

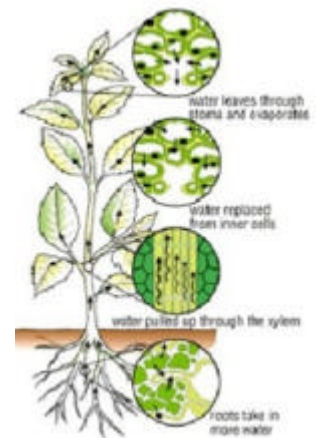
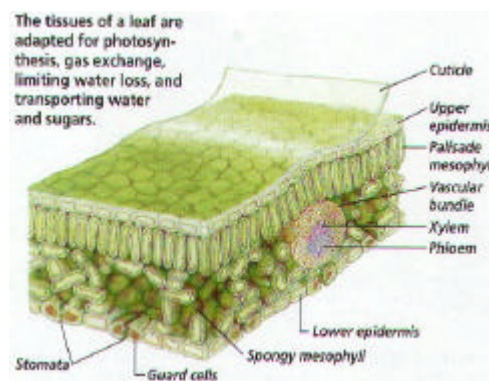
2 december 2004

# Invloed van CO<sub>2</sub>-toename op verdamping en groei van planten

Een literatuuronderzoek voor de Droogtestudie Nederland

© 2004 Kiwa N.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen, of enig andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.



**Kiwa N.V.**

**Water Research**

Groningenhaven 7

Postbus 1072

3430 BB Nieuwegein

Telefoon 030 60 69 511

Fax 030 60 61 165

Internet [www.kiwa.nl](http://www.kiwa.nl)



# Colofon

**Titel**

Invloed van CO<sub>2</sub> -toename op verdamping en groei van planten;  
Een literatuuronderzoek voor de Droogtestudie Nederland

**Projectnummer**

30.5858.400

**Projectmanager**

J.W. Kooiman

**Kwaliteitsborger(s)**

Jan-Philip Witte

**Auteur(s)**

Annette Doomen & Jan-Philip Witte

**Afbeeldingen voorpagina**

[www.sciencescope.cu.uk](http://www.sciencescope.cu.uk); [www.sirinet.net](http://www.sirinet.net)

Dit rapport is niet openbaar en slechts verstrekt aan de opdrachtgevers van het Contractonderzoekproject/adviesproject. Eventuele verspreiding daarbuiten vindt alleen plaats door de opdrachtgever zelf.



# Inhoud

	<b>Inhoud</b>	<b>2</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>Invloed CO<sub>2</sub> stijging op verdamping</b>	<b>4</b>
2.1	Inleiding	4
2.2	Terugkoppelingsmechanismen	7
2.3	Effecten op transpiratie en evapotranspiratie	8
2.4	Transpiratie en evapotranspiratie door bomen en bos	9
<b>3</b>	<b>Invloed CO<sub>2</sub>-toename op gewasgroei</b>	<b>10</b>
3.1	Inleiding	10
3.2	Algemene trends	10
3.3	Toename biomassa landbouwgewassen bij verdubbeling CO <sub>2</sub> -gehalte	11
<b>4</b>	<b>Invloed CO<sub>2</sub> toename op concurrentieverhoudingen</b>	<b>13</b>
<b>5</b>	<b>Discussie</b>	<b>14</b>
5.1	Conclusies	14
5.2	Gevolgen voor de hydrologie van Nederland: een verkenning	14
5.3	Vervolgonderzoek	16
	<b>Referenties</b>	<b>18</b>
	<b>Bijlage 1 Tarwe: biomassatoename bij verschillende meetmethodes</b>	<b>21</b>

# 1 Inleiding

Deze notitie is opgesteld in het kader van fase 2a van de Droogtestudie Nederland. Een van de doelen van deze fase is het schatten van de toestand van de natuur in de tweede helft van deze eeuw, onder een naar verwachting gewijzigd klimaat. Hierbij wil men gebruik maken van hydrologische modellen die tot nu toe werden gebruikt bij de ondersteuning van het waterbeleid in Nederland. Het is echter de vraag of, en zo ja hoe, men deze modellen kan inzetten bij het analyseren van klimaatsscenario's. Voor de beantwoording van die vraag zijn onder meer gegevens nodig over het effect van een CO<sub>2</sub>-toename op de evapotranspiratie, de biomassa-productie en de concurrentieverhouding tussen plantensoorten (Witte, 2004).

In dit rapport wordt verslag gedaan van een bronnenonderzoek naar deze gegevens: door middel van literatuurrecherche, het zoeken op internet en het raadplegen van deskundigen hebben wij geprobeerd zo goed mogelijk te achterhalen wat de effecten zijn van een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte in de aardse atmosfeer.

De door ons gevonden effecten van het CO<sub>2</sub>-gehalte op de verdamping van planten zijn samengevat in Hoofdstuk 2. Hoofdstuk 3 gaat over de verandering van de biomassa-productie. Resultaten van ons onderzoek naar de gevolgen voor de concurrentieverhoudingen tussen plantensoorten komen in Hoofdstuk 4 aan de orde. In Hoofdstuk 5 vatten we de belangrijkste resultaten van ons onderzoek samen en doen we aanbevelingen voor een vervolgstudie.

## 2 Invloed CO<sub>2</sub> stijging op verdamping

### 2.1 Inleiding

Door een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte sluiten de huidmondjes van planten zich eerder waardoor hun transpiratie afneemt. Afname van de transpiratie door een enkel blad betekent niet dat de evapotranspiratie van de vegetatie als geheel afneemt. De relatie tussen CO<sub>2</sub>, transpiratie en evapotranspiratie wordt beïnvloed door diverse terugkoppelingsmechanismen waardoor de gevolgen van een CO<sub>2</sub>-stijging voor het waterverbruik moeilijk zijn te voorspellen. Deze terugkoppelingsmechanismen worden in Paragraaf 2.2 uiteengezet.

Onder de aanname dat de relatieve luchtvochtigheid, de windsnelheid en de globale straling niet veranderen, kan met bestaande verdampingsformules, zoals die van Penman en die van Makkink, worden berekend hoe de referentieverdamping ten opzichte van het huidige CO<sub>2</sub>-gehalte zal toenemen wanneer de temperatuur in Nederland stijgt. Dit noemen wij het temperatuureffect. De potentiële verdamping is de verdamping van een gewas dat van voldoende water van geschikte kwaliteit wordt voorzien. De werkelijke verdamping (actuele verdamping) kan lager zijn dan de potentiële door te natte of te droge omstandigheden, die respectievelijk leiden tot een anaerobe bodemcondities en een gebrek aan water. Effecten van zuurstofstress en droogtestress kunnen ook goed worden berekend, en wel met bodemvochtmodellen zoals SWAP en MOZART.

