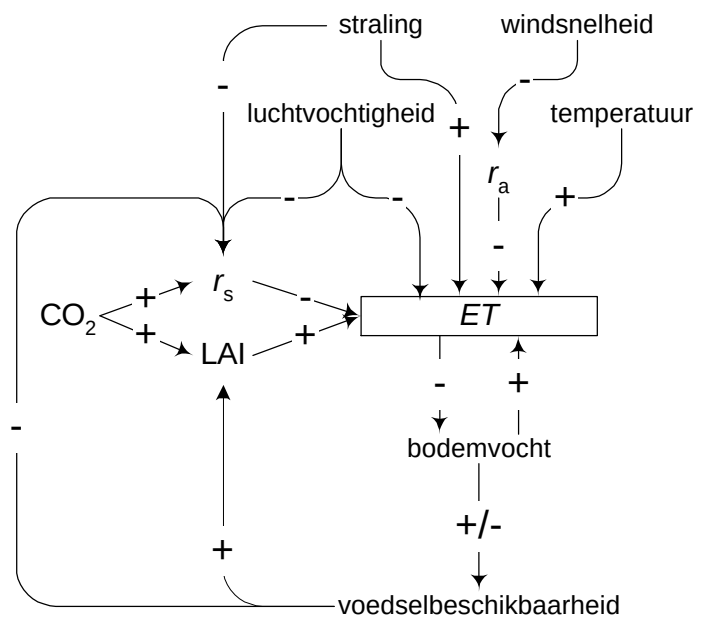




KWR 06.003

Januari 2006

Effecten van CO₂-toename op verdamping



KWR 06.003

Januari 2006

Effecten van CO₂-toename op verdamping

© 2006 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.

Opdrachtgevers

Rijkswaterstaat Riza

Kiwa Water Research

Projectnummers

30.6307.400

30.6662.400

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

Colofon

Titel

Effecten van CO₂-toename op verdamping

Projectnummer

30.6307.400

30.6662.400

Projectmanager

J.W. Kooiman

Kwaliteitsborgers

P. Droogers, R.A. Feddes en J.N.M. Stricker

Auteurs

J.P.M. Witte, B. Kruijt en C. Maas

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.

Voorwoord

Door verbranding van fossiele brandstoffen neemt de koolzuurgasconcentratie in de atmosfeer toe, waardoor de temperatuur op aarde stijgt. Het effect op de potentiële verdamping van deze temperatuurstijging, is door het KNMI berekend (Beersma et al., 2004): de jaarlijkse potentiële verdamping in Nederland zou gaan toenemen met 1.9 tot 18%, afhankelijk van het klimaatscenario.

Toename van het CO₂-gehalte heeft echter ook tot gevolg dat planten hun huidmondjes minder ver hoeven te openen, of minder huidmondjes hoeven aan te maken, om in hun koolstofbehoefte te voorzien. Het gevolg is dat de verdamping juist daalt.

Door Doomen & Witte (2004) werd in een zeer beknopte studie aangetoond dat de verdampingsreductie door CO₂-toename aanzienlijk kan zijn, en grote gevolgen kan hebben voor de hydrologie van Nederland. Hun studie is echter te kort geweest om de relatie tussen CO₂-stijging en verdampingsreductie voldoende te kunnen onderbouwen. Bovendien heeft hun studie verscheidene vragen opgeroepen, zoals over de bruikbaarheid van de in de literatuur beschreven experimenten en over de wisselwerking tussen verdampingsreductie en milieufactoren als droogtestress, temperatuur en nutriëntenbeschikbaarheid.

Onderzoeksinstituut Riza van Rijkswaterstaat heeft daarom aan Kiwa Water Research gevraagd het effect van CO₂-stijging op de verdampingsreductie nader te onderzoeken. Dit rapport is de weerslag van dit onderzoek, dat gezamenlijk werd gefinancierd door de Droogtestudie van Riza (www.droogtestudie.nl) en door Kiwa. Peter Droogers (Future Water), Reinder Feddes (Wageningen Universiteit, leerstoelgroep Soil physics, Ecohydrology and Groundwater management) en Han Stricker (Wageningen Universiteit, leerstoelgroep Hydrology and Quantitative water management) voorzagen de opzet van het onderzoek en het conceptverslag van commentaar. Bovendien werd een eindconcept becommentarieerd door Adri Buishand en Jules Beersma van het KNMI en door Timo Kroon van Riza.

Het was Reinder Feddes die mij adviseerde Alterra in te schakelen om de verdampingsafname te berekenen, met behulp van de verdampingsformule van Penman-Monteith en empirische relaties tussen CO₂ en stomatale weerstand. Dankzij de inschakeling van Bart Kruijt (Alterra) kon deze berekening met succes worden uitgevoerd.

Diegenen die alleen geïnteresseerd zijn in de uitkomsten van deze studie kan ik verwijzen naar het samenvattende laatste hoofdstuk (pagina 45), dat separaat van de overige hoofdstukken leesbaar is.

Flip Witte

Nieuwegein, januari 2006

Inhoudsopgave

Voorwoord	1
Inhoudsopgave	3
1 Inleiding	5
1.1 Aanleiding van deze studie	5
1.2 Doelstelling en uitgangspunten	5
1.3 Werkwijze onderzoek	8
2 De relatie tussen CO₂ en verdamping: theorie	9
2.1 Inleiding	9
2.2 Effecten van CO ₂ en temperatuur op fotosynthese en waterverbruik	10
2.3 Het aandeel transpiratie in de evapotranspiratie	12
2.4 Transpiratie en weerstand	13
2.5 Factoren die de experimentele relatie tussen CO ₂ en verdamping beïnvloeden	17
2.6 Waar we geen rekening mee houden	20
3 Waargenomen CO₂-effecten op lokale schaal	21
3.1 Werkwijze	21
3.2 Methoden experimenteel onderzoek	21
3.3 Opzet gegevensbestand	23
3.4 Bespreking en analyse	25
4 Berekening van CO₂-effecten op perceelsniveau	31
4.1 Inleiding	31
4.2 Waarnemingen van CO ₂ effecten op stomatale geleidbaarheid	31
4.3 Modellen voor stomatale geleidbaarheid	34
4.4 Berekening van de verdamping op perceelsniveau	35
4.5 Berekening CO ₂ -effect op perceelsniveau	38
4.6 Discussie	41
5 Conclusies en aanbevelingen	45
Literatuur	49
I Symbolenlijst	57
II Het transpiratieaandeel F^T	59

1 Inleiding

1.1 Aanleiding van deze studie

In het kader van fase 2a van de Droogtestudie Nederland is door Kiwa Water Research een verkennende literatuurstudie uitgevoerd naar de effecten van CO₂-stijging op de verdamping, de biomassaproductie en de concurrentie tussen plantensoorten (Doomen & Witte, 2004). Eén van de belangrijkste resultaten van deze studie is dat een toename van het CO₂-gehalte kan leiden tot een aanzienlijke afname van de potentiële verdamping. Indien dit resultaat klopt heeft dat grote gevolgen voor de hydrologie van Nederland onder een gewijzigd klimaat. Nederland zou dan niet droger worden, zoals meestal wordt aangenomen, maar juist natter.

De verkennende literatuurstudie is echter te kort geweest om de relatie tussen CO₂-stijging en verdampingsreductie voldoende te kunnen onderbouwen. Bovendien heeft de studie verscheidene vragen opgeroepen, zoals over de bruikbaarheid van de in de literatuur beschreven experimenten en over de wisselwerking tussen verdampingsreductie en milieufactoren als droogtestress, temperatuur en nutriëntenbeschikbaarheid. Omdat het effect op de hydrologie zeer aanzienlijk kan zijn, is het van groot belang dat de relatie tussen CO₂-stijging en verdampingsreductie beter wordt onderbouwd.

1.2 Doelstelling en uitgangspunten

Rijkswaterstaat beschikt over de modellen NAGROM en MOZART voor de simulatie van waterstroming in respectievelijk de verzadigde en onverzadigde zone. Deze modellen zijn aan elkaar gekoppeld via het model MONA (Bos et al., 1997). Om MOZART te kunnen laten rekenen dient dit model gevoed te worden met gegevens over neerslag en de referentiegewasverdamping volgens Makkink, ET_{ref} .

Sinds 1987 wordt voor verscheidene weerstations in Nederland de Makkink-verdamping bepaald. Deze referentiegewasverdamping komt overeen met de verdamping van een ziektevrije korte grasmat die voorzien wordt van voldoende nutriënten en zoet water; het is per definitie de potentiële verdamping van een dergelijk hypothetische grasmat. De potentiële verdamping van andere vegetaties (c.q. gewassen) wordt verkregen door de referentiegewasverdamping te vermenigvuldigen met een gewasfactor:

$$ET_p = f \times ET_{ref} \quad [1.1]$$

waarin (tussen haakjes de gangbare eenheid):

ET_p potentiële evapotranspiratie van de vegetatie (mm d⁻¹)

f gewasfactor (-)

ET_{ref} referentiegewasverdamping volgens Makkink (mm d⁻¹)

De aanduiding evapotranspiratie geeft aan dat de verdamping is samengesteld uit twee termen: de verdamping vanuit de bodem en van natte oppervlakken, zoals regendruppels op bladeren, de evaporatie, en de verdamping via de huidmondjes en (een beetje) de cuticula van de planten, de transpiratie. In dit verslag wordt, wanneer dit geen aanleiding tot misverstanden kan geven, de term 'verdamping' soms gebruikt als synoniem voor 'evapotranspiratie'.

Gewasfactoren voor verschillende vegetaties zijn uitgebreid beschreven in de literatuur (o.a. Feddes, 1987). De werkelijke verdamping van de vegetatie (vaak vertaald uit het Engels met 'actuele verdamping', ET_a) is gelijk aan of lager dan de potentiële verdamping. Door te natte, te droge of te zilte omstandigheden reduceert de vegetatie namelijk de transpiratie. Met MOZART kan ET_a worden berekend via een aan Feddes et al. (1978) ontleende transpiratiereductie, die een functie is van de drukhoogte van het bodemvocht in de wortelzone.

