ETH zürich

ETH Library

High-frequency on-line field measurements and modelling of photosynthetic carbon isotope discrimination of Fagus sylvatica

Doctoral Thesis

Author(s):
Gentsch, Lydia

Publication date:
2012

Permanent link:
https://doi.org/https://doi.org/10.3929/ethz-a-009765924

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. 20797

High-frequency on-line field measurements and modelling of photosynthetic carbon isotope discrimination of *Fagus sylvatica*

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

Lydia Gentsch

Diplom-Biologin, Philipps-Universität Marburg

born 29 August 1980

in Karl-Marx-Stadt (now Chemnitz), Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Nina Buchmann, examiner
Prof. Dr. Alexander Knohl, co-examiner
Prof. Dr. Nicolas Brüggemann, co-examiner

2012

Abstract

Stable carbon isotope ratios (i.e. $^{13}C/^{12}C$) are among a limited number of tools to either trace, constrain or infer on carbon fluxes on global, ecosystem or single plant scales. The key process underlying most applications is photosynthetic carbon isotope discrimination ($^{13}\Delta$). During photosynthesis, plants preferably take up the lighter $^{12}CO_2$ isotopologue and therefore discriminate against the heavier $^{13}CO_2$ isotopologue. Photosynthetic carbon isotope discrimination is most pronounced in C_3 plants, and leads to an overall ^{13}C depletion of plants and soil, and hence of the entire terrestrial biosphere. $^{13}\Delta$ varies in response to environmental variables that influence photosynthetic gas exchange. In C_3 plants, $^{13}\Delta$ largely reflects the balance between CO_2 supply to and CO_2 demand by the carboxylation sites, primarily because this balance determines the degree of $^{13}CO_2$ discrimination by the enzyme RubisCO, which constitutes the largest $^{13}\Delta$ isotope effect. $^{13}\Delta$ is further influenced by isotope fractionations occurring during CO_2 diffusion from the atmosphere to the carboxylation sites as well as during mitochondrial and photorespiration, but to a smaller extent.

Quantifying, understanding and predicting $^{13}\Delta$ variability has gained relevance due to its both implicit and explicit use for studying carbon cycling. The differing carbon isotope signatures of terrestrial and oceanic net fluxes facilitate global CO_2 sink partitioning. Ecosystem carbon dynamics, such as the speed of leaf to root assimilate transfer or the partitioning of assimilatory and respiratory fluxes, are also investigated on the basis of natural $^{13}\Delta$ variability. However, this variability is normally inferred from models for $^{13}\Delta$, which have not yet undergone sufficient field validation, and/or from proxies, such as the carbon isotope ratios of plant organic matter and canopy CO_2. However, $^{13}\Delta$ can also be measured directly by using photosynthetic gas exchange measurement chambers (termed on-line measured $^{13}\Delta_{obs}$), which thus offers a way for the experimental verification of real-world $^{13}\Delta$ variability as well as for the validation of $^{13}\Delta$ models under field conditions.

This thesis presents (1) the implementation of the first laser spectrometry-based, on-line measurements of $^{13}\Delta_{obs}$ of *Fagus sylvatica* L. (European beech) under field conditions, (2) the quantification and ecophysiological evaluation of measured $^{13}\Delta_{obs}$ variability, and (3) comparative modelling of $^{13}\Delta$, supported by a Bayesian model calibration approach. In addition, (4) it presents concurrent measurements and comparative modelling of stable oxygen isotope ratios in branch H_2O_v and CO_2 fluxes.

Field-based, on-line $^{13}\Delta_{obs}$ measurements required the development of a novel type of steady-state through-flow (open) branch bag that featured a *PAR*-dependent flow rate regulation, necessary to achieve an acceptable $^{13}\Delta_{obs}$ measurement precision under conditions with a high variability of net CO_2 assimilation (A_n). Laser spectrometers for CO_2 and H_2O_v isotopologue measurements enabled high-frequency measurements of respective mixing ratios and isotopic signatures in ambient and branch bag air.

A custom-made, fully-automated control system allowed continuous, unattended measurements. The measurement system was installed at the Lägeren research site (47°28'42.0" N and 8°21'51.8" E at 682 m a.s.l), situated in a mixed-deciduous forest, about 20 km north-west of Zurich, Switzerland. Branch bags were installed on the lower canopy branches of three different mature beech trees during two field campaigns, in August and September 2009 (38 days) and from August to October 2010 (60 days).

