

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra fyzické geografie a geoekologie**

**Charles University, Faculty of Science
Department of Physical Geography and Geoecology**

Studijní program: Fyzická geografie a geoekologie
Study programme: Physical Geography and Geoecology

Autoreferát dizertační práce
Summary of the Doctoral thesis



**Kombinovaný vliv acidity a živinové úrovně lesních půd na C a N
Effects of soil alteration on nitrogen and carbon cycling**

Michal Růžek

Školitel/Supervisor: Mgr. Filip Oulehle, Ph.D.

Konzultant/Supervisor-consultant: RNDr. Tomáš Chuman, Ph.D.

Praha, 2021

Abstrakt

Lesní ekosystémy čelí měnícím se přírodním podmínkám vyvolaným lidskou činností, jako je atmosférická depozice. Zvýšené depozice síry (S) a dusíku (N) způsobily acidifikaci a eutrofizaci N lesních půd. Nicméně, důsledky atmosférické depozice pro fungování lesní ekosystémů mohou být závislé na druhovém složení. K odhalení účinků S a N na půdní procesy byl proveden manipulační experiment ve dvou sousedních lesních porostech tvořeného smrkem ztepilým (*Picea abies*) a bukem lesním (*Fagus sylvatica*), které se nachází v Krušných horách. Po dobu šesti let byly samostatně nebo kombinovaně přidávány látky obsahující S a N ($50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) na experimentální plochy v obou porostech za účelem simulace zvýšené atmosférické depozice. Cílem tohoto výzkumu bylo porovnat a zjistit zásoby a toky uhlíku (C) a N v půdě a jejich odezvy v reakci na kyselé vstupy a vstupy N. Naše zkoumání ukázalo, že za přirozených podmínek bukový porost obsahoval více půdního C a N jak v organickém horizontu, tak v minerální půdě v porovnání se smrkovým porostem. Půdní cyklus N v bukovém porostu byl více otevřený a umožňoval ztráty N vyluhováním. Experimentální nárůst v půdní aciditě (pokles pH v půdní roztoku) omezil dostupnost rozpustného organického C a změnil půdní mikrobiální strukturu, což vedlo v potlačení rozkladných procesů a toků C v obou porostech, přičemž více ovlivněný byl smrkový porost. Experimentální vstupy N překvapivě neukázaly jasnou odezvu na půdní mikrobiální složení a půdní koloběh živin, pravděpodobně kvůli adaptaci lesních porostů na dlouhodobě zvýšenou depozici N. Díky výsledkům výzkumu můžeme pochopit kontrolní mechanismy saturace N a sekvestrace C v lesích, které byly nebo jsou vystaveny kyselé depozici. Pokud zohledníme fakt, že většina evropských lesů kyselé depozici byla vystavena, je možné, že současné měření toků C z takových ekosystémů nemusí odrážet reakci porostů na klimatické změny. Místo toho mohou porosty procházet změnami v reakci na klesající depozici.

Klíčová slova: druhové složení stromů, síra, dusík, půda, koloběh uhlíku, koloběh dusíku, sekvestrace uhlíku

Abstract

Forest ecosystems are facing changing environmental conditions induced by anthropogenic pressures, including atmospheric deposition. Elevated sulfur (S) and nitrogen (N) depositions have led to changes in forest soil conditions, inducing acidification and N eutrophication. However, the consequences of atmospheric deposition for the functioning of forest ecosystems may be tree species specific. To assess the effects of S and N inputs on soil functioning of two forest stands, a soil chemistry manipulation experiment took place in two adjacent forest stands – Norway spruce (*Picea abies*) and European beech (*Fagus sylvatica*) – in the Ore Mts. Over six years, separated and combined additions of S and N compounds ($50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$) were added to experimental plots in both stands to mimic enhanced atmospheric deposition. The aim of this research was to compare and investigate the soil C and N stocks and fluxes, and their responses in relation to acid and N treatments. We found that under ambient conditions, the beech stand contained more C and N in both the forest floor and the mineral soil compared to the spruce stand. Nitrogen cycling in the beech stand was less tight, with periodical soil N leaching. The manipulated increase of soil acidity (decrease of soil solution pH) reduced the availability of dissolved organic C and changed the microbial community structure, resulting in suppressed litter decomposition and C fluxes in both stands, with stronger impacts in the spruce stand. Surprisingly, experimental N addition showed no consistent responses in the microbial community composition or soil nutrient cycling, likely because of forest stand adaptation to ambient long-term enhanced N deposition. Our results have implications for the understanding of controls on both N saturation and C sequestration in forests subject to current and/or historic acid deposition. Taking into account that many European forests have experienced acid deposition, it is possible that recent measurements of C fluxes from these ecosystems might not be representative of systems in long-term balance with climatic conditions, but of systems subject to additional anthropogenic pressures, and in many cases undergoing transient changes as deposition levels decline.

Key words: tree species, sulfur, nitrogen, soil, carbon cycling, nitrogen cycling, C sequestration

Obsah

1. Úvod	4
2. Cíle.....	5
3. Popis lokality a metodický přístup	6
3.1. Výzkumná plocha – Načetín	6
3.2. Metody	7
4. Syntéza a diskuse.....	8

List of Contents

1. Introduction	16
2. Aims of the study.....	17
3. Site description and methodological approach. 18	
3.1.Experimental site – Načetín	18
3.2.Methods	20
4. Synthesis and discussion	20
5. References	27
Curriculum vitae	30
Seznam publikací / Selected publications	32

1. Úvod

Lesy hrají důležitou roli v globálním cyklu uhlíku (C) a poskytují lidské společnosti široký rozsah ekosystémových služeb. Lesní ekosystémy globálně pokrývají 4.0–5.0 miliardy ha, což představuje 30,6 % kontinentů (FAO 2019). Z biogeochemického pohledu lesy zadržují velké množství organické hmoty (861 Pg C) ve dvou hlavních zásobnících – živé biomase (363 Pg C) a půdě (383 Pg C do hloubky 1 m; Pan et al. 2011). Množství půdní organické hmoty (SOM) uložené v lesní půdě vzrůstá směrem k pólům (Pan et al. 2011). Proto lesní půdy v temperátním a boreálním pásu severní polokoule představují významný rezervoár C a navíc obsahují až 1176 Pg C v hlubších vrstvách permafrostu (Tamocai et al. 2009). Ve srovnání s rostlinnou biomasou, půdy jsou dlouhodobým propadem (sinkem) organické hmoty, kdy některá SOM může přetrvat po tisíciletí (Schmidt et al. 2011) a významně přispět k sekvestraci C. Nedílnou součástí SOM je N, který je často limitující živinou spolu s fosforem. Mechanismy řídící další vývoj SOM sídlí především v komplexu půda-mikroorganismy-kořeny rostlin, které regulují dekompozici, příjem živin nebo mechanismy stabilizace. Nicméně, stabilita SOM je závislá na vitalitě lesních ekosystémů a stálosti přírodních podmínek. Současný vliv člověka vytváří silný tlak na biogeochemické cykly přírodních ekosystémů, včetně těch lesních. Spalování fosilních paliv emituje velké množství C a dalších sloučenin do atmosféry, což vede ke skleníkovému efektu, změně klimatu či atmosférické depozici (Ciais et al. 2013). Tyto problémy akcelerují změny přírodních podmínek, které mohou ohrozit stabilitu lesních ekosystémů a tím pádem stabilitu SOM. Potenciální uvolnění půdního C do atmosféry by mohlo dále zrychlit procesy klimatické změny.

Zejména, atmosférická depozice síry (S) a N ovlivňovala lesy střední Evropy od druhé poloviny 20. století. Atmosférické znečištění bylo tehdy identifikováno jako hlavní hrozba v průmyslové Evropě a Severní Americe, dnes je narůstajícím problémem v rozvojových zemích (Gao et al. 2018, Galloway et Cowling 2002). Hlavním zdrojem atmosférického S a N je průmyslová a zemědělská činnost. Depozice těchto látek má na svědomí mnoho procesů v lesních ekosystémech, včetně měnící se dynamiky C a N v lesích. Může uvolnit limitaci živinami a vést ke zvýšeným přírůstkům lesní biomasy (Du et de Vries 2018), eutrofizaci (Breemen et al. 1984) a zrychlení acidifikace s následnou mobilizací toxického hliníku (Al) do půdního roztoku (Cronan et al. 1989). Některé z těchto procesů mohou způsobit jak pozitivní, tak negativní účinky na dynamiku lesa. Nicméně, dlouhodobé vstupy S a N významně mění půdní prostředí, což se dotýká půdního chemismu a mikrobiálních komunit, jeho schopnost zadržovat živiny (N, bazické kationty) a kapacitu sekvestrovat C.

Nevhodné druhové složení lesů na území Česka je dnes široce diskutovaným tématem. Většina našich lesů je hospodářsky využívána pro produkci dřeva. Ve střední Evropě původní lesní porosty zastoupené jedlí bělokorou, bukem lesním a smrkem ztepilým byly kompletně přeměněny na stejnověké smrkové monokultury. Navzdory dlouholeté lesnické praxi v lesním hospodaření je udržitelnost tohoto stavu diskutabilní, protože lesní monokultury mají omezenou schopnost čelit měnícímu se přírodnímu prostředí. Kombinace vysoké atmosférické depozice, nevhodného druhového složení a

živinově chudých půd vedly k odumírání horských lesů během druhé poloviny 20. století ve střední Evropě. Obzvláště region tzv. Černého trojúhelníku na česko-německo-polských hranicích byl postižen nejvíce (Grubler 2002, Kolář et al. 2015). Ačkoliv depozice S znatelně poklesly od počátku 90. let minulého století, depozice N zůstává stále významnou a řádově překračuje přirozenou depozici.

V následujících letech kombinace několika faktorů (intenzivní sucho, prodloužená vegetační sezóna, zvýšená teplota, atmosférická depozice), ať už přímo či nepřímo spojená s lidskou činností, vyvolala u lesních porostů fyziologický stres, který vedl k současnému rozpadu smrkových monokultur v Česku. Mimo rozpadu lesa, každá lesní disturbance vede k uvolnění nezanedbatelného množství C z biomasy a půdy do atmosféry. Je zřejmé, že současné druhové složení lesa není schopné se adekvátně vypořádat s pokračující změnou klimatu a budoucí druhové složení lesních porostů se musí změnit. Vhodné složení lesa by mělo být odolné k měnícím se prostředí včetně atmosférické depozice. Lesy by rovněž měly být účinné v dlouhodobé sekvestraci C, udržení biodiverzity a rovněž vhodné k produkci dřeva.

Tato doktorská práce si klade za cíl rozeznat účinky změněného půdního chemismu na dynamiku půdní organické hmoty pomocí ekosystémového srovnání dvou lesních porostů, které byly vystaveny simulované atmosférické depozici. Studovanými porosty byly nejběžnější zástupci jehličnatých a listnatých stromů ve střední Evropě – smrk ztepilý (*Picea abies*) a buk lesní (*Fagus sylvatica*) – nacházející se v Krušných horách.

