mellado-Vázquez PG, Malik AA, Roy J, Scheu S, et al. 2015. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nat Commun* **6**: 6707.
- Leboeuf M. 2007. *Arbres et plantes forestières du Québec et des Maritimes*. 1st ed. Editions Michel Quentin, Quebec, Canada.
- Lemons A, Clay K, Rudgers JA. 2005. Connecting plant–microbial interactions above and belowground: a fungal endophyte affects decomposition. *Oecologia* **145**: 595–604.
- Lenoir J, Svenning J-C. 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* **38**: 15–28.

- Lewis GC. 2004. Effects of biotic and abiotic stress on the growth of three genotypes of *Lolium perenne* with and without infection by the fungal endophyte *Neotyphodium lolii*. *Annals of Applied Biology* **144**: 53–63.
- Liu K, Baskin JM, Baskin CC, Bu H, Liu M, Liu W, Du G. 2011. Effect of storage conditions on germination of seeds of 489 species from high elevation grasslands of the eastern Tibet Plateau and some implications for climate change. *American Journal of Botany* **98**: 12–19.
- Lofgren LA, Stajich JE. 2021. Fungal biodiversity and conservation mycology in light of new technology, big data, and changing attitudes. *Current Biology* **31**: R1312–R1325.
- Long RP, Horsley SB, Lilja PR. 1997. Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods. *Can J For Res* **27**: 1560–1573.
- MacDougall WB. 1914. On the mycorrhizas of forest trees. *American Journal of Botany* 51–78.
- Mahdi LK, Miyauchi S, Uhlmann C, Garrido-Oter R, Langen G, Wawra S, Niu Y, Guan R, Robertson-Albertyn S, Bulgarelli D, et al. 2022. The fungal root endophyte *Serendipita vermifera* displays inter-kingdom synergistic beneficial effects with the microbiota in *Arabidopsis thaliana* and barley. *ISME J* **16**: 876–889.
- Makarov MI. 2019. The Role of Mycorrhiza in Transformation of Nitrogen Compounds in Soil and Nitrogen Nutrition of Plants: A Review. *Eurasian Soil Sc* **52**: 193–205.
- Malhi Y, Franklin J, Seddon N, Solan M, Turner MG, Field CB, Knowlton N. 2020. Climate change and ecosystems: threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **375**: 20190104.
- Malinowski DP, Belesky DP. 2000. Adaptations of Endophyte-Infected Cool-Season Grasses to Environmental Stresses: Mechanisms of Drought and Mineral Stress Tolerance. *Crop Science* **40**: 923–940.
- Matsumoto H, Fan X, Wang Y, Kusstatscher P, Duan J, Wu S, Chen S, Qiao K, Wang Y, Ma B, et al. 2021. Bacterial seed endophyte shapes disease resistance in rice. *Nat Plants* **7**: 60–72.
- Mayerhofer MS, Kernaghan G, Harper KA. 2013. The effects of fungal root endophytes on plant growth: a meta-analysis. *Mycorrhiza* **23**: 119–128.

- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**: 719–739.
- Miller SP. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *The New Phytologist* **145**: 145–155.
- Miransari M. 2011. Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals. *Biotechnology Advances* **29**: 645–653.
- Mod HK, Buri A, Yashiro E, Guex N, Malard L, Pinto-Figueroa E, Pagni M, Niculita-Hirzel H, van der Meer JR, Guisan A. 2021. Predicting spatial patterns of soil bacteria under current and future environmental conditions. *ISME J* **15**: 2547–2560.
- Mooney H, Larigauderie A, Cesario M, Elmquist T, Hoegh-Guldberg O, Lavorel S, Mace GM, Palmer M, Scholes R, Yahara T. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **1**: 46–54.
- Moore J-D, Ouimet R, Long RP, Bukaveckas Paul A. 2015. Ecological benefits and risks arising from liming sugar maple dominated forests in northeastern North America. *Environ Rev* **23**: 66–77.
- Moorcroft P. R., Pacala S. W., Lewis M. A. 2006. Potential role of natural enemies during tree range expansion during tree range expansions following climate change. *Journal of Theoretical Biology* **241**: 601–616.
- Mora C, Caldwell IR, Caldwell JM, Fisher MR, Genco BM, Running SW. 2015. Suitable Days for Plant Growth Disappear under Projected Climate Change: Potential Human and Biotic Vulnerability. *PLOS Biology* **13**: e1002167.
- Mostert L, Crous PW, Petrini O. 2000. Endophytic fungi associated with shoots and leaves of *Vitis vinifera*, with specific reference to the *Phomopsis viticola* complex. *Sydowia* **52**: 46–58.
- Mousa WK, Shearer C, Limay-Rios V, Ettinger CL, Eisen JA, Raizada MN. 2016. Root-hair endophyte stacking in finger millet creates a physicochemical barrier to trap the fungal pathogen *Fusarium graminearum*. *Nat Microbiol* **1**: 1–12.