Naar verwachting zal de potentiële verdamping weer worden gereduceerd doordat planten efficiënter met water omgaan bij een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte: dit noemen wij het 'water use efficiency effect', afgekort wue-effect. Het wue-effect kan niet met bestaande bodemvochtmodellen worden berekend en daarom richten we ons in dit hoofdstuk juist op dit effect. Het is handig het wue-effect uit te drukken in een verandering van de gewasfactor, dat wil zeggen de factor die de verhouding tussen de potentiële verdamping en de referentieverdamping weergeeft. Hydrologische modellen maken namelijk meestal gebruik van gepubliceerde gewasfactoren (o.a. Feddes, 1987).

Over de effecten van een CO<sub>2</sub>-toename op de evapotranspiratie is relatief veel gepubliceerd. Deze resultaten kunnen worden gebruikt om gewasfactoren bij te stellen. Wanneer bijvoorbeeld de potentiële verdamping van een gewas door een verdubbeling van de CO<sub>2</sub>-concentratie met 20% daalt, kan de gewasfactor voor dit gewas met 20% naar beneden kan worden bijgesteld. In Paragraaf 2.3 worden de resultaten van onderzoek naar de verandering van gewasverdampingsfactoren van natuurlijke vegetaties en landbouwgewassen besproken. Paragraaf 2.4 gaat over bomen.

De belangrijkste resultaten van beide onderzoeken zijn samengevat in Tabel 2-1.

Tabel 2-1. Procentuele verandering in evapotranspiratie, gemeten en berekend aan de hand van transpiratie en gemeten transpiratie bij een verhoogd CO<sub>2</sub>-gehalte (het huidige gehalte is 368 ppm; Gitay et al., 2002). Als publicaties meerdere getallen geven is daarvan het gemiddelde gegeven.

#### A EVAPOTRANSPIRATIE

Begroeiing	[CO <sub>2</sub> ] (ppm)	dET (%)	meetlocatie	meetmoment	publicatie
1 Wintertarwe	700	-21	Nederland	gemiddeld over groeiseizoenen	Dijkstra et al. (1999)
2 Zomertarwe	550	-4	Arizona USA	gemiddeld over 2 groeiseizoenen (januari-mei)	Hunsaker et al. (2000)
3 Zomertarwe (Triticum aestivum L.)	700	-4	China	gemiddelde 30-70 dagen na zaaien, onder condities als in	Li et al. (2004)
4 Sorghum	550	-10	Arizona USA	gemiddeld over 2 groeiseizoenen	Conley et al. (2001)
5 Veenvegetatie	560	-10	Nederland	gemiddeld over juli-augustus	Heijmans et al. (2001)
6 Sojabonen	700	-25	USA (Florida?)	gemiddelde over 18 dagen vanaf 4 weken na zaaien	Serraj et al. (1999)

#### B EVAPOTRANSPIRATIE AFGELEID UIT TI

Begroeiing	[CO <sub>2</sub> ] (ppm)	dET (%)	meetlocatie	meetmoment	publicatie
7 Zomertarwe (Triticum aestivum L.)	700	-50	China?	?	Dong-Xiu et al. (2002)
8 Zomertarwe (Triticum aestivum L.)	600	-14	India	gemiddeld over ontkiemen-rijpe graankorrels	Agrawal en Deepak (2003)
9 Grasland op zandsteen	700	-26	California	gemiddelde over groeiseizoenen van 10 jaar	Jackson et al. (1998)
10 Grasland op serpentijn	700	-26	California	gemiddelde over groeiseizoenen van 10 jaar	Jackson et al. (1998)
11 Steeneik	900	-17	Japan	augustus-september	Liang en Maruyama (1995)
12 Douglas spar	530	-10	?	gemiddeld over drie jaar (start met 2-jarige bomen)	Apple et al. (2000)
13 10 C3-gewassen	700	-16	?	?	Cure en Acock (1986)
14 Berk-zaailingen	800	-20	USA of Canada?	gemiddelde over 2 dagen, 60 dagen na zaaien	Wayne et al. (1998)

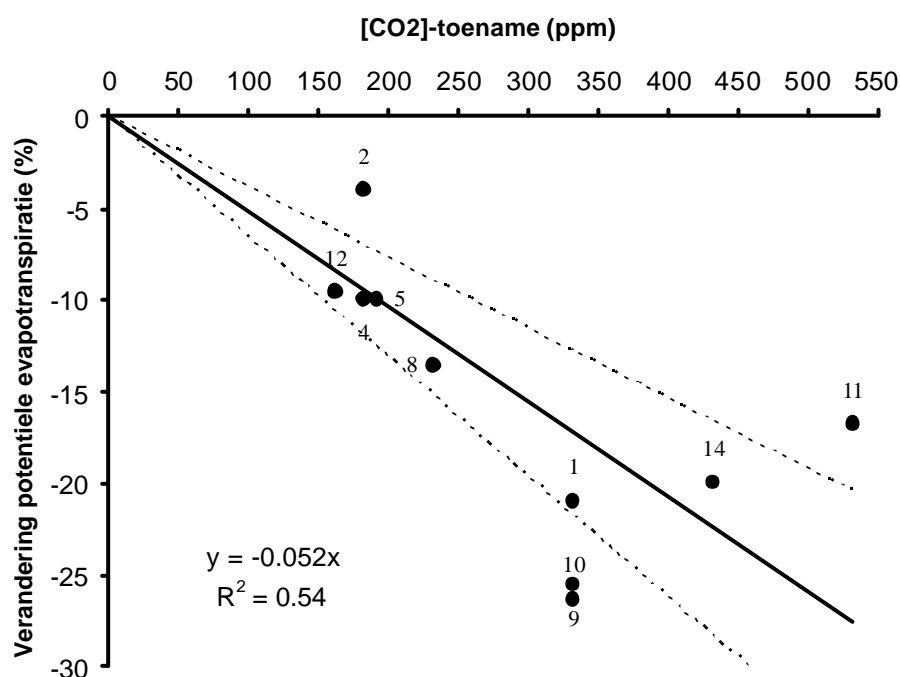
#### C TRANSPIRATIE

Begroeiing	[CO <sub>2</sub> ] (ppm)	dT (%)	meetlocatie	meetmoment	publicatie
Zomertarwe (Triticum aestivum L.)	700	-63	?	?	Dong-Xiu et al. (2002)
Zomertarwe (Triticum aestivum L.)	600	-17	India	gemiddeld over ontkiemen-rijpe graankorrels	Agrawal en Deepak (2003)
Grasland op zandsteen	700	-32	California	gemiddelde over groeiseizoenen van 10 jaar	Jackson et al. (1998)
Grasland op serpentijn	700	-33	California	gemiddelde over groeiseizoenen van 10 jaar	Jackson et al. (1998)
Steeneik	900	-21	Japan	augustus-september	Liang en Maruyama (1995)
Douglas spar	530	-12	?	gemiddeld over drie jaar (start met 2-jarige bomen)	Apple et al. (2000)
10 C3-gewassen	700	-20	?	?	Cure en Acock (1986)
Berk-zaailingen	800	-25	USA of Canada?	gemiddelde over 2 dagen, 60 dagen na zaaien	Wayne et al. (1998)



Er zijn vele publicaties over dit onderwerp verschenen, maar vaak gaat het om modelsimulaties (o.a. Kruijt et al., 1999) wordt slechts de trend beschreven, worden er geen getallen gegeven, wordt de verandering in de waterhuishouding van planten in een andere grootte dan transpiratie of evapotranspiratie uitgedrukt, zijn effecten onder droogtestress bepaald, of is tijdens het experiment tevens de temperatuur veranderd. In Tabel 2-1 zijn alleen experimenten opgenomen waar de vegetatie van voldoende water werd voorzien, en waarbij de temperatuur niet werd gevarieerd.

