

Diss. ETH No. 15186

Mobilisation of soil N and turnover rates of  
residual biomass: key factors in the response of  
*Lolium perenne* L. swards to CO<sub>2</sub> enrichment

a dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH  
for the degree of  
DOCTOR OF NATURAL SCIENCES

presented by  
**Manuel Kurt Schneider**  
Dipl. Ing.-Agr., ETH Zurich

born November 18, 1973  
citizen of Freienstein-Teufen (ZH)

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. E. Frossard, examiner

Prof. Dr. J. Nösberger (em.) & PD Dr. A. Lüscher, co-examiners

2003

## Summary

---

Carbon (C) is increasingly available for plant photosynthesis through the rising partial pressure of carbon dioxide ( $p\text{CO}_2$ ) in the atmosphere, caused by the burning of fossil fuels and large-scale changes in land use. The shift in the relation of C to other resources, in particular to nitrogen (N), alters plant growth, the allocation of biomass and inputs of biomass into the soil. Changed C assimilation in response to elevated  $p\text{CO}_2$  is affecting the global C cycle. Altered inputs of biomass may change N dynamics in the soil and feed back on the plant's response to elevated  $p\text{CO}_2$ .

In swards of *Lolium perenne* L. (perennial ryegrass), elevated  $p\text{CO}_2$  stimulated the uptake of C by photosynthesis, but this response was reflected to a lesser extent in harvestable biomass, particularly at low N fertilisation. At high N, the response of harvested biomass to elevated  $p\text{CO}_2$  became stronger over the years, suggesting changes in ecosystem processes over time.

To understand the effects of elevated  $p\text{CO}_2$  on managed permanent grassland, I investigated the production of residual biomass (stubble and roots) and feedback mechanisms through N sources in the soil as affected by N supply. The investigation focused on (i) the turnover rates of stubble and roots and (ii) the mobilisation of N from soil in swards of *L. perenne* at ambient and 60 Pa  $p\text{CO}_2$  combined with a supply of 14 or 56 g N  $\text{m}^{-2} \text{a}^{-1}$ . Elevated  $p\text{CO}_2$  was achieved using Free-Air  $p\text{CO}_2$  Enrichment (FACE). Turnover rates were determined by  $^{14}\text{C}$  multiple-pulse labelling and  $^{13}\text{C}$  steady-state labelling of swards growing in tubes inserted into the field. Using  $^{15}\text{N}$ -labelled fertiliser, I studied the effects of elevated  $p\text{CO}_2$  and N supply on N derived from unlabelled soil organic matter

## Summary

---

(SOM) for ten years (1993 to 2002) and effects of long-term pCO<sub>2</sub> and N supply on N derived from soil (including remobilised fertiliser N).

Average turnover rates of stubble and roots were 2.7 a<sup>-1</sup> and 1.2 a<sup>-1</sup>, respectively. The two methods of labelling gave estimates of turnover rates of stubble within around 10% indicating that C isotopes are valuable tools for assessing turnover rates of stubble. Elevated pCO<sub>2</sub> increased harvestable biomass by 9% at low N and by 21% at high N. However, harvestable biomass accounted for only 29 to 49% of the net primary production (NPP) and was not a good indicator of the plant's response to elevated pCO<sub>2</sub>. Elevated CO<sub>2</sub> increased the turnover rates of stubble by 33% at low N but reduced the turnover rates by 12% at high N. At elevated pCO<sub>2</sub>, the production of stubble was stimulated by 70% at low N, but did not change at high N. Elevated pCO<sub>2</sub> stimulated the mass of residual leaf lamina by 50% at low N and by 26% at high N. Turnover rates and production of roots were unaffected by pCO<sub>2</sub>. The results suggest a preferential allocation of biomass to stubble when the N supply is limited, which is driven by source-sink relations rather than by optimum resource capture. Production of residual plant biomass linked, thus, the strong stimulation of photosynthesis and the weak response of harvestable biomass in N-limited ecosystems at elevated pCO<sub>2</sub>. The response of NPP to elevated pCO<sub>2</sub> was 34% at low N and 9% at high N. Under elevated pCO<sub>2</sub>, NPP was unaffected by N supply, probably due to a higher N use efficiency. NPP would have been underestimated by 20 to 40% if the standing biomass alone had been assessed, i.e., a turnover rate for stubble and roots of 1 a<sup>-1</sup> had been assumed. Hence, it is essential to measure turnover rates of residual biomass when estimating NPP of permanent grassland.