De modellen van Rijkswaterstaat worden gebruikt om te berekenen wat de hydrologische gevolgen zijn van klimaatsveranderingen. Door het KNMI zijn daartoe klimaatscenario's opgesteld, leidend tot voor een toekomstig klimaat gesimuleerde veranderingen, per decade, van neerslag en potentiële verdamping (Beersma et al., 2004). Volgens het KNMI zullen weersextremen gaan toenemen. Bovendien zal de potentiële verdamping gaan toenemen doordat de temperatuur in Nederland stijgt. Tabel 1-1 geeft de verwachtingen onder vier klimaatscenario's voor het jaar 2050.

Tabel 1-1. Klimaatscenario's voor 2050 (Beersma et al., 2004). Voor neerslag en verdamping zijn vermenigvuldigingsfactoren weergegeven, waarmee beide klimaatsvariabelen veranderen (1.015 betekent dus 1.5% toename).

	Marktoptimist	Controlist	Milieudenker	Droog
<i>Temperatuurstijging (°C)</i>				
Jaar	0.5	1	2	2.3
Zomer	0.5	1	2	3.1
Winter	0.5	1	2	2.0
<i>Toename neerslaghoeveelheid (-)</i>				
Jaar	1.015	1.030	1.060	0.960
Zomer	1.007	1.014	1.028	0.800
Winter	1.030	1.060	1.012	0.870
<i>Toename potentiële verdamping (-)¹ (c_1)</i>				
Jaar	1.019	1.039	1.078	1.180
Zomer	1.017	1.033	1.066	1.240
Winter	1.028	1.056	1.112	1.080

¹ De cijfers van Marktoptimist, Controlist en Milieudenker zijn gebaseerd op de formule van Penman-Monteith. Het temperatuureffect met de formule van Makkink, die voor MOZART wordt gebruikt, valt lager uit (zie Beersma et al., 2004, p. 46).

De toename van de verdamping door temperatuurstijging noemen wij het temperatuureffect van klimaatverandering.

In de berekeningswijze van de werkelijke verdamping met MOZART wordt echter geen rekening gehouden met het feit dat de vegetatie bij hogere CO₂-concentraties anders met water omgaat. *Enerzijds gaan door een hogere CO₂-concentratie planten meer biomassa produceren*, waardoor hun bladoppervlak (Leaf Area Index of LAI) toeneemt en daarmee hun verdamping. Dit noemen wij het lai-effect. *Anderzijds kunnen planten bij hogere CO₂-concentraties makkelijker voldoen aan hun C-behoefte*, zodat zij hun huidmondjes minder hoeven te openen of minder huidmondjes hoeven aan te maken en hun transpiratie wordt gereduceerd: het water use efficiency effect, afgekort wue-effect. Experimenteel onderzoek lijkt aan te tonen dat het wue-effect groter is dan lai-effect, en dat planten uiteindelijk dus minder water verbruiken voor hun evapotranspiratie. Het lai-effect en wue-effect gecombineerd noemen wij het CO₂-effect van klimaatverandering op de verdamping, afgekort CO₂-effect:

$$\text{CO}_2\text{-effect} = \text{lai-effect} + \text{wue-effect} \quad [1.2]$$

In de voor een klimaatscenario berekende potentiële verdamping dient zowel rekening te worden gehouden met het temperatuureffect, als het CO₂-effect. Dit kan als volgt worden gedaan²:

$$ET_p^* = c_1 \times c_2 \times f \times ET_{\text{ref}} \quad [1.3]$$

Waarin:

- ET_p^* potentiële evapotranspiratie van de vegetatie, *gecorrigeerd voor zowel het temperatuureffect als het CO₂-effect* (mm d⁻¹)
 c_1 factor voor het temperatuureffect (Tabel 1-1) (-)
 c_2 factor voor het CO₂-effect (-)

Het doel van deze studie is de relatie tussen de reductiefactor c_2 en de atmosferische CO₂-concentratie te kwantificeren.

Wanneer dit lukt, kan Rijkswaterstaat rekenen met goed gecorrigeerde cijfers voor de potentiële verdamping (Klopstra et al., 2005).

Bij de studie hanteren we de volgende drie belangrijke uitgangspunten:

1. Gevolgen van genetische aanpassingen van plantensoorten aan het nieuwe klimaat, worden buiten beschouwing gelaten.
2. De terugkoppeling van de vegetatie op het regionale en mondiale klimaat wordt buiten beschouwing gelaten.

² Via deze correctiemethode wordt de definitie van potentiële verdamping impliciet gekoppeld aan de huidige CO₂-concentratie. Alternatief is dat het CO₂-effect in de berekening van de referentieverdamping wordt betrokken. De empirische constante in de formule van Makkink (a in Vergelijking [4.4]) zal dan CO₂-afhankelijk moeten worden gemaakt.

3. Veranderingen in de vocht- en nutriëntenhuishouding van de bodem ten gevolge van veranderingen in verdamping worden slechts zijdelings behandeld.

In deze studie gaan wij voor het jaar 2050 uit van een CO₂-concentratie van 520 ppm (opgave KNMI volgens Timo Kroon, Riza). Bovendien betrekken we ook het jaar 2100 in onze studie, waarvoor het IPCC met behulp van computersimulaties een CO₂-gehalte van 540 tot 970 ppm heeft voorspeld (Gitay et al., 2002). Ten opzichte van het CO₂-gehalte in 2000 (368 ppm volgens Gitay et al., 2002) bedraagt de stijging dan gemiddeld ca.:

- 150 ppm in 2050
- 385 ppm in 2100

Vooraf het cijfer voor 2100 is met grote onzekerheid omgeven; aan de hand van dit rapport kunnen desgewenst effecten van andere schattingen worden berekend.

1.3 Werkwijze onderzoek

Het onderzoek naar de relatie tussen CO₂-concentratie en verdamping wordt als volgt aangepakt:

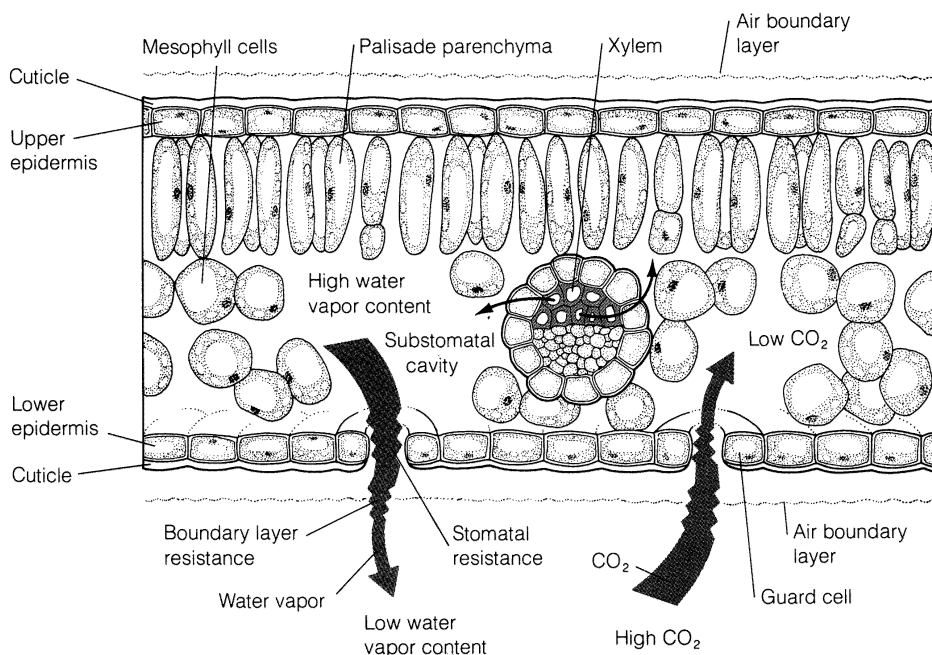
- 1a. Eerst vindt, op basis van literatuuronderzoek, een korte analyse van het verdampingsproces plaats. *Deze analyse wordt toegespitst op de relatie tussen CO₂ en transpiratie*, en op de factoren die deze relatie kunnen beïnvloeden. Het resultaat van deze eerste stap is beschreven in Hoofdstuk 2.
- 1b. Gewapend met de kennis uit de eerste stap wordt vervolgens (Hoofdstuk 3) bronnenonderzoek gedaan: zo veel mogelijk publicaties over CO₂ en verdamping worden bestudeerd en beschreven resultaten van veldexperimenten worden in een database bijgehouden.
2. Aan veldexperimenten kleven verschillende bezwaren (we komen daar later op terug), zodat ook een tweede spoor in het onderzoek is gevolgd: *het berekenen van CO₂-effecten* met de verdampfingsformule van Penman-Monteith van perceels- tot landschapsniveau (Hoofdstuk 4).
3. Tenslotte worden de resultaten van de vorige twee sporen bediscussieerd (Hoofdstuk 5).

2 De relatie tussen CO₂ en verdamping: theorie

2.1 Inleiding

Koolzuurgas is de enige bron van koolstof voor planten. Het inademen van CO₂ gebeurt overwegend via diffusie door de huidmondjes (stomata). Planten moeten hun huidmondjes openzetten om CO₂ te kunnen consumeren, maar daarmee diffundeert tevens waterdamp uit de plant (Figuur 2-1). Planten moeten dus water verliezen om CO₂ te kunnen opnemen. Omdat 's nachts geen fotosynthese plaats vindt, sluiten de planten dan hun huidmondjes zodat het waterverlies wordt beperkt.

Het precieze fysiologische proces, op celniveau, dat aan het openen van de huidmondjes ten grondslag ligt, is maar ten dele bekend. Wij gaan daar verder niet op in. Echter, waarnemingen laten consistent zien dat verdamping van bladeren en de openingstoestand van huidmondjes vermindert als de CO₂-concentratie in de lucht toeneemt. Intuïtief ligt dit voor de hand: huidmondjes reguleren het waterverlies uit planten, en het is vrijwel altijd voordelig dit te minimaliseren, behalve in gevallen waar verdamping de bladtemperatuur moet temperen.



