

Diss. ETH No. 22842

**TREE RESPONSES TO NITROGEN DEPOSITION IN A
CHANGING CLIMATE: USING CARBON AND NITROGEN
STABLE ISOTOPES IN TREE-RINGS AND FOLIAGE**

A thesis submitted to attain the degree of
DOCTOR OF SCIENCES of ETH ZURICH
(Dr. sc. ETH Zurich)

presented by

GREGORY TOMLINSON

MSc Conservation & Forest Protection, Imperial College London

born on 02.08.1988
citizen of United Kingdom

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Nina Buchmann, examiner

Dr. Peter Waldner, co-examiner

Dr. Rolf Siegwolf, co-examiner

2015

Summary

Anthropogenic emissions of greenhouse gases, particularly carbon dioxide, have induced fundamental changes in both global and regional climate conditions. At the same time, global nitrogen (N) availability has risen dramatically as a result of both increased fertilizer use and increased emissions of N oxides as a by-product of fossil fuel combustion. These past changes in N deposition rates and climate, particularly temperature, have had large impacts on forest ecosystem productivity, and will further impact forests throughout the 21st century. Tree isotopic composition of both carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and oxygen ($\delta^{18}\text{O}$) are often used in a multi-parameter approach with tree growth measurements to investigate tree response to past environmental changes. The application of tree $\delta^{15}\text{N}$ in environmental investigations is, however, rare in comparison to those using $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{18}\text{O}$. This is partly due to technical problems associated with very low N concentrations in tree-rings (relative to C), while there are also uncertainties concerning our understanding of the movement of N within the tree. Furthermore, the lack of long-term N deposition datasets has made the response of tree growth to past changes in N availability, as well as interactions with changing climate conditions, difficult to determine.

This thesis consists of three studies aimed at determining the suitability of the application of tree $\delta^{15}\text{N}$ in environmental investigations, as well as assessing the past response of both tree growth and physiology to changes in N deposition and climate. This was achieved using tree-ring growth data and tree-ring and foliage isotopic data of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ from both European beech (*Fagus sylvatica* (L.)) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst), together with selected environmental variables, from a number of sites across Switzerland.

Chapter 1 describes a study in which trees under experimentally elevated N deposition since 1995, labelled with ^{15}N in 1995/6, and felled in 2010 were used to determine the extent of the movement of N across tree-rings of *P. abies*. Furthermore, the necessity of the extraction of mobile N compounds from wood material prior to N isotope analysis was also tested. Finally, it was possible to determine whether tree growth of these trees had increased as a result of the

experimentally increased N deposition. The ^{15}N label was found throughout the tree sapwood, in tree-rings formed both before (back to 1951) and after (up to 2010) the label application, demonstrating the bidirectional mobility of N within the tree stem. Label recovery, however, was higher in tree-rings formed after labelling, indicating the trees actively metabolised N from previously formed tree-rings towards the newer tree-rings to fulfil N sink demands, as well as the continued uptake of the ^{15}N label from the soil. We found no significant difference in the isotopic composition of either $\delta^{15}\text{N}$ or $\delta^{13}\text{C}$ values in tree-rings that had undergone extraction of mobile N compounds compared to control tree-rings. Finally, there was no increase in radial stem growth in response to the increased N deposition, suggesting the measured trees may not be N-limited. The high mobility of N within the tree stem indicates that the use of tree-ring $\delta^{15}\text{N}$ in environmental investigations is difficult, while the removal of these mobile N compounds has no effect on the tree-ring N isotopic composition.