2. Cíle

Bylo využito výsledků z dlouhodobě monitorované výzkumné lokality Načetín, kde byly pozorovány významné změny v biogeochemii lesa od poklesu kyselé depozice v 90. letech. Výsledky z původních studií (Oulehle et al. 2011), kontinuálního měření srážek (Oulehle et al. 2006) a rekonstruovaného vlivu historického znečištění dané oblasti (Oulehle et al. 2007) nás vedly k navržení cílů výzkumu. Rozhodli jsme se zde provést kontrolovaný experiment v rámci ustanoveného monitoringu, který nabízí dva dospělé lesní porosty lišící se v druhovém složení.

Obecným cílem této práce bylo zkoumat účinek umělých přísadků S a N na půdní cykly C a N ve dvou lesních porostech (*Picea abies* vs. *Fagus sylvatica*). Jednotlivé cíle a hypotézy byly formulovány následovně:

- (I.) Popsat a srovnat současné půdní zásoby a toky C a N v obou lesních porostech bez vlivu umělých přísadků (**Článek I, II**). Předpokládali jsme vyšší toky C a N v bukovém porostu a srovnatelně vysoké zásoby půdního C a N v obou porostech. Vyšší rozsah současné půdní acidifikace bude pozorován ve smrkovém porostu.
- (II.) Kvantifikovat účinek změny acidity/dostupnosti N na množství ztrát C a N z lesních půd skrze organické (DOC, DON) a anorganické formy (CO₂, NO₃) v obou porostech (**Článek III**). Naší hypotézou bylo, že nárůst acidity (pokles pH) způsobí posun ztrát C a N z organických forem (DOC, DON) na

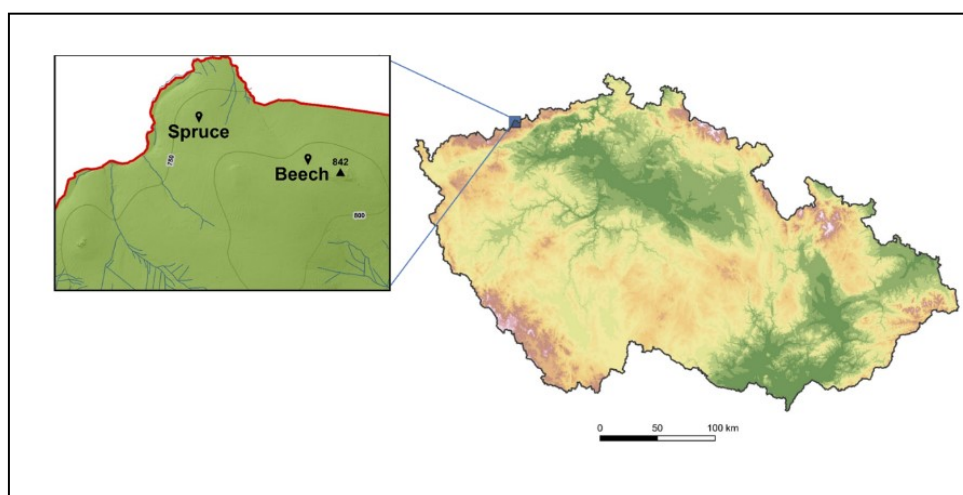
anorganické (CO₂, NO₃). Bilance půdního C bude citlivá jak k depozici S i N, kdy depozice N zvýší akumulaci půdního C a produkci DOC, zatímco depozice S zvýší akumulaci C a retenci DOC.

- (III.) Změřit, jak acidita/dostupnost N ovlivní rozsah klíčových transformací C a N, mikrobiální komunitu a dekompoziční procesy (**Manuskript IV, Článek V**). Očekávali jsme potlačení mikrobiální aktivity pod kyselými treatmenty v obou porostech, kvůli snížení dostupnosti organického C pro mikroorganismy. Posun směrem k vyšší produkci C enzymů byl očekáván. Dále jsme očekávali, že dostupnost N omezí dekompozici opadu snížením limitace N. Rostoucí dostupnost N sníží podíl houby/bakterie a změní mikrobiální společenstva směrem k N-tolerantním druhům.

3. Popis lokality a metodický přístup

3.1. Výzkumná plocha – Načetín

Výzkumná plocha se nachází v Krušných horách, v blízkosti státní hranice s Německem (Obr. 1). Průměrná roční teplota je 7,1 °C a průměrný roční úhrn srážek je 1110 mm (2005-2017). Plocha se sestává z dvou lesních porostů – čistá smrčina (*Picea abies*) a bučina (*Fagus sylvatica*). Vzájemná blízkost ploch zajišťuje, že oba porosty jsou vystaveny stejným abiotickým podmínkám. Porosty leží na mírném svahu orientovaném na severozápad. Převažujícím půdním typem je kambizem dystrická (FAO 2014), která je vyvinuta na pararulách. Smrkový porost (50°35'26''N; 13°15'14''E) tvořený druhou generací 80leté monokultury smrku ztepilého se nachází v nadmořské výšce 784 m n.m. Druhý porost (50°35'22''N; 13°16'07''E; 825 m n.m.) je tvořen čistou bučinou starou 150 let (Obr. 2).



Obrázek 1: Lokalizace výzkumné plochy Načetín

Původně byly oba porosty tvořeny smíšeným jedlo-bukovo-smrkovým lesem. Zatímco současný smrkový porost (2. generace) byl přeměněn na stejnověkovou monokulturu po roce 1850, dnes bukový porost zůstal smíšeným s dominantním bukem a smrkem (na základě leteckých snímků z 1953). Během 70. a 80. let však dospělé smrky odumřely

v důsledku atmosférického znečištění a zůstala tak jen čistá bučina. Nárůst průmyslové činnosti s významným spalováním hnědého uhlí v nedaleké uhelné pánvi způsobil nárůst v emisích polutantů (SO_2 , NO_x , popílek). Tamní hnědé uhlí navíc obsahuje vysoký obsah síry, která byla zdrojem emisí S. První studie z roku 1989 popisuje podkorunovou depozici ve smrku $150 \text{ kg S} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ a $46 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (Dambrine et al. 1993). Politické změny po roce 1990 vedly ke snížení emisí S a podstatnému poklesu kyselé depozice. Výzkumná infrastruktura České geologické služby na výzkumné stanici Načetín byla zřízena na začátku 90. let. Dlouhodobý monitoring byl rozšířen na přilehlý bukový porost v roce 2003 (Oulehle et Hruška 2005).



Obrázek 2: Bukový porost (vlevo) a smrková monokultura (vpravo)

3.2. Metody

Výzkum kombinoval přístupy dlouhodobého monitoringu a manipulačního experimentu. Všechny metody jsou detailně popsány v publikacích.

Stručně shrnuto, monitoring obou porostů byl zřízen za účelem sledování biogeochemických změn lesních ekosystémů vzhledem ke klesající kyselé depozici. Srážky na volné ploše byly odebírány do dvou trychtýřů umístěných na otevřené ploše mezi oběma porosty. Voda propadávající skrze koruny stromů (throughfall) byla jímána v devíti nádobách čtvercově rozmístěných v síti $15 \times 15 \text{ m}$ v každém z porostů. Mimo to, bukový porost byl vybaven zařízením pro odběr vody stékající po kmeni (stemflow). Půdní roztoky byly odebírány pod organickým horizontem a v minerální půdě v hloubkách 30, 60 a 90 cm. Půdní roztok z organického horizontu byl sbírán gravitačními lyzimetry jako směsný vzorek ze třech opakování. Všechny srážkové a půdní vody byly odebírány v měsíčním kroku. Dostupné údaje o chemii srážek a chemii půdních roztoků pokrývaly období od roku 1994 ve smrkovém porostu a od roku 2003 v bukovém porostu.

Druhý přístup byl experimentální, kdy byly půdy obou lesních porostů vystaveny zvýšeným přídávčkám S a N. V každém porostu bylo ustanoveno 16 čtverců ($3 \times 3 \text{ m}$) v blokově znáhodněném provedení. Na tyto čtverce byly aplikovány 4 treatmenty – kontrola (shromážděná okolní dešťová voda), přídávky síry (S) - $50 \text{ kg S} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (ve

formě H_2SO_4), přídatky dusíku (N) - $50 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ (ve formě NH_4NO_3) a kombinovaný přídatek S + N – $50 \text{ kg S}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ a $50 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ (ve formě H_2SO_4 a NH_4NO_3). Přídatky byly aplikovány měsíčně v rámci vegetačního období (duben–listopad). Ošetření byla zředěna v 10 l nashromážděné dešťové vody a nalita pomocí konvic na čtverce. V roce 2013 byl zahájen experiment, kdy byly instalovány kolektory půdní vody a první rok sloužil jako kontrolní. Po tomto období, od jara 2014, následovala aplikace treatmentů na experimentální plochy.

K získání informací o dynamice C a N byla použita řada přístupů. V závislosti na přístupu se použité metody lišily a vyžadovaly následné laboratorní nebo výpočetní zpracování. Metody zahrnovaly biogeochemické, půdně ekologické a mikrobiologické přístupy. Odběry a analytické metody byly konkrétně popsány v jednotlivých publikacích. Analýzy byly prováděny v laboratořích České geologické služby v Praze, Výzkumného ústavu globální změny AV ČR v Brně, Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích a Leibnizově univerzity v Hannoveru. Výpočetní a statistické zpracování bylo provedeno pomocí balíčku Microsoft Office, programu R a statistického softwaru NCSS.

4. Syntéza a diskuse

Náš výzkum poskytl důkazy o tom, že změněný půdní chemismus může mít zásadní důsledky pro dynamiku půdního C a N. Prokázali jsme, že zvýšení kyselosti půdy vedlo ke zpomalení koloběhu půdního C (potlačení ztrát DOC a plynného C), snížení mikrobiální diverzity (většinou bakterií) a potlačení dekompozičních procesů v „in situ“ experimentu. Naše výsledky podpořily původní hypotézu, že ztráta uhlíku v půdě, která následovala po poklesu depozice kyseliny se jeví jako důsledek potlačeného rozkladu a následné akumulace organické hmoty během vrcholu acidifikace. Depozice S do evropských lesů se za posledních 50 let změnila mnohem dramatičtěji než depozice N, z čehož vyplývá, že S mohla mít během tohoto období větší vliv na cyklus C v půdě. To zvyšuje pravděpodobnost, že některé pozorované změny mohly být nesprávně připsány depozici N.

