



HAL
open science

Où sont les stocks de carbone dans une forêt ? Exemple d'un dispositif en forêt d'Orléans - OPTMIX

Nathalie Korboulewsky, Théo Javoy, Rock Ouimet, Thomas Perot

► To cite this version:

Nathalie Korboulewsky, Théo Javoy, Rock Ouimet, Thomas Perot. Où sont les stocks de carbone dans une forêt ? Exemple d'un dispositif en forêt d'Orléans - OPTMIX. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2024, 79, pp.69-73. hal-04643218

HAL Id: hal-04643218

<https://hal.science/hal-04643218v1>

Submitted on 10 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Où sont les stocks de carbone dans une forêt ?

Exemple d'un dispositif en forêt d'Orléans – OPTMIX

Résumé

Nous savons que les forêts ont la plus forte contribution au stock de carbone de la biosphère terrestre. Mais jusqu'ici, peu d'études documentent quel compartiment de l'écosystème forestier stocke le plus de carbone. Celui-ci se trouve-t-il majoritairement dans les arbres ? Dans le sous-bois ? Dans le bois mort ? Ou bien encore dans le sol ? Nous présentons ici les résultats rares d'une étude s'appuyant sur des mesures de terrain dans les différents compartiments de l'écosystème pour estimer les stocks de carbone, leur répartition dans l'écosystème, mais aussi les incertitudes de ces estimations.

En comptant les parties aériennes et sous-terraines, c'est bien ici la végétation qui stocke la majorité du carbone d'une forêt, mais le sol en stocke presque autant. Plus étonnant, on découvre que la végétation du sous-bois peut stocker plus d'un quart du carbone de l'ensemble de la végétation.

On montre également que les peuplements de pins stockent plus de carbone que les peuplements de chênes, tandis que les mélanges ont une position intermédiaire. Ce carbone supplémentaire sous peuplements résineux s'explique par un humus plus épais. Mais contrairement au carbone du sol plus profond, ce carbone reste plutôt labile et pourra rapidement disparaître sous forme de CO₂ lors de la minéralisation de la matière organique par les microorganismes du sol.

Introduction

Les écosystèmes terrestres représentent un puit global de CO₂ de 2,9±1 GtC an⁻¹ en 2020, auquel les forêts sont le principal contributeur. C'est pourquoi les pratiques sylvicoles et toute la filière forestière ont un rôle majeur à jouer dans l'atténuation du changement climatique (GIEC, 2021).

Parmi les pratiques de gestion sylvicole envisagées pour faire face au changement climatique, la composition en espèces et la densité des peuplements sont souvent citées comme leviers. La principale distinction entre essences correspond à la dichotomie entre les décidues et les conifères. Dans le cas d'afforestation¹, les premières s'avèrent plus favorables au stockage de carbone dans le sol à la fois en quantité et du point de vue de sa stabilité (Mayer et al., 2020), mais les conifères permettent un stockage plus important dans des conditions limitantes (sols pauvres ou climats froids par ex.).

Dans de nombreuses études sur les stocks de carbone, on s'attache à regarder les arbres et le sol (Liu et al., 2018; Ma et al., 2019), mais on délaisse certains compartiments et notamment le sous-bois. En effet, et même si l'influence de la végétation du sous-bois sur le flux de carbone et le cycle des nutriments a déjà été mise en évidence (Gilliam, 2007), certains compartiments sont exclus ou sous-estimés dans les calculs de stocks. Pourtant, le bois mort au sol a des répercussions importantes sur le carbone organique du sol (Ouimet et al., 2021), et la contribution du sous-bois peut être significative. Cette dernière a été estimée à 4 % du stock de la biomasse forestière (Dupouey et al., 2000) et à 37 % de la séquestration annuelle de carbone de la végétation (Hou et al., 2015).