$^{13}\Delta_{obs}$ showed a considerable variability on diurnal, day-to-day and between-year time scales. A regular, reoccurring pattern of $^{13}\Delta_{obs}$ was found over diurnal time courses. Highest $^{13}\Delta_{obs}$ were generally observed during dawn and dusk, and lowest during midday, while morning and afternoon $^{13}\Delta_{obs}$ commonly displayed intermediate values. Diurnal $^{13}\Delta_{obs}$ amplitudes of up to 23‰ were observed, but average diurnal amplitudes were approximately 9‰. Albeit the persistency of the distinct diurnal $^{13}\Delta$ pattern, short-term variability of $^{13}\Delta$ could be considerable for two consecutive measurements (every 45 to 60 min), depending on the variability of weather conditions at the field site. Day-to-day variability was quantified with assimilation-weighted daily means of $^{13}\Delta_{obs}$, which ranged from 15‰ to 23‰ in 2009 and from 18‰ to 29‰ in 2010, hence displaying a span of 8‰ to 11‰. For the same time period, $^{13}\Delta_{obs}$ were on average 3‰ lower in 2009 than in 2010.

This thesis presents several lines of evidence for the expected strong link between $^{13}\Delta_{obs}$ variability and plant ecophysiological regulation. The difference in $^{13}\Delta_{obs}$ between the 2009 and 2010 campaigns was attributed to different soil moisture and *VPD* regimes. A successive soil drying during August 2009 was reflected in a successive decrease of $^{13}\Delta_{obs}$, which was shown to be linked to an increased stomatal control of photosynthetic gas exchange during that time period. In contrast, no indications for a pronounced stomatal limitation of photosynthetic gas exchange were found for the 2010 field campaign. Diurnal time courses of $^{13}\Delta_{obs}$ generally tracked that of A_n and both measures always showed significant linear relationships, with predictive powers dependent on the degree of stomatal control. The relationship between $^{13}\Delta_{obs}$ and *PAR* likewise resembled inverted photosynthetic light response curves. These results suggested that photosynthetic CO_2 demand played the dominant role in driving the measured variability of $^{13}\Delta_{obs}$ in this experiment, in the absence of water-limitation. The study further suggested that leaf-level derived theory on $^{13}\Delta$ regulation may be scaled up to branch and ecosystem levels, since $^{13}\Delta_{obs}$ appeared to be regulated as expected.

The 2010 dataset was further used for a thorough evaluation of different versions of the $^{13}\Delta$ model by Farquhar *et al.* (1982). It was found that a comprehensive model version ($^{13}\Delta_{comp}$) was clearly more suited than a commonly used simplified model version ($^{13}\Delta_{simple}$) to predict the considerable variability of $^{13}\Delta_{obs}$, both on diurnal and day-to-day time scales. Given the parametrisation used, main causes for these differently good model performances were the consideration of the internal CO_2 transfer resistance and of photorespiration in $^{13}\Delta_{comp}$.

A Bayesian model calibration approach provided explicit quantifications of uncertainties in the model parameter estimation and of interdependencies between the calibrated model parameters. It thereby helped to evaluate model behaviour as well as the amount of model-relevant information truly contained in the $^{13}\Delta_{obs}$ data.

This thesis further presents parallel measurements of and subsequent insights on the oxygen isotope exchange between CO_2 and the leaf water pool during leaf gas exchange, which is catalysed by the enzyme carbonic anhydrase. A multi-step approach was used to derive the *coefficient of CO_2 hydration* (θ; also termed *carbonic anhydrase efficiency*), which is an important parameter in alternative CO_2 flux partitioning approaches on ecosystem and global scales that rely on the stable oxygen isotope ratio (i.e. $^{18}O/^{16}O$) instead of the stable carbon isotope ratio of CO_2. A mean θ estimate of ≈ 0.6 was found by inference from branch bag measured apparent $C^{18}OO$ discrimination and branch bag measured leaf water enrichment at the evaporative front. It was further shown that branch bag measured leaf water enrichment at the evaporative front was in good agreement with the one predicted by a model constrained with ambient (outside branch bag) conditions.