1) Dynamika půdního C a N ve smrkovém a bukovém porostu za nezměněných podmínek

Zásoby půdního C byly nalezeny vyšší pod bukovým porostem jak v organickém horizontu, tak v minerální půdě. Nalezené vyšší zásoby C v organickém horizontu byly v kontrastu s dalšími srovnávacími studii (Cremer et al. 2016, Vesterdal et al. 2008, Vesterdal et al. 2013), které shodně popsaly vyšší zásobu C ve smrkovém porostu. Vyšší zásoby C v nadložním horizontu jsou obvykle připisovány 1) špatně rozložitelnému opadu, který produkuje mocný horizont typu mor (Rothe et al. 2002) a 2) mělce kořenícímu smrku, který dodává C pouze do svrchních vrstev půdy (Oostra et al. 2006). Zaznamenaná vyšší zásoba C v bukovém nadložním horizontu byla pravděpodobně spojena s vyšším množstvím opadu, které bylo téměř dvojnásobné oproti smrkovému opadu. Vyšší zásoby C v minerální půdě v bukovém porostu byly v souladu s dalšími studii (Vesterdal et al. 2013) a lze je vysvětlit hlubším zakořeněním buků, které

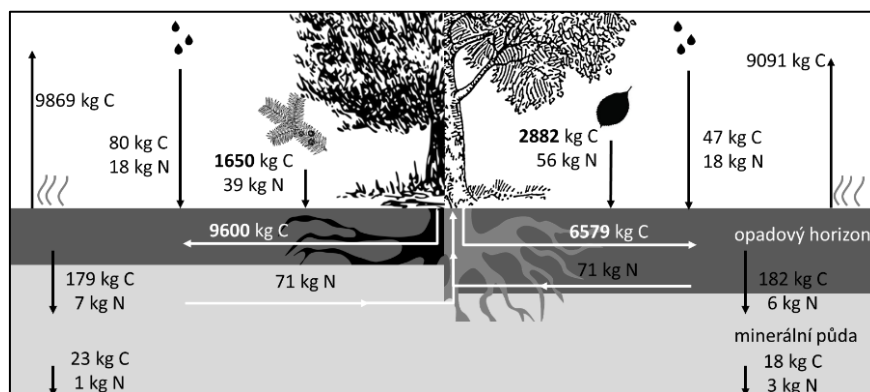
alokuje C přímo do minerální půdy a vyšším obsahem oxalátového Fe a Al, které zajišťuje stabilizaci SOC (Navrátil et al 2016). Přímé dodávky C kořeny do minerální půdy jsou považovány za stabilnější (Rasse et al. 2005). Zásoby půdního N kopírovaly zásoby půdního C, přičemž vyšší zásoby půdního N byly pod bukovým porostem. Poměr C/N u smrkového nadzemního opadu byl konstantně vyšší ve srovnání s C/N bukového nadzemního opadu. Poměr C/N v půdě obvykle klesá s hloubkou kvůli mineralizaci C. Toto pravidlo bylo porušeno v minerální půdě pod bukem, pravděpodobně v důsledku hlubší alokace C pomocí kořenů. Dopad druhového složení na distribuci C v půdním profilu může vést k diskusi o účincích složení lesních druhů na budoucí potenciál sekvestrace C. Přímé dodávky C pomocí kořenů do minerální půdy, kde podzemní opad a rhizodeposity jsou v těsném kontaktu s minerálními částicemi, jsou obecně přijímány jako dlouhodobý propad C (Fontaine et al. 2007). Asociace organických látek s povrchy minerálních částic se ukázala jako hlavní interakce zajišťující stabilní C (Lützwow et al. 2007). Ačkoliv se špatně rozkládající opad (smrkový opad) rozkládá delší dobu, nepřispívá ke stabilním zásobám C a jeho akumulace v opadovém horizontu představuje C relativně citlivý k vnějším změnám (Cotrufo et al. 2013).

Mikroorganismy zpracovávají SOM, a tak zajišťují v půdě dostupnost živin (mineralizace) a toky C (dekompozice). Složení mikrobních společenstev obou porostů odráželo půdní chemismus a kvalitu substrátu vzešlou ze specifické identity dřevin. Ustanovené mikrobiální komunity stechiometricky sledovaly poměr C/N nadložního horizontu, kdy byla zaznamenána vyšší četnost hub (tedy poměr houby/bakterie) ve smrkovém porostu. Mikrobiální komunity obou porostů se rovněž lišily v životních strategiích (Bárta et al. 2017). Analýza enzymatické stechiometrie odhalila silnější metabolickou vazbu na získání C ve smrkovém porostu než v bukovém, kde naopak vysoká poptávka po N buku nutila mikroorganismy k získávání N.

Větší zásoba biomasy a listnatý charakter buku způsobily vyšší roční tok C v opadu ($2,9 \text{ t C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) do půdy ve srovnání s tokem opadu C ve smrku ($1,6 \text{ t C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). Přestože byl tok DOC v porostu smrku vyšší, byl to zanedbatelný zdroj C ve srovnání s ročním vstupem C z opadu (Obr. 3). Vyšší alokace C kořeny do půdy ve smrkovém porostu ($9,6 \text{ t C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) naznačuje vyšší investici smrku do kořenové biomasy, respiraci kořenů a spolupráci s mykorrhizními houbami ve srovnání s bukovým porostem ($6,6 \text{ t C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). Rozklad opadu byl pod bukem naměřen rychlejší, bez ohledu na druh. Další pozorování (Rothe et al. 2002) rovněž potvrdila, že rozklad opadu je ve smrkových lesích snížen, hlavním omezením však není samotný opad, ale lesní půda či mikrobiální aktivita (Albers et al. 2004). Přestože smrkové jehlice obsahovaly více N a měly srovnatelný poměr lignin/N jako bukové listy, jehlice během rozkladu vytvářejí polyfenoly, které rozklad dále zpomalují (Gallet et Lebreton 1995). Mikrobiální rozklad smrkového opadu vyžaduje dostatek energie, kterou lze získat ve formě jednoduchého C, jako jsou rhizodeposity a DOC. Uhlík rozpuštěný v půdním roztoku je produktem částečného rozkladu nebo vyluhování opadu. Překvapivě oba toky DOC z nadzemního opadu byly srovnatelné ($180 \text{ kg C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) navzdory větším vstupům bukového C z opadu. To by mohlo naznačovat úplnější rozklad bukového opadu nebo neúplný rozklad opadu ve smrkovém porostu. S hloubkou se tok DOC snižuje, protože organický C je buď spotřebován mikroorganismy, nebo je stabilizován

adsorpcí na půdních částích (Guggenberger et Kaiser 2003). Vypočtená alokace C do půdy byla ve smrkovém porostu výrazně vyšší. Platnost tohoto toku C je však pouze za předpokladu, že ekosystém neprochází kvalitativní změnou, což by mohlo být částečně narušeno zvýšenou dekompozicí historicky nahromaděného opadu (Oulehle et al. 2011). Vzhledem k tomu, že data o přesnějším dělení C alokovaného do půdy nebyla dále detailněji měřena, lze další alokaci C do půdy odvodit pouze nepřímou. Jedním z hlavních účelů může být získání limitujících živin z organických sloučenin rozkládajícího se opadu, což vyžaduje značnou energii pro enzymatickou produkci. Navzdory srovnatelným odtokům půdní respirace se tedy lesní porosty lišily v mechanismech cyklu C a zdrojích emitovaného C.

Půdy přijímají N prostřednictvím dvou hlavních toků – opadem a podkorunovými srážkami. Tok N v opadu byl vyšší v bukovém porostu ($56 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) ve srovnání se smrkovým porostem ($39 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$); nicméně, nižší poměr C/N byl naměřen ve smrkovém opadu (42) v porovnání s bukovým opadem (52). Celkový podkorunový tok N byl u obou porostů podobný ($\approx 18 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). Ve smrkovém porostu byly podkorunové toky DON vysoké a toky NH_4^+ nízké, což poukazuje na transformační procesy N v korunách smrku (Kopáček et al. 2011). Buky jsou významné vysokým stokem vody po kmenech, který představoval 10 % z celkového vstupního množství N. Součet obou zdrojů N dosáhl vyšší hodnoty v bukovém porostu ($74 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$), než ve smrkovém ($57 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). V dobách silnějšího znečištění ovzduší však smrkový porost získával více podkorunového N skrz vyšší schopnost vyčesávat částice z atmosféry. Na základě našich měření v letech 2005–2017 poklesl minerální tok N ve smrku z $21 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ na $11 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, zatímco tok N v buku se nezměnil ($16,3 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). V nedávné minulosti byly tedy celkové vstupní toky N půdy srovnatelné pro oba porosty. Nižší požadavky na N ve smrkovém porostu mohou částečně vysvětlovat rychlý pokles ve vyluhování anorganického N po poklesu kyselých depozic. V současné době byl DON hlavní formou odtoku N z lesních půd obou porostů. Nicméně, vymizení toku DON s hloubkou zdůraznilo rozdíl mezi porosty ve vyluhování nitrátů. Vyluhování dusičnanů z nadložního horizontu ve smrkovém porostu následovalo pokles ve vstupu podkorunového N, což vedlo téměř k vymizení NO_3^- v hlubších horizontech. Naproti tomu vyluhování dusičnanů v bukovém porostu kolísalo až do konce našeho pozorování, kdy změny v počasí a v disturbanční dynamice pravděpodobně odrážely sezónní i roční dynamiku vyluhování.



Obrázek 3: C a N (kg/ha/rok) toky ve smrkovém (vlevo) a bukovém lese (vpravo)

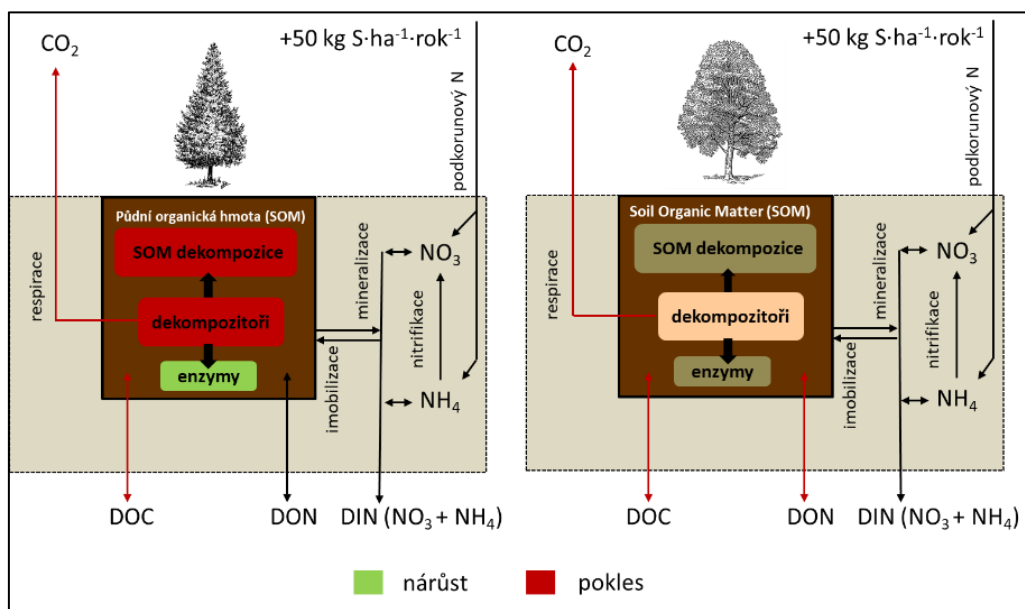
Jelikož N je limitující živinou, je zajímavé porovnat hospodaření porostů s N v obou porostech, protože částečně kontroluje otevřenost/těsnost půdního cyklu N. Roční požadavky porostů na N pro roční tvorbu nové biomasy byly vypočteny na 116 kg N · ha⁻¹ · rok⁻¹ v bukovém a 45 kg N · ha⁻¹ · rok⁻¹ ve smrkovém porostu. Požadavky na N v bukovém porostu byly mnohem vyšší než množství vstupujícího N (podkorunové srážky + opad). Resorpce N z bukových listů před jejich opadáním tak zajišťuje dostatek N k vytvoření nové biomasy a částečně zabraňuje ztrátám N po mineralizaci čerstvého bukového opadu. Při zohlednění resorbovaného N z listů v bukovém porostu je absorpce dusíku u obou porostů podobná (71 kg N · ha⁻¹ · rok⁻¹). Vypočtený příjem N kořeny však byl ve smrkovém porostu vyšší než N vstupující do půdy, zatímco vstup a požadavky na N byly v bukovém porostu srovnatelné. To dále naznačuje, že cyklus N ve smrkovém porostu byl uzavřenější bez vyluhování minerálního N, zatímco cyklus N v bukovém porostu byl otevřenější a mohlo by dojít ke ztrátě dusičnanů, zejména během epizody vysoké dostupnosti N a nízkého příjmu. Detekované vyluhování dusíku se pravidelně objevovalo brzy na jaře v souvislosti se spláchnutím prosakující vody půdou tajícím sněhem.