In het middendeel B van Tabel 2-1 is de evapotranspiratie gegeven zoals afgeleid uit de waarden voor de verandering van de transpiratie uit het onderste deel C van Tabel 2-1. Hierbij is er, volgens een mondelinge mededeling van dr. ir J.C. van Dam (WUR) van uitgegaan dat de evapotranspiratie voor ongeveer 80% uit transpiratie bestaat. De verandering van de evapotranspiratie wordt dus berekend door de verandering van de transpiratie met 0.8 te vermenigvuldigen. De waarden van de verandering van de evapotranspiratie uit delen A en B van Tabel 2-1 zijn uitgezet in Figuur 2-1. Experimenten die te kort duurden of waarvan de duur onbekend is, zijn in Figuur 2-1 weggelaten (punten 3, 6, 7 en 13). Een effect van CO<sub>2</sub>-verrijking is namelijk dat planten meer biomassa gaan produceren, wat positief terugkoppelt op de verdamping. Alleen langdurige experimenten waarbij de biomassa in evenwicht verkeert met de verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie, zijn dus bruikbaar.



Figuur 2-1. Procentuele verandering van de potentiële evapotranspiratie bij een stijging van het CO<sub>2</sub>-gehalte. De cijfers bij de punten corresponderen met de eerste kolom van Tabel 2-1. Voor de berekening van de punten is uitgegaan van een CO<sub>2</sub>-concentratie van 368 ppm, een waarde die volgens Gitay et al. (2002) gold in het jaar 2000. Stippellijnen geven het 95%-betrouwbaarheidsinterval van de regressielijn  $y = ax$  aan.

Omdat we op zoek zijn naar het wue-effect, gaat het in Tabel 2-1 en Figuur 2-1 steeds om de potentiële evapotranspiratie. Lockwood (1999) concludeert dat een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte zowel de potentiële als de werkelijke evapotranspiratie kan onderdrukken en dat bij sommige vegetaties (voornamelijk hoge ruwe vegetaties) de verhouding tussen deze twee posten zal veranderen als gevolg van de afname van de transpiratie. Deze conclusie ligt voor de hand: wanneer de potentiële verdamping afneemt wordt de hoeveelheid beschikbaar bodemwater minder snel verbruikt en dus zal de werkelijke verdamping pas later in het groeizoen door een gebrek aan bodemvocht worden gereduceerd. In natte omstandigheden zullen anearobe bodemcondities langer aanhouden door een lagere potentiële verdamping, wat tot een extra reductie van de werkelijke verdamping kan leiden. Nogmaals: het gevolg van een andere bodemwaterbalans kan goed met bestaande modellen worden berekend en wij kunnen ons dus richten op het wue-effect: de gevolgen voor de potentiële verdamping, uit te drukken in een verandering van de gewasfactor.

## 2.2 Terugkoppelingsmechanismen

### *Terugkoppeling door toename bladoppervlak*

De weerstand van de huidmondjes neemt toe bij een CO<sub>2</sub>-toename, maar tegelijkertijd wordt door een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte de productie van bladoppervlak gestimuleerd (Hoofdstuk 3). Door het grotere bladoppervlak neemt de transpiratie toe maar tegelijkertijd beschaduwde het extra bladoppervlak meer grondoppervlak waardoor evaporatie door de bodem afneemt ([www.co2science.org](http://www.co2science.org)). Deze terugkoppelingseffecten werden bij verschillende experimenten gevonden.

Het netto-effect (afname, toename of geen verandering van de evapotranspiratie) varieert per plantensoort. Over het algemeen geldt dat bij wilde planten en gewassen de potentiële evapotranspiratie afneemt of gelijk blijft bij een CO<sub>2</sub>-toename. Voor bomen wordt in het merendeel van de publicaties geconcludeerd dat de evapotranspiratie gelijk blijft of toeneemt. Deze conclusie strookt echter niet met de drie getallen in Tabel 2-1 (voor Steeneik, Douglas spar en Steeneik).

### *In een veengebied: Symbiose tussen mossen en vaatplanten.*

Veenmos (*Sphagnum spec.*), dominant in veengebieden, geldt als een belangrijke koolstofvastlegger en heeft geen huidmondjes. De invloed van het CO<sub>2</sub>-gehalte op de transpiratie, zoals die voorkomt bij vaatplanten, geldt daarom niet voor Veenmos en de evapotranspiratie in een Veenmos-monocultuur neemt daardoor niet af bij een CO<sub>2</sub>-toename. De evapotranspiratie door Veenmos wordt (naast temperatuur en straling) voornamelijk beïnvloed door de windsnelheid aan het maaiveld en het waterniveau. Vaatplanten beïnvloeden in een veengemeenschap de evapotranspiratie door Veenmos echter indirect: door het verlagen van de windsnelheid aan het maaiveld en door het invangen van zonlicht (Heijmans et al., 2001).

Een kleine toename van de bedekking door vaatplanten creëert gunstiger condities voor *Sphagnum* (minder verdamping door minder wind en minder zonnestraling) waardoor er een nieuw evenwicht ontstaat tussen de groei van Veenmos en vaatplanten. Door een te grote toename in de bedekking door vaatplanten kan de evapotranspiratie in de zomer echter juist toenemen, waardoor de vochtcondities voor Veenmos minder gunstig worden.

### 2.3 Effecten op transpiratie en evapotranspiratie

Verskillende experimenten op kruidachtige planten en gewassen hebben een afname van de evapotranspiratie onder een verhoogd CO<sub>2</sub>-gehalte aangetoond. Een complicerende factor hierbij is dat er in die experimenten verschillende methoden zijn gebruikt om de invloed van CO<sub>2</sub>-gehalte op evapotranspiratie of transpiratie te onderzoeken.

Op basis van literatuuronderzoek concluderen Pospisilova en Catsky (1999) dat uit 75% van de geanalyseerde 150 experimenten blijkt dat de weerstand van de huidmondjes toeneemt en de transpiratie afneemt bij een CO<sub>2</sub> -toename, en dat in 90% van de experimenten de efficiëntie van het waterverbruik ('water use efficiency', WUE: de ratio van waterverbruik en gewasproductie) toeneemt. In ruim 50% van de studies neemt het totale waterverbruik door planten af.