In *Chapter 2*, the spatial and temporal intra-tree variation of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ was investigated using tree-ring chronologies and archived foliage samples of both *F. sylvatica* and *P. abies* from six long-term monitoring sites. This was complemented with selected environmental variables in order to determine the suitability of using tree-ring $\delta^{15}\text{N}$ as a proxy for foliar $\delta^{15}\text{N}$ in environmental investigations. Tree-ring $\delta^{15}\text{N}$ was significantly less negative than foliar $\delta^{15}\text{N}$ for both species, partly attributed to N recycling processes required to fulfil high N demands in foliage. While tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ was significantly related to foliar $\delta^{13}\text{C}$ in *P. abies*, there was, however, no significant relationship between tree-ring and foliar $\delta^{15}\text{N}$ in either species. The difficulties in applying tree $\delta^{15}\text{N}$ values to study tree response to changing environmental conditions were emphasised by the fact that none of the environmental variables considered, including N deposition, were able to explain the variation in either tree-ring or foliar $\delta^{15}\text{N}$. Together, these results suggest that the use of tree-ring $\delta^{15}\text{N}$ as a proxy for foliar $\delta^{15}\text{N}$ in long-term environmental investigations would be unsuitable.

Chapter 3 focused on the response of tree growth and physiology to changing environmental conditions during the 20th century. This was done using tree growth

measurements of both *F. sylvatica* and *P. abies* together with long-term datasets of selected environmental variables, including modelled N deposition, at eight sites across Switzerland. Furthermore, we used tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ values of *F. sylvatica* to investigate changes in tree intrinsic water-use efficiency (WUE_i) to changes in N deposition, temperature and precipitation at one mixed forest site (Lägeren) during the 20th century. Tree growth often increased significantly with increased precipitation and decreased significantly with increased temperature at the eight sites, highlighting the importance of water availability for tree growth in Switzerland. One high altitude site demonstrated increased tree growth with increasing temperatures, suggesting temperatures are below optimum for tree growth at this site. While tree growth increased significantly with N deposition at all eight sites, WUE_i (the ratio of net photosynthesis to mean stomatal conductance) also increased significantly with both N deposition and summer temperature at Lägeren. High WUE_i between 1960 and 1990 was attributed to increased drought-stress associated with N-induced increases in tree growth. High WUE_i values in the more recent decades, however, were attributed to reduced stomatal conductance associated with high temperatures and subsequent increases in vapour pressure deficit (VPD). These results imply that the primary environmental driver of high WUE_i at Lägeren has shifted from N deposition between 1960 and 1990 to temperature in the more recent decades, and that trees at Lägeren may become more susceptible to drought as temperatures increase during the 21st century, despite decreases in N deposition.

The results of this thesis demonstrate the limitations of using tree-ring $\delta^{15}\text{N}$ in environmental investigations, primarily due to the high movement of N within the tree. In addition, with a long-term N deposition dataset, it was possible to show that the increase in N deposition in the second half of the 20th century significantly altered both tree growth and physiology.

Zusammenfassung

Die anthropogenen Emissionen von Treibhausgasen, insbesondere von CO₂, haben sowohl regional als auch weltweit zu grundlegenden Veränderungen der Klimabedingungen geführt. Gleichzeitig ist die globale Verfügbarkeit von Stickstoff (N) durch die vermehrte Nutzung von Düngemitteln und dem erhöhten Ausstoss von Stickoxiden bei der Verbrennung fossiler Brennstoffe dramatisch angestiegen. Diese klimatischen Veränderungen, vor allem ansteigende Temperaturen und erhöhte Stickstoffeinträge, haben erheblichen Einfluss auf die Produktivität von Waldökosystemen, und werden diese auch im 21. Jahrhundert weiter beeinflussen. Die Isotopenverhältnisse von Kohlenstoff und Sauerstoff ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$) in Bäumen werden oftmals in Multi-Parameter-Ansätzen und in Kombination mit Messungen des Baumwachstums dazu verwendet, um die Reaktionen von Bäumen auf zurückliegende Umweltveränderungen zu untersuchen. Das Isotopenverhältnis von Stickstoff ($\delta^{15}\text{N}$) in Bäumen wird in Umweltstudien im Gegensatz dazu vergleichsweise selten herangezogen. Teilweise ist dies auf technische Probleme bei der Bestimmung des $\delta^{15}\text{N}$ bei den (im Vergleich zu C) sehr niedrigen Stickstoffkonzentrationen in den Jahrringen zurückzuführen. Zudem bestehen Unsicherheiten bezüglich der Verteilung und der Verlagerung von Stickstoff innerhalb der Bäume. In Ermangelung langfristiger Erhebungen zur N-Deposition sind die Reaktionen des Baumwachstums auf zurückliegende Veränderungen in der Stickstoffverfügbarkeit, sowie allfällige Wechselwirkungen mit veränderten Umweltbedingungen, schwierig zu ermitteln.