2) Experimentální vliv kyselosti na dynamiku SOM

Za šest let experimentu dostaly plochy ošetřené kyselinou sírovou celkem 300 kg S · ha⁻¹. Oba treatmenty (S a S + N) okamžitě okyselily půdní roztoky v obou porostech. pH půdní vody z bukových ploch pokleslo více (o 0,44–0,55 pH jednotek) než ve smrkovém porostu (o 0,34–0,37 pH jednotek). Zvýšení koncentrace H⁺ při ošetření kyselinou bylo nicméně větší u smrkového porostu (209 µeq · l⁻¹) a to kvůli celkově nižšímu pH půdního roztoku než v bukovém porostu (116 µeq · l⁻¹). V minerálních půdách neutralizační schopnost půdy zmírnila účinky kyselých vstupů. Snížení pH půdního roztoku způsobilo v obou porostech nižší rozpustnost DOC (tedy snížení koncentrace DOC v půdním roztoku), snížení mikrobiální biomasy, posun ve struktuře mikrobiálního složení, potlačení rozkladu kvalitnějšího opadu (nízký C/N) a snížení půdní respirace. Kyselost navíc snížila rozklad nekvalitního opadu (vysoký C/N) ve smrkovém porostu. Závěrem lze říct, že zvýšená kyselost vedla ke snížení dynamiky půdního C, což by mohlo vést k jeho akumulaci v půdě.

V souladu s dalšími experimenty simulujícími kyselý déšť (Persson et al. 1989) tyto výsledky ukázaly, že experimentální zvýšení acidity podstatně modifikovalo fungování půdních mikroorganismů v obou porostech, bez ohledu na původní pH (Obr.4). Nicméně, původně vyšší půdní pH v bukovém porostu zajistilo, že kyselé přídatky se projeví se zpožděním nebo nesignifikantně ve srovnání s původně kyselejším smrkovým porostem. Konzistentní pokles v koncentracích DOC a DON byl očekáván, což bylo v souladu s publikovanými výsledky z dalších studií (Monteith et al. 2007, Hruška et al. 2009, Evans et al. 2012). Půdní pH kontroluje disociaci organických kyselin, které naopak ovlivňují jejich mobilitu na rozhraní půda–půdní roztok. Nižší rozpustnost (dostupnost) DOC by mohla vysvětlit redukci v dalších procesech související s C, například vyšší investice do enzymů získávající C a potlačená dekompozice kvalitního opadu v obou porostech. V našem dekompozičním

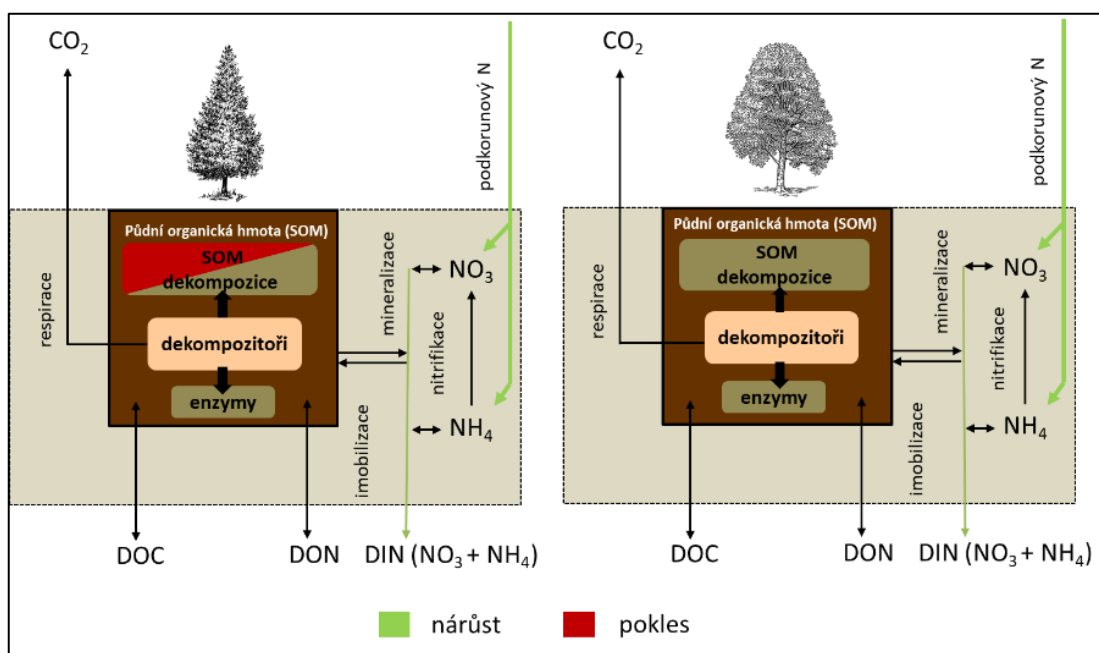
experimentu se kvalitní opad sestával z vodou rozpustných látek obsahující C (Keuskamp et al. 2013). Nárůst půdní acidity mohl přímo potlačit rozpustnost C a tím ovlivnit pozorovaný nižší rozklad materiálu pod kyselými treatmenty. Zřetelné potlačení dekompozice materiálu s nižší kvalitou ve smrkovém porostu bylo pravděpodobně způsobeno několika faktory. Samotné nízké pH, vedle nižší dostupnosti C, nepříznivě ovlivnilo půdní mikrobiální biomasu, produkci enzymů a změnilo strukturu mikrobiálních společenstev, to vše s vyšším účinkem ve smrkovém porostu. Zatímco odezva hub byla zanedbatelná, bakterie silně reagovaly na rostoucí kyselost buď ústupem nebo prosazením acidofilních a oligotrofních druhů (Pennanen et al. 1998). Tyto organismy charakteristické vyššími nároky na C se potřebují vypořádat s omezenou dostupností C právě pomocí vyšší produkce enzymů získávající C. Dále se klesající pH a bakteriální biomasa shodovaly s nižší produkcí enzymů rozkládající lignin. Takové posuny v mikrobiálních a enzymatických strukturách, které intenzivněji probíhaly ve smrkovém porostu, by mohly vysvětlit rozdíl v dekompozici opadu bohatého na lignin. Půdní respirace je tvořena několika zdroji. Proto stanovení hlavní příčiny a detekce nějakých změn může být obtížné. Přesto v souladu s dalšími studiemi (Fang et al. 2017) acidita konzistentně snížila půdní respiraci v obou porostech. Design našeho experimentu naznačuje, že acidita ovlivnila pouze heterotrofní složku respirace (stromy zůstaly neovlivněny treatmentem), což bylo v souladu s dalšími měřeními interních půdních procesů. Vliv acidity se však v porostech projevil po rozdílné době. Od začátku experimentu v roce 2014, kyselejší půda ve smrkovém porostu významně reagovala v roce 2015, zatímco půdní respirace v bukovém porostu klesla až v roce 2017.



Obrázek 4: Účinky přidavků S na půdní procesy ve smrkovém (vlevo) a bukovém porostu (vpravo). Zelená a červená barva odkazují na relativní nárůst či pokles toku a procesů ve srovnání s kontrolou.

3) Experimentální vliv dostupnosti N na dynamiku SOM

Na rozdíl od experimentálních kyselých treatmentů přidávání N nevyvolalo konzistentní účinky na fungování ekosystému v žádném z porostů (Obr.5). Pouze byl detekován stechiometrický posun v enzymatické aktivitě v bukovém lese a snížená dekompozice opadu jehličnatého opadu ve smrkovém lese. V obou porostech nebyly pozorovány žádné změny v koncentracích půdních roztoků DOC, DON, NH_4^+ , NO_3^- , mikrobiální biomasy, složení mikrobiálních společenstev ani dalších procesů (půdní respirace, dekompozice opadu), které by mohly být připsány zvýšeným vstupům N. V šestém roce přidávání N, půdní pH významně pokleslo o cca. 0.2 pH ve smrkovém porostu, což by mohlo naznačovat acidifikační proces, který by mohl pocházet z přebytku minerálního N (nástup nitrifikace).



Obrázek 5: Účinky přídavek N na půdní procesy ve smrkovém (vlevo) a bukovém porostu (vpravo). Zelená a červená barva odkazují na relativní nárůst či pokles toku a procesů ve srovnání s kontrolou.

Naše pozorování byla odlišná od dalších podobných fertilizačních studií provedených v Evropě, Severní Americe či Číně (Magill et al. 2000, Forsmark et al. 2020, Moldan et al. 2018, Wang et al. 2018), kde přídávky N často vedly k signifikantním (pozitivním či negativním) odezvám v půdních procesech. Nedostatečná odezva na přídávky N by mohla být připsána historicky zvýšené depozici N nebo designu experimentu. Zaprvé, historicky zvýšená depozice N, která vrcholila v 80. letech 20. století a dnes se pohybuje okolo $\approx 10 \text{ N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ v depozici na volné ploše mohla změnit mikrobiální společenstva tak, že se již adaptovala na vyšší dostupnost N. Zadruhé, potenciální neúčinnost přídavek N by mohla plynout z designu experimentu (treatmentová plocha $3 \times 3 \text{ m}$), který vyloučil stromy jako významný prvek regulující příjem a retenci N v rámci lesního ekosystému. Saturace dusíkem je finálním krokem skrze komplexní odezvu celého ekosystému, kdy všechny části (půda, stojící biomasa) postupně dosáhnou maximální kapacity retence N. Jakmile je kapacita

dosažena, zvýšená dostupnost N začne modifikovat hospodaření ekosystému s živinami a mohou být pozorovány posuny v půdních procesech. Lokální přebytek experimentálních vstupů N mohl způsobit redistribuci N mimo výzkumné plochy pomocí hyf hub či kořenovým systémem. Většina přidaného N byla imobilizována v systému a významné vyluhování N nenastalo. Pozorovaný pokles pH ve smrkovém N treatmentu v roce 2019 mohl značit počínající vyluhování N, které mohlo okyselit půdní prostředí za nástupu nitrifikace a NO_3^- vyluhování.