De resultaten van verschillende experimenten, samengevat op [www.fao.org](http://www.fao.org) laten bij een CO<sub>2</sub>-stijging van 200 tot 350 ppm ten opzichte van het huidige gehalte de tendens zien van een beperkte verandering van het waterverbruik per eenheid landoppervlak (evapotranspiratie), variërend van -20 tot +10%. De sterkte van deze verandering is onder andere afhankelijk van abiotische factoren en de plantensoort. De WUE neemt wel duidelijk toe: bij een CO<sub>2</sub>-stijging van 200-350 ppm zal de productiviteit per eenheid water toenemen met naar verwachting 20-40%.

Onder gelijke condities varieert de afname van de evapotranspiratie sterk per plantensoort. Daarnaast geven verschillende experimenten verschillende resultaten, waarbij de abiotische omstandigheden een belangrijke rol spelen. Naast het CO<sub>2</sub>-gehalte zijn belangrijke abiotische parameters: de temperatuur, de water- en nutriëntenbeschikbaarheid en het ozongehalte. In het algemeen geldt dat de afname van de evapotranspiratie groter is bij hoge bodemstikstofgehaltenes en onder omstandigheden zonder droogtestress (Hunsaker et al., 2000; Conley et al., 2001). Dat droogtestress tot een kleinere afname leidt is, zoals vermeld, logisch: de betere WUE leidt tot betere bodemvochtcondities zodat in droge perioden minder snel transpiratiereductie optreedt.

C3- en C4-planten reageren verschillend op een CO<sub>2</sub>-toename. Het verschil zit in het feit dat C4-planten efficiënter met CO<sub>2</sub> omgaan, waardoor ze hun verdamping minder reduceren bij een stijging van de CO<sub>2</sub>-concentratie. C3-planten komen in Nederland veel meer voor dan C4-planten. C4-planten zijn met name te vinden in de Tropen.

In Nederland voorkomende C4-planten zijn onder ander Mais (*Zea mais*), Amarant (*Amaranthus*), Vingergras (*Digitaria*), Hanepoot (*Echinochloa*), Plathandjesgras (*Eleusine*), Liefdegras (*Eragrostis*), Gierst-soorten (*Panicum*), Sorgo (*Sorghum*) en Slijkgras (*Spartina*).

Helaas worden in slechts enkele publicaties getallen gegeven van de afname van de evapotranspiratie (Tabel 2-1). Deze getallen betreffen bovendien meestal veranderingen in de WUE of in de transpiratie. De WUE wordt vaak (maar niet altijd) gedefinieerd en berekend als de hoeveelheid vastgelegde koolstof per eenheid waterverbruik per eenheid bladoppervlak. De verandering van de WUE zou omgerekend kunnen worden naar de verandering van transpiratie als er getallen gegeven zouden zijn over de verandering van de hoeveelheid vastgelegde koolstof en het bladoppervlak. Deze gegevens ontbreken echter meestal, zodat een omrekening naar de voor ons relevante gewasfactoren niet mogelijk is.

#### 2.4 Transpiratie en evapotranspiratie door bomen en bos

De weerstand van de huidmondjes van boombladeren verandert veel minder sterk door een CO<sub>2</sub> stijging dan bij kruidachtige soorten het geval is. Bij een verdubbeling van het CO<sub>2</sub> gehalte neemt de weerstand van de huidmondjes van bomen gemiddeld 20% toe, terwijl bij kruidachtige planten de toename gemiddeld 40% is (Field et al., 1995; Saxe et al., 1998). In de vergelijking van Penman-Monthieith is de weerstand van de huidmondjes een grootheid, dus is het in principe mogelijk met deze vergelijking nieuwe potentiële verdampingscijfers te berekenen. In die cijfers is dan echter nog geen rekening gehouden met het effect op de verdamping van een toename van de biomassa.

Huidmondjes van sommige boomsoorten lijken helemaal niet te reageren op een CO<sub>2</sub>-stijging. Dit geldt volgens Beerling et al. (1996) voor Beuk en Berk, hoewel Wayne et al. (1998) wel een afname van de transpiratie bij Berken vonden. Het klimaat zou hierbij een rol kunnen spelen. Zomereik en Amerikaanse eik lijken wat betreft de weerstand van de huidmondjes sterker dan Beuk en Berk op een CO<sub>2</sub>-toename te reageren (Beerling et al., 1996). In Saxe et al. (1998) wordt geconcludeerd dat het versterkende effect van CO<sub>2</sub> op de transpiratie door de toename van het bladoppervlak vaak minstens even groot is als het verzwakkende effect door het sluiten van de huidmondjes. Daardoor is naar verwachting de verandering van de evapotranspiratie klein.

Concluderend: door de beperkte afname van de transpiratie en de toename van het bladoppervlak is de afname van de evapotranspiratie bij bomen waarschijnlijk veel kleiner dan bij kruidachtige planten (Liang en Maruyama, 1995; Beerling et al., 1996). Het watergebruik door bomen zou zelfs toe kunnen nemen (Saxe et al., 1998).

# 3 Invloed CO<sub>2</sub>-toename op gewasgroei

## 3.1 Inleiding

De verandering van biomassa-productie als reactie op een CO<sub>2</sub>-toename varieert met de duur van blootstelling aan hoge CO<sub>2</sub>-gehaltenes, het ontwikkelingsstadium van de plant, de plantensoort en de beschikbaarheid van primaire voedingsbronnen. Bovendien komen gelijk met de toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte ook andere vervuilende stoffen (ozon, stikstofoxide, zwavel dioxide) in de lucht en kan de UV-straling toenemen (Poorter en Pérez-Soba, 2001). Hierdoor wordt de toch al complexe relatie tussen CO<sub>2</sub> en biomassa-productie nog complexer.

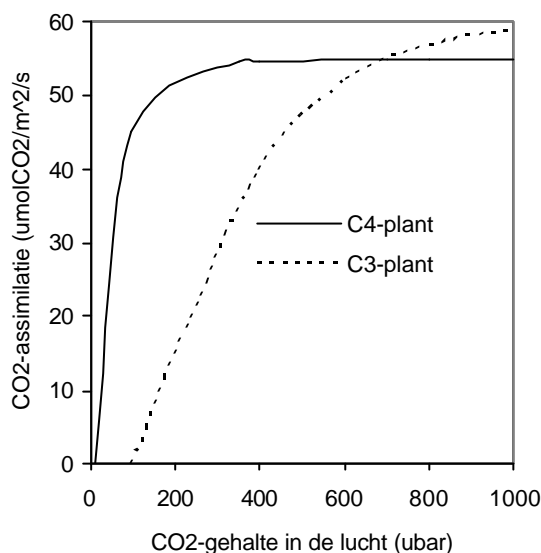
In dit hoofdstuk worden alleen de resultaten van ons onderzoek naar de relatie tussen CO<sub>2</sub>-gehalte en biomassa-productie van landbouwgewassen samengevat. Het gaat daarbij om experimenten waarbij overige abiotische factoren niet zijn gevarieerd.