- Mukherjee G, Saha C, Naskar N, Mukherjee A, Mukherjee A, Lahiri S, Majumder AL, Seal A. 2018. An Endophytic Bacterial Consortium modulates multiple strategies to improve Arsenic Phytoremediation Efficacy in *Solanum nigrum*. *Sci Rep* **8**: 6979.
- Murphy B, Chrétien A, Brown L. 2009. How Do We Come to Know? Exploring Maple Syrup Production and Climate Change in Near North Ontario. *Geography*. [https://scholars.wlu.ca/brantford\\_gg/2](https://scholars.wlu.ca/brantford_gg/2).
- Naylor D, Coleman-Derr D. 2018. Drought Stress and Root-Associated Bacterial Communities. *Frontiers in Plant Science* **8**. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.02223> (Accessed October 25, 2022).
- Nilsson RH, Kristiansson E, Ryberg M, Hallenberg N, Larsson K-H. 2008. Intraspecific ITS Variability in the Kingdom Fungi as Expressed in the International Sequence Databases and Its Implications for Molecular Species Identification. *Evolutionary Bioinformatics Online* **4**: 193.
- Nishizawa K, Shinohara N, Cadotte MW, Mori AS. 2022. The latitudinal gradient in plant community assembly processes: A meta-analysis. *Ecology Letters* **25**: 1711–1724.
- Nolet P, Kneeshaw D. 2018. Extreme events and subtle ecological effects: lessons from a long-term sugar maple–American beech comparison. *Ecosphere* **9**: e02336.
- Online Encyclopedia of Life. *Acer saccharum*. <https://eol.org/pages/582247> (Accessed October 18, 2020).
- Öpik M, Vanatoa A, Vanatoa E, Moora M, Davison J, Kalwij JM, Reier Ü, Zobel M. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* **188**: 223–241.
- Ouimet R, Camiré C, Furlan V. 1996. Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant Soil* **179**: 207–216.
- Peay KG, Bruns TD. 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant–fungal interactions. *New Phytologist* **204**: 180–191.

- Peay KG, Schubert MG, Nguyen NH, Bruns TD. 2012. Measuring ectomycorrhizal fungal dispersal: macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Molecular Ecology* **21**: 4122–4136.
- Penn CJ, Camberato JJ. 2019. A Critical Review on Soil Chemical Processes that Control How Soil pH Affects Phosphorus Availability to Plants. *Agriculture* **9**: 120.
- Peñuelas J, Terradas J. 2014. The foliar microbiome. *Trends in Plant Science* **19**: 278–280.
- Pérez LI, Gundel PE, Ghera CM, Omacini M. 2013. Family issues: fungal endophyte protects host grass from the closely related pathogen *Claviceps purpurea*. *Fungal Ecology* **6**: 379–386.
- Perreault R, Laforest-Lapointe I. 2022. Plant-microbe interactions in the phyllosphere: facing challenges of the anthropocene. *ISME J* **16**: 339–345.
- Piao S, Liu Q, Chen A, Janssens IA, Fu Y, Dai J, Liu L, Lian X, Shen M, Zhu X. 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology* **25**: 1922–1940.
- Pivato B, Offre P, Marchelli S, Barbonaglia B, Mougél C, Lemanceau P, Berta G. 2009. Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi, and host plant. *Mycorrhiza* **19**: 81–90.
- Powell JR, Rillig MC. 2018. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytologist* **220**: 1059–1075.
- Prevéy J, Vellend M, Rüger N, Hollister RD, Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Clark K, Cooper EJ, Elberling B, et al. 2017. Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Global Change Biology* **23**: 2660–2671.
- Pringle A, Bever JD, Gardes M, Parrent JL, Rillig MC, Klironomos JN. 2009. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 699–715.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224–239.
- Raich J, Russell A, Vitousek P. 1997. Primary Productivity and Ecosystem Development Along an Elevational Gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology* **78**: 707–721.