Figuur 2-1. Opname van CO₂ en afgifte van water door een blad (Taiz & Zeiger, 1991). Water beweegt van het xyleem naar de celwanden; vandaar verdamt het in de met lucht gevulde bladruimten. Door diffusie bewegen watermoleculen vervolgens door de substomatale ruimte, de huidmondjes en de immobiele luchtgrenslaag aan het bladoppervlak. CO₂-transport in omgekeerde richting vindt eveneens plaats door diffusie.

De verhouding tussen de hoeveelheid door de plant gefixeerde CO₂-moleculen en de via transpiratie verloren hoeveelheid H₂O-moleculen wordt de transpiratieratio genoemd, R_T :

$$R_T = \frac{\text{mol H}_2\text{O getranspireerd}}{\text{mol CO}_2 \text{ gefixeerd}} \quad [2.1]$$

Het eerste product van het fotosyntheseproces van de meeste planten in Nederland is een verbinding die bestaat uit drie koolstofatomen. Een typische R_T -waarde van deze zogenaamde C₃ planten is 500. C₄-planten (eerste fixatieproduct heeft vier koolstofatomen) gaan doorgaans zuiniger met water om; hun transpiratieratio bedraagt gemiddeld ongeveer 250 (Taiz & Zeiger, 1991). Onder landbouwgewassen is de bekendste en algemeenste Nederlandse C₄-plant maïs (*Zea mais*).

In de literatuur wordt ook wel de grootheid water use efficiency, *wue*, gebruikt, in plaats van de transpiratieratio. Het is gangbaar deze grootheid te definiëren als de reciproque van R_T (in de literatuur zijn echter meerdere definities in omloop):

$$wue = 1/R_T \quad [2.2]$$

Toename van de CO₂-concentratie in de atmosfeer heeft twee belangrijke en tegengestelde gevolgen voor de verdamping:

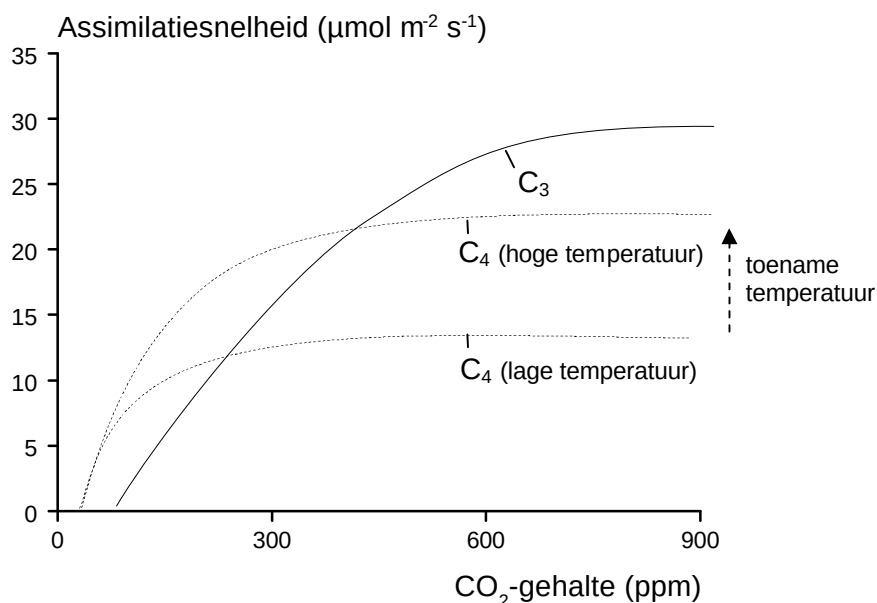
1. Planten hoeven hun huidmondjes minder ver te openen of minder huidmondjes aan te maken, om in hun koolstofbehoefte te voorzien. Het gevolg is dat de *wue* stijgt en het transpiratieverlies daalt (*wue*-effect).
2. Planten kunnen sneller gaan groeien, waardoor ze meer biomassa produceren. De verdamping (via transpiratie én interceptie) neemt met een toename van de biomassa juist toe (*lai*-effect).

Zoals gezegd lijken experimenten te hebben aangetoond dat het eerste effect overheerst en de vegetatie over het algemeen minder verdampt bij hogere CO₂-concentraties.

2.2 Effecten van CO₂ en temperatuur op fotosynthese en waterverbruik

De invloed van CO₂ op de fotosynthese wordt, bij niet-limiterende straling en bodemvochtvoorziening, vaak beschreven in de vorm van experimentele curven met de relatie tussen CO₂-concentratie C en assimilatiesnelheid A (Ammerlaan & De Visser, 1993; Noormets et al., 2001; Sage & Kubien, 2003). Uit deze A-C-curven (Figuur 2-2) blijkt dat variaties in het CO₂-gehalte vooral bij lage gehalten van invloed zijn op de assimilatiesnelheid; bij hoge CO₂-concentraties spelen variaties nauwelijks een rol. Omdat de CO₂-vraag afvlakt bij een grotere C-beschikbaarheid kunnen de huidmondjes verder dicht, zodat het CO₂-effect (verdampingreductie door CO₂-toename) toeneemt.

Bij C₄-planten ligt het verzadigingspunt voor CO₂ lager dan bij C₃ planten (Taiz & Zeiger, 1991). Dit zou verklaren waarom in sommige experimenten de huidmondjes van C₄ planten sterker reageren op CO₂-verrijkte lucht dan die van C₃-planten.



Figuur 2-2. Voorbeeld van een relatie tussen CO_2 -gehalte C en assimilatiesnelheid A voor een denkbeeldige C_3 - en een denkbeeldige C_4 -plant (naar Sage & Kubien, 2003).

Volgens De Wit (1958) is fotosynthese een proces dat voornamelijk wordt gestuurd door de stralingsenergie van de zon, en nauwelijks door de temperatuur. De respiratie van planten is wel sterk temperatuurafhankelijk, maar in de meeste omstandigheden is dit slechts een kleine post zodat het effect van de temperatuur op de netto assimilatie (fotosynthese minus respiratie) klein is. De Wit (1958) toonde aan dat de gewasopbrengst (drogestofproductie) van de vegetatie recht evenredig is aan de transpiratie.

Volgens Monteith (1981) heeft de temperatuur vooral invloed op de ontwikkelingsstadia van de plant, zoals het tijdstip van kieming en het ontluiken van bladeren. In een gematigd klimaat verloopt die ontwikkeling sneller met oplopende temperatuur, totdat een optimale temperatuur van ca. 20-25 °C wordt bereikt. Boven de optimumwaarde daalt de ontwikkelingssnelheid weer totdat hij bij 30-35 °C volkomen stil komt te liggen. Hoge temperaturen zijn schadelijk voor de plant doordat daarbij proteïnen worden aangetast.

De betrekkelijke temperatuurongevoeligheid van fotosynthese geldt bij hoge CO_2 -concentraties echter niet voor C_4 -planten: de maximale assimilatiesnelheid (het 'plafond' in Figuur 2-2) neemt voor deze functionele soortengroep juist sterk toe met de temperatuur (Sage & Kubien, 2003), waarbij het verzadigingspunt in de A-C-curve naar rechts verschuift (het steile begin van de curve verandert nauwelijks). C_4 -planten zouden dus profiteren van temperatuurverhoging in combinatie met een CO_2 -toename. Volgens Sage & Kubien (2003) zou dit mogelijk de opmars van de C_4 -plant *Spartina* in West-Europa verklaren.

Op grond van onder meer paleontologische gegevens speculeert Farquhar (1997) hoe het waterverbruik in de loop van de geologische geschiedenis zou zijn veranderd door veranderingen in het CO_2 -gehalte. Tijdens het laatste

glaciale maximum (LGM) — ongeveer 20.000 jaar geleden — zou het klimaat op aarde veel droger zijn geweest dan nu. Dit zou te maken hebben met het veel lagere atmosferische CO₂-gehalte van 180 ppm tijdens het LGM. Bij zulke lage concentraties is de wue van planten bijna recht evenredig aan de CO₂-concentratie. Bij een concentratie van 180 ppm (LGM) moeten planten dus twee keer zoveel transpireren om dezelfde fotosynthese te bereiken als bij de huidige concentratie. Bovendien is de neerslaghoeveelheid kleiner bij lagere CO₂-concentraties. Volgens Farquhar (1997) zou de relatie tussen CO₂ en droogte ook verklaren waarom in het pre-industriële tijdperk (270 ppm) ongeveer 30% meer koolstof werd opgeslagen dan tijdens het LGM. Hoewel planten heden ten dage minder CO₂-gelimiteerd zijn dan tijdens het LGM, bevordert een CO₂-verhoging nog steeds de grondwateraanvulling. Dit zou een bijkomend gunstig effect kunnen zijn van klimaatverandering, vooral voor landbouwgebieden die nu lijden onder droogte, aldus Farquhar (1997)³.