## 3.2 Algemene trends

De in de literatuur beschreven trends in de biomassa-productie bij een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte vatten wij hier puntsgewijs samen:

- In bijna alle publicaties wordt gesignaleerd dat de biomassa van zowel landbouwgewassen als natuurlijke gewassen toeneemt. Van de natuurlijke gewassen vertoont alleen Engels slijkgras (*Spartina anglica*) een lichte afname van de biomassa-productie (Poorter en Navas, 2000). Dit zou het gevolg kunnen zijn van de hoge saliniteit van de standplaats van deze plant. Bovendien is deze soort een C<sub>4</sub>-plant, zie volgende punt.
- De biomassa van C<sub>3</sub>-planten neemt bij een verdubbeling van het CO<sub>2</sub>-gehalte sterker toe dan van C<sub>4</sub>-planten (Haasnoot et al., 1999; Poorter, 2003). C<sub>4</sub>-planten bereiken bij een relatief laag CO<sub>2</sub>-gehalte het compensatiepunt, het punt waarbij de vastlegging van CO<sub>2</sub> door fotosynthese gelijk is aan de respiratie en waarbij dus de netto koolstofuitwisseling nul is. Bij C<sub>3</sub>-planten, daarentegen, gaat de toename van CO<sub>2</sub>-assimilatie veel langer door bij een stijgend CO<sub>2</sub>-gehalte (Figuur 3-1). Bij een bepaald CO<sub>2</sub>-gehalte zal de koolstofassimilatie van C<sub>3</sub>-planten die van C<sub>4</sub>-planten overschrijden (Taiz en Zeiger, 1991). Hierdoor zou de concurrentieverhouding tussen C<sub>3</sub>- en C<sub>4</sub>-planten kunnen veranderen in een richting die gunstiger is voor C<sub>3</sub>-planten.
- De biomassa-productie neemt (uiteraard) meer toe bij een hogere temperatuur (Mitchell et al., 1995; Hakala, 1998). Bovendien vindt de grootste toename van de biomassa-productie plaats wanneer er geen water- en nutriëntentekort is (Lockwood, 1999).
- De biomassa-productie is groter wanneer het ozongehalte hoog is (McKee et al., 1997; Pleijel et al., 2000; Lawson et al., 2001; Cardoso et al., 2004).

- De verandering in de biomassaproductie hangt af van het groeistadium van de plant. In een aantal onderzoeken naar de verandering van de biomassaproductie van Engels raaigras is specifiek gekeken naar de invloed van het groeistadium door onderscheid te maken naar veranderingen in het 1<sup>e</sup> jaar en in het 2<sup>e</sup> jaar. In het 1<sup>e</sup> jaar heeft de CO<sub>2</sub>-toename een heel klein, geen of soms zelfs een negatief effect op de biomassaproductie. In het tweede jaar reageert de biomassa sterker en positief.



Figuur 3-1. Verandering van de CO<sub>2</sub>-assimilatie bij een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte in de lucht, een C3-plant (*Tidestromia oblongifolia*) en een C4-plant (*Larrea divaricata*). Bron: Taiz en Zeiger (1991).

### 3.3 Toename biomassa landbouwgewassen bij verdubbeling CO<sub>2</sub>-gehalte

In Tabel 3-1 is de toename van de biomassa van 4 landbouwgewassen gegeven bij een CO<sub>2</sub>-stijging van 350 ppm. De gemiddelden, standaarddeviaties, minima en maxima zijn berekend uit waarden die in verschillende publicaties zijn gegeven en die bij elkaar zijn gezet op [www.co2science.org](http://www.co2science.org). Alleen waarden zijn genomen van experimenten waarbij er geen andere factoren dan het CO<sub>2</sub>-gehalte zijn gevarieerd, dus geen extra ozon, geen temperatuurverandering, geen waterstress, geen extra stikstof en geen P-tekort. De experimenten zijn uitgevoerd met verschillende methoden en aangenomen is dat de methode geen invloed heeft op het resultaat. Dat deze aanname niet helemaal terecht zou kunnen zijn is te zien in Bijlage 1, waarin de waarden voor tarwe zijn onderverdeeld naar meetmethode.

Tabel 3-1. Procentuele toename van de biomassa productie bij een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte met 350 ppm. Het gemiddelde is genomen van de resultaten van verschillende experimenten zoals gepubliceerd in verschillende artikelen. Naast het gemiddelde zijn de standaarddeviatie, het aantal in de literatuur gevonden metingen en de minimum- en maximumwaarde gegeven. De biomassatoename is bepaald ten opzichte van het huidige CO<sub>2</sub>-gehalte van 350 ppm.

Biomassa toename (%)	Aardappel <i>Solanum tuberosum</i> L.	Grasland	Engels raaigras <i>Lolium perenne</i> L.			Tarwe <i>Triticum aestivum</i> L.	Suikerbiet <i>Beta vulgaris</i> L.
			metingen totaal	1e jaar	2e jaar		
gemiddelde (%)	38	49	27	8	21	32	20
standaarddeviatie	17	8	31	13	8	21	11
aantal metingen	8	3	23	4	4	30	4
minimum	10	40	-20	-5	9	-3	10
maximum	70	56	99	23	25	94	34

## 4 Invloed CO<sub>2</sub> toename op concurrentieverhoudingen

Over het effect van een toename van het CO<sub>2</sub>-gehalte op de concurrentieverhoudingen in natuurlijke vegetaties is weinig bekend. Het meeste is bovendien al ter sprake gekomen in de vorige hoofdstukken, zodat wij hier beknopt kunnen zijn met de volgende samenvatting. De verandering verandering in de concurrentieverhouding tussen C3- en C4-planten is het duidelijkst uit ons onderzoek naar voren gekomen.

- De concurrentieverhouding tussen veenmos en vaatplanten kan veranderen (Hoofdstuk 2): Als de groei van vaatplanten toeneemt kan door het verlagen van de windsnelheid aan het veenmosoppervlak de evaporatie door veenmos afnemen en kunnen vochtcondities verbeteren. Als de biomassa van vaatplanten echter teveel toeneemt, neemt de transpiratie door de vaatplanten toe en kunnen vochtcondities voor het veenmos slechter worden.
- De biomassa van C3-planten neemt sterker toe dan van C4-planten (Haasnoot et al., 1999; Poorter, 2003). Hierdoor zou de concurrentieverhouding kunnen veranderen in een richting die gunstiger is voor C3-planten. Dit is ook waargenomen bij experimenten met een beperkte beschikbaarheid van water (Gavazzi et al., 2000).
- Experimenten op soorten in monocultuur tonen aan dat C3-soorten sterker reageren dan C4-soorten. Houtachtige soorten zitten daar tussenin (Poorter en Navas, 2003).
- Bij weinig nutriënten reageren N<sub>2</sub>-fixerende dicotyleen relatief sterk (Poorter en Navas, 2003).
- Er is geen verschil in reactie tussen snel- en langzaamgroeiende soorten (Poorter en Navas, 2003).
- Waarden voor biomassatoename zoals bij geïsoleerde planten kunnen niet gebruikt worden voor het bepalen van de biomassatoename van dezelfde planten wanneer ze in competitie groeien. De reactie van op een CO<sub>2</sub>-toename in een gemengd plot varieert per plantensoort.

