



## Doctoral Thesis

# The effect of drought on the carbon and water cycling within the atmosphere-plant-soil system using carbon and oxygen stable isotopes

**Author(s):**

Barthel, Matti

**Publication Date:**

2011

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-007052170> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH NO. 20103

THE EFFECT OF DROUGHT ON THE CARBON AND WATER CYCLING  
WITHIN THE ATMOSPHERE-PLANT-SOIL SYSTEM USING CARBON  
AND OXYGEN STABLE ISOTOPES

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

For the degree of

Doctor of Sciences

presented by

MATTHIAS BARTHEL

Dipl.-Biol., Friedrich-Schiller-Universität Jena

born 10 October 1981

of German nationality

**Prof. Dr. Alexander Knohl, examiner**  
**Prof. Dr. Nina Buchmann, co-examiner**  
**Dr. Erwin Dreyer, co-examiner**

**2011**

## Abstract

Drought affects the carbon and water cycle of terrestrial ecosystems substantially since water availability controls leaf stomatal conductance and thus plant photosynthesis and transpiration. With ongoing climate change Europe is facing a higher risk of extreme summer droughts in the future. Observations have shown that severe drought conditions have the potential to reduce or even reverse current ecosystem carbon sink capacities. However, the mechanistic understanding which determines carbon and water cycling in terrestrial ecosystem is still sparse. Therefore, the parameterization of drought in earth system-, land surface- and ecosystem models is very limited to adequately simulate the biogeochemical cycling of carbon and water between the pedosphere, atmosphere and the biosphere.

The present doctoral thesis comprises a number of manipulative experiments, which were conducted in order to quantify the susceptibility of carbon and water fluxes within the atmosphere-plant-soil system (APS-S) to drought. In particular, it was investigated how the coupling of carbon and water fluxes between above- and belowground is altered during drought and post-drought recovery periods. Above-belowground coupling was investigated looking at the effects of (i) drought on the allocation of recently assimilated carbon, (ii) drought on transport times of recently assimilated carbon, (iii) drought on the diel coupling between photosynthesis and soil respiration and, (iv) re-watering after drought on aboveground processes at immediate (hours) and intermediate (days) timescales.

Manipulative drought experiments were performed with beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) under controlled laboratory conditions (climate chambers). Ecophysiological and biogeochemical processes were investigated using laser spectroscopy which provided real-time measurements of isotopologues as well as mixing ratios of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O-vapor ( $\delta^{13}\text{C}$ ;  $\delta^{18}\text{O}$ ). In a first step, a combined soil/canopy chamber system was developed, which was suitable for an automated measurement of isotopic gas-exchange with laser spectroscopy. Plant component fluxes (soil and canopy gas-exchange) were measured separately by using a gas-tight separation between the soil and canopy compartment. Such separation is of particular importance when working with tracers as it prevents the contamination of the respective adjacent compartments. Carbon and water fluxes of soil and canopy were investigated via natural abundance or by artificially enriching the heavy isotope (labeling). Labeling was done with either <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> or H<sub>2</sub><sup>18</sup>O. Both tracers allowed to follow isotopic fluxes from the atmosphere through the plant to belowground (carbon flux via <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>) or in opposite direction from the soil to aboveground (water flux via H<sub>2</sub><sup>18</sup>O). Several measurement campaigns lasting approximately one month each were performed subsequent to a testing phase of the chamber system.

The results showed that the combined soil/chamber was well suited for <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> pulse labeling experiments since only aboveground plant components were exposed to <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>. Such a setup had two major advantages: First, <sup>13</sup>C enrichment in soil respiration could solely be attributed to biological processes since physical back-diffusion of <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> from

---

soils was prevented. Second, the non-existing physical label reflux from soil could not induce a relabeling (re-assimilation), which was crucial for the interpretation of observed  $\delta^{13}\text{C}$  dynamics in soil respiration ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$ ). Furthermore, it was assessed whether canopy respiration caused  $^{13}\text{CO}_2$  re-cycling and accordingly a re-assimilation by the canopy. Physiologically, the  $^{13}\text{CO}_2$  canopy pulse labeling experiments revealed that the transport of freshly assimilated carbon to below-ground occurs within less than three hours and is substantially slowed during drought ( $\sim 7\text{h}$ ). In addition, a strong diel coupling of leaf metabolism with soil respiration was found. Under control (non-stress) conditions, the diel dynamics of  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$  were driven by the alternate supply of mobile leaf carbon and transient leaf starch. Under drought-stress, however,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$  dynamics were driven by the relative contribution of autotrophic and heterotrophic soil respiration. For both treatments, sub-daily  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$  dynamics could be reproduced and substantiated by a simple plant carbon allocation model based on Bayesian probability. The  $^{13}\text{CO}_2$  pulse labeling experiment revealed further that *F. sylvatica* strongly invests recently assimilated carbon in biomass and little in respiratory processes – independently of soil water availability. Nonetheless, a larger proportion of the carbon was allocated to belowground during drought-stress (root biomass, root respiration).