1. Introduction

Forests play an important role in the global carbon (C) cycle and provide wide range of ecosystem services for humankind. Globally, forest ecosystems cover 4.0 – 5.0 billion ha, representing 30.6 % of the continental area (FAO 2019). From a biogeochemical perspective, forests store large amounts of organic matter (861 Pg C) in two major pools – the live biomass (363 Pg C) and soils (383 Pg C to 1-m depth; Pan et al. 2011). Towards the poles, the amount of soil organic matter (SOM) stored in forest soils increases (Pan et al. 2011). Therefore, forest soils in temperate or boreal zones of the Northern Hemisphere represent major a C reservoir, with an additional 1176 Pg C in deeper permafrost soils (Tamocai et al. 2009). Compared to the plant biomass, soils are long-term sink for organic matter, with some SOM persisting for millennia (Schmidt et al. 2011) and significantly contributing to C sequestration. An integral part of SOM is nitrogen (N), which is often a limiting nutrient together with phosphorus. Mechanisms controlling the fate of SOM reside largely in the soil-microbe-plant root complex, which regulates litter decomposition, nutrient uptake, and stabilisation mechanisms. However, the fate of SOM also relies on forest vitality and the stability of environmental conditions. Current anthropogenic activity has created strong pressures on biogeochemical cycles. Fossil fuel combustion emits large amounts of C and other compounds into the atmosphere resulting in a greenhouse effect, climate change and altered atmospheric deposition (Ciais et al. 2013). These processes accelerate environmental changes, which can threaten the stability of forest ecosystems, including SOM stability. Potential soil C release into the atmosphere would further accelerate climate change processes.

The atmospheric depositions of sulfur (S) and N in particular have affected Central European forests since the 2nd half of the last century. Air pollution was recognized as a major threat in industrialized Europe and North America in the past, and is now an increasing problem in developing countries (Galloway and Cowling 2002; Gao et al. 2018). The main sources of atmospheric S and N are industrial and agricultural activities. The deposition of these compounds drives various and diverse responses within forest stands, including changing forest C and N dynamics. This may alleviate nutrient limitation and lead to increased forest growth (Du and de Vries 2018), eutrophication (Aber et al. 1998) and accelerate soil acidification (Johnson and Reuss 1984), with the mobilization of toxic aluminium (Al) into the soil solution (Cronan et al. 1989). Some of these processes may cause both positive and negative effects on forest dynamics (e.g. tree growth). However, long-term S and N inputs significantly alter the soil environment, with effects on both soil chemistry and microbial communities, which in turn affect forest stability and its ability to store nutrients (nitrogen, base cations) and capacity for C sequestration.

A currently widely discussed topic is the unfavourable tree species composition of forests in Czechia. The majority of our forests are used for forestry and timber production. Especially in Central Europe, original forest stands dominated by *Fagus sylvatica*, *Abies alba* and *Picea abies* have been almost fully converted to even-aged

Norway spruce monocultures. The long-term sustainability of this silvicultural practice is questionable because coniferous monocultures slow down soil formation, alter the understory vegetation composition and have a limited ability to face environmental problems (Augusto et al. 2002). The combination of high atmospheric deposition, unfavourable tree species composition and nutrient-poor soils led to decline of mountainous forests during the 2nd half of 20th century in Central Europe, with the “black triangle” region at the Czech-German-Polish borders suffering the most (Grubler 2002; Kolář et al. 2015). Although S depositions markedly decreased since in the 1990s, the deposition of N remains still significant and exceeds the natural deposition by an order of magnitude.

Since the 1990s, a combination of multiple factors (intensive drought, prolonged vegetation season, increasing temperature, atmospheric deposition) directly or indirectly linked to human activity have induced further physiological stress in forests (Kolář et al. 2020), which has resulted in the current widespread decline of spruce monocultures in Czechia. Beside forest decline, each forest disturbance leads to the release of a substantial amount of C from the biomass and soil to the atmosphere. It is clear, that the current tree species composition of forests is no longer sustainable in adequately tackling ongoing climate change and the future tree species composition must change. An appropriate forest composition should be resilient to the changing environment, including atmospheric deposition. Furthermore, suitable tree species should be efficient in long-term soil C sequestration, maintain biodiversity and contribute to sustainable timber production. This doctoral thesis aims to unravel the impacts of altered soil chemistry on soil organic matter dynamics, using a complex ecosystem comparison of two forest stands subjected to simulated atmospheric deposition. The selected forest stands represented the most common coniferous and deciduous trees in Central Europe – European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*) – located in the Ore Mts.

2. Aims of the study

We utilized results from the long-term monitoring research site Načetín, where profound changes in forest biogeochemistry were observed as a result of declining acid deposition since 1990s. Results from original repeated soil surveys (Oulehle et al. 2011), continuous precipitation chemistry monitoring (Oulehle et al. 2006) and reconstructed historical pollution impacts in the area (Oulehle et al. 2007) fed postulation of our project objectives. We therefore decided to undertake our controlled field experiment within the established monitoring site, which offer two mature forest stands, differing in tree species composition.

The general aim of this thesis was to investigate the effect of artificial S and N additions on soil C and N cycling in two distinct forest stands (*Picea abies* vs. *Fagus sylvatica*). Specific aims and hypothesis have been formulated as follows:

- (I) To describe and compare current soil C and N fluxes and pools, in each of the forest stand (**Publication I, II**). We hypothesised higher biomass nutrient pools

in beech stand and comparable soil C and N pools in both stands. The higher extent of current soil acidification will be assessed in the spruce stand compared to the beech stand.

- (II.) To quantify the effect of acidity/N availability changes on the amount of C and N lost from the forest soil via organic (DOC, DON) and inorganic (NO₃, CO₂) pathways, in two major forest types (**Publication III**). We hypothesised that SO₄ addition, by altering soil acidity, causes a shift from organic C and N loss pathways (DOC, DON) at higher pH, to inorganic (CO₂, NO₃) loss pathways at lower pH. Further, we hypothesized that the ecosystem C balance is sensitive to both N and S deposition, with N deposition leading to increased C accumulation and DOC production/leaching, and S deposition leading to higher C accumulation and greater DOC retention.
- (III.) To measure how acidity/N availability affects a range of key internal N and C transformations, the microbial community and decomposition processes (**Publication IV, Manuscript V**). We hypothesised the suppression of microbial activity under acid treatments in both stands, due to the decrease of organic C-availability for microorganisms. A shift towards a higher production of C-mining enzymes was expected. Further, we hypothesised that N availability will reduce litter decomposition by the alleviation of N limitation. Increasing N availability will decrease the fungi/bacteria ratio and qualitatively transform the microbial community structure towards N-tolerant taxa.

3. Site description and methodological approach

3.1. Experimental site – Načetín

The experimental site is in the Ore Mts. close to Czech-German border (Fig. 1). Mean annual temperature is 7.1°C and mean annual precipitation is 1110 mm (2005-2017). The site consists of two forest stands – Norway spruce (*Picea abies*) and European beech (*Fagus sylvatica*). The proximity of stands (700 m) ensures the same abiotic conditions. Both stands lay on mild slope oriented to the northwest. The prevailing soil type is Cambisol dystric (FAO 2014) developed on paragneiss bedrock. The spruce site (50°35'26''N; 13°15'14''E), formed by the 2nd generation of an 80-years-old Norway spruce monoculture, is located at 784 m asl. The beech site (50°35'22''N; 13°16'07''E; 825 m asl.) is composed of solely European beech, aged approx. 150 years (Fig. 2).

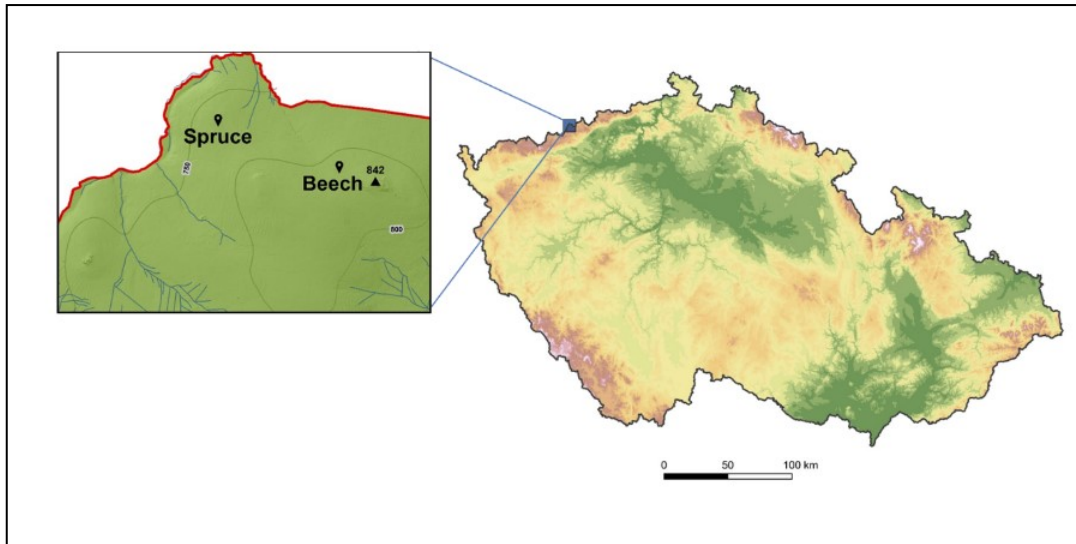


Figure 1: Localization of research site Načetín

Historically, both stands were covered by a mixed fir-spruce-beech forest. While the current spruce stand (2nd generation) was converted to an even-aged monoculture after 1850, the beech stand continued as a mixed forest of dominantly beech and spruce (based on aerial photographs from 1953). During the 1970s and 1980s, however, mature spruce trees continuously died off due to air pollution, and the stand became a pure beech monoculture. The onset of industrial activity with subsequent power-plant brown coal combustion in nearby coal basins has caused increases in pollutant emissions (SO₂, NO_x, ash). Moreover, local brown coal contained a high amount of sulfur, which caused high S emissions. The first study from 1989 reported spruce throughfall depositions of 150 kg S·ha⁻¹·yr⁻¹ and 46 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹ (Dambrine et al. 1993). The political changes after the 1990s resulted in S emissions abatement and a substantial decrease in acid deposition (Oulehle et al. 2006). The research infrastructure of the Czech Geological Survey in the Načetín research station was established in the spruce stand in the early 1990s. Long-term monitoring was extended to the adjacent beech stand in 2003 (Oulehle and Hruška 2005).



Figure 2: Beech stand (left) and Norway spruce monoculture (right)

3.2. Methods

The research combined approaches from the long-term monitoring and the manipulation experiment. All methods used are described in detail in the publications.

Briefly, both stands in the Načetín research site were established to monitor biogeochemical responses of forested ecosystems to declining acid deposition. Bulk precipitation from the open atmosphere has been collected into two funnels, located in an open area between the two stands. Water percolating through tree canopies (throughfall precipitation) has been sampled into nine collectors in a 15 × 15 m grid in each stand. In addition, the beech stand was equipped with a stemflow collector. Soil leachates were collected below the organic horizon (forest floor), and in the mineral soil at depths of 30, 60, and 90 cm. The soil solution from the organic horizon was collected by zero-tension lysimeters as a composite sample of three replicates. All precipitation and soil water samples were taken monthly. Available precipitation chemistry and soil solution chemistry data covered the period since 1994 in the spruce stand and since 2003 in the beech stand.