Nous présentons dans cet article les résultats issus du dispositif OPTMIX en forêt domaniale d'Orléans, qui présente l'originalité d'évaluer les stocks dans tous les compartiments de l'écosystème (sol, végétation arborée, sous-bois, en aérien et souterrain, bois mort, litière) dans des peuplements pur chêne, pur pin et mélange chêne-pin.

Le site d'étude et les calculs de stocks

Les données ont été récoltées sur le dispositif expérimental OPTMIX (Oak Pine Tree Mixture, Lien [ici](#)) situé en région Centre sous un climat tempéré avec une influence océanique dans des peuplements adultes (70-80 ans) de pur chêne sessile, pur pin sylvestre, et du mélange chêne-pin (Figure 1). Pour étudier l'effet de la composition du peuple-

1 • Afforestation : Installation d'un boisement sur une zone non forestière

ment, nous avons volontairement sélectionné des parcelles sur un même type de station forestière (ou très proche). Le sol est un planosol, sableux ou sablo-limoneux en surface avec un enrichissement en argile dans le profil et un plancher argileux apparaissant vers 45 cm, ce qui conduit à son engorgement temporaire. Le sous-bois plus ou moins dense est dominé par la molinie, la fougère aigle et la callune.

Pour calculer les stocks de carbone, nous avons réalisé des mesures pour estimer les biomasses des arbres, du sous-bois, du bois mort debout, du bois mort au sol (souches et troncs), et des feuilles. L'épaisseur et la teneur en carbone des horizons holorganiques, et du sol minéral (0-60 cm) ont également été utilisés. Des prélèvements pour les analyses du contenu en carbone ont été également réalisés ou, à défaut, des données de la littérature ont été utilisées.



Peuplement pur de chêne sessile

Peuplement pur de pin sylvestre

Mélange chêne sessile-pin sylvestre

↑ **Figure 1.** Photographie des 3 types de peuplement du dispositif OPTMix installé au sein de la forêt domaniale d'Orléans (région Centre-Val de Loire, 45)

Compartiment	Chêne	Mélange	Pin
Végétation	113	120	132
Arbres	105 ± 12	106 ± 8	105 ± 6
Feuilles	1,4 ± 0.2 a	1,3 ± 0.2 ab	1,1 ± 0.2 c
Sous-bois	1,8 ± 3.0 a	9,1 ± 3.8 b	24 ± 10.3 b
<i>Calluna vulgaris</i>	0,74 ± 1.08	1,23 ± 1.73	1,13 ± 1.38
<i>Pteridium aquilinum</i>	0,4 ± 1.2 a	4,9 ± 4.1 a	15,2 ± 11.1 b
<i>Molinia caerulea</i>	0,7 ± 1.20 a	3 ± 2.1 a	7,7 ± 5.4 b
Bois morts	4,98 ± 2,0	3,47 ± 2,3	1,8 ± 1,8
Couche holorganique + Sol (0-60 cm)	84 ± 23	113 ± 35	112 ± 24
Couche holorganique	5,4 ± 5.7 a	23 ± 11 b	29,3 ± 11.8 b
Sol (0-30 cm)	61 ± 17	66 ± 29	66 ± 23
Sol (30-60 cm)	18 ± 5	23 ± 6	22 ± 10
Sol (0-60 cm)	79 ± 18	90 ± 31	89 ± 28

↑ **Tableau 1.** Stocks moyens de carbone (± écart-type²) par compartiment forestier selon la composition (et pour une densité moyenne d'arbres). Les stocks sont exprimés en tC/ha. Les lettres différentes sur une même ligne indiquent une différence statistique de stock entre peuplements.

Les stocks dans les différents peuplements et compartiments

Il y a plus de carbone dans la toute la végétation que dans le sol, mais davantage dans tout le compartiment souterrain qu'aérien.