The  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  labeling experiment indicated a rapid ( $\sim 30\text{ min}$ ) response of stomatal conductance and photosynthesis to re-watering following drought. However, this rapid information transfer was not accompanied by the arrival of labeled water molecules. Measurements of oxygen stable isotopes in  $\text{CO}_2$  and  $\text{H}_2\text{O}$  vapor confirmed independently that the label appearance in the canopy occurred  $\sim 2.5\text{ h}$  subsequent to the initial response of photosynthesis and stomatal conductance. Accordingly, the delayed arrival of labeled water molecules pointed to a water flux independent root-to-shoot signaling mechanism.

Overall, carbon and water flow through the APS-S is likewise affected by drought, which was demonstrated by  $^{13}\text{CO}_2$  and  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  labeling experiments combined with real-time isotope measurements. The imprinted isotopic signature in both fluxes conveyed inherent information on plant functioning. The presented results advanced the mechanistic understanding on how terrestrial carbon and water fluxes are governed under drought and have the potential to improve current ecosystem and carbon cycle models.

## Zusammenfassung

Der Kohlenstoff- und Wasserkreislauf innerhalb terrestrischer Ökosysteme wird wesentlich durch die Bodenwasser-Verfügbarkeit beeinflusst, da diese die stomatäre Leitfähigkeit, ein Maß für den Öffnungsgrad der Blatt-Spaltöffnungen, und somit den Gasaustausch von Pflanzen bestimmt. Ungünstige Bedingungen wie Trockenheit verringern die stomatäre Leitfähigkeit und beeinträchtigen infolgedessen die Transpiration sowie die Photosynthese. Der fortschreitende Klimawandel erhöht die Wahrscheinlichkeit für extreme Dürreperioden und Sommertrockenheit innerhalb Europas. Messungen haben gezeigt, dass durch Trockenheit bestehende Kohlenstoffsinken verkleinert und diese sogar in Kohlenstoffquellen umwandelt werden können. Das derzeitige Prozessverständnis über Kohlenstoff- und Wasserflüsse während andauernder Trockenphasen ist begrenzt. In Folge dessen ist die korrekte Parametrisierung von Erdsystem-, Landoberflächen-, und Ökosystemmodellen, und somit die genaue Bilanzierung von Kohlenstoffflüssen nicht gewährleistet. Die vorliegende Dissertation beinhaltet eine Reihe von manipulativen Experimenten, die durchgeführt wurden, um die Anfälligkeit und die Reaktionen der Kohlenstoff- und Wasserflüsse auf Trockenstress innerhalb des Atmosphäre-Pflanze-Boden-Kontinuums zu quantifizieren. Hierbei wurde untersucht, wie Trockenstress (und anschließende Erholung) die Kopplung von Kohlenstoff- und Wasserflüssen zwischen ober- und unterirdischen Systemkomponenten beeinflusst. Im Besonderen wurde der Einfluss von Trockenstress auf die Verteilung, sowie den Transport, von frisch assimiliertem Kohlenstoff innerhalb der Pflanze untersucht. Des Weiteren wurde untersucht, ob sich die Kopplung zwischen ober- und unterirdischen Systemkomponenten durch Trockenstress und Erholung verändert.

Die Experimente wurden an jungen Buchenbäumen (*Fagus sylvatica* L.) unter kontrollierten Laborbedingungen (Klimakammern) durchgeführt. Ökophysiologische und biogeochemische Prozesse wurden mittels Laser-Spektroskopie ermittelt, welche die Messung von Wasserdampf- und CO<sub>2</sub>-Isotopologen, sowie deren Konzentrationen, in Echtzeit ermöglicht ( $\delta^{13}\text{C}$ ;  $\delta^{18}\text{O}$ ). Für die Durchführung von automatisierten Isotopen-Gaswechselfmessungen mittels Laser-Spektroskopie wurde ein geeignetes Messkammer-System entwickelt. Innerhalb des Messkammer-Systems wurden Boden und Spross der jeweiligen Versuchsbäume durch eine luftdichte Separierung voneinander getrennt.

Diese Trennung war für die durchgeführten Experimente von großer Bedeutung, da auf diese Weise eine Kontaminierung des jeweils benachbarten Kompartiments mit angereichertem Isotopenmaterial verhindert werden konnte. Die Kohlenstoff- und Wasserflüsse wurden entweder mit Hilfe der natürlich vorkommenden Isotopenkonzentrationen oder mit Hilfe von künstlich angereicherten Isotopenzusammensetzungen untersucht (Labeling), wobei entweder <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> oder H<sub>2</sub><sup>18</sup>O als sogenannte Tracer eingesetzt wurden. Durch die Tracer-Substanzen konnten die Stoffflüsse von der Atmosphäre durch die Pflanze hindurch in den Boden (Kohlenstofffluss via <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>) oder in jeweils umgekehrter Richtung verfolgt werden (Wasserfluss via H<sub>2</sub><sup>18</sup>O). Im Anschluss an eine

Testphase des Kammersystems wurden mehrere Messkampagnen von je ca. einem Monat Dauer durchgeführt.