Naast deze aan de literatuur ontleende conclusies hebben wij nog een hypothese over de concurrentieverhoudingen op voedselarme en zeer droge bodems (Veluwe, duinen): snelle groeiers zullen de langzame groeiers verdringen. In zeer droge omstandigheden wordt de biomassaproductie namelijk niet alleen bepaald door de beschikbaarheid van nutriënten, maar ook door de beschikbaarheid van water (Kooiman et al., 2004). Wanneer planten door een CO<sub>2</sub>-stijging zuiniger omgaan met water (zie Hoofdstuk 2), zal de biomassaproductie dus toenemen.



# 5 Discussie

## 5.1 Conclusies

Uit ons onderzoek kunnen wij over de effecten van een CO<sub>2</sub>-toename op verdamping, biomassaproductie en concurrentieverhoudingen het volgende concluderen:

1. Doordat bij CO<sub>2</sub>-toename de weerstand van de huidmondjes voor verdamping toeneemt, neemt de transpiratie door planten af. Het effect van deze afname overtreft de toename van de verdamping door een groter bladoppervlak bij hogere CO<sub>2</sub>-concentraties. Het netto-effect, het wue-effect, kan van Figuur 2-1 worden afgelezen: de potentiële verdamping neemt 5.2% af wanneer het CO<sub>2</sub>-gehalte met 100 ppm stijgt. Voor hydrologische modellen betekent dit dat gewasfactoren bij deze stijging met 5.2% moeten worden verlaagd.
2. In de literatuur wordt vermeld dat de relatieve afname van de verdamping door bomen lager is dan de relatieve afname bij kruidachtige planten en gewassen. Dit blijkt echter niet uit de drie experimenten met bomen in Tabel 2-1.
3. De biomassaproductie van nagenoeg alle planten zal toenemen. De gemeten biomassatoename van landbouwgewassen varieert van 8 tot 50% bij een verdubbeling van het CO<sub>2</sub>-gehalte, afhankelijk van de gewasoort en het groeistadium. Samen met een afname van de evapotranspiratie houdt dit een toename van de Water Use Efficiency in.
4. De concurrentiepositie van C<sub>3</sub>-planten ten opzichte van C<sub>4</sub>-planten waarschijnlijk verbetert waarschijnlijk. C<sub>4</sub>-planten komen in Nederland echter nauwelijks voor.
5. Op voedselarme en zeer droge bodems (Veluwe, duinen), verbetert misschien de concurrentiepositie van hoogproductieve plantensoorten ten opzichte van de langzame groeiers.

## 5.2 Gevolgen voor de hydrologie van Nederland: een verkenning

Vooraf de eerste conclusie uit de vorige paragraaf lijkt ons zeer relevant voor de hydrologie van Nederland. In het tekstkader op de volgende pagina is dat aan de hand van een handmatige en snelle berekening voor een bepaald scenario geïllustreerd. Uit deze voorbeeldberekening komt een toename van de grondwateraanvulling met bijna 50%, en een afname van de potentiële verdamping met bijna 17%. In deze getallen is rekening gehouden met de toename van de biomassaproductie en de verhoogde temperatuur.

De gevolgen van dergelijke veranderingen kunnen aanzienlijk zijn:

- Zonder ingrepen in het watersysteem zal de gemiddelde grondwaterstand ten opzichte van de drainagebasis in Nederland aanzienlijk stijgen (de grondwaterstand is in de meeste situaties rechtevenredig met de grondwateraanvulling, dus ca. 50% stijging volgens de voorbeeldberekening).  
Opgemerkt moet worden dat de gevolgen van deze stijging in extreem natte perioden doorgaans zullen meevallen, omdat de grondwaterstand dan vooral wordt bepaald door hevige neerslagbuien, en niet door de gemiddelde grondwateraanvulling. Alleen in kwelgebieden die gevoed worden door uitgestrekte infiltratiegebieden zijn problemen te verwachten, omdat de grondwaterstand daar traag reageert op weersinvloeden. Te denken valt aan problemen met ondergelopen kelders langs de Veluwe en aan de voet van de Kennemerduinen.
- Zonder ingrepen in het watersysteem zal de intensiteit van kwelstromen evenredig toenemen met de toename van de grondwateraanvulling (dus ca. 50% volgens het voorbeeld). Samen met het eerste gevolg kan dit leiden tot een herstel van verdroogde natuurgebieden.
- Het extra overschot zou ook gebruikt kunnen worden voor de drinkwaterproductie. Per hectare komt een extra aanvulling van ca. 50% overeen met het leidingwaterverbruik van 23 personen (een elftal plus een halve scheids per voetbalveld; uitgaande van een jaarlijks waterleidingverbruik van 50 m<sup>3</sup> per persoon).

### **Effecten op de hydrologie van Nederland, een voorbeeldberekening**

Grofweg valt er in Nederland zo'n 800 mm neerslag per jaar en verdampt er bij een goede watervoorziening jaarlijks gemiddeld ongeveer 550 mm, zodat het gemiddelde neerslagoverschot 250 mm/jr bedraagt ([www.knmi.nl](http://www.knmi.nl)).

Computersimulaties gebruikt door het IPCC voorspellen een CO<sub>2</sub>-gehalte in 2100 variërend van 540 tot 970 ppm<sup>1</sup> (Gitay et al., 2002). Voor onze voorbeeldberekening gaan we uit van een stijging met 400 ppm ten opzichte van het gehalte in 2000 (368 ppm volgens Gitay et al., 2002), zodat we ongeveer uitkomen op het gemiddelde van deze twee uiterste schattingen. Een stijging van 400 ppm resulteert volgens Figuur 2-1 in een afname van de potentiële verdamping met 20.8%. In dit cijfer is echter nog geen rekening gehouden met het temperatuurseffect.

In het zogenaamde 'Controlist' scenario van het KNMI (een 'gemiddeld scenario'; Beersma et al., 2004, p. 24) is de temperatuur in Nederland in het jaar 2050 toegenomen met 1 graden Celsius. Hierdoor zal de potentiële verdamping, gemeten naar de huidige CO<sub>2</sub>-gehalten, waarschijnlijk ook toenemen. De verandering is echter zeer moeilijk te voorspellen omdat de verdampingstoename sterk afhangt van de relatieve luchtvochtigheid. Onder de veronderstelling dat deze grootte niet verandert, schatten Beersma et al. (2004) dat de potentiële verdamping met gemiddeld 3.9% stijgt (3.3% in de zomer en 5.6% in de winter).

Het temperatuurseffect en wue-effect gecombineerd leidt tot een afname van de verdamping met 16.9% tot 457 mm/jr. De verdampingsreductie zal vooral in de zomermaanden optreden en zorgen voor minder droogteschade aan landbouwgewassen en natuur.

In het Controlist scenario neemt bovendien de neerslaghoeveelheid toe met gemiddeld 3% (1.4% in de zomer en 6% in de winter) tot 824 mm/jr. De grondwateraanvulling onder het toekomstige klimaat komt hiermee uit op 824 - 461 = 367 mm. Dat is een stijging van maar liefst 117 mm/jr ofwel 47% ten opzichte van de huidige aanvulling (250 mm/jr).