Les stocks de carbone dans l'écosystème sont de l'ordre de 225 tC/ha, dont un peu plus de 50% (autour de 120 tC/ha dans l'ensemble de la végétation vivante aérienne et racinaire (Tableaux 1 et 2) (Figure 2). Si on subdivise entre le stock aérien (arbres et sous-bois) et souterrain (sol), alors le compartiment souterrain contient 1,8 fois plus de carbone. Pour toutes les forêts tempérées dans le monde, ce ratio du stock de carbone souterrain (le sol compris entre 0 et 1 m de profondeur) par rapport à celui de la biomasse aérienne est de 1,1, et monte à 2,8 pour les forêts tempérées d'Europe, et jusqu'à 17 pour les forêts du grand nord Canadien (Lal, 2005).

Dans la végétation, les stocks sont principalement dans les arbres, mais la contribution du sous-bois est significative et peut représenter plus d'un quart du carbone de l'ensemble de la végétation.

Dans les arbres, aucune différence significative de stock de carbone entre les types de peuplements n'a été mise en évidence. Il y a deux raisons. La première est que la densité du peuplement a été maîtrisée par le « *Relative Density Index RDI* » basée sur la loi d'auto-éclaircie (Reineke, 1933 ; Korboulewsky et al., 2015) pour que les peuplements soient comparables et pour que le dispositif permette de tester l'effet de l'essence et du mélange, toutes choses étant égales par ailleurs (dont caractéristiques pédologiques et dendrométriques). La seconde raison, et la plus importante, est la compensation du volume par la densité du bois. En effet, bien que le volume des arbres dans les peuplements de pins soit supérieur à celui des peuplements de chênes (1071 m³.ha⁻¹ contre 756 m³.ha⁻¹), cela est compensé par leur densité de bois plus faible (infradensité (Leban et al., 2021a, b) : 457 kg.m⁻³ contre 650 kg.m⁻³). De la même façon, dans la littérature, il n'y a pas de différence significative de stock de carbone entre les peuplements de chênes, de pins et les mélanges dans les écosystèmes des forêts européennes (Osei et al., 2022).

Si les stocks de carbone dans le sous-bois sont faibles dans les peuplements de chênes (moins de 1 %), l'importance relative de ce sous-bois dans les stocks de la végétation atteint 18 % dans des mélanges chêne-pin de faible densité (G = 16-17 m²/ha), et jusqu'à 36 % dans les peuplements de pins de faible densité. Dans ce dernier cas, le stock de car-

bone dans le sous-bois correspond à plus de la moitié de celui des arbres. En moyenne, dans les peuplements de pins, le sous-bois stocke l'équivalent d'un peu plus d'un quart du carbone de la végétation (26 %) en faible densité (G = 20 m²/ha), et 18 % dans les peuplements de moyenne densité (G=31 m²/ha). L'effet de la densité ne joue que sur le stock de carbone dans les arbres (moins d'arbres, moindre stock de carbone), celui du sous-bois restant relativement similaire dans nos parcelles, la contribution du sous-bois augmente mathématiquement.