The second approach was experimental, with soils of both stands subjected to elevated S and N additions. At each stand, 16 square plots (3 x 3 m) were established in a block-randomized design, to which 4 experimental treatments were applied – control (collected ambient rainwater), the addition of sulfur (S) – 50 kg S·ha⁻¹·yr⁻¹ (in form of H₂SO₄), nitrogen addition (N) – 50 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹ (in form of NH₄NO₃) and combined S+N addition – 50 kg S·ha⁻¹·yr⁻¹ and 50 kg N·ha⁻¹·yr⁻¹ (in form of H₂SO₄ and NH₄NO₃). Treatments were applied monthly during the vegetation season (April – November). Treatments were diluted in 10 l of ambient rainwater and poured using watering cans on the plots. The experiment was set up in 2013 and soil water collectors were installed, and thus this first year served as a pre-treatment control. This period was then followed by the application of treatments beginning in spring 2014.

A variety of approaches including biogeochemical, soil ecological and microbiological methods were used to obtain information about C and N dynamics. Depending on the approach used, differing subsequent laboratory or computing processing methods were required. Sampling and analytical methods have been specifically described in the individual papers and all analytical procedures were conducted in laboratories of the Czech Geological Survey in Prague, the Global Change Research Institute CAS in Brno, the University of South Bohemia in České Budějovice, and Leibniz University in Hannover. Computational and statistical processing was performed using Microsoft Office package, the R programme and NCSS statistical software.

4. Synthesis and discussion

This thesis and the experiments within provide evidence that altered soil chemistry may have profound implication for soil C and N dynamics. We clearly demonstrated that the increase of soil acidity led to the slowdown of soil C cycling (suppression of dissolved organic and gaseous C losses), reduced microbial diversity (mostly bacteria) and

suppressed the decomposition of litter in a controlled field experiment. Our results supported the original hypothesis, that the loss of soil carbon following a decline in acid deposition appears to be the result of suppressed decomposition, and consequent organic matter accumulation, during the peak of acidification. Furthermore, S deposition to European forests has changed more rapidly and more dramatically over the last 50 years than N deposition, implying that S may have had a greater influence on the soil C cycle during this period. This is also raising the possibility that some observed changes may have been incorrectly attributed to N deposition.

1) Soil C and N dynamics of spruce and beech stands under ambient conditions

Soil C pools were found to be larger under the beech stand in both the forest floor, and the mineral soil. The finding of a higher C stock in the forest floor of the beech stand was in sharp contrast with other paired studies (Vesterdal et al. 2008, 2013; Cremer et al. 2016), that have all reported higher spruce forest floor C stocks. Such larger forest floor C stocks in spruce forest floors are usually ascribed to 1) indecomposable litter, producing a thick mor-type layer of litter in various stages of decomposition (Rothe et al. 2002) and 2) shallow-rooting spruce, delivering C to the topsoil only (Oostru et al. 2006). The higher forest floor C stock in the beech stand of our study was probably related with the higher litterfall C flux, which was almost twice as high as the spruce litterfall. Furthermore, as our results indicated, the decomposition of beech leaves and spruce needles were comparable, thus the higher production of aboveground litter in the older beech stand may have led to a higher forest floor stock compared to the mature (but younger) spruce stand. Higher mineral soil C stocks in the beech stand were in line with other studies (Vesterdal et al. 2013), and might be explained by the deeper rooting of beech trees allocating C directly to the mineral soil and the higher content of oxalate Fe and Al ensuring SOC stabilisation (Navrátil et al. 2016). Direct C delivery by roots to the mineral soil is thought to be more stable (Rasse et al. 2005). Soil N stocks followed the pattern of soil C stocks, with higher soil N stocks under the beech stand. The spruce forest floor C/N ratio was constantly higher compared to the beech forest floor. Soil C/N usually decreases with soil depth due to preferential C mineralization. This pattern was violated in the mineral soil of the beech stand, probably as result of deeper root C allocation. The tree species impact on the distribution of C allocation within the soil profile may stimulate discussion on the effects of forest species composition on future C sequestration potentials. Carbon allocation to the mineral soil, where belowground litter and rhizodeposits are in tight contact with mineral particles, is generally accepted as a long-term C sink (Fontaine et al. 2007). The association of organic matter with surfaces of mineral particles has been proven to be the main interaction securing a stable C pool (von Lützow et al. 2006). Although recalcitrant litter (such as spruce litter) decomposes for a longer time, it does not contribute to a stable C pool, and its accumulation on topsoil thus represents a relatively vulnerable C pool (Cotrufo et al. 2013).

Soil microorganisms process SOM thus maintain nutrient availability (mineralization) and C fluxes (decomposition). The microbial community composition

of both stands reflected the soil chemistry and substrate quality arising from tree species identity. Established microbial communities stoichiometrically followed the forest floor C/N ratio with larger fungi abundance in the spruce stand. Microbial communities in both stands differed in life strategy (Bárta et al. 2017). Analyses of enzyme stoichiometry revealed a stronger connection of metabolism to C acquisition in the spruce stand compared to the beech stand, where the high N demand of the beech forest drove the microbial community towards effective N acquisition.

The larger standing biomass and deciduous character of beech trees caused a higher annual litterfall C flux ($2.9 \text{ t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) to the soil compared to the spruce litterfall C flux ($1.6 \text{ t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). Although the throughfall DOC flux was higher in the spruce stand, it was a negligible C source in comparison to litterfall (Fig.3). In the spruce stand, larger belowground C allocation ($9.6 \text{ t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) suggests a larger root biomass investment, root respiration and cooperation with mycorrhizal fungi compared to the beech stand ($6.6 \text{ t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). Litter decomposition was faster in the beech soil, regardless of litter type. Other observations (Rothe et al. 2002) support that litter decomposition is reduced in spruce forests; however, the main constraint is not the litter itself, but the forest floor or microbial activity (Albers et al. 2004). Despite the fact that spruce needles contain more N and have a comparable lignin/N ratio as beech leaves, needles during the decomposition produce polyphenols, which further retard decomposition (Gallet and Lebreton 1995). The microbial breakdown of relatively recalcitrant spruce litter requires sufficient energy, which can be gained in the form of simple C such as rhizodeposits and DOC. Carbon dissolved in the soil solution is the product of either partial decomposition or litter leaching. Surprisingly, both DOC forest floor fluxes were comparable ($180 \text{ kg C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) despite larger beech litter C inputs. This might suggest more complete litter decomposition in the beech stand or incomplete spruce litter decomposition. With depth, the DOC flux diminishes as organic C is either consumed by microorganisms or stabilized by adsorption on soil mineral particles (Guggenberger and Kaiser 2003). Calculated belowground C allocation was markedly higher in the spruce stand. This calculation assumes unchanging conditions, however, which might be partly violated by the non-steady state decomposition of historically accumulated litter (Oulehle et al. 2011). Since data about the further partitioning of belowground C were not measured, belowground C investment may be only indirectly inferred. One of the main purposes of belowground C supply might be the acquisition of limiting nutrients from organic compounds of decomposing litter, which requires substantial energy for enzymatic production. Thus, despite comparable soil respiration effluxes, the forest stands differed in mechanisms of C cycling and sources of emitted C.

Soils receive N through two major fluxes – litterfall and throughfall precipitation. The litterfall N flux was higher in the beech stand ($56 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) compared to the spruce stand ($39 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$); however, a lower C/N litterfall ratio was measured in the spruce litter (42) compared to the beech litter (52). Total throughfall N fluxes were similar for both stands ($\approx 18 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). In the spruce stand, throughfall fluxes were high in DON but low in NH_4^+ , which pointed to canopy N transformation processes

of Norway spruce (Kopáček et al. 2011). Beech trees had a significantly high stemflow water flux, which accounted for 10% of the total throughfall N input. Combining both sources of N input, the beech stand, in total, received more N ($74 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$) than the spruce stand ($57 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). However, in times of higher air pollution, the spruce stand received more throughfall N through canopy scavenging. Based on our measurements in 2005-2017, the spruce throughfall inorganic N flux decreased from $21 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ to $11 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, while the throughfall N flux in the beech stand did not change ($16.3 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$). In the recent past, total input soil N fluxes were thus comparable for both stands. Lower N demands in the spruce stand may partly explain the rapid decrease of inorganic N leaching following acid deposition declines. Recently, nitrogen outputs from forest soils were dominated by DON in both stands. However, cessation of the DON flux with depth emphasized stand differences in nitrate leaching in the subsoil. In the spruce stand, nitrate leaching from the forest floor followed the decrease in throughfall N input and almost diminished in subsoil. In contrast, nitrate leaching in the beech stand varied until the end of observations, and seasonal as well as annual dynamics likely reflects changes in weather and disturbance dynamics.

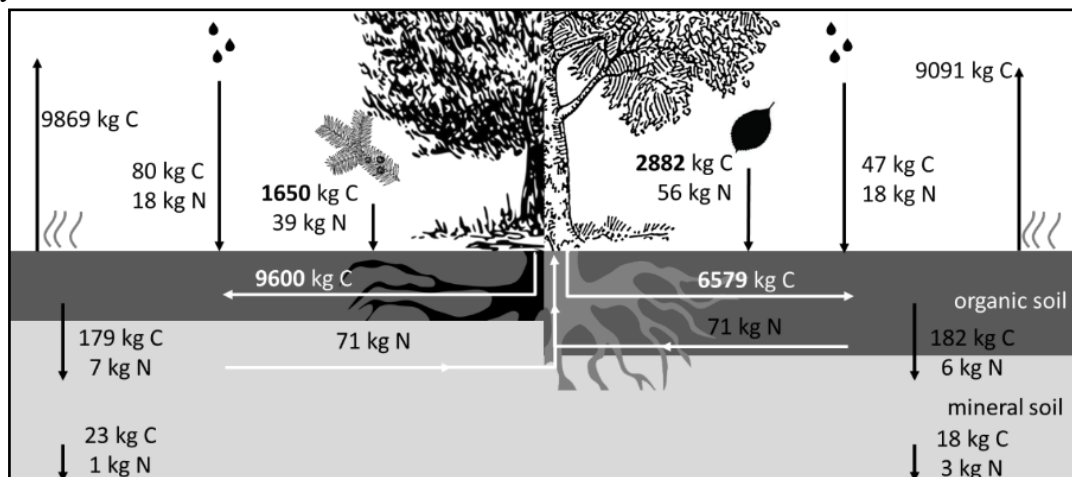


Figure 3: C and N (kg/ha/year) fluxes in the spruce (left) and the beech stand.

Since N is a limiting nutrient, it is interesting to compare the N economy of trees in both stands, because it partly controls the openness/tightness of the soil N cycle. Annual forest N requirements for foliage development were calculated as $116 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ and $45 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ in the beech stand and the spruce stand, respectively. Beech N requirements were much higher than N available through N inputs (throughfall + litterfall). Therefore, N resorption from beech foliage prior to senescence secures enough N to build-up new biomass and partly prevent N losses following the mineralization of fresh beech litter. We may hypothesise that beech trees regulate the ecosystem N availability through N resorption – under N limited conditions, resorption is more effective compared to N saturated conditions. Accounting for resorbed N in the beech stand, nitrogen uptake is then similar for both stands. However, calculated tree N uptake was higher than soil N input in the spruce stand, while both N input and requirements were similar in the beech stand. This further indicates that the soil N cycle

in the spruce stand was tighter with no inorganic N leaching, while the N cycle in the beech stand was more open and inorganic N leaching could occur, especially during episodes of high N availability and low uptake. This was demonstrated by N leaching that occurred periodically in the early spring in relation to the flushing of percolating water through the soil by melting snow.