Het voorbeeld in het tekstkader is natuurlijk speculatief en bevat verschillende aannamen die aanvechtbaar zijn. Zo zal voor zeer droge gebieden, zoals de Veluwe, de grondwateraanvulling minder toenemen doordat planten in droge perioden meer water uit de bodem kunnen opnemen. Ook hebben we geen rekening gehouden met de voorspelling dat het groeiseizoen langer zal gaan duren. Van de andere kant kan het CO<sub>2</sub>-gehalte ook verder stijgen en hebben we niet eens de meest extreme scenario's van het KNMI genomen. Onze voorbeeld toont echter aan dat de voorspelde stijging van de CO<sub>2</sub>-concentratie de volle aandacht van hydrologisch Nederland verdient.

### 5.3 Vervolgonderzoek

Het belangrijkste resultaat van ons onderzoek, de in Figuur 2-1 getoonde relatie tussen CO<sub>2</sub>-stijging en verdampingsreductie, is bijzonder relevant voor de hydrologie van Nederland. Het is in deze studie echter niet mogelijk geweest bij dit bijzondere resultaat ook de vereiste bijzonder gedegen onderbouwing te leveren. Er bestaat een overweldigende hoeveelheid literatuur over de effecten van CO<sub>2</sub>-stijging op de vegetatie, te veel om allemaal in de zeer korte tijd die ons ter beschikking stond, na te pluizen op bruikbare informatie. Bovendien beseffen wij dat we tijdens het korte onderzoek hebben nagelaten de literatuur te screenen op zaken die achteraf relevant blijken te kunnen zijn geweest. Wij stellen daarom voor het literatuuronderzoek uit te breiden, zodat de relatie tussen CO<sub>2</sub>-stijging en verdampingsreductie beter wordt onderbouwd.

- Zoals in Hoofdstuk 2 beschreven, zou minder verdampingsreductie optreden bij lage bodemstikstofgehalten. Bij het vervolgonderzoek dient daarom goed te worden gekeken naar het effect van de nutriëntenbeschikbaarheid op de verdampingsreductie; wellicht zal blijken dat gewasfactoren voor vegetaties in voedselarme natuurgebieden minder bijgesteld hoeven te worden.
- Tevens dient het effect van de temperatuur op de verdampingsreductie te worden onderzocht. Uit een publicatie van Allen et al. (2003), die we op het laatste moment hebben weten op te diepen, blijkt dat het wue-effect afneemt met toenemende temperatuur. Dit lijkt logisch omdat planten bij een hoge temperatuur verdampen om af te koelen, en niet zozeer om CO<sub>2</sub> op te nemen.
- Tenslotte is het van belang van alle experimenten te weten of men de relatieve luchtvochtigheid heeft gecontroleerd of niet. De relatieve luchtvochtigheid bepaalt in hoge mate de verdampingsflux. Een lysimeter die CO<sub>2</sub>-verrijkte lucht krijgt toegediend kan daarom alleen vergeleken worden met een onbehandelde lysimeter, wanneer de relatieve luchtvochtigheid bij beide lysimeters dezelfde is.

Voor dat aan een nieuw bronnenonderzoek wordt begonnen dienen we een goede systeemanalyse uit te voeren. Een dergelijk analyse moet leiden tot een lijst met alle variabelen die van invloed kunnen zijn op de gevonden relatie tussen CO<sub>2</sub>-toename en verdamping.

Alle bronnen dienen vervolgens kritisch te worden nagelopen op deze variabelen: hoe lang duurde de proef?, bij welke temperatuur werd hij uitgevoerd?, hoe was de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem?, wat was de bodembedekking?, werd de relatieve luchtvochtigheid gecontroleerd?, was er sprake van droogtestress?, etc. Uit het overzicht dat aldus wordt verkregen kunnen wellicht bruikbare empirische relaties voor het bijstellen van gewasfactoren worden afgeleid. Omdat het onderwerp zo complex is en zowel kennis vraagt van de bodemhydrologie, de meteorologie, de plantenfysiologie en de statistiek, is het verstandig het onderzoek door een inhoudelijk breed samengestelde groep uit te laten voeren.

In het voorbeeld van §5.2 werd er van uitgegaan dat de vegetatie potentieel verdampt en dat de lengte van het groeiseizoen niet verandert. Om echter de effecten op de grondwateraanvulling en de werkelijke verdamping goed te kunnen berekenen, is een model voor de onverzadigde zone nodig zoals SWAP of MOZART. Met de modellentrits NAGROM/MONA/MOZART kan worden onderzocht hoe de hydrologie van Nederland onder de verschillende klimaatscenario's verandert (andere neerslag, potentiële verdamping, én naar beneden bijgestelde gewasfactoren).

We hebben ons tot nu toe niet uitgelaten over de wisselwerking tussen het bodem-water-vegetatie-systeem en de atmosfeer, en simpelweg aangenomen dat de klimaatscenario's aan de bovenkant van dit systeem worden opgelegd. In die zin zijn we consistent met de aanname van het KNMI (Beersma et al., 2004) dat de relatieve luchtvochtigheid niet zal veranderen, ondanks de hogere potentiële KNMI-verdamping. Een hogere verdamping betekent echter dat de relatieve luchtvochtigheid toeneemt, wat weer voor een reductie van de verdamping zorgt. Wij hebben een 'fout' in de tegenovergestelde richting gemaakt: wij gingen uit van een verdampingsreductie doordat planten bij hoge CO<sub>2</sub>-gehalten efficiënter met water omgaan. Een lagere verdamping leidt echter tot een lagere relatieve luchtvochtigheid, wat juist de verdamping stimuleert.

In dit verband is het leerzaam te wijzen op de discussie over de zogenaamde verdampingsparadox, aangezwengeld door Brutsaert & Parlange (1998). Deze auteurs analyseerden langjarige reeksen van panverdamping en vonden daarin geen verandering of een trendmatige afname, ondanks de gesignaleerde temperatuurstijging op aarde. Mogelijke verklaring: de hoeveelheid neerslag is toegenomen, en daarmee de relatieve luchtvochtigheid.