2.3 Het aandeel transpiratie in de evapotranspiratie

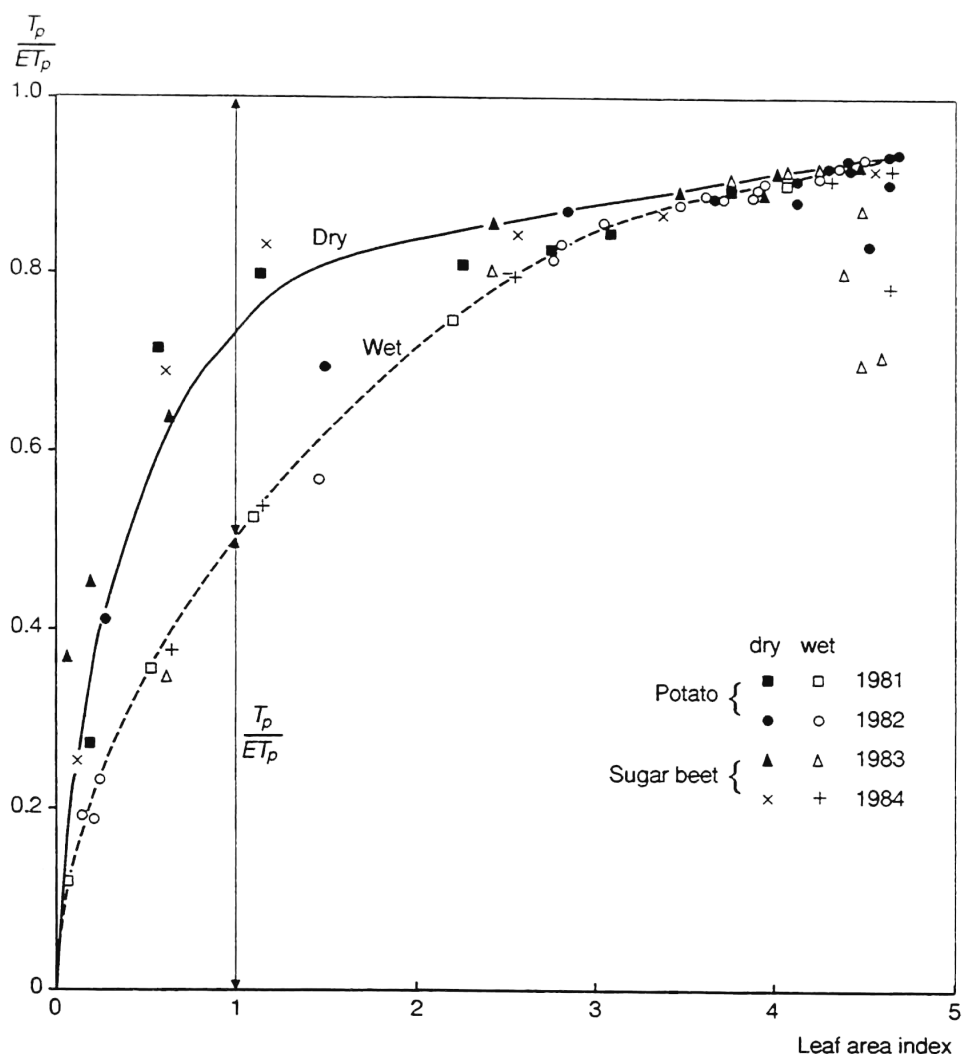
Verdamping door een vegetatie bestaat uit twee termen, de verdamping vanaf natte bodem- en vegetatieoppervlakken en de verdamping door de huidmondjes en cuticula van de planten. Het eerste proces wordt evaporatie genoemd (symbool E), het tweede proces transpiratie (T) en de som van beide evapotranspiratie (ET):

$$ET = E + T \quad [2.3]$$

Evaporatie vindt plaats vanaf het bladerdek na een regenbui (interceptie) en vanuit de bodem (bodemevaporatie). De bijdrage van de transpiratieterm overheerst meestal in de totale verdamping ET . Dit wordt geïllustreerd in Figuur 2-3, waarin het transpiratieaandeel in de potentiële verdamping is uitgezet tegen de leaf area index LAI van de vegetatie. Uit de figuur blijkt dat het transpiratieaandeel toeneemt met LAI en hoger is naarmate de bodem droger is. Zodra echter de vegetatie de bodem voor meer dan 70-80% bedekt ($LAI > 2$), is het onderscheid tussen natte en droge bodems verwaarloosbaar.

In Nederland hebben we meestal te maken met een vegetatie die de bodem grotendeels bedekt, zodat transpiratie de belangrijkste verdampingsterm is. Ons onderzoek dient daarom vooral aan deze term aandacht te besteden.

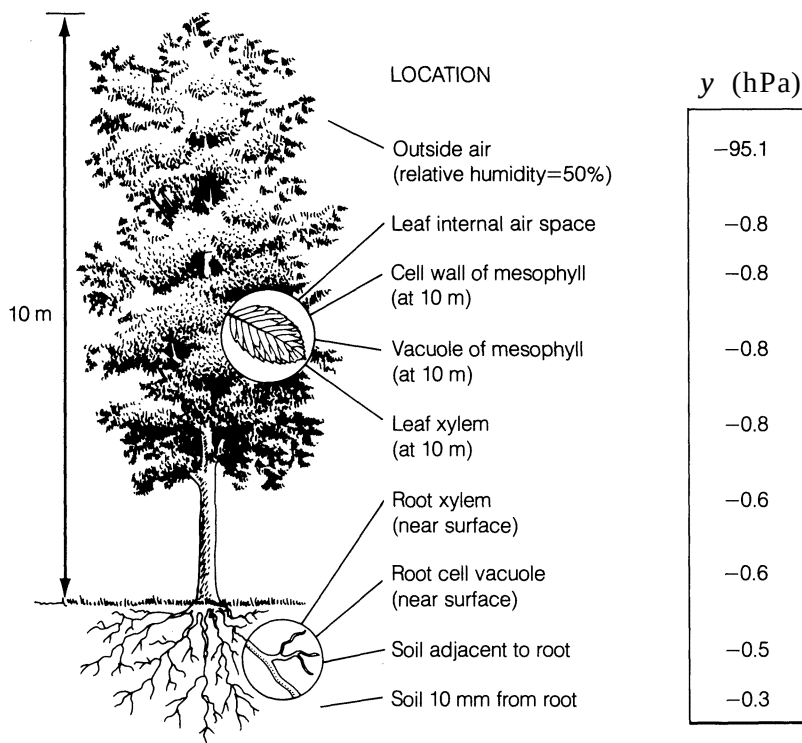
³ Op dit aanstekelijke verhaal valt het nodige af te dingen; zo houdt Farquhar (1997) geen rekening met de effecten op de verdamping ten gevolge van veranderingen in biomassa-productie.



Figuur 2-3. Aandeel potentiële transpiratie T_p in de potentiële evapotranspiratie ET_p als functie van de leaf area index LAI, voor een dagelijks bevochtigde bodem en voor een droge bodem. ET_p werd gemeten als restterm van de bodemwaterbalans (Sinderhoeve te Renkum), T_p berekend met het onverzadigde zone model SWATRE. Uit: Feddes et al. (1997).

2.4 Transpiratie en weerstand

Drijvende krachten achter het transport van water door het systeem van bodem, plant en atmosfeer zijn verschillen in osmotische energie en drukenergie (plaatsenergie is, behoudens bij zeer hoge bomen, verwaarloosbaar). Opname van water door de plantenwortels is gedeeltelijk een actief proces, veroorzaakt door het osmotische energieverval dat wortels opbouwen door (selectief) ionen aan de bodem te onttrekken. Transport van water door de huidmondjes van de bladeren is een volledig passief proces, nagenoeg geheel veroorzaakt door het energieverval ten gevolge van een verschil in dampdruk tussen substomatale ruimte (Figuur 2-1) en atmosfeer. Van de bodem naar de atmosfeer vindt een afname van de 'waterpotentiaal' (energie per eenheid van massa) plaats, waarbij het grootste potentiaalverlies optreedt tijdens de overgang van water van de substomatale ruimte naar de atmosfeer (Figuur 2-4).



Figuur 2-4. Typisch verloop van de waterpotentiaal tijdens het watertransport door het bodem-plant-atmosfeer systeem (Taiz & Zeiger, 1991).

Het transport van water door de bodem, de wortels, de stengel of stam, takken, bladeren en huidmondjes wordt vaak beschreven met behulp van een serieschakeling van weerstanden, waarbij het potentiaalverval over een weerstand omgekeerd evenredig is aan die weerstand.

Verdampingsdeskundigen zijn vooral geïnteresseerd in de laatste weerstand in het bodem-plant-atmosfeer-systeem: de (diffusie)weerstand die waterdamp ondervindt tussen de substomatale ruimte en de atmosfeer. Deze weerstand is immers veruit de grootste in het systeem (Figuur 2-4) en is dus bepalend voor hoogte van de transpiratie. De relatie tussen de diffusieweerstand en de transpiratie is (zie o.a. Feddes et al., 1997):

$$T = \frac{M_w}{Rt} \frac{e_0^*(t) - e_z(t)}{r} \quad [2.4]$$

Waarin:

- T transpiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1} \sim \text{mm s}^{-1}$)
- M_w moleculaire massa van H_2O ($0.0018 \text{ kg mol}^{-1}$)
- R universele gasconstante ($8.314 \text{ J mol}^{-1}\text{K}^{-1}$)
- t absolute temperatuur (K)
- e_0^* verzadigde dampdruk in de substomatale ruimte (Pa)
- e_z dampdruk in de atmosfeer op hoogte z , in dit geval dicht bij de plant (Pa)
- r diffusieweerstand (s m^{-1})

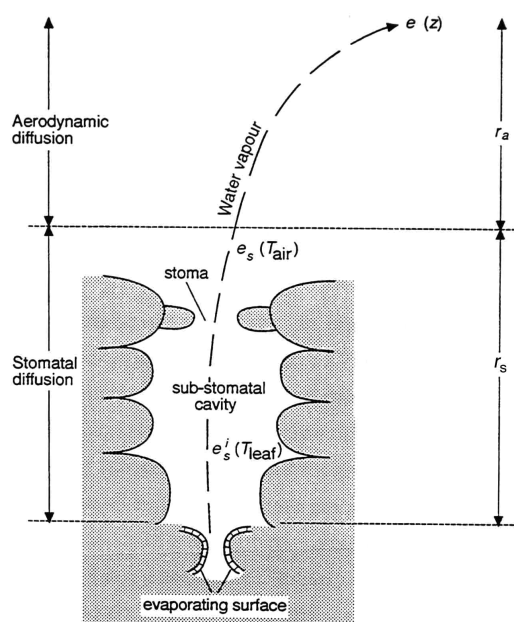
Weerstand r is opgebouwd uit twee componenten (Figuur 2-5), een aërodynamische weerstand en een gewasweerstand:

$$r = r_a + r_g \quad [2.5]$$

Waarin:

r_a aërodynamische weerstand (s m^{-1})

r_g gewasweerstand (s m^{-1})



Figuur 2-5. De diffusieweerstand van waterdamp uit een blad is de som van een aërodynamische weerstand en een stomatale weerstand: $r = r_a + r_s$ (Feddes et al., 1997).