- Rapoport EH. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rodríguez RJ, Henson J, Van Volkenburgh E, Hoy M, Wright L, Beckwith F, Kim Y-O, Redman RS. 2008. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME J* **2**: 404–416.
- Rodríguez-Díaz M, Rodelas B, Pozo C, Martínez-Toledo MV, González-López J. 2008. A Review on the Taxonomy and Possible Screening Traits of Plant Growth Promoting Rhizobacteria. In *Plant-Bacteria Interactions : Strategies and Techniques to Promote Plant Growth*, Wiley-VCH, Weinheim.
- Rolli E, Marasco R, Vigani G, Ettoumi B, Mapelli F, Deangelis ML, Gandolfi C, Casati E, Previtali F, Gerbino R, et al. 2015. Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. *Environmental Microbiology* **17**: 316–331.
- Rosendahl S. 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **178**: 253–266.
- Rötter R, van de Geijn SC. 1999. Climate Change Effects on Plant Growth, Crop Yield and Livestock. *Climatic Change* **43**: 651–681.
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME J* **4**: 1340–1351.
- Rúa MA, McCulley RL, Mitchell CE. 2013. Fungal endophyte infection and host genetic background jointly modulate host response to an aphid-transmitted viral pathogen. *Journal of Ecology* **101**: 1007–1018.
- Saleem M, Meckes N, Pervaiz ZH, Traw MB. 2017. Microbial Interactions in the Phyllosphere Increase Plant Performance under Herbivore Biotic Stress. *Frontiers in Microbiology* **8**. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2017.00041> (Accessed December 16, 2022).
- Siccama TG, Fahey TJ, Johnson CE, Sherry TW, Denny EG, Girdler EB, Likens GE, Schwarz PA. 2007. Population and biomass dynamics of trees in a northern hardwood forest at Hubbard Brook. *Can J For Res* **37**: 737–749.

- Siddikee MA, Zereen MI, Li C-F, Dai C-C. 2016. Endophytic fungus *Phomopsis liquidambari* and different doses of N-fertilizer alter microbial community structure and function in rhizosphere of rice. *Sci Rep* **6**: 32270.
- Singh BK, Liu H, Trivedi P. 2020. Eco-holobiont: A new concept to identify drivers of host-associated microorganisms. *Environ Microbiol* **22**: 564–567.
- Šmilauer P, Košnar J, Kotlínek M, Pecháčková S, Šmilauerová M. 2021. Host age and surrounding vegetation affect the community and colonisation rates of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate grassland. *New Phytol.*
- Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M, Smith FA. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology* **156**: 1050–1057.
- Smith SE, Read DJ. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. Elsevier <https://www.elsevier.com/books/mycorrhizal-symbiosis/smith/978-0-12-370526-6> (Accessed March 3, 2022).
- Solarik KA, Cazelles K, Messier C, Bergeron Y, Gravel D. 2020. Priority effects will impede range shifts of temperate tree species into the boreal forest. *Journal of Ecology* **108**: 1155–1173.
- Solarik KA, Gravel D, Ameztegui A, Bergeron Y, Messier C. 2016. Assessing tree germination resilience to global warming: a manipulative experiment using sugar maple (*Acer saccharum*). *Seed Science Research* **26**: 153–164.
- Spitko RA, Tattar TA, Rohde RA. 1978. Incidence and condition of vesicular-arbuscular mycorrhizae infections in the roots of sugar maple in relation to maple decline. *Canadian Journal of Forest Research (Canada)*. [https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=Incidence+and+condition+of+vesicular-arbuscular+mycorrhizae+infections+in+the+roots+of+sugar+maple+in+relation+to+maple+decline&author=Spitko%2C+R.A.+%28Dep.+Plant+Path.%2C+Univ.+Massachusetts%2C+Amherst%2C+Mass.+%28USA%29%29&publication\\_year=1978](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Incidence+and+condition+of+vesicular-arbuscular+mycorrhizae+infections+in+the+roots+of+sugar+maple+in+relation+to+maple+decline&author=Spitko%2C+R.A.+%28Dep.+Plant+Path.%2C+Univ.+Massachusetts%2C+Amherst%2C+Mass.+%28USA%29%29&publication_year=1978) (Accessed November 10, 2022).