2) Experimental manipulation and acidity constraints on SOM dynamic

Over the six years of experiments, plots treated with sulfuric acid received in total 300 kg S ha⁻¹. Both treatments (S and S+N) immediately acidified soil solutions in both stands. The pH of soil water from the beech plots under acid treatments declined more (by 0.44–0.55 pH units) than in the spruce stand (by 0.34–0.37 pH units). Nevertheless, the increase of H⁺ concentration in acid treatments was greater in the spruce stand (209 µeq·l⁻¹) because of the overall lower soil solution pH compared to the beech stand (116 µeq·l⁻¹). In mineral soils, soil neutralization capacity mitigated the effects of acid inputs. The reduction of soil solution pH caused a suppression of DOC solubility, and thus a reduction of soil solution DOC concentration, a reduction in microbial biomass, a shift in microbial composition structure, a suppression of high-quality litter decomposition and a reduced soil respiration efflux. Moreover, acidity reduced the decomposition of low-quality litter in the spruce stand. To conclude, elevated acidity led to the reduction of C dynamics in soils, potentially resulting in soil C accumulation.

In accordance with other “acid rain simulating” experiments (Persson et al. 1989), these results show that experimental acidity additions substantially modified soil microbial functioning in both stands, regardless of the initial pH values. However, initial higher soil water pH in the beech stand ensured that acid additions induced effects that were delayed or not significant compared to the initially more acid spruce stand (to get a similar response, more time and/or higher cumulative dose would be needed under initially less acidic conditions). Consistent declines in DOC and DON concentrations were expected, and were in line with published results from monitoring and experiments (Monteith et al. 2007; Hruška et al. 2009; Evans et al. 2012). Soil pH controls the dissociation of organic acids, which in turn affect their mobility in the soil-soil solution interface. A lower solubility (availability) of DOC might explain reductions in other observed C-related processes, for instance higher investments to C-mining enzymes and the suppressed decomposition of high-quality litter observed in both stands. In our litter bag experiment, high-quality litter consisted of a high content of water-soluble C compounds (Keuskamp et al. 2013) and an increase of soil acidity might have directly suppressed C solubility and therefore the observed lower mass loss under acid treatments. The distinct suppression of decomposition of low-quality litter in the spruce stand was likely caused by multiple factors. Besides lower C availability, low pH itself adversely affected the soil microbial biomass, enzymatic production, and changed the microbial community structure to a higher degree in the spruce stand. While the response of fungi was weak, bacteria strongly responded to increasing acidity either by retreating or by the selection of acidophilic and oligotrophic taxa (Pennanen et al. 1998). These organisms, characterized by higher C demands, must cope with decreased C availability

using a higher production of C-mining enzymes. Moreover, declining pH and bacterial biomass coincided with a lower production of enzymes degrading lignin compounds. These shifts in microbial and enzymatic structures, which were more highly pronounced in the spruce stand, might explain the differences in the decomposition of lignin-rich litter (with suppression in the spruce stand). The soil respiration efflux is a composite flux that consists of various sources and determining the main causes and detecting changes can be difficult. Nevertheless, in accordance with other studies (Feng et al. 2017), acidity consistently reduced soil respiration in both stands. The design of our study suggests that acidity affected only heterotrophic part of respiration (trees were largely unaffected by treatments), which is consistent with our measurements of internal soil processes. However, effects of acidity differed in duration of response. After the start of the experiment in 2014, the more acidic soil in the spruce stand significantly responded already in 2015, whereas soils in the beech stand responded two years after, in 2017 (Fig.4).

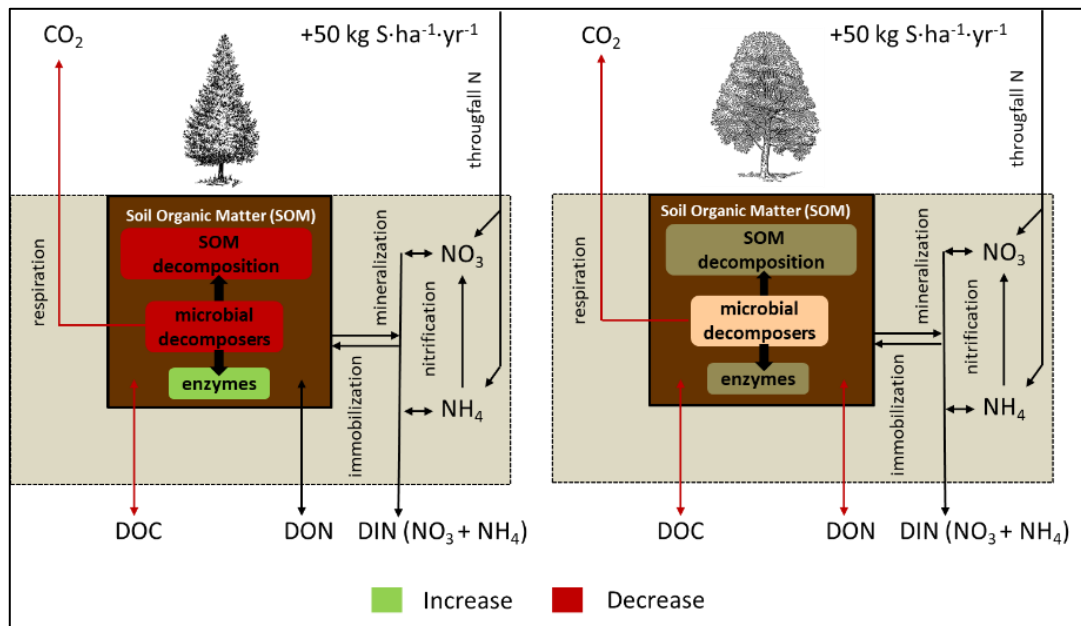


Figure 4: Effects of S addition on soil processes in the spruce (left) and the beech stand (right). Green and red refer to relative increase and decrease of fluxes and processes compared to control.

3) Experimental manipulation and N availability constraints on SOM dynamic

In contrast to the experimental acid treatments, N addition did not induce consistent effects on ecosystem functioning in either forest stand (Fig.5). There was only a stoichiometric shift in enzymatic activity in the beech stand and a reduced decomposition of needle litter in the spruce stand. In both stands, no changes attributable to enhanced N inputs were observed in soil solution DOC, DON, NH_4^+ , NO_3^- concentrations, microbial biomass, microbial community composition, or any other process (soil respiration, litter decomposition). In the sixth year of N additions, soil pH significantly decreased by ≈ 0.2 pH units in the spruce stand, suggesting acidification processes that could have originated from excess inorganic N (onset of nitrification).

Our observations are different than other similar N fertilization studies from Europe, North America, and China (Magill et al. 2000; Moldan et al. 2018; Wang et al.

2018; Forsmark et al. 2020), where N additions have often led to significant (positive or negative) responses in soil functioning. The lack of pronounced effects of N additions in our experiments are likely due to historical higher N deposition, or experimental design. First, historically elevated N deposition, peaking in the 1980s and currently averaging $\approx 10 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ in bulk deposition, might have already changed the microbial community structure, adapting them to higher N availability. Second, potential limitation may have arisen from the experimental design (treatment plots $3 \times 3 \text{ m}$) thus avoiding trees as a principal component regulating the delivery and uptake of N in the forest ecosystem. Nitrogen saturation is a final step in complex responses of the whole ecosystem, when all compartments (soil, standing biomass) gradually reach N retention limits. Since the capacity is reached, elevated N availability starts to modify the nutrient economics of the ecosystem and shifts in soil processes would be observed. The local surplus of experimental N inputs may have caused a redistribution N away from out the experimental plots by hyphae and root systems. The majority of N added was immobilized in the system, and no substantial N leaching occurred.

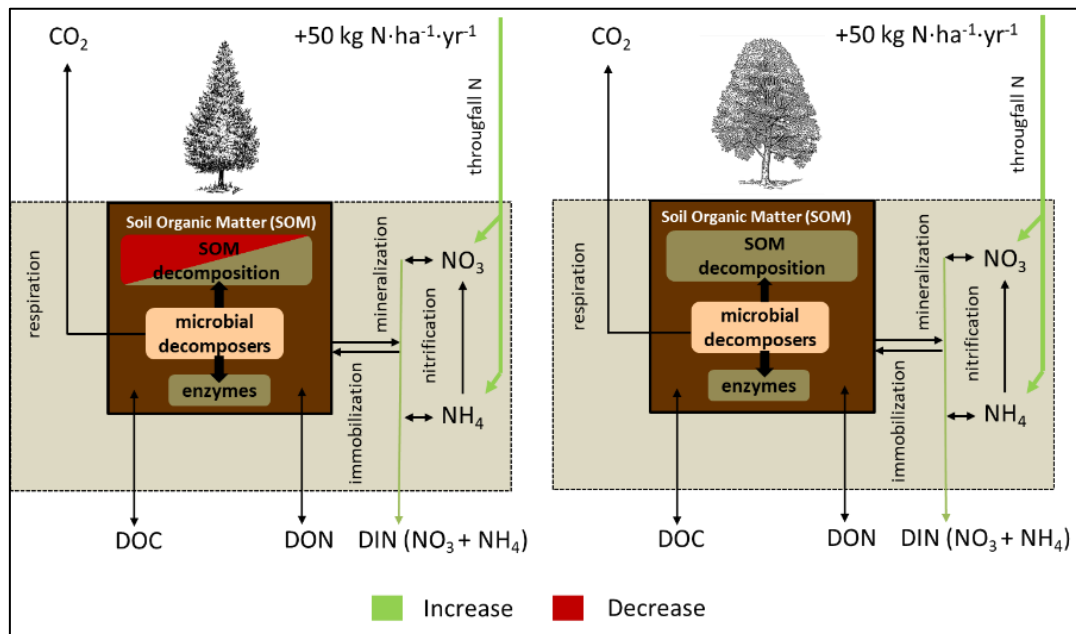


Figure 5: Effects of N addition on soil processes in the spruce (left) and the beech stand (right). Green and red refer to relative increase and decrease of fluxes and processes compared to control.