Volgens Feddes et al. (1997) wordt de totale weerstand in de plant zelf (dus exclusief r_a) voor 99% bepaald door de weerstand van de huidmondjes, de stomatale weerstand r_s , zodat:

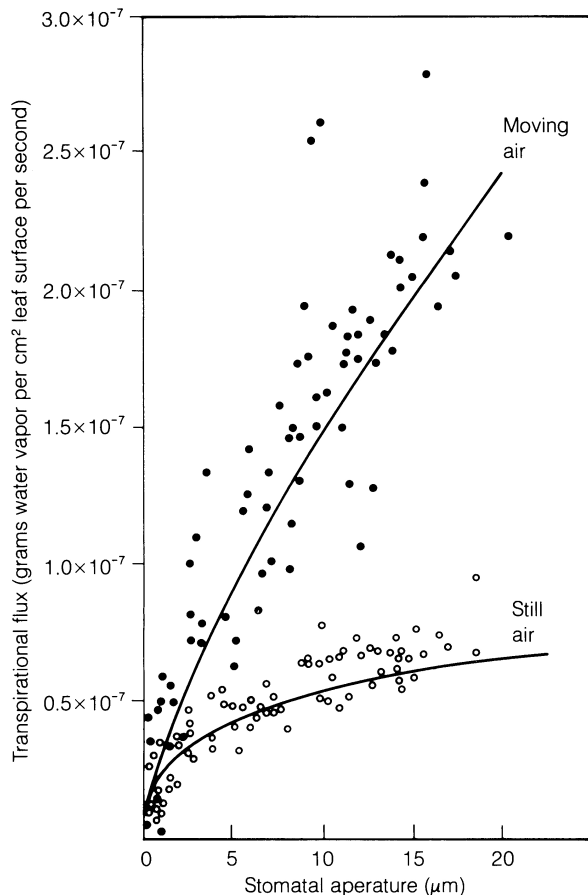
$$r \approx r_a + r_s \quad [2.6]$$

Zowel r_a als r_s zijn van belang in de verdampingsformule van Penman-Monteith, die in Hoofdstuk 4 aan de orde komt.

De aërodynamische weerstand hangt af van zowel de windsnelheid als de aërodynamische ruwheid van de vegetatie.

Hoe hoger de windsnelheid en hoe ruwer het oppervlak, des te intensiever de luchtuitwisseling en des lager r_a is. Figuur 2-6 illustreert de grote invloed die wind kan hebben op het verdampingsproces. Voor een goed begrip van de zaak zij hier vermeld dat het bij r_a gaat om hoe gemakkelijk lucht rond de bladeren wordt uitgewisseld met de omgeving, zodat waterdamp kan worden weggevoerd. In een ruw, goed geventileerd bos gebeurt dat beter dan bij een korte gladde grasmat en dientengevolge heeft zo'n bos een lagere aërodynamische weerstand. De transpiratie van zo'n bos wordt daarom relatief meer bepaald door de stomatale weerstand. Boven een korte grasmat

wordt door de slechtere menging het verdampte water minder snel afgevoerd waardoor de gradiënt in luchtvochtigheid van blad naar buitenlucht, en dus de verdamping, minder afhankelijk is van de wind. Samengevat: de koppeling van de vegetatie aan de atmosfeer is bij een gladde structuur ($r_a > r_s$) lager dan bij een ruwe structuur ($r_a < r_s$) (McNaughton & Jarvis, 1983; McNaughton & Jarvis, 1991; Bunce, 2004).



Figuur 2-6. Relatie voor de Zebraplant (*Zebrina pendula*) tussen transpiratieflux en huidmondjesdiameter, onderscheiden naar windstille en winderige omstandigheden (Bange, 1953; fide Taiz & Zeiger, 1991). De grenslaag beperkt de transpiratie meer, naarmate het minder hard waait. Dientengevolge heeft de stomatale weerstand onder windstille omstandigheden de minste invloed op de transpiratieflux.

In de literatuur is beschreven dat stomatale weerstand r_s afhankelijk is van:

1. de lichtintensiteit (huidmondjes reageren op het zichtbare deel van het stralingsspectrum, 0.4-0.7 μm);
2. de vochtcondities in de bodem (bij droogte reduceert de huidmondjesopening zodat r_s stijgt; hetzelfde kan gebeuren bij te natte omstandigheden wanneer planten hier niet op zijn aangepast);
3. de temperatuur;

4. de 'transpiratievraag' van de atmosfeer: bij veel straling en een harde en droge wind kan het voorkomen dat de plant dreigt te verwelken. Om dit te voorkomen wordt de huidmondjesopening gereduceerd;
5. de CO₂-concentratie in de atmosfeer: hoe hoger, des te eerder aan de koolstofbehoefte is voldaan en de huidmondjesopening gereduceerd kan worden.

Veel publicaties over de effecten van antropogene CO₂-stijging richten zich op deze laatste afhankelijkheid, dus die tussen CO₂-concentratie en stomatale weerstand.

In de micrometeorologie werkt men, net als in de elektriciteitsleer, vaak met de grootte 'geleidbaarheid' in plaats van 'weerstand'. Geleidbaarheid g is de reciproque van weerstand en kan derhalve in de eenheid m s^{-1} worden uitgedrukt. Een andere eenheid⁴ die men in de literatuur tegenkomt is $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Twee geleidbaarheden domineren het transpiratieproces, de stomatale geleidbaarheid g_s en de aërodynamische geleidbaarheid g_a .

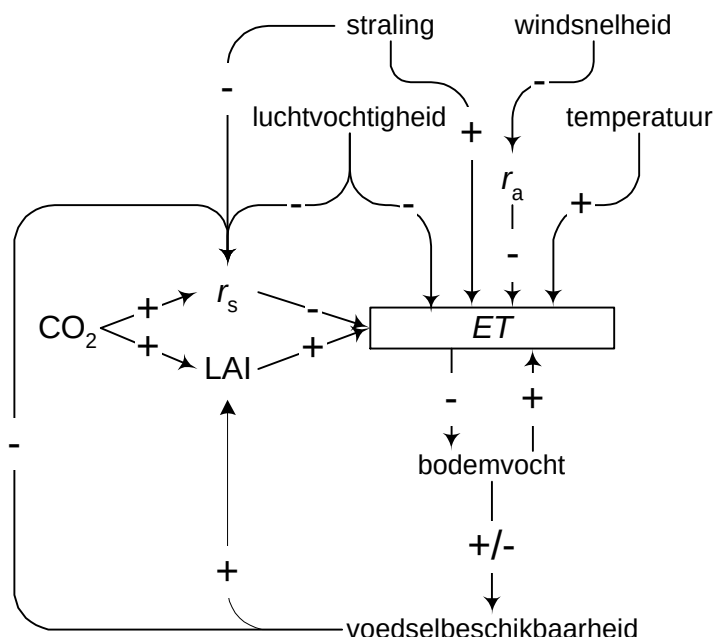
2.5 Factoren die de experimentele relatie tussen CO₂ en verdamping beïnvloeden

In het volgende hoofdstuk doen we verslag van een literatuuronderzoek naar de relatie tussen CO₂-gehalte en verdamping van vegetaties. Kennis van de processen en factoren die deze relatie kunnen beïnvloeden is noodzakelijk om de literatuur goed te kunnen beoordelen. In deze paragraaf proberen we de belangrijkste beknopt te beschrijven. Procesinzicht dat voortkomt uit het literatuuronderzoek zal bovendien aan de orde komen in Hoofdstuk 3.

In de vorige paragrafen is uitgelegd dat het CO₂-effect soortafhankelijk is, waarbij een onderscheid tussen C₃ en C₄ planten en tussen bomen en laag blijvende soorten van belang is. Voorts speelt de schaal waarop de experimenten worden uitgevoerd een grote rol. Zoals zal blijken in Hoofdstuk 3, bestaat er een breed scala aan meetopstellingen, van een zak met CO₂-verrijkte lucht die op de individuele tak van een boom wordt geplaatst, tot grootschalige experimenten waarbij de effecten op het niveau van een heel ecosysteem wordt bestudeerd. Resultaten van experimenten zijn schaalafhankelijk (Jarvis & McNaughton, 1986; Bunce, 2004); zie Hoofdstuk 3.

De belangrijkste relaties tussen de standplaats en de verdamping van de vegetatie die van invloed zouden kunnen zijn op experimenteel vastgestelde CO₂-effecten, hebben wij schematisch weergegeven in Figuur 2-7. Een factorverhogende relatie is met een plusteken aangegeven, een factorverlagende met een minteken. Voorbeeld: toename van de CO₂-concentratie (CO₂ in Figuur 2-7) kan leiden tot een verhoging (+) van de stomatale weerstand r_s en een verhoging van r_s leidt tot een verlaging (-) van ET .

⁴ Deze eenheid komt op het zelfde neer: het gaat om de geleidbaarheid van hoeveelheid *lucht* (molen of m^3 per m^2 bladoppervlak). De meter in de m s^{-1} is dus geen (milli)meter water maar meter luchtkolom.



Figuur 2-7. Factoren die de in experimenten waargenomen effecten van CO₂ op de evapotranspiratie ET kunnen beïnvloeden.

In de figuur zijn drie domeinen te onderscheiden:

1. *Links van het blok evapotranspiratie (ET) staan relaties met de plant*
Deze zijn al uitvoerig besproken en behoeven hier geen toelichting.
2. *Boven het ET-blok staan relaties met de atmosfeer*
Toename van de globale straling, windsnelheid en luchttemperatuur en afname van de luchtvochtigheid leiden tot een toename van ET. Dit is echter niet altijd het geval: wanneer de verdampingsvraag van de atmosfeer hoger is dan de vegetatie aankan, kunnen planten gaan verwelken en hun huidmondjes sluiten. De vegetatie beïnvloedt uiteraard ook de atmosfeer, maar we nemen aan dat deze terugkoppelingsinvloed op de ruimtelijke schaal van experimenten aanzienlijk kleiner is.
3. *Onder het ET-blok staan de relaties met de bodem*
Verhoging van ET leidt tot een verlaging van het bodemvochtgehalte. Wanneer de bodem te ver uitdroogt kan dit tot een reductie van ET leiden. Toename van de hoeveelheid bodemvocht door CO₂-stijging is dan ET-verhogend. Bij landbouwgewassen kunnen overigens ook te natte omstandigheden resulteren in verdampingsreductie (natuurlijke vegetaties zijn per definitie aan hun groeiomstandigheden aangepast; in natte situaties doordat ze bijvoorbeeld bestaan uit soorten met luchtwortels, zoals Riet, of soorten zonder wortels, zoals Veenmos). Het bodemvochtgehalte is, net als de temperatuur, van grote invloed op de mineralisatie van organische stof en dus op de beschikbaarheid aan voedingsstoffen voor de vegetatie. Zowel te natte als te droge omstandigheden resulteren in een reductie van de mineralisatiesnelheid. De voedselbeschikbaarheid beïnvloedt de biomassaproductie en aldus, via de Leaf Area Index, de evapotranspiratie.