Zusammenfassung

Die Untersuchung des Verhältnisses von schweren zu leichten stabilen Kohlenstoffisotopen ($^{13}C/^{12}C$) ist einer der wichtigsten analytischen Ansätze, um Kohlenstoffflüsse auf verschiedenen Ebenen (Pflanzen-, Ökosystem-, und globaler Ebene) nachzuvollziehen, und die Grössenordnungen dieser Kohlenstoffflüsse zu bestimmen. Die Photosynthetische ^{13}C-Diskriminierung ($^{13}\Delta$) ist der Schlüsselprozess, welcher sämtlichen Anwendungen des $^{13}C/^{12}C$-Verhältnisses zugrunde liegt. $^{13}\Delta$ beschreibt die bevorzugte Aufnahme des leichteren $^{12}CO_2$ Isotopologs während der Photosynthese in Pflanzen, welche zu einer Diskriminierung gegenüber dem schwereren $^{13}CO_2$ Isotopolog führt. Am stärksten ausgeprägt ist $^{13}\Delta$ bei C_3-Pflanzen. Die daraus resultierende ^{13}C-Abreicherung von Pflanzen überträgt sich schlussendlich auf die gesamte terrestrische Biosphäre. Die Variabilität von $^{13}\Delta$ ist zudem ein Abbild der ökophysiolgischen Regulation des photosynthetischen Gaswechsels. Bei C_3-Pflanzen beschreibt $^{13}\Delta$ vorrangig den Status von CO_2-Angebot für und CO_2-Nachfrage durch die Chloroplasten. Dieser Status bestimmt die Ausprägung des grössten $^{13}\Delta$-Isotopeneffekts: der ^{13}C-Diskriminierung des Enzyms RubisCO. Weitere, jedoch kleinere, $^{13}\Delta$-Isotopeneffekte ereignen sich während der CO_2-Diffusion aus der Atmosphäre in die Chloroplasten, sowie im Zusammenhang mit mitochondrialer Atmung und Photorespiration.

Die unterschiedlichen Applikationen von $^{13}\Delta$ in der Kohlenstoffkreislauf-Forschung verlangen zunehmend ein besseres Verständnis der natürlichen Variabilität von $^{13}\Delta$. Der hierbei verfolgte Ansatz umfasst vor allem eine zeitlich höher aufgelöste Quantifizierung, und eine besser validierte Modellierung der $^{13}\Delta$-Variabilität. Eine wichtige Applikation von $^{13}\Delta$ auf der globalen Ebene ist die Abschätzung von terrestrischen und ozeanischen CO_2-Senken. Auf der Ökosysteme-Ebene ist die ökophysiologisch getriebene Variabilität von $^{13}\Delta$ eine der Grundlagen für die Isotopen-basierte Analyse von Kohlenstoff-Dynamiken innerhalb des Systems. Im Normallfall wird diese Variabilität modelliert oder aus *Proxies*, wie der Kohlenstoffisotopen-Signatur von Pflanzenmaterial oder von CO_2 in Luft, abgeleitet. Mit Hilfe von Photosynthese-Gaswechselkammern ist jedoch auch eine direkte Messung von $^{13}\Delta$ (nachfolgend $^{13}\Delta_{obs}$ genannt) möglich. Diese Methode bietet daher die Möglichkeit die natürliche Variabilität von $^{13}\Delta_{obs}$ durch direkte Freiland-Messungen zu verifizieren, und vorhandene $^{13}\Delta$-Modelle zu validieren.

Diese Doktorarbeit präsentiert (1) die Realsierung der ersten $^{13}\Delta_{obs}$-Freilandmessungen an *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) auf der Grundlage von Isotopen-Laserspektrometrie gekoppelt an Photosynthese-Gaswechselkammern (nachfolgend Astkammern genannt), (2) die Quantifizierung und ökophysiologische Bewertung der gemessenen Variabilität von $^{13}\Delta_{obs}$, sowie (3) eine vergleichende Modellierung von $^{13}\Delta$, unterstützt durch ein Bayessche Modell-Kalibrierung. Darüber hinaus werden (4) parallele Astkammer-Messungen des $^{18}O/^{16}O$ Verhältnisses in H_2O_v und CO_2 Flüssen, sowie deren Modellierung, vorgestellt.