# Referenties

- Apple, ME, Olszy, DM, Ormrod, DP, Lewis, J, Southworth, D, Tingey, DT, 2000. Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *International Journal of Plant Science* 16: 127-132.
- Beerling DJ, Heath J, Woodward FI, Mansfield TA, 1996. Drought-CO<sub>2</sub>-interactions in trees: observations and mechanisms. *New Phytologist* 134: 235-242.
- Beersma, JJ, Buishand, TA, Buiteveld, H, 2004. Droog, droger, droogst – KNMI/Riza bijdrage aan de tweede fase van de droogtestudie Nederland. KNMI-publicatie 199-II, Lelystad.
- Brutsaert, W and Parlange, B., 1998. Hydrologic cycle explains the evaporation paradox. *Nature* 6706, 396.
- Cardoso-Vilhena, J, Balaguer, L, Eamus, D, Ollerenshaw, J and Barnes, J 2004. Mechanisms underlying the amelioration of O<sub>3</sub>-induced damage by elevated atmospheric concentrations of CO<sub>2</sub>. *Journal of Experimental Botany* 55: 771-781.
- Conley, MM, Kimbal, BA, Brooks, TJ, Pinter Jr., PJ, Hunsaker, DJ, Wall, GW, Adams, NR, LaMorte, RL, Matthias, AD, Thompson, TL, Leavitt, SW, Ottman, MJ, Cousins, AB, Triggs, JM, 2001. CO<sub>2</sub> enrichment increases water-use efficiency in sorghum. *New Phytologist* 151: 407-412.
- Cure JD, Acock B, 1986. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agric. For. Meteorol.*, 38: 127-145.
- Van Dam, J, 2004. Food production and climate change in the Rhine basin. Notitie Water Resources Group, Wageningen UR.
- Dijkstra, P, Schapendon, AHMC, Groenwold, K, Jansen, M, Van de Geijn, SC, 1999. Seasonal changes in the response of winter wheat to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration grown in open-top chambers and field tracking enclosures. *Global Change Biology* 5: 563-576.
- Dong-Xiu, W, Gen-Xuan, W, Yong-Fei, B, Jian-Xiong, L, Hong-Xu, R, 2002. Response of growth and water use efficiency of spring wheat to whole season CO<sub>2</sub> enrichment and drought. *Acta Botanica Sinica* 44: 1477-1483.
- Feddes, RA, 1987. Crop factors in relation to Makkink's reference crop evaporation; in: Hooghart, J.C. (red) *Evaporation and Weather*; CHO-TNO, Proceedings and Information No. 39, Den Haag.
- Field CB, Jackson RB, Mooney HA, 1995. Stomatal responses to increased CO<sub>2</sub>: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* 18: 1214-1225.

- Gavazzi M, Seiler J, Aust W, Zedaker S, 2000. The influence of elevated carbon dioxide and water availability on herbaceous weed development and growth of transplanted loblolly pine (*Pinus taeda*). *Environmental and Experimental Botany* 44: 185-194.
- Gitay, H., Suárez, A., Dokken, D.J., Watsen, R.T., 2002. Climate change and biodiversity. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).
- Haasnoot M, Vermulst JAPH, Middelkoop H, 1999. Impacts of climate change and land subsidence on the water systems in the Netherlands. Terrestrial areas. RIZA rapport 99.049.
- Hakala, K. 1998. Growth and yield potential of spring wheat in a simulated changed climate with increased CO<sub>2</sub> and higher temperature. *European Journal of Agronomy* 9: 41-52.
- Hunsaker, DJ, Kimball, BA, Pinter Jr., PJ, Wall, GW, LaMorte, RL, Adamsen, FJ, leavitt, SW, Thompson, TL, Matthias, AD, Brooks, TJ, 2000. CO<sub>2</sub> enrichment and soil nitrogen effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology* 104: 85-105.
- Jackson RB, Sale OE, Paruelo JM, Mooney HA, 1998. Ecosystem water fluxes for two grasslands in elevated CO<sub>2</sub>: a modelling analysis. *Oecologia* 113: 537-546.
- Kruijt, B, Barton, C, Rey, A, Jarvis, PG, 1999. The sensitivity of stand-scale photosynthesis and transpiration on changes in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and climate. *Hydrology and Earth System Sciences* 3: 55-69.
- Lawson, T, Craigon, J, Black, CR, Colls, JJ, Tulloch, A-M and Landon, G 2001. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of potatoes (*Solanum tuberosum*) grown in open-top chambers. *Environmental Pollution* 111: 479-491.
- Leverenz JW, Bruhn D, Saxe H, 1999. Responses of two provenances of *Fagus sylvatica* seedlings to a combination of four temperature and two CO<sub>2</sub> treatments during their first growing season: gas exchange of leaves and roots. *New phytologist*, Vol. 144 No. 3: 437-454.
- Lewis, JD, Lucash, M, Olszyk, DM, Tingey, DT, 2002. Stomatal responses of Douglas-fir seedlings to elevated carbon dioxide and temperature during third and fourth years of exposure. *Plant, Cell and Environment* 25: 1411-1421.
- Liang N, Maruyama K, 1995. Interactive effects of CO<sub>2</sub> enrichment and drought stress on gas exchange and water-use efficiency in *Alnus Firma*. *Environmental and experimental botany*, vol. 35, No. 3: 353-361.
- Lockwood JG, 1999. Is potential evapotranspiration and its relationship with actual evapotranspiration sensitive to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> levels? *Climatic Change* 41: 193-212.
- McKee, IF, Bullimore, JF and Long, SP, 1997. Will elevated CO<sub>2</sub> concentrations protect the yield of wheat from O<sub>3</sub> damage? *Plant, Cell and Environment* 20: 77-84.

- Mitchell, RAC, Lawlor, DW, Mitchell, VJ, Gibbard, CL, White, EM and Porter, JR 1995. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and increased temperature on winter wheat: test of ARCWHEAT1 simulation model. *Plant, Cell and Environment* 18: 736-748.
- Allen, LA, Pan, D, Boote, KJ, Pickering, NB and Jones, JW, 2003. Carbon Dioxide and Temperature Effects on Evapotranspiration and Water Use Efficiency of Soybean. *Agronomy Journal* 95: 1071-1081.
- Pleijel, H, Gelang, J, Sild, E, Danielsson, H, Younis, S, Karlsson, P-E, Wallin, G, Skarby, L and Sellden, G, 2000. Effects of elevated carbon dioxide, ozone and water availability on spring wheat growth and yield. *Physiologia Plantarum* 108: 61-70.
- Poorter, H, Navas, ML, 2003. Tansley review: Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175-198.
- Pospisilova, J, Catsky, J, 1999. Development of water stress under increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Biologia Plantarum* 42, 1-24.
- Saxe, H, Ellsworth, DS, Heath, J, 1998. Tansley review No. 98. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytologist* 139: 395-436.
- Serraj R, Allen LH Jr., Sinclair TR, 1999. Soybean leaf growth and gas exchange response to drought under carbon dioxide enrichment. *Global Change Biology* 5: 283-291.
- Taiz, L, Zeiger, E, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California.
- Wayne PM, Reekie EG, Bazzaz FA, 1998. Elevated CO<sub>2</sub> ameliorates birch response to high temperature and frost stress: implications for modeling climate-induced geographic range shifts. *Oecologie* 114: 335-342.
- Witte, JPM, 2004. Droogtestudie: bepaling ecologische effecten op terrestrische natuur. Kiwa, Nieuwegein.

# Bijlage 1 Tarwe: biomassatoename bij verschillende meetmethodes

Meetmethode	average	stdev	n
FACE	22	5	5
Growth chamber	17	7	4
Open-top chamber	33	20	11
Controlled environment chamber, niet gespecificeerd	28	29	4
Controlled environment chamber, pot	36	18	3
Phytotrons	48	11	2
alle metingen	32	21	30