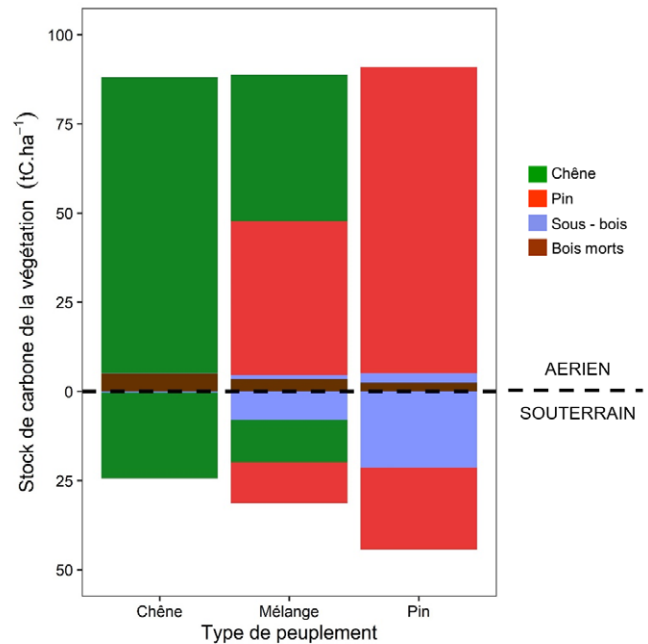


Figure 2. Stock de carbone dans la végétation (en t/ha) (selon la composition du peuplement pour une densité moyenne (RDI = 0,7, moyenne densité).

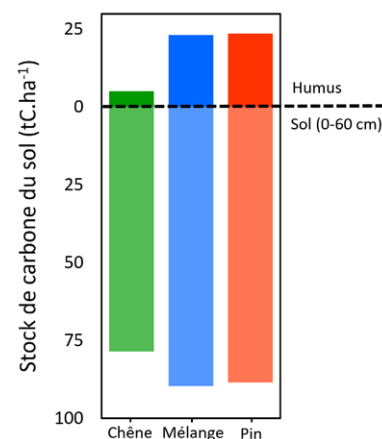


Figure 3. Stock de carbone du sol (t/ha). Les diagrammes en barres montrent les stocks pour la couche organique humifiée (OH), et pour la couche minérale 0 – 60 cm.

2 • L'écart-type est un indicateur de la dispersion des données dans un jeu de données. Plus la valeur est élevée, plus l'écart moyen des données à la moyenne est important, donc les données sont très dispersées autour de la moyenne.

A l'échelle de l'écosystème, la contribution du sous-bois n'est également pas négligeable puisqu'elle dépasse 10 % en moyenne dans les peuplements de pins et peut atteindre 16 % dans les peuplements de faible densité. Les différences selon la composition des peuplements s'expliquent par un recouvrement du sous-bois plus important en peuplements de pins résultant d'une moindre interception de la lumière par les arbres (Nabuurs, 1996 ; Gaudio et al., 2011). De surcroît cette végétation est dominée par la fougère et la molinie qui ont des systèmes racinaires denses. En mélange, la disponibilité en lumière étant logiquement intermédiaire aux peuplements purs (Perot et al., 2017), les stocks de carbone dans la végétation de sous-bois sont aussi intermédiaires. Dans la littérature, peu d'études ont estimé la contribution du sous-bois dans les stocks de carbone, et ces dernières trouvent les mêmes ordres de grandeurs avec des moyennes de 4 et 9 % en présence d'un sous-bois (Dupouey et al., 2000 ; Lehmann et al., 2019).

Nos résultats montrent une incertitude sur l'estimation du stock de la végétation de l'ordre de 20 à 30 % directement lié à l'incertitude dans l'estimation des stocks dans les parties souterraines. Cette incertitude représente entre 14 et 23 t C/ha selon la composition du peuplement (moins impact pour les stocks des mélanges, et la plus forte pour les chênaies). Cette incertitude des parties souterraines peut être très forte (coefficient de variation, CV⁴, le plus fort est pour les chênes de 84 %), et on retrouve ce niveau d'incertitude autant pour les arbres que pour les espèces de sous-bois (CV=60 % pour la fougère). La difficulté d'accéder aux systèmes racinaires et donc d'avoir des chiffres fiables de proportion aérien/racinaire, est la raison principale de cette incertitude. De la même manière, les stocks dans le sol sont entachés d'une incertitude du même ordre de grandeur (le coefficient de variation des stocks de carbone dans les sols pour la France et l'Europe sont de l'ordre de 65 % (Vanguelova et al., 2016)).

■ Les peuplements de pins stockent plus de carbone dans les sols, mais il est moins stable

Connaître les stocks totaux est une chose, mais savoir si le carbone est stable ou labile et donc avoir des informations sur sa propension à se transformer, disparaître, notamment sous forme de dégagement de CO₂, est tout autant important.