- St Clair SB, Lynch JP. 2005. Base Cation Stimulation of Mycorrhization and Photosynthesis of Sugar Maple on Acid Soils are Coupled by Foliar Nutrient Dynamics. *The New Phytologist* **165**: 581–590.
- Statistiques Canada. 2022. Production et valeur des produits de l'érable. <https://www150.statcan.gc.ca/t1/tb11/fr/tv.action?pid=3210035401> (Accessed October 18, 2022).
- Stevens GC. 1992. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist* **140**: 893–911.
- Stevens GC. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist* **133**: 240–256.
- Stürmer SL, Bever JD, Morton JB. 2018. Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza* **28**: 587–603.
- Sundqvist MK, Sanders NJ, Wardle DA. 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**: 261–280.
- Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. 2020. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science* **367**: eaba1223.
- Tellenbach C, Grünig CR, Sieber TN. 2011. Negative effects on survival and performance of Norway spruce seedlings colonized by dark septate root endophytes are primarily isolate-dependent. *Environmental Microbiology* **13**: 2508–2517.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**: 1857–1861.
- Tkacz A, Poole P. 2015. Role of root microbiota in plant productivity. *Journal of Experimental Botany* **66**: 2167–2175.
- Tripathi BM, Stegen JC, Kim M, Dong K, Adams JM, Lee YK. 2018. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria. *ISME J* **12**: 1072–1083.

- Trivedi P, Batista BD, Bazany KE, Singh BK. 2022. Plant–microbiome interactions under a changing world: responses, consequences and perspectives. *New Phytologist* **234**: 1951–1959.
- Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa T, Singh BK. 2020. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat Rev Microbiol* **18**: 607–621.
- Trivedi P, Mattupalli C, Eversole K, Leach JE. 2021. Enabling sustainable agriculture through understanding and enhancement of microbiomes. *New Phytologist* **230**: 2129–2147.
- U'Ren JM, Lutzoni F, Miadlikowska J, Zimmerman NB, Carbone I, May G, Arnold AE. 2019. Host availability drives distributions of fungal endophytes in the imperilled boreal realm. *Nat Ecol Evol* **3**: 1430–1437.
- Urli M, Brown CD, Narváez Perez R, Chagnon P-L, Vellend M. 2016. Increased seedling establishment via enemy release at the upper elevational range limit of sugar maple. *Ecology* **97**: 3058–3069.
- Usinowicz J, Levine JM. 2021. Climate-driven range shifts reduce persistence of competitors in a perennial plant community. *Global Change Biology* **27**: 1890–1903.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* **11**: 296–310.
- Van Der Heijden MGA, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist* **172**: 739–752.
- Vellend M. 2016. *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. <https://press.princeton.edu/books/hardcover/9780691164847/the-theory-of-ecological-communities-mpb-57> (Accessed December 14, 2022).
- Vellend M, Béhé M, Carteron A, Crofts AL, Danneyrolles V, Gamhewa HT, Ni M, Rinas CL, Watts DA. 2021. Plant Responses to Climate Change and an Elevational Gradient in Mont Mégantic National Park, Québec, Canada. *rena* **28**: 4–28.
- Veresoglou SD, Rillig MC, Johnson D. 2018. Responsiveness of plants to mycorrhiza regulates coexistence. *Journal of Ecology* **106**: 1864–1875.