Die Vorraussetzung für die durchgeführten Freilandmessungen von $^{13}\Delta_{obs}$ war die Entwicklung von Astkammern basierend auf dem *offenen* (oder auch *Gleichgewichts-Durchströmungs*) Messprinzip. Eine notwendige, grundlegende Neuerung war eine *PAR*-abhängige Regulierung der Astkammer-Durchflussrate zur Sicherstellung einer vertretbaren $^{13}\Delta_{obs}$-Messpräzision unter Freilandbedingungen, welche u.a. gekennzeichnet sind durch ein hohe Variabilität der Netto-CO_2-Assimilation (A_n). Der Einsatz von Isotopen-Laserspektrometrie ermöglichte hoch-frequente (1 Hz) Messungen von CO_2- und H_2O_v-Isotopologen in Luft innerhalb und ausserhalb der Astkammern, und folglich von deren Stoffmengenanteil (Konzentration) und deren Isotopen-Signaturen. Ein speziell konzeptiertes, voll-automatisiertes Kontrollsystem ermöglichte kontinuierliche Messungen. Der Versuchsaufbau wurde auf dem, etwa 20 km nordwestlich von Zürich (Schweiz) in einem Laubmischwald gelegenen, Forschungsstandort Lägeren (47°28'42.0" Nord und 8°21'51.8" Ost auf 682 m ü. NHN) installiert. Die Astkammern selbst wurden an Ästen im unteren Kronenraum von drei verschiedenen, adulten Rotbuchen angebracht. Es wurden zwei Freiland-Kampagnen durchgeführt, die erste im August/September 2009 (38 Tage), und die zweite von August bis Oktober 2010 (60 Tage).

$^{13}\Delta_{obs}$ zeigte eine erhebliche Variabilität, sowohl im Tagesverlauf als auch zwischen den einzelnen Tagen, sowie zwischen den beiden Freiland-Kampagnen. Im Tagesverlauf zeigte $^{13}\Delta_{obs}$ ein wiederkehrendes Muster, welches durch vergleichsmässig hohe Werte am frühen Morgen und am späten Abend, niedrige Mittagswerte, sowie mittlere Vormittags- und Nachmittagswerte gekennzeichnet war. Tages-Amplituden von bis zu 23‰ wurden gemessen. Mittlere Tages-Amplituden lagen jedoch im Bereich von 9‰. Gleichwohl konnten, bei sich schnell verändernden Wetterbedingungen, zwei aufeinander folgende $^{13}\Delta_{obs}$-Messungen (Messintervall von 45 bis 60 min) grosse Unterschiede aufweisen. Diese Beobachtung verdeutlichte eine beträchtliche Kurzzeit-Variabilität von $^{13}\Delta_{obs}$. Die Variabilität zwischen den Tagen wurde mit Hilfe von Assimilations-gewichteten $^{13}\Delta_{obs}$-Tagesmittelwerten quantifiziert, welche für die 2009er Kampagne zwischen 15‰ und 23‰, und für die 2010er Kampagne zwischen 18‰ und 29‰, lagen. Gemittelt über den gleichen Zeitraum, war $^{13}\Delta_{obs}$ in Durchschnitt etwa 3‰ niedriger während der 2009er Kampagne als während der 2010er Kampagne.

Es wurden verschiedene Beweislinien aufgezeigt für den, erwartungsgemäss, starken Zusammenhang zwischen der Variabilität von $^{13}\Delta_{obs}$ und der ökophysiologischen Regulation der untersuchten Bäume. Der Unterschied in $^{13}\Delta_{obs}$ zwischen den beiden Kampagnen konnte auf Unterschiede in der gemessenen Bodenfeuchte und im gemessenen Wasserdampfdruck-Sättigungsdefizit zurückgeführt werden. Ein graduelle Abnahme der Bodenfeuchte im August 2009 wurde begleitet von einer graduellen Abnahme von $^{13}\Delta_{obs}$. Es konnte gezeigt werden, dass diese Abnahme von $^{13}\Delta_{obs}$ mit einer Zunahme der stomären Kontrolle des photosynthetischen Gaswechsels in Verbindung stand. Im Gegensatz dazu wurden für die 2010er Kampagne keine Hinweise für eine stomatäre Limitierung des photosynthetischen Gaswechsels gefunden.