Le carbone est considéré comme stable quand son temps de résidence est long (>100 ans), et donc soit il est sous des formes chimiques difficilement transformables, soit il est difficilement accessible par les organismes du sol. Typiquement, le carbone dans les litières et l'humus est considéré comme très labile, alors que le carbone complexé avec des minéraux d'argile est très stable.

Dans les couches minérales du sol, nous n'avons pas observé d'effet de la composition du peuplement. La proportion de C stable passe de 20 % du C total en surface jusqu'à 70 à 80 % du C total à une profondeur d'environ 40 cm quel que soit le peuplement. Ce patron de distribution du C stable correspond également à l'augmentation du taux de particules fines <20 µm qui augmente aussi avec la profondeur du sol, ce qui est typique dans les planosols. Cette absence d'effet de la composition du peuplement est assez logique. En effet, si les caractéristiques des essences influencent les processus biologiques des litières et des premiers centimètres du sol (Schmidt et al., 2011), les conditions micro-environnementales et les caractéristiques physiques du sol prédominent sur la dynamique du carbone du sol. En effet, les interactions entre le carbone organique et la matrice du sol minéral augmentent avec la profondeur (Schmidt et al., 2011; De Vos et al., 2015; Derrien et al., 2023).

A l'inverse, les couches hologaniques sont nettement plus épaisses dans les peuplements de pins, d'où un stock dans cette couche plus important (29 tC.ha⁻¹ dans les peuplements purs pins, 23 tC.ha⁻¹ en mélange et 5 tC.ha⁻¹ en purs chênes). Ce résultat n'est pas une surprise et reflète les caractéristiques des litières. Les aiguilles de pin sont notamment riches en lignine et pauvres en azote, et ralentissent la décomposition (Berg, 2000; Krishna and Mohan, 2017). D'après nos résultats sur OPTMix, ce serait plus la présence du pin que sa proportion dans le peuplement qui conduit à l'accumulation de la couche organique OH. Mais à l'échelle pan-européenne le stock de carbone dans le sol est plutôt proportionnel à la surface terrière du pin (Osei et al., 2021). Il est donc possible qu'il y ait un effet seuil.

Ce résultat d'accumulation de carbone en surface peut se répercuter sur une légère augmentation des stocks dans l'horizon superficiel du sol (0-10 cm) (Augusto et al., 2015). C'est le cas pour le pin sylvestre par rapport au chêne ou au hêtre dans une étude pan-européenne, avec les mélanges pin-chêne et pin-hêtre qui sont intermédiaires aux peuplements purs équivalents (Osei et al., 2021). Toutefois, ces couches superficielles sont les plus soumises aux perturbations lors de l'exploitation. Or, toutes les perturbations du sol entraînent une perte des matières organiques qui est d'autant plus importante que l'intensité de la récolte est forte, que la texture du sol est grossière, que le climat est chaud et humide, et en cas de préparation du sol avant plantation. Dans ce cas, 21 % du stock de carbone peut être perdu.

Les peuplements de résineux ont donc des stocks de carbone plus élevés en raison de l'épaisseur de leurs couches hologaniques récalcitrantes à la décomposition. Mais le carbone y est sous des formes assez labiles en cas de perturbations.

■ L'effet du mélange est limité

Le mélange d'essences peut présenter un avantage productif (Pretzsch and Schütze, 2021), mais il faut garder à l'esprit que ce n'est le cas ni pour tous les mélanges, ni pour toutes les conditions pédo-climatiques, loin s'en faut (Toigo et al., 2015). Les études bibliographiques montrent que l'avantage des mélanges sur les stocks de carbone dans les arbres reste très limité, significatif seulement en cas de surproduction