Die vorliegende Doktorarbeit setzt sich aus drei Studien zusammen, welche zum Ziel hatten, die Eignung von $\delta^{15}\text{N}$ in Bäumen bei Umweltstudien zu untersuchen. Weiterhin sollten die Reaktionen von Baumwachstum und -physiologie auf die Veränderung von N-Deposition und Klima in der Vergangenheit abgeschätzt werden. Dies wurde unter Verwendung von Wachstums- und Isotopendaten ($\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$) der Baumarten Buche (*Fagus sylvatica* (L.)) und Fichte (*Picea abies* (L.)) und unter Berücksichtigung ausgewählter Umweltvariablen an verschiedenen Standorten in der Schweiz analysiert.

Das *erste Kapitel* beschreibt eine Studie, in der Fichten seit 1995 unter experimentell erhöhtem Stickstoffeintrag wuchsen, und 1995/96 mit ^{15}N markiert wurden. Die Bäume wurden 2010 gefällt, und das Ausmass der Mobilität von Stickstoff zwischen den Jahrringen der Bäume untersucht. Weiter wurde getestet, ob die Extraktion von mobilen Stickstoffkomponenten vor der Analyse von $\delta^{15}\text{N}$ in Holz sinnvoll ist. Zuletzt konnte untersucht werden, ob die Bäume aufgrund des erhöhten Stickstoffeintrages eine Zunahme im Wachstum zeigten. Das ^{15}N Label wurde im Splintholz des Baumes gefunden, sowohl in Jahrringen vor (bis 1951) als auch nach (2010) dem Markierungsereignis. Dies zeigt deutlich die bidirektionale Mobilität von Stickstoff im Stamm. Das höchste Isotopensignal konnte in jenen Jahrringen gefunden werden, welche nach dem Markierungsereignis gebildet wurden. Dies deutet darauf hin, dass Stickstoff in die neueren Jahrringe verlagert wurde, um damit dem erhöhten N-Bedarf in diesem Gewebe gerecht zu werden. Zudem lässt sich ableiten, dass die Bäume weiterhin ^{15}N Label aus dem Boden aufnahmen. Es konnte weder für $\delta^{13}\text{C}$ noch für $\delta^{15}\text{N}$ ein signifikanter Unterschied zwischen Proben gefunden werden, bei denen mobile Stickstoffkomponenten belassen oder entfernt wurden. Ausserdem konnte keine Zunahme des Durchmesserwachstums der unter erhöhtem Stickstoffeintrag wachsenden Bäume detektiert werden, ein Hinweis darauf, dass die untersuchten Bäume am Standort nicht N-limitiert waren. Die hohe Mobilität des Stickstoffes innerhalb der Baumstämme macht deutlich, dass die Analyse von $\delta^{15}\text{N}$ in Umweltstudien einer sorgfältigen Interpretation bedarf. Die Entfernung mobiler Stickstoffverbindungen aus den Stammproben hatte jedoch keinen Einfluss auf die Isotopenkomposition von $\delta^{15}\text{N}$.

Im *zweiten Kapitel* wurde die räumliche und zeitliche Variation von $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ in von Jahrring-Chronologien und archivierten Blattproben von *F. sylvatica* und *P. abies* an sechs Langzeituntersuchungsflächen erforscht. Diese Daten wurden mit ausgewählten Umweltvariablen ergänzt, um zu untersuchen, ob $\delta^{15}\text{N}$ Werte in Jahrringen als indirekter Indikator für $\delta^{15}\text{N}$ Werte in Blättern verwendet werden können. In beiden Arten wurden in den Jahrringen signifikant weniger negative $\delta^{15}\text{N}$ Werte als in den Blättern nachgewiesen. Dies kann teilweise auf N-Recycling Prozesse zurückgeführt werden, die wichtig sind, um den hohen Stickstoffbedarf der