Die Ergebnisse zeigten, dass das kombinierte Kammersystem mit einer luftdichten Trennwand für die angestrebten  $^{13}\text{CO}_2$  Labelingexperimente geeignet war, da nur die oberirdischen Pflanzenkompartimente gezielt  $^{13}\text{CO}_2$  ausgesetzt werden konnten und auf diese Weise eine Kontaminierung des Bodens ausgeschlossen wurde. Die Separierung hatte zwei wesentliche Vorteile: Erstens, die  $^{13}\text{C}$ -Anreicherung in der Bodenatmung konnte ausschließlich auf biologische Prozesse zurückgeführt werden. Zweitens konnte durch das Ausschließen einer physikalischen Rückdiffusion von  $^{13}\text{CO}_2$  aus dem Boden kein erneutes Labeling (durch Re-Assimilation) stattfinden. Dies ist entscheidend für die Interpretation der beobachteten  $\delta^{13}\text{C}$  Dynamiken der Bodenatmung ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$ ). In demselben Kontext wurde geprüft, ob die Blattatmung ein  $^{13}\text{CO}_2$ -Recycling (Re-Assimilation) und dementsprechend ein erneutes Labeling des Sprosses verursacht.

Durch das  $^{13}\text{CO}_2$ -Labeling und Messung der Bodenatmung konnte beobachtet werden, dass der Assimilat-Transport vom Spross in den Boden innerhalb von weniger als drei Stunden auftritt und durch Trockenheit deutlich verlangsamt wird ( $\sim 7\text{h}$ ). Darüber hinaus wurde eine starke Kopplung des Blattstoffwechsels mit der Bodenatmung gefunden. Unter Kontrollbedingungen wurden die tageszeitlichen Dynamiken von  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$  durch die abwechselnde Versorgung mit mobilen Blattkohlenstoff und temporärer Blattstärke angetrieben. Unter Trockenstress hingegen, wurden die Dynamiken in  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$  durch den relativen Beitrag der autotrophen und heterotrophen Bodenatmung bestimmt. Die  $\delta^{13}\text{C}_{\text{SR}}$ -Dynamiken konnten für beide Behandlungen durch ein einfaches pflanzenphysiologisches Modell reproduziert werden. Die Ergebnisse zeigten weiter, dass *F. sylvatica* frische Assimilate vor allem für den Aufbau von Biomasse und weniger für respiratorische Prozesse verwendet - unabhängig von der Wasserverfügbarkeit. Unter Trockenstress wurde dennoch ein größerer Anteil der Assimilate in unterirdische Systemteile verteilt (Wurzelbiomasse, Wurzelatmung).

Das  $\text{H}_2^{18}\text{O}$ -Labeling zeigte eine schnelle ( $\sim 30$  min) Stomata- und Photosynthesereaktion im Anschluss an eine erste Bewässerung nach einer Trockenphase. Dieser schnelle Informationstransfer war zeitlich jedoch nicht an das Eintreffen der ersten markierten Wassermoleküle gekoppelt. Messungen der Sauerstoffisotopenzusammensetzung in  $\text{CO}_2$  und Wasserdampf bestätigten unabhängig, dass die markierten Wassermoleküle erst  $\sim 2,5\text{h}$  nach der ersten Reaktion der Stomata im Spross eintrafen. Das verspätete Eintreffen der markierten Wassermoleküle deutet darauf hin, dass ein unabhängiger Signalmechanismus für die schnelle Antwort der Stomata und der Photosynthese verantwortlich ist.

Zusammenfassend kann man sagen, dass sowohl Kohlenstoff als auch Wasserflüsse durch das Atmosphäre-Pflanze-Boden-Kontinuum durch Trockenstress beeinflusst werden, was mit Hilfe von  $^{13}\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  Labeling in Kombination mit Echtzeitisotopenmessungen gezeigt werden konnte. Die Isotopensignaturen welche durch beide Flüsse transportiert wurden enthielten inhärente Informationen über pflanzenökophysiologische Prozesse. Die gewonnenen Ergebnisse haben das mechanistische Verständnis der terrestrischen Kohlenstoff- und Wasserflüsse unter Trockenstress verbessert und haben

das Potenzial, aktuelle Modelle über Ökosystem-, und Kohlenstoffkreisläufe zu verbessern.