3 • G est la surface terrière du peuplement

4 • Le coefficient de variation est une mesure de dispersion relative, et permet de comparer la dispersion de différents jeux de données de moyennes mêmes très différentes. Il s'agit du rapport entre l'écart-type et la moyenne du jeu de données. Le CV va de 0 à 100 %.

du mélange par rapport aux peuplements purs (Augusto and Boča, 2022), et reste largement inférieur à l'effet de la densité du peuplement. Il est admis et vérifié que plus la surface terrière est importante, plus le stock et le stockage de carbone est élevé et cela, quel que soit l'essence. L'effet du mélange se traduit plus à travers les modifications des ressources (lumière, nutriments du sol) et en cascade influence la diversité et l'abondance du sous-bois qui, comme nous l'avons vu, participe significativement au stockage et donc au cycle du carbone.

Conclusion

Le carbone dans les écosystèmes forestiers est réparti plus ou moins à part égale entre le sol et la végétation. Bien que les arbres soient le réservoir principal de ce carbone forestier végétal, le sous-bois n'est pas à négliger, d'autant plus lorsqu'il est dense, abondant et constitué d'espèces aux systèmes racinaires importants. On peut noter qu'il existe cependant une incertitude assez forte sur la contribution du compartiment racinaire des arbres et des espèces du sous-bois, et qu'il faudrait des mesures complémentaires pour la réduire.

Cependant, l'ordre de grandeur de l'incertitude liée à la végétation est du même ordre de grandeur que celle liée au sol minéral.

Dans le sol minéral, la quantité de carbone et la proportion de carbone stable est similaire entre les types de peuplement. Dans les peuplements avec du pin (mélanges et purs), les couches hologéniques sont nettement plus importantes. Ces couches sont riches en carbone, mais sous forme plutôt labile et soumis facilement aux perturbations qui favorisent sa transformation et le dégagement de CO₂.

Les chercheurs en écologie forestières s'accordent à dire que l'enjeu majeur du carbone forestier est le maintien des stocks actuels. En effet, pour augmenter le stockage de carbone, la marge de manœuvre est faible et les risques de pertes par certaines actions ou événements (incendies, dépérissements) vont augmenter avec le changement climatique.

Nathalie Kroboulevsky

INRAE - UR Ecosystèmes forestiers

Théo Javoy

INRAE - UR Ecosystèmes forestiers

Rock Ouimet

Direction de la recherche forestière,
Ministère des Forêts, de la Faune et des
Parcs du Québec ET Le Studium, Loire
Valley Institute for Advanced Studies