In the long term, the response of harvestable biomass to elevated pCO<sub>2</sub> at high N increased from 7% in 1993 to 32% in 2002, but remained low at low N. At high N, increasingly more N was mobilised from unlabelled SOM at elevated than at ambient pCO<sub>2</sub>. In contrast, at low N, the amounts of N derived from unlabelled

## Summary

---

SOM were smaller at elevated than at ambient pCO<sub>2</sub>. A higher proportion of N from soil was found following long-term elevated pCO<sub>2</sub> and high N supply. N availability in soil may have limited initially the response of harvestable biomass to elevated pCO<sub>2</sub>. At high N, altered composition and activity of microbial and fungal communities in the soil as well as adjustments of the plants may have increased the mobilisation of N from soil, especially from unlabelled SOM. Consequently, the response of harvestable biomass to elevated pCO<sub>2</sub> was influenced by a greater N availability. Hence, there are feedback mechanisms in the soil, which may be revealed only in long-term experiments.

A changed availability of C and N, caused by the increasing pCO<sub>2</sub> in the atmosphere, altered the allocation of biomass in favour of stubble. Greater inputs of biomass to the soil under elevated pCO<sub>2</sub> and at high N resulted in feedback mechanisms, which have rarely been observed so far, but may have important consequences for the long-term response of ecosystems to elevated pCO<sub>2</sub> and N supply.

## Zusammenfassung

---

Das Verbrennen fossiler Energiequellen und weiträumig veränderte Landnutzung lassen den Partialdruck von Kohlendioxid ( $p\text{CO}_2$ ) in der Atmosphäre ansteigen und machen Kohlenstoff (C) besser verfügbar für die Photosynthese. Das geänderte Verhältnis von C zu anderen Wachstumsressourcen, insbesondere Stickstoff (N), verändert das Pflanzenwachstum, die Verteilung von Biomasse in der Pflanze und die Biomasseeinträge in den Boden. Veränderte C-Aufnahme in Abhängigkeit von erhöhtem  $p\text{CO}_2$  beeinflusst den globalen C-Kreislauf. Veränderte Biomasseeinträge können den N-Kreislauf im Boden und via N-Verfügbarkeit die Pflanzenreaktion auf einen erhöhten  $p\text{CO}_2$  beeinflussen.

Ein erhöhter  $p\text{CO}_2$  steigerte die C-Aufnahme in Beständen von *Lolium perenne* L. (Englisches Raygras), aber diese Reaktion schlug sich in geringerem Ausmass im Schnittertrag nieder, insbesondere bei geringer N-Düngung. Der Ertrag reagierte bei hoher N-Düngung über die Jahre stärker auf einen erhöhten  $p\text{CO}_2$ , was Veränderungen in Ökosystemprozessen nahelegt.

Um die Reaktion von bewirtschaftetem Dauergrünland auf ein erhöhtes  $\text{CO}_2$ -Angebot zu verstehen, untersuchte ich die Produktion von Restbiomasse (Stoppeln und Wurzeln) und Rückkoppelungsprozesse via N-Quellen im Boden bei unterschiedlicher N-Düngung. Schwerpunkte waren erstens die Umsatzraten von Stoppeln und Wurzeln und zweitens die Freisetzung von N aus dem Boden in Beständen von *Lolium perenne* unter natürlichem und auf 60 Pa erhöhtem  $p\text{CO}_2$  bei Düngung mit 14 oder 56 g N  $\text{m}^{-2} \text{a}^{-1}$ . Der  $p\text{CO}_2$  wurde durch Freiluft- $\text{CO}_2$ -Anreicherung (FACE) erhöht. Umsatzraten wurden mittels mehrfacher  $^{14}\text{C}$ -Pulsmarkierung und  $^{13}\text{C}$ -Dauermarkierung von Beständen in Töpfen bestimmt, die im Feld bodeneben eingelassen waren. Mit  $^{15}\text{N}$ -

## Zusammenfassung

---

markiertem Dünger wurden Effekte von erhöhtem  $p\text{CO}_2$  und N-Düngung auf die N-Mobilisierung aus unmarkierter organischer Bodensubstanz (OBS) während zehn Jahren (1993 bis 2002) untersucht und Effekte von mehrjährigem  $p\text{CO}_2$  und N-Düngung auf die N-Menge aus dem Boden gemessen (einschliesslich remobilisiertem Dünger-N).