Bovenstaande beschrijving is van belang voor het interpreteren van waargenomen CO₂-effecten in de natuur en bij het selecteren van de belangrijkste factoren voor de literatuurstudie in het volgende hoofdstuk.

Speciale aandacht verdient het aandeel van de stomatale weerstand r_s in de totale weerstand r . Naarmate dit aandeel groter is, zal de gevoeligheid van transpiratie voor CO₂-verhoging groter zijn. Volgens [2.4] is de transpiratie omgekeerd evenredig aan r . Wanneer we het effect van CO₂-verrijking op de aërodynamische weerstand en de terugkoppeling van de vegetatie op de atmosfeer verwaarlozen, en tevens aannemen dat de temperatuur niet verandert, dan volgt uit [2.4] en [2.6] voor die gevoeligheid:

$$\frac{\Delta T}{T} = - \frac{\Delta r_s}{r_a + r_s} \quad [2.7]$$

Of, in termen van geleidbaarheden⁵:

$$\frac{\Delta T}{T} = \frac{\frac{\Delta g_s}{g_s}}{\frac{g_s}{g_a} + 1} \quad [2.8]$$

Vergelijking [2.7] beschrijft, onder de genoemde aannamen, de relatieve verandering van de transpiratie bij een verandering van de stomatale weerstand. Wanneer r_a en r_s even groot zijn geldt, volgens [2.7], dat een verdubbeling van r_s leidt tot een afname van de transpiratie van 50%. Die afname zou 33% bedragen wanneer r_a twee keer zo groot zou zijn als r_s , en 67% bij een half keer zo grote r_a . Deze voorbeelden tonen aan hoe belangrijk de verhouding tussen beide weerstanden is voor de uitkomsten van experimenteel onderzoek naar de relatie tussen verdamping en CO₂.

Zoals beschreven in §2.4 wordt de aërodynamische weerstand mede bepaald door de windsnelheid. De eventuele invloed van experimenten op het windprofiel verdient dus onze aandacht. Daarnaast is r_a afhankelijk van de ruwheid van de vegetatie, waarbij ruwe vegetaties een lagere r_a hebben dan gladde vegetaties. Plantensoorten die van nature groeien in droge omstandigheden hebben vaak fysiologische aanpassingen die r_a verhogen, zoals haren op de bladeren en huidmondjes die verzonken liggen in bladgroeven. Omdat het vochttransport van deze soorten sterk gereguleerd wordt door r_a , mag worden verwacht dat hun transpiratie minder gevoelig is voor een verandering van de CO₂-concentratie.

In het veld varieert de verhouding r_a/r_s tussen ongeveer 0.03 (droog bos) en 10 (goed geïrrigeerd kort gras) (Jones, 1992).

⁵ $r_s = \frac{1}{g_s}$, $r_a = \frac{1}{g_a}$ en $\Delta r_s = \Delta \frac{1}{g_s} = -\frac{\Delta g_s}{g_s^2}$ gesubstitueerd in [2.7] leidt tot [2.8].

2.6 Waar we geen rekening mee houden

In experimenteel onderzoek worden temperatuur en luchtvochtigheid vaak zodanig gemanipuleerd dat ze gelijk zijn aan die van de omgeving. Beredeneerd kan worden dat dit kan leiden tot een overschatting van het CO₂-effect (§3.4). Rechtstreekse effecten van luchttemperatuur op verdamping zijn beschreven in het KNMI rapport 'Droog, droger, droogst' (Beersma et al., 2004). Maar de bladtemperatuur bepaalt ook de relatieve vochtigheid en het dampspanningstekort vlak bij het blad, en daarmee de verdamping. Deze verdamping zelf beïnvloedt weer via de energiebalans van het oppervlak de bladtemperatuur: hogere verdamping leidt tot afkoeling. De temperatuursafhankelijkheid van huidmondjes en fotosynthese is een slecht beschreven en begrepen proces, maar aannames daaromtrent leiden in veel studies tot grote gevolgen voor gevoeligheden (Jacobs & De Bruin, 1997).

Experimenteel onderzoek speelt zich op een kleine schaal af, ter grootte van bijvoorbeeld een kas of perceel. Met de wisselwerking tussen deze schaal en het klimaat op regionaal en bovenregionaal niveau kan in dergelijke experimenten geen rekening worden gehouden. Dat geldt ook voor de in Hoofdstuk 4 gepresenteerde theoretische benadering van het CO₂-effect, die betrekking heeft op de schaal van een perceel. Enige opmerkingen over effecten op grotere schaal zijn hier daarom op hun plaats.

De hiervoor behandelde terugkoppeling via de viskeuze grenslaag van lucht rondom en vlak boven de bladeren speelt zich ook in het groot af. De vochtigheid in de onderste 1-2 km van de atmosfeer die dagelijks door het landoppervlak wordt beïnvloed (de atmosferische grenslaag) hangt af van de verdamping zelf, en aanvoer van lucht van elders (advectie). Bij kleine advectie is de terugkoppeling met deze grenslaag belangrijk en resulteert in een extra demping van de gevoeligheid voor CO₂ van transpiratie. Met de grenslaag houden we in Hoofdstuk 4 *wel* rekening, maar met advectie niet.

Daar staat tegenover dat de luchtvochtigheid zelf in belangrijke mate de openingstoestand van de huidmondjes stuurt. Veranderingen in luchtvochtigheid kunnen dus leiden tot verdere veranderingen in weerstand, enzovoorts, tot dat er zich een nieuw evenwicht instelt.

Verdere terugkoppelingseffecten zijn onderdeel van het grotere, gekoppelde bodem-vegetatie-atmosfeer-systeem. Bodemverdamping is ongevoelig voor de CO₂-concentratie, maar heeft wel een interactie met de luchtvochtigheid die voor een belangrijk deel door de transpiratie wordt beïnvloed. Op langere tijdsschaal is er uiteraard een terugkoppeling met het bodemvochtreservoir en met de gewasgroei en de ontwikkeling van meer of minder verdampend bladoppervlak. Als onderdeel van het weersysteem koppelen bodem en vegetatie terug met de energiebalans van het landoppervlak en beïnvloeden aldus de opbouw van de grenslaag en de wolkenvorming. De bewolkingsgraad, op zijn beurt, beïnvloedt de instraling en daarmee de huidmondjes en de verdamping.

3 Waargenomen CO₂-effecten op lokale schaal

3.1 Werkwijze

We hebben een grote hoeveelheid literatuur verzameld op het gebied van experimenteel onderzoek aan de relatie tussen CO₂ en verdamping. Omdat we willen weten hoe de potentiële verdamping wordt beïnvloed door CO₂, zijn vooral experimenten waarbij geen droogtestress optrad en geen voedselarmoede, relevant voor onze studie. In de natuur kunnen droogtestress en voedselarmoede echter systeemeigenschappen zijn, die in een experiment niet kunnen worden uitgeschakeld zonder het systeem aan te tasten.

De resultaten van de literatuurstudie zijn bijgehouden in het gegevensbestand 'KWR 06.003 Literature study.xls' dat kan worden afgehaald van de webpagina: www.droogtestudie.nl

Door het literatuuronderzoek is kennis vergaard over de methoden die in de wetenschappelijke wereld worden gebruikt om effecten van CO₂-toename te bestuderen. Een beknopt overzicht van deze methoden wordt geven in §3.2. De opzet van het gegevensbestand, dat in de loop van het onderzoek zijn uiteindelijke vorm kreeg, wordt besproken in §3.3, waarna we de resultaten bediscussiëren in §3.4.

3.2 Methoden experimenteel onderzoek

In onderzoek naar effecten van CO₂-toename worden twee steekproeven in het vegetatiedek vergeleken: één met een verhoogde concentratie en één met de huidige concentratie. Twee belangrijke verschillen tussen de methoden zijn de wijze waarop de steekproeven met lucht worden behandeld, en de manier waarop de verdamping wordt gemeten.

Behandelingsmethoden

Er zijn verschillende manieren om de vegetatie met CO₂-verrijkte lucht te behandelen (ontleend aan onder andere Saxe et al., 1998):

- Branch-bag (BB)
Wordt toegepast op bomen. Om een tak doet men een lichtdoorlatende zak waarin CO₂-verrijke lucht wordt geblazen. Nadelen van deze methode zijn dat het klimaat in de zak moeilijk kan worden beheerst (vooral de temperatuur kan oplopen), metingen aan een tak moeilijk zijn op te schalen naar een boom (laat staan een bos) en het systeem niet gesloten is (uitwisseling via tak).