Thomas Pérot

INRAE - UR Ecosystèmes forestiers

RÉFÉRENCES

- 1 - GIEC. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. The Working Group I contribution to the Sixth Assessment Report addresses the most up-to-date physical understanding of the climate system and climate change, bringing together the latest advances in climate science. (2021).
- 2 - Mayer, M. et al. Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *For. Ecol. Manage.* 466, doi:10.1016/j.foreco.2020.118127 (2020).
- 3 - Ma, Z., Chen, H. Y. H., Kumar, P. & Gao, B. Species mixture increases production partitioning to belowground in a natural boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 432, 667-674, doi:10.1016/j.foreco.2018.10.014 (2019).
- 4 - Liu, X. et al. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, doi:10.1098/rspb.2018.1240 (2018).
- 5 - Gilliam, F. S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57, 845-858, doi:10.1641/b571007 (2007).
- 6 - Ouimet, R., Duchesne, L. & Tremblay, S. Long-term soil fertility and site productivity in stem-only and whole-tree harvested stands in boreal forest of Quebec (Canada). *Forests* 12, 583, doi:10.3390/f12050583 (2021).
- 7 - Dupouey, J. L., Pignard, G., Badeau, V. & Dhôte, J. F. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Revue forestière française* 52, 139-154 (2000).
- 8 - Hou, L., Xi, W. & Zhang, S. Effect of understorey on a natural secondary forest ecosystem carbon budget. *Russian Journal of Ecology* 46, 51-58, doi:10.1134/S1067413615010099 (2015).
- 9 - Lal, R. Forest soils and carbon sequestration. *For. Ecol. Manage.* 220, 242-258, doi:10.1016/j.foreco.2005.08.015 (2005).
- 10 - Reineke, L. H. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 47, 627-638 (1933).
- 11 - Kroboulevsky, N. et al. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous Technique de l'ONF* 47, 60-70 (2015).
- 12 - Leban, J. M. et al. Fiche Chêne sessile, projet XyloDensMap. (2021).
- 13 - Leban, J. M. et al. Fiche Pin sylvestre, projet XyloDensMap. (2021).
- 14 - Osei, R. et al. The distribution of carbon stocks between tree woody biomass and soil differs between Scots pine and broadleaved species (beech, oak) in European forests. *Eur. J. For. Res.* 141, 467-480, doi:10.1007/s10342-022-01453-9 (2022).
- 15 - Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y. & Ginisty, C. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manage.* 261, 489-498, doi:10.1016/j.foreco.2010.10.034 (2011).
- 16 - Nabuurs, G. J. Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *For. Ecol. Manage.* 88, 143-148, doi:10.1016/S0378-1127(96)03820-0 (1996).
- 17 - Perot, T., Mârell, A., Kroboulevsky, N., Seigner, V. & Balandier, P. Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *For. Ecol. Manage.* 390, 127-136, doi:10.1016/j.foreco.2017.01.023 (2017).
- 18 - Lehmann, L. M., Lysák, M., Schafer, L. & Henriksen, C. B. Quantification of the understorey contribution to carbon storage in a peri-urban temperate food forest. *Urban Forestry and Urban Greening* 45, doi:10.1016/j.ufug.2019.06.002 (2019).
- 19 - Vanguelova, E. I. et al. Sources of errors and uncertainties in the assessment of forest soil carbon stocks at different scales—review and recommendations. *Environmental Monitoring and Assessment* 188, doi:10.1007/s10661-016-5608-5 (2016).
- 20 - Schmidt, M. W. I. et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478, 49-56, doi:10.1038/nature0386 (2011).
- 21 - Derrien, D. et al. Current controversies on mechanisms controlling soil carbon storage: implications for interactions with practitioners and policy-makers. A review. *Agron. Sustainable Dev.* 43, 21, doi:10.1007/s13593-023-00876-x (2023).
- 22 - De Vos, B. et al. Benchmark values for forest soil carbon stocks in Europe: Results from a large scale forest soil survey. *Geoderma* 251-252, 33-46, doi:10.1016/j.geoderma.2015.03.008 (2015).
- 23 - Berg, B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *For. Ecol. Manage.* 133, 13-22, doi:10.1016/S0378-1127(99)00294-7 (2000).
- 24 - Krishna, M. P. & Mohan, M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy, Ecol. Environ.* 2, 236-249, doi:10.1007/s40974-017-0064-9 (2017).
- 25 - Osei, R. et al. Tree species identity drives soil organic carbon storage more than species mixing in major two-species mixtures (pine, oak, beech) in Europe. *For. Ecol. Manage.* 481, 118752, doi:10.1016/j.foreco.2020.118752 (2021).
- 26 - Augusto, L. et al. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biol. Rev.* 90, 444-466, doi:10.1111/brv.12119 (2015).
- 27 - Pretzsch, H. & Schütze, G. Tree species mixing can increase stand productivity, density and growth efficiency and attenuate the trade-off between density and growth throughout the whole rotation. *Ann. Bot.* 128, 767-786, doi:10.1093/aob/mcab077 (2021).
- 28 - Toigo, M. et al. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* 103, 502-512, doi:10.1111/1365-2745.12353 (2015).
- 29 - Augusto, L. & Boča, A. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. *Nat. Commun.* 13, doi:10.1038/s41467-022-28748-0 (2022).