- Wagg C, Schlaeppli K, Banerjee S, Kuramae EE, van der Heijden MGA. 2019. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat Commun* **10**: 4841.
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson K, Poschod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* **17**: 2145–2161.
- Walker LR, Wardle DA, Bardgett RD, Clarkson BD. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* **98**: 725–736.
- Wall CB, Egan CP, Swift SIO, Hynson NA. 2020. Three decades post-reforestation has not led to the reassembly of arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with remnant primary forests. *Molecular Ecology* **29**: 4234–4247.
- Wallace J, Laforest-Lapointe I, Kembel SW. 2018. Variation in the leaf and root microbiome of sugar maple (*Acer saccharum*) at an elevational range limit. *PeerJ* **6**: e5293.
- Walther G-R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 2019–2024.
- Wani ZA, Ashraf N, Mohiuddin T, Riyaz-Ul-Hassan S. 2015. Plant-endophyte symbiosis, an ecological perspective. *Appl Microbiol Biotechnol* **99**: 2955–2965.
- Whittaker RH, Bormann FH, Likens GE, Siccama TG. 1974. The Hubbard Brook Ecosystem Study: Forest Biomass and Production. *Ecological Monographs* **44**: 233–254.
- Wild Adirondacks. 2022. Trees of the Adirondacks: Sugar Maple (*Acer saccharum*). <https://wildadirondacks.org/trees-of-the-adirondacks-sugar-maple-acer-saccharum-Marshall.html> (Accessed October 18, 2022).
- Wilmot TR, Ellsworth DS, Tyree MT. 1996. Base cation fertilization and liming effects on nutrition and growth of Vermont sugar maple stands. *Forest Ecology and Management* **84**: 123–134.
- Wu J, Anderson BJ, Buckley HL, Lewis G, Lear G. 2017. Aspect has a greater impact on alpine soil bacterial community structure than elevation. *FEMS Microbiology Ecology* **93**: fiw253.
- Yang G, Liu N, Lu W, Wang S, Kan H, Zhang Y, Xu L, Chen Y. 2014. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. *Journal of Ecology* **102**: 1072–1082.

- Yawney WJ, Schultz RC. 1990. Anatomy of a vesicular—arbuscular endomycorrhizal symbiosis between sugar maple (*Acer saccharum* Marsh) and *Glomus etunicatum* Becker & Gerdemann. *New Phytologist* **114**: 47–57.
- Yuan Z, Zhang C, Lin F. 2010. Role of Diverse Non-Systemic Fungal Endophytes in Plant Performance and Response to Stress: Progress and Approaches. *J Plant Growth Regul* **29**: 116–126.
- Yuan ZY, Chen HYH, Reich PB. 2011. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nat Commun* **2**: 344.
- Zabalgogezcoa Í, Ciudad AG, Vázquez de Aldana BR, Criado BG. 2006. Effects of the infection by the fungal endophyte *Epichloë festucae* in the growth and nutrient content of *Festuca rubra*. *European Journal of Agronomy* **24**: 374–384.
- Zahka GA, Baggett KL, Wong BL. 1995. Inoculum potential and other VAM fungi parameters in four sugar maple forests with different levels of stand dieback. *Forest Ecology and Management* **75**: 123–134.
- Zavarzin GA. 2002. Microbial Geochemical Calcium Cycle. *Microbiology* **71**: 1–17.
- Zhao J, Gao Q, Zhou J, Wang M, Liang Y, Sun B, Chu H, Yang Y. 2019. The scale dependence of fungal community distribution in paddy soil driven by stochastic and deterministic processes. *Fungal Ecology* **42**: 100856.
- Zobel M, Moora M, Haukioja E. 1997. Plant Coexistence in the Interactive Environment: Arbuscular Mycorrhiza Should Not Be out of Mind. *Oikos* **78**: 202–208.
- Zobel M, Öpik M. 2014. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities – which drives which? *Journal of Vegetation Science* **25**: 1133–1140.