- **Open-top chamber (OTC)**
Een gedeelte van de vegetatie wordt aan de zijkanten afgeschermd met lichtdoorlatend materiaal (glas, plexiglas, perspex, folie). Om zoveel mogelijk overeenstemming te krijgen met het klimaat buiten de opzet, is de bovenkant open gelaten. Klimaatgecontroleerde en CO₂-verrijkte lucht wordt door de vegetatie geblazen.
Voordeel van een OTC is dat het klimaat relatief goed kan worden afgeregeld op het buitenklimaat. *De regulatie van de wind is echter verre van optimaal, waardoor meestal de ventilatie veel sterker is dan in de buitensituatie.* Wegens de beperkte omvang kunnen geen volwassen bomen met OTC's worden onderzocht.
- **Closed-top chamber (CTC)**
In de literatuur worden verschillende benamingen gebruikt voor in wezen dezelfde soort behandeling: het volledig afsluiten van een stukje ecosysteem van de buitenwereld, en dit behandelen met CO₂-verrijkte en klimaatgecontroleerde lucht. In omvang verschillen de proefopzetten, en dit wordt vaak in de naamgeving teruggevonden: Growth Chamber (klein), Glass cabinet (klein), mini-ecosystem (klein), Greenhouse (groot). De klimaatbeheersing heeft men volgens Saxe et al. (1998) beter in de hand dan bij OTC's, maar de proefopzet heeft naar verwachting grote invloed op het windeffect.
- **Free-air CO₂ enrichment (FACE)**
In het vrije veld wordt op verscheidene plekken en op meerdere hoogten pure CO₂ toegediend, dat zich vermengt met de atmosfeer. De opstelling kan bijvoorbeeld bestaan uit een aantal palen van waaruit de toediening geschiedt, in een ring van 25 m in diameter. Van alle behandelingsmethoden heeft deze methode *de minste invloed op het natuurlijke klimaat*, vooral als de ring groot is; de invloed is waarschijnlijk verwaarloosbaar (Saxe et al., 1998). Een nadeel is dat de opstelling zeer kostbaar is.
- **Mini-FACE**
Als FACE, alleen wordt de CO₂-toediening nu verzorgd door een kleine ring van bijvoorbeeld één meter doorsnee. Deze opzet is goedkoper dan FACE, maar de invloed van de opstelling op de meetresultaten, door de grotere invloed van lucht buiten de ring, is naar verwachting groter.
- **Natuurlijke bronnen**
Tognetti et al. (1998) maakten gebruik van een natuurlijke CO₂-bron nabij Siena.

Wegens hun grote omvang worden de meeste experimenten aan bomen gedaan met jonge exemplaren.

In verband met de invloed op de aërodynamische weerstand, is informatie over de mate van luchtverversing in de experimenten gewenst. De meeste publicaties verschaffen deze informatie helaas niet (of alleen in kwalitatieve termen, bijvoorbeeld "heavy duty air blowers"). Dat echter de windinvloed aanzienlijk zou kunnen zijn blijkt onder meer uit Stocker et al. (1999) en Dijkstra et al. (1993), met een gemiddelde verversing van de lucht in OTC's en

kleine kassen (CTC's) van respectievelijk 37 en 14 seconde⁶. Heijmans et al. (2004) toonden in hun experimenten aan dat de gemeten verdamping toenam met het aantal ventilatoren, toegediend op de vegetatie.

Meetmethoden voor de verdamping

Ook over de manier waarop de evapotranspiratie of de transpiratie werd gemeten, verschaft de literatuur vaak schaarse informatie. Belangrijkste methoden zijn:

- **Balansstudies**
De evapotranspiratie kan, bijvoorbeeld via lysimeters, worden bepaald als restpost van de bodemwaterbalans. Bergingsveranderingen van het bodemvocht kunnen daarbij worden bepaald door middel van weging, of uit metingen aan het bodemvochtgehalte.
- **Analyse in- en uitgaande lucht**
Men registreert automatisch en continu het vochtgehalte van de inkomende en van de uitgaande lucht. Verschillen zijn toe te schrijven aan evapotranspiratie.
- **Meetcuvette**
Men schuift een cuvette over een deel van de plant en bepaalt via elektronische sensoren de gasuitwisseling, waaronder die van waterdamp. Nadeel: de meting is kortstondig (vaak binnen enkele uren), heeft waarschijnlijk invloed op de transpiratie en is niet direct representatief voor de hele plant en het vegetatiedek (er is opschaling nodig).
- **Chamber**
Als meetcuvette, alleen nu groter zodat een representatiever beeld van de vegetatie als geheel wordt verkregen.
- **Sapstroommeting**
Leidt tot een continue vaststelling van de transpiratiesnelheid. Zie Dugas et al. (1996). Nadeel: moeilijk op te schalen naar de vegetatie.

3.3 Opzet gegevensbestand

Het gegevensbestand 'KWR 06.003 Literature study.xls' (www.droogtestudie.nl) bevat de resultaten van het literatuuronderzoek. Het bestaat uit de volgende kolommen:

Kolom A. Gezien door

Bevat de initialen van diegene die de literatuur heeft bestudeerd: Cees Maas (CM) of Flip Witte (FW)

⁶ Stocker et al. (1999) vermelden een luchtverversing van 2.5 m³ per minuut in OTC's van 1.27 m² in oppervlak, afgeschermd met een folie van 120 cm hoog; Dijkstra et al. (1993) melden een luchtverversing van 800 m³ per uur in een kasje van 125×125×200 cm.

Kolom B. Bron

Vermelding van de literatuurbron volgens de in dit verslag gebruikte systematiek: auteur(s), jaartal.

Kolom C. Vegetatietype

Karakterisering van het vegetatietype (het gewas, de plantensoort) waarop het experiment is uitgevoerd.

Kolom D. CO₂-effect

Waargenomen effect van CO₂-verrijking op de transpiratie ($\Delta T/T$) of de evapotranspiratie ($\Delta ET/ET$).

Kolom E. Behandeling

Typering van de wijze waarop de vegetatie werd behandeld met CO₂ (§3.2: OTC, FACE, etc).

Kolom F. Details

Informatie over de afmetingen van de behandelingsmethode, de meetmethode (§3.2), etc.

Kolom G. Duur experiment

De tijdsduur is van belang omdat alleen langdurige experimenten bruikbaar zijn, dat wil zeggen: *experimenten waarbij de vegetatie zich heeft kunnen aanpassen aan de verhoogde CO₂-concentratie.*

Kolom H. CO₂-concentratie controle

Kolom I. CO₂-concentratie experiment

Kolom J. Locatie

Land en plaats waar het experiment werd uitgevoerd. Kan relevant zijn om een indruk van het klimaat te krijgen, wanneer gegevens daarover niet worden verschaft.

Kolom K. Klimaat

Typering van het klimaat, en dus de representativiteit voor Nederland.

Kolom L. Vochtstress

Zoals in §2.5 uitgelegd, leiden vochttekorten in de bodem tot een reductie van de verdamping. Verwacht mag worden dat het CO₂-effect op planten die groeien op droge bodems kleiner is doordat de gereduceerde transpiratie leidt tot een grotere bodemvochtbeschikbaarheid.

Kolom M. Voedselrijkdom

De voedselbeschikbaarheid beïnvloedt via de biomassaproductie de evapotranspiratie (§2.5). In voedselarme omstandigheden kan het CO₂-effect echter ook worden gedempt, zoals we in de volgende paragraaf zullen bespreken.

Kolom N. Opmerkingen

Relevante opmerkingen die niet onder kolom A-M kunnen worden thuisgebracht.

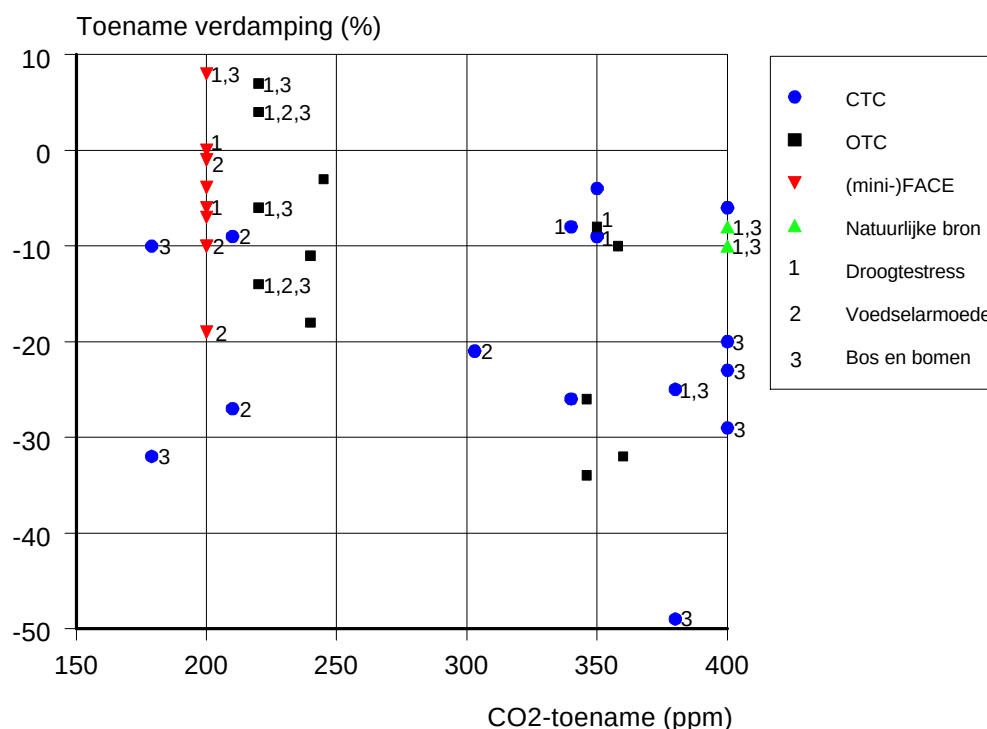
Kolom O. Beslissing

Oordeel over de bruikbaarheid van de gegevensbron voor directe en kwantitatieve uitspraken over het CO₂-effect.

3.4 Bespreking en analyse

Analyse waargenomen CO₂-effecten

Op basis van literatuurgegevens zijn in Figuur 3-1 verdampingstoename en CO₂-toename tegen elkaar uitgezet (de achterliggende gegevens zijn in een apart tabblad in het gegevensbestand opgenomen). Hierbij is in eerste instantie onderscheid gemaakt naar de behandelingsmethode (CTC, OTC, FACE inclusief mini-FACE, Natuurlijke bron). Daarenboven is informatie toegevoegd over eventuele droogtestress, voedselarmoede, en of het een boom of bos betreft.