Die durchschnittlichen Umsatzraten von Stoppeln und Wurzeln betragen  $2.7 \text{ a}^{-1}$  resp.  $1.2 \text{ a}^{-1}$ . Durch die beiden Markierungsmethoden konnten Umsatzraten der Stoppeln mit einer Abweichung von etwa 10% bestimmt werden, was zeigt, dass Umsatzraten von Stoppeln mittels C-Isotopen erfolgreich geschätzt werden können. Erhöhter  $p\text{CO}_2$  steigerte den Schnittertrag um 9% bei tiefer und 21% bei hoher N Gabe. Allerdings machte der Schnittertrag nur 29 bis 49% der Netto-Primärproduktion (NPP) aus. Ein erhöhter  $p\text{CO}_2$  vergrösserte die Umsatzrate der Stoppeln um 33% bei geringer N-Düngung, verringerte sie aber um 12% bei hohem N. Unter erhöhtem  $p\text{CO}_2$  nahm die Stoppelproduktion um 70% bei tiefem N zu, blieb aber bei hohem N unverändert. Die Restblattmasse vergrösserte sich um 50% bei tiefem und 26% bei hohem N. Umsatzraten und Produktion der Wurzeln wurden vom  $p\text{CO}_2$  nicht beeinflusst. Diese Resultate zeigen, dass bei N-Limitierung Biomasse vor allem in die Stoppeln verlagert wird und dass dieser Effekt eher auf Quell-Senke-Verhältnisse als auf eine optimierte Ressourcenaufnahme zurückzuführen ist. Die Reaktion der Restbiomasse erklärte in N-limitierten Ökosystemen unter erhöhtem  $p\text{CO}_2$  deshalb die starke Steigerung der C-Aufnahme mit der fehlenden Reaktion des Schnittertrages. Die Reaktion der NPP auf erhöhten  $p\text{CO}_2$  betrug 34% bei tiefem und 9% bei hohem N. Unter erhöhtem  $p\text{CO}_2$  war die NPP unabhängig von der N-Düngung, möglicherweise aufgrund höherer N-Effizienz. Die NPP wäre um 20 bis 40% unterschätzt worden, wenn nur die stehende Biomasse gemessen, d.h. die Umsatzraten von Stoppeln und Wurzel als  $1 \text{ a}^{-1}$  angenommen worden

## Zusammenfassung

---

wären. Umsatzraten von Restbiomasse sind deshalb bei Schätzungen der NPP zu berücksichtigen.

Die Reaktion des Schnittertrages auf erhöhten  $p\text{CO}_2$  stieg unter hohem N von 1993 7% auf 2002 32% an, blieb bei tiefem N aber niedrig. Unter erhöhtem  $p\text{CO}_2$  wurde bei hoher N-Düngung zunehmend mehr N aus der unmarkierten OBS freigesetzt als unter natürlichem  $p\text{CO}_2$ . Bei tiefem N waren die N-Mengen aus der unmarkierten OBS dagegen kleiner unter erhöhtem als unter natürlichem  $p\text{CO}_2$ . Bei hoher N-Düngung stammte nach mehrjähriger  $\text{CO}_2$ -Erhöhung ein grösserer Anteil an N aus dem Boden als unter natürlichem  $p\text{CO}_2$ . Anfänglich dürfte das N-Angebot im Boden die  $p\text{CO}_2$ -Reaktion des Ertrages beschränkt haben. Mit der Zeit könnten unter hohem N veränderte Populationen von Bodenorganismen oder Anpassungen der Pflanzen eine vermehrte Mobilisierung von N aus dem Boden, besonders aus unmarkierter OBS, bewirkt haben. In der Folge reagierte der Ertrag auf die zunehmende N-Verfügbarkeit. Es gibt also Rückkoppelungsmechanismen im Boden, die nur in Langzeitversuchen beobachtet werden können.

Ich schliesse daraus, dass die veränderte Verfügbarkeit von C und N durch einen erhöhten  $p\text{CO}_2$  zu einer vermehrten Verlagerung von Biomasse in die Stoppeln führte. Grössere Biomasseeinträge in den Boden unter erhöhtem  $p\text{CO}_2$  riefen bei hoher N-Düngung Rückkoppelungsprozesse hervor, die bisher selten beobachtet wurden. Für die langfristige Reaktion von Ökosystemen auf einen steigenden  $p\text{CO}_2$  und N-Düngung kann dies wichtige Folgen haben.