$^{13}\Delta_{obs}$ und A_n folgten vergleichbaren Tagesverläufen, und standen zueinander in einer signifikanten, umgekehrt linearen Beziehungen, deren Vorhersagekraft vom Grad der stomatären Kontrolle des photosynthetischen Gaswechsels abhängig war. Darüber hinaus ähnelte die Beziehung zwischen $^{13}\Delta_{obs}$ und *PAR* einer umgekehrten Lichtantwortkurve. Die Schlussfolgerung aus diesen Ergebnissen war, dass die photosynthetische CO_2-Nachfrage als Haupttreiber der beobachteten $^{13}\Delta_{obs}$-Variabilität gewirkt hat, sofern keine Wasserlimitierung der untersuchten Bäume anzunehmen war. Ferner unterstützt diese Arbeit die Praxis die auf Blatt-Ebene gewonnenen Erkenntnisse, über den Zusammenhang zwischen $^{13}\Delta$ und dem photosynthetischen Gaswechsel, auf der Ökosystem-Ebene anzuwenden ("hochzuskalieren"), da die Regulierung von $^{13}\Delta_{obs}$ auf der Ast-Ebene keine emergenten Eigenschaften erkennen liess.

Anhand des 2010er Datensets wurde des Weiteren eine eingehende Bewertung von unterschiedlichen Varianten des Farquahr *et al.* (1982)-Modells für $^{13}\Delta$ vorgenommen. Es wurde gezeigt, dass eine vollständigere Variante des Modells ($^{13}\Delta_{comp}$) deutlich besser dafür geeignet war die gemessene $^{13}\Delta_{obs}$-Variabilität vorherzusagen, als eine, häufig verwendete, vereinfachte Version ($^{13}\Delta_{simple}$), und dies sowohl über den Tagesverlauf als auch für Assimilations-gewichtete Tagesmittelwerte. Die bessere Vorhersagekraft des $^{13}\Delta_{comp}$-Modells lag begründet in der Berücksichtigung der Photorespiration und des Mesophyll-Transportwiderstandes gegenüber CO_2 in dieser Variante des Modells. Eine Bayessche Modell-Kalibrierung ermöglichte eine explizite Quantifizierung der wechselseitigen Abhängigkeiten zwischen kalibrierten Parametern, sowie von Unsicherheiten in der Parameterbestimmung. Diese Indikatoren halfen bei der Untersuchung des Modellverhaltens, sowie bei der Beurteilung des Informationsgehalts der Messdaten im Hinblick auf die Ergebnisse der Parameterbestimmung.

Ausserdem beinhaltet diese Arbeit Messergebnisse und Erkenntnisse über den Austausch des ^{18}O Sauerstoffisotopes zwischen CO_2 und Blattwasser während des Blattgaswechsels am Tag und in der Nacht. Dieser Austausch wird durch das Enzym Carboanhydrase katalysiert. In einem mehrstufigen Ansatz wurde der sogenannte *Koeffizient der CO_2 Hydratation* (θ; auch *Carboanhydrase-Enzymwirksamkeit* genannt) bestimmt. Dieser Koeffizient ist ein wichtiger Parameter für die Abschätzung der Grössenordnung unterschiedlicher CO_2-Flüsse anhand ihrer unterschiedlichen Sauerstoffisotopen-Signaturen ($^{18}O/^{16}O$-Verhältnissen), sowohl auf Ökosystem- als auch auf globaler Ebene. Das oben vorgestellte Mess-System ermöglichte die Messung der scheinbaren $C^{18}OO$-Diskriminierung und der Blattwasser-Anreicherung im Bereich der Verdunstungs-Grenzflächen im Blatt. Aus diesen Messgrössen wurde ein mittlerer θ-Schätzwert von ≈ 0.6 abgeleitet. Es wurde zudem eine gute Übereinstimmung zwischen modellierter und gemessener Blattwasser-Anreicherung im Bereich der Verdunstungs-Grenzflächen gefunden. Das hierbei verwendete Modell war zuvor für Bedingungen ausserhalb der Astkammern optimiert wurden.