Blätter zu decken. Während in *P. abies* ein signifikanter Zusammenhang zwischen $\delta^{13}\text{C}$ in Blättern und Jahrringen gefunden wurde, konnte ein Zusammenhang zwischen $\delta^{15}\text{N}$ in Blättern und Jahrringen in keiner der beiden Arten bestätigt werden. Die Schwierigkeiten der Verwendung von $\delta^{15}\text{N}$ zur Untersuchung der Reaktion von Bäumen auf sich ändernde Umweltbedingungen werden dadurch unterstrichen, dass keine der untersuchten Umweltvariablen (eingeschlossen der N-Deposition) die Variation in $\delta^{15}\text{N}$ von Blättern oder Jahrringen erklären konnte. Zusammenfassend legen diese Ergebnisse nahe, dass die Verwendung von $\delta^{15}\text{N}$ in Jahrringen als Indikator für $\delta^{15}\text{N}$ in Blattmaterial in Langzeitstudien wenig geeignet ist.

Das *dritte Kapitel* der Dissertation untersuchte die Veränderung von Baumwachstum und -physiologie aufgrund von sich ändernden Umweltbedingungen im 20. Jahrhundert. Dafür wurden Wachstumsdaten der beiden Baumarten *F. sylvatica* und *P. abies* und Langzeiterhebungen ausgesuchter Klimavariablen, inklusive modellierter N-Depositionsdaten, an acht Standorten in der Schweiz analysiert. Zudem wurden anhand von $\delta^{13}\text{C}$ Werten in Jahrringen der Buche Veränderungen der intrinsischen Wassernutzungseffizienz (water-use efficiency, WUE_i) in Zusammenhang mit Veränderungen im Stickstoffeintrag, Temperatur und Niederschlag in einem Mischwald (Lägeren) während des 20. Jahrhunderts gebracht. An allen Standorten nahm das Baumwachstum dabei häufig mit erhöhtem Niederschlag signifikant zu und aufgrund erhöhter Temperaturen signifikant ab. Dies zeigt die herausragende Bedeutung einer ausreichenden Wasserversorgung für die Produktivität in Schweizer Wäldern auf. An einem hoch gelegenen Standort konnte ausserdem gezeigt werden, dass das Baumwachstum bei Temperaturerhöhungen signifikant zunimmt. Dies lässt darauf schliessen, dass die Temperatur dort unterhalb des Optimums für das Baumwachstum liegt. Während das Wachstum an allen acht Standorten signifikant mit erhöhtem Stickstoffeintrag zunahm, stieg die WUE_i (das Verhältnis von Photosynthese zu stomatärer Leitfähigkeit) mit steigendem Stickstoffeintrag als auch mit steigenden Temperaturen an. Hohe WUE_i Werte zwischen 1960 und 1990 wurden in Zusammenhang mit erhöhtem Trockenstress durch das stickstoffinduziert erhöhte Baumwachstum gebracht. In den letzten Jahrzehnten hingegen wurden erhöhte WUE_i

Werte auf die temperaturassoziierte Reduktion der stomatären Leitfähigkeit zurückgeführt. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass an der Lägeren nicht mehr erhöhte N-Deposition zu hohen WUE_i Werten führt (wie zwischen 1960-1990), sondern diese nun durch erhöhte Temperaturen zu erklären sind. Bäume an der Lägeren könnten daher aufgrund steigender Temperaturen im 21. Jahrhundert anfälliger für Trockenheit werden und dies unabhängig von einer Abnahme des Stickstoffeintrages.

Die Resultate dieser Dissertation demonstrieren die Einschränkungen bei der Verwendung von $\delta^{15}\text{N}$ in Jahrringen in Umweltstudien, welche vornehmlich von der hohen Mobilität von Stickstoff innerhalb des Baumes herrühren. Zusätzlich war es mit Hilfe von Langzeitdaten zum Stickstoffeintrag möglich zu zeigen, dass eine Erhöhung der N-Deposition während der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zu einer Veränderung in Baumwachstum und -physiologie geführt hat.