5. References

- Aber JD, McDowell WH, Nadelhoffer KJ, et al (1998) Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems: Hypothesis revisited. *Bioscience* 48:921–934. <https://doi.org/10.1086/250095>
- Albers D, Migge S, Schaefer M, Scheu S (2004) Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce. *Soil Biol Biochem* 36:155–164. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.002>
- Augusto L, Ranger J, Binkley D, Rothe A (2002) Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann For Sci* 59:233–253. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>
- Bárta J, Tahovská K, Šantrůčková H, Oulehle F (2017) Microbial communities with distinct denitrification potential in spruce and beech soils differing in nitrate leaching. *Sci Rep* 7:9738. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08554-1>
- Ciais P, Sabine C, Bala G, et al (2013) Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In: *Climate Change 2013: The physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the intergovernmental Panel on Climate Change*. Peter, pp 465–570
- Cotrufo MF, Wallenstein MD, Boot CM, et al (2013) The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Glob Chang Biol* 19:988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Cremer M, Kern NV, Prietzel J (2016) Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *For Ecol Manage* 367:30–40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.020>
- Cronan CS, April R, Bartlett RJ, et al (1989) Aluminum toxicity in forests exposed to acidic deposition: The ALBIOS results. *Water Air Soil Pollut* 48:181–192. <https://doi.org/10.1007/BF00282377>
- Dambrine E, Kinkor V, Jehlička J, Gelhaye D (1993) Fluxes of dissolved mineral elements through a forest ecosystem submitted to extremely high atmospheric pollution inputs (Czech Republic). *Ann des Sci For* 50:147–157. <https://doi.org/10.1051/forest:19930203>
- Du E, de Vries W (2018) Nitrogen-induced new net primary production and carbon sequestration in global forests. *Environ Pollut* 242:1476–1487. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.08.041>
- Evans CD, Jones TG, Burden A, et al (2012) Acidity controls on dissolved organic carbon mobility in organic soils. *Glob Chang Biol* 18:3317–3331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02794.x>
- FAO (2014) World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps
- Feng J, Wang J, Ding L, et al (2017) Meta-analyses of the effects of major global change drivers on soil respiration across China. *Atmos Environ* 150:181–186. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.11.060>
- Fontaine S, Barot S, Barré P, et al (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450:277–281. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Forsmark B, Nordin A, Maaroufi NI, et al (2020) Low and High Nitrogen Deposition Rates in Northern Coniferous Forests Have Different Impacts on Aboveground Litter Production, Soil Respiration, and Soil Carbon Stocks. *Ecosystems* 23:1423–1436. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00478-8>
- Gallet C, Lebreton P (1995) Evolution of phenolic patterns in plants and associated litters and humus of a mountain forest ecosystem. *Soil Biol Biochem* 27:157–165. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00167-Y](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00167-Y)
- Galloway JN, Cowling EB (2002) Reactive nitrogen and the world: 200 Years of change. *Ambio* 31:64–

71. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.64>
- Gao Y, Ma M, Yang T, et al (2018) Global atmospheric sulfur deposition and associated impact on nitrogen cycling in ecosystems. *J Clean Prod* 195:1–9. <https://doi.org/10.1016/J.JCLEPRO.2018.05.166>
- Grubler A (2002) Causes and consequences of global environmental change
- Guggenberger G, Kaiser K (2003) Dissolved organic matter in soil: Challenging the paradigm of sorptive preservation. In: *Geoderma*. Elsevier, pp 293–310
- Hruška J, Krám P, McDowell WH, Oulehle F (2009) Increased dissolved organic carbon (DOC) in central European streams is generated by ionic strength reductions rather than decreasing acidity of climate change. *Environ Sci & Technology* 43:4320–4326
- Johnson DW, Reuss JO (1984) Soil-mediated effects of atmospherically deposited sulphur and nitrogen. *Philos Trans R Soc London B, Biol Sci* 305:383–392. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0065>
- Keuskamp JA, Dingemans BJJ, Lehtinen T, et al (2013) Tea Bag Index: A novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods Ecol Evol* 4:1070–1075. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12097>
- Kolář T, Čermák P, Oulehle F, et al (2015) Pollution control enhanced spruce growth in the “Black Triangle” near the Czech-Polish border. *Sci Total Environ* 538:703–711. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.105>
- Kolář T, Čermák P, Trnka M, et al (2020) Dendroclimatic Study of a Mixed Spruce-Fir-Beech Forest in the Czech Republic. *Les* 69:21–32
- Kopáček J, Turek J, Hejzlar J, Porcal P (2011) Bulk deposition and throughfall fluxes of elements in the Bohemian Forest (central Europe) from 1998 to 2009. *Boreal Environ Res* 16:495–508
- Magill AH, Aber JD, Berntson GM, et al (2000) Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems* 3:238–253. <https://doi.org/10.1007/s100210000023>
- Moldan F, Jutterström SEAK, Hruška J, Wright RF (2018) Experimental addition of nitrogen to a whole forest ecosystem at Gårdsjö, Sweden (NITREX): Nitrate leaching during 26 years of treatment. *Environ Pollut* 242:367–374. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.06.093>
- Monteith DT, Stoddard JL, Evans CD, et al (2007) Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature* 450:537–540. <https://doi.org/10.1038/nature06316>
- Navrátil T, Shanley JB, Rohovec J, et al (2016) Soil mercury distribution in adjacent coniferous and deciduous stands highly impacted by acid rain in the Ore Mountains, Czech Republic. *Appl Geochemistry* 63–75. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2016.10.005>
- Oostra S, Majdi H, Olsson M (2006) Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scand J For Res* 21:364–371. <https://doi.org/10.1080/02827580600950172>
- Oulehle F, Evans CD, Hofmeister J, et al (2011) Major changes in forest carbon and nitrogen cycling caused by declining sulphur deposition. *Glob Chang Biol* 17:3115–3129. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02468.x>
- Oulehle F, Hofmeister J, Cudlín P, Hruška J (2006) The effect of reduced atmospheric deposition on soil and soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Načetín, Czech Republic. *Sci Total Environ* 370:532–44. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.07.031>
- Oulehle F, Hofmeister J, Hruška J (2007) Modeling of the long-term effect of tree species (Norway spruce and European beech) on soil acidification in the Ore Mountains. *Ecol Modell* 204:359–371. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.01.012>

- Oulehle F, Hruška J (2005) Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic. *J Inorg Biochem* 99:1822–1829. <https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2005.06.008>
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, et al (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* (80-) 333:988–994
- Pennanen T, Fitze H, Vanhala P, et al (1998) Structure of a microbial community in soil after prolonged addition of low levels of simulated acid rain. *Appl Environ Microbiol* 64:2173–2180. <https://doi.org/10.1128/aem.64.6.2173-2180.1998>
- Persson T, Lundkvist H, Wirén A, et al (1989) Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water Air Soil Pollut* 45:77–96. <https://doi.org/10.1007/BF00208579>
- Rasse DP, Rumpel C, Dignac MF (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant Soil* 269:341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Rothe A, Huber C, Kreutzer K, Weis W (2002) Deposition and soil leaching in stands of Norway spruce and European beech: Results from the Högwald research in comparison with other European case studies. *Plant Soil* 240:33–45. <https://doi.org/10.1023/A:1015846906956>
- Schmidt MWI, Torn MS, Abiven S, et al (2011) Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478:. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Tamocai C, Canadell JG, Schuur EAG, et al (2009) Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochem Cycles* 23:1–11. <https://doi.org/10.1029/2008GB003327>
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P (2013) Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *For Ecol Manage* 309:4–18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.017>
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, et al (2008) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *For Ecol Manage* 255:35–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.015>
- von Lütow M, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, et al (2006) Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions - A review. *Eur J Soil Sci* 57:426–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Wang Q, Kwak JH, Choi WJ, Chang SX (2018) Decomposition of trembling aspen leaf litter under long-term nitrogen and sulfur deposition: Effects of litter chemistry and forest floor microbial properties. *For Ecol Manage* 412:53–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.042>

Curriculum vitae

RNDr. Michal Růžek

Birthplace: Hradec Králové

Education:

- 2016 – present** Physical geography and geoecology, Faculty of Science, Charles University – doctoral study – thesis: *Effects of soil alteration on nitrogen and carbon cycling.*
- 2019** Physical geography and geoecology, Faculty of Science, Charles University – rigorosum – thesis: *Carbon and nitrogen pools and fluxes of two forest ecosystems in the Ore Mountains.*
- 2013 – 2016** Physical geography and geoecology, Faculty of Science, Charles University – MSc. study – thesis: *Carbon and nitrogen pools and fluxes of two forest ecosystems in the Ore Mountains.*
- 2010 – 2013** Geography and cartography, Faculty of Science, Charles University – Bc. study – thesis: Forest soil acidification in the Czech Republic and analysis of differences between spruce and beech stands.

Employment:

- 8/2020 – present** – Czech Geological Survey – researcher
- 2017** – Research Institute for Soil and Water Conservation – digger of soil profiles
- 11/2013 – 8/2020** – Czech Geological Survey – technician
- 11/2013 – 04/2015** – Freytag & Berndt – cartograph
- 02/2012 – 06/2015** – Věda nás baví – teacher of children's club

Study visits and internship:

- 07/2019 - 9/2019** Leibniz University in Hannover – Germany – study internship
- 09/2018 - 12/2018** Leibniz University in Hannover – Germany – Erasmus+, study internship
- 09/2015 – 02/2016** Karls Eberhard Universität in Tübingen – Germany – Erasmus+ programme, internship
- 08/2015** study visit on Spitzbergen (Centre for polar ecology – JČU in ČB)

Language:

English (B2), German (A2)

Teaching experience:

2020

2019 - 2020 Soil Conservation (1 exam)

Active conference participation

2019

Conference of the Czech Society of Ecology – Olomouc
Talk – Experimentally altered soil chemistry affects decomposition rates in mountainous forest ecosystems

2019

Conference of the Czech Society of Soil Science– Srní
Poster – Experimentally altered soil chemistry affects decomposition rates in mountainous forest ecosystems

2019

EGU General Assembly – Vienna
Poster – Experimentally altered soil chemistry affects decomposition rates in mountainous forest ecosystems

2017

Biogeomon – Litomyšl
Poster – Carbon and nitrogen fluxes and pools in mature spruce and beech forest ecosystems

2017

34. výroční Konference České geografické společnosti – Brno
Talk – Zásoby a toky uhlíku a dusíku ve dvou lesních horských ekosystémech

Seznam publikací / Selected publications

Publications included in doctoral thesis:

Publication I: **Růžek, M.**, Myška, O., Kučera, J., Oulehle, F., 2019. Input-output budgets of nutrients in adjacent Norway spruce and European beech monocultures recovering from acidification. *Forests* 10, 22. <https://doi.org/10.3390/f10010068>

Author's contribution: 85% IF₂₀₁₉ = 2.221

Publication II: Oulehle, F., **Růžek, M.**, Tahovská, K., Bárta, J., Myška, O., 2016. Carbon and Nitrogen Pools and Fluxes in Adjacent Mature Norway Spruce and European Beech Forests. *Forests* 7, 282. <https://doi.org/10.3390/f7110282>

Author's contribution: 40% IF₂₀₁₆ = 1.951

Publication III: Oulehle, F., Tahovská, K., Chuman, T., Evans, C.D., Hruška, J., **Růžek, M.**, Bárta, J., 2018. Comparison of the impacts of acid and nitrogen additions on carbon fluxes in European conifer and broadleaf forests. *Environ. Pollut.* 238, 884–893. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.03.081>

Author's contribution: 30% IF₂₀₁₈ = 5.714

Publication IV: Choma, M., Tahovská, K., Kaštovská, E., Bárta, J., **Růžek, M.**, Oulehle, F., 2020. Bacteria but not fungi respond to soil acidification rapidly and consistently in both a spruce and beech forest. *FEMS Microbiol. Ecol.* 96, 174. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa174>

Author's contribution: 10% IF₂₀₁₉ = 3.675

Manuscript V: **Růžek, M.**, Tahovská, K., Guggenberger, G., Oulehle, F., (under review). Litter decomposition in European coniferous and broadleaf forests under experimentally elevated acidity and nitrogen additions. *Plant and Soil*.

Author's contribution: 90 % IF₂₀₁₉ = 3.299

Another publication:

Djukic, I., Kepfer-Rojas, S., Schmidt, I.K., Larsen, K.S., Beier C., Berg. B., Verheyen, K. and TeaComposition (**Růžek, M.**). *Science of The Total Environment*. 628-629, 1369-1394. IF₂₀₁₈= 5.589