- Een eventuele in de literatuur vermelde spreiding is voor Figuur 3-1 teruggebracht tot een gemiddelde waarde.
- De gegevens van twee publicaties over een steppevegetatie hebben wij uit de analyse gelaten (Szente et al., 1998; Tuba et al., 1996) omdat ze, hoewel afkomstig van dezelfde onderzoekers, elkaar volkomen tegenspreken. Tevens zijn enkele waarnemingen bij voor Nederland extreme temperaturen (bijvoorbeeld 40 °C) buiten beschouwing gelaten.
- Veel publicaties vermelden niets over eventuele droogtestress of voedselarmoede. Alleen waar we minimaal met redelijke zekerheid hierover iets konden aannemen, is daarover informatie toegevoegd in Figuur 3-1.

In de studie die voorafging aan dit rapport, berekenden Witte & Doomen (2004) een verdampingsafname van 5.2% per 100 ppm CO₂-stijging, wat neer komt op een afname van 20% bij een gemiddelde stijging van 385 ppm in het jaar 2100 (zie §1.2). Op basis van lineaire regressie door alle punten in Figuur 3-1 komen we tot een vergelijkbare afname, namelijk 23% (regressielijn: $y = 2.1 - 0.054x$; $r^2 = 0.14$, $n = 41$). De variatie in de waarnemingen is met de onderhavige studie echter toegenomen.

Figuur 3-1 lijkt te suggereren dat *het CO₂-effect onder droogtestress wat wordt getemperd en bij bomen juist iets hoger is*. Voorspellingen van het effect bij een toename met 385 ppm bevestigen dit: -13% bij droogtestress (regressiemodel $y = 12.8 - 0.066x$; $r^2 = 0.39$, $n = 14$) en -22% bij bomen ($y = 8.6 - 0.078x$; $r^2 = 0.23$, $n = 14$). De punten van voedselarme omstandigheden liggen in Figuur 3-1 te dicht op een kluitje om daar een uitspraak op te baseren.

We zouden verschillen in de effecten van behandelingsmethoden statistisch kunnen beschrijven, en op zoek gaan naar de oorzaken, maar we doen dit bewust niet. Enerzijds laat de omvang van deze beperkte studie dit niet toe, anderzijds, en dat is de belangrijkste reden, is het de moeite niet waard. Door onze literatuurstudie zijn we namelijk tot het oordeel gekomen dat *de windinvloed bij OTC's en CTC's dusdanig groot kan zijn geweest, dat op basis van deze meetopstellingen geen conclusies kunnen worden getrokken over de verdamping van planten in het vrije veld*. In de experimenten zal het toedienen van lucht met "heavy duty air blowers" tot een verlaging van de aërodynamische weerstand hebben geleid, waardoor de transpiratie sterker dan in het vrije veld wordt beïnvloed door CO₂-verrijking.

Dit betekent dat we alle verdampingsmetingen ontleend aan OTC's en CTC's hebben laten afvallen voor onze analyse van het CO₂-effect.

De aan deze behandelingsmethoden ontleende metingen zijn echter nog wel bruikbaar voor allerlei andere analyses, bijvoorbeeld *voor het bestuderen van de relatie tussen CO₂-concentratie en stomatale weerstand*. We zullen daar in Hoofdstuk 4 gebruik van maken.

Voor de analyse in dit hoofdstuk blijven nu alleen de resultaten van FACE-experimenten en de natuurlijke CO₂-bron bij Siena over. Dit zijn de rode, respectievelijk groene driehoekjes in Figuur 3-1. In Tabel 3-1 is de belangrijkste informatie van deze literatuurbronnen samengevat.

Tabel 3-1. Gegevens van bruikbare CO₂-experimenten (mini-FACE, FACE en natuurlijke bron). De met een sterretje (*) gemarkeerde cijfers zijn ontleend aan transpiratiecijfers ($\frac{?ET}{ET}=0.8\frac{?T}{T}$).

Bron	Vegetatie	CO ₂ -toename (ppm)	$\frac{?ET}{ET}$ (%)	Behandeling	Beperkende condities
Conley et al., 2001	<i>Sorghum bicolor</i> (C ₄)	200	-9 á -11	FACE	
Conley et al., 2001	<i>Sorghum bicolor</i> (C ₄)	200	0 á -6	FACE	Droogtestress
Heijmans et al., 2001	Hoogveen	200	-9 á -10	Mini-FACE	Natuurlijk=voedselarm
Hunsaker et al., 2000	<i>Triticum aestivum</i>	200	-3.7 á -4.0	FACE	
Hunsaker et al., 2000	<i>Triticum aestivum</i>	200	-0.7 á -1.2	FACE	Voedselarm
Kimball et al., 1999	<i>Triticum aestivum</i>	200	-7	FACE	
Kimball et al., 1999	<i>Triticum aestivum</i>	200	-19	FACE	Voedselarm
Schäfer et al., 2002	<i>Pinus taeda</i>	200	+7.6*	FACE	Droogtestress
Tognetti et al., 1998	<i>Quercus ilex</i>	150-650	-8*	Natuurlijke bron	Droogtestress
Tognetti et al., 1998	<i>Quercus pubescens</i>	150-650	-10*	Natuurlijke bron	Droogtestress

Over deze tabel willen we het volgende opmerken:

- De spreiding in ‘vegetaties’ is in Tabel 3-1 beperkt: *Sorghum bicolor* (Sorghum), hoogveen, *Triticum aestivum* (Tarwe) en drie boomsoorten, *Pinus taeda* (Loblolly pine), *Quercus ilex* (Steeneik) en *Quercus pubescens* (Zachte eik).
- De door Heijmans et al. (2004) gesignaleerde verdampingsafname in hoogveen is opmerkelijk, omdat hoogveen gedomineerd wordt door Veenmossen (*Sphagnum spec.*), die geen huidmondjes hebben en dus ongevoelig zouden moeten zijn voor CO₂. De auteurs schrijven de verdampingsafname mede toe aan het afvangen van wind door vaatplanten, die bij de verhoogde CO₂-concentratie beter zijn gaan groeien.
- Het experiment van Conley et al. (2001) bevestigt dat droogtestress de CO₂-gevoeligheid tempert.
- De door Schäfer et al. (2002) waargenomen transpiratietoename in een door 14 m hoge *Pinus taeda* gedomineerde opstand, wordt door de

auteurs toegeschreven aan een afname van de bodemverdamping. Deze afname zou worden veroorzaakt door meer bladval en leiden tot betere bodemvochtcondities. De transpiratie van de bomen werd bepaald uit sapstroommetingen die werden geëxtrapoleerd naar de hele boomopstand. Al met al is de berekening van het CO₂-effect uit transpiratiecijfers dubieus, en achten wij het resultaat minder betrouwbaar.

- Laten we de twee uitbijters, die van Schäfer et al. (2002) en die voor voedselarme omstandigheden van Kimball et al. (1999) buiten beschouwing, dan bedraagt de verdampingsafname bij 200 ppm stijging volgens Tabel 3-1 gemiddeld 6.5% (standaardafwijking 3.5%). Verwacht mag worden dat de verdampingsafname groter is onder condities zonder droogtestress.

Wetenswaardigheden, uit de literatuur opgediept

Tijdens ons onderzoek zijn we informatie tegen gekomen die niet direct ten dienste komt aan de kwantificering van het CO₂-effect, maar die wel de moeite van het vermelden waard is.

- *Voedingstoffen.* De beschikbaarheid aan voedingsstoffen heeft invloed op de biomassaproductie en dus de verdamping (§2.5). Grant et al. (2001) beschrijven de FACE-metingen van Kimball et al. (1999) aan Tarwe (*Triticum aestivum*), waarvan de gegevens zijn opgenomen in Tabel 3-1. Onder voedselarme omstandigheden (7 g N m⁻²) daalde de evapotranspiratie van Tarwe sterker (19%) door CO₂-toediening, dan onder voedselrijke omstandigheden (35 g N m⁻²) (7%). De verklaring van de auteurs is dat onder N-arme omstandigheden de biomassa van Tarwe minder stijgt door CO₂-verrijking (N-beperking). Hunsaker et al. vonden (2000) in dezelfde FACE-opstelling bij Tarwe juist het kleinste CO₂-effect onder voedselarme omstandigheden (Tabel 3-1): een significante *ET*-afname van 0.7 à 1.2% bij toediening van 1.5-7.0 g N m⁻² tegenover 3.7-4.0% bij 35 g N m⁻². Het kleinere effect bij lage N-toediening zou volgens Hunsaker et al. (2000) te maken kunnen hebben met een betere benutting van nutriënten en bodemvocht aan het eind van de groeiperiode, een periode waarin zij juist een hogere *ET* maten dan in de controle. Er zijn meerdere studies die beschrijven dat vegetaties van voedselarme bodem minder gevoelig zijn voor CO₂-verrijking. Een verklaring hiervoor is dat planten in hun bladeren een bepaalde C / N-verhouding proberen te handhaven (Jarvis, 1983), en dat doen ze bij CO₂-verrijking door hun wortelstelsel uit te breiden, op zoek naar N (Sonnleitner et al., 2001). Vooral in voedselarme en droge omstandigheden mag worden verwacht dat het CO₂-effect relatief klein is omdat de betere beworteling juist dan zorgt voor een betere exploitatie van bodemvocht.
- Onder extreme voedselarmoede kunnen in zeer natte omstandigheden soorten gaan domineren met een bouw die aan droogteresistentie doet denken. Zo zijn in een levend hoogveen van de hogere planten de

heideachtigen dominant (Dophei, Struikhei, Kraaihei, Lavendelhei, Kleine veenbes, Bosbes, Beredruif): planten met gedrongen, leerachtige bladeren. Ze hebben een 'peinomorfe' (hongervormige) bouw (Weeda et al., 1988), waarvan geen hoge transpiratie is te verwachten. Met de kanttekening dat verklaringen over het 'nut' van eigenschappen in de natuur altijd speculatief zijn, denken we dat dit komt doordat planten in extreem arme milieus in hun groei worden gelimiteerd door N en P, zodat hun CO₂-consumptie, en daarmee hun transpiratie, beperkt is.

- *Ozon* in de atmosfeer is schadelijk voor planten doordat het de fotosyntheseorganen aantast (Pleijel et al., 2003). McKee et al. (1997) opperen de hypothese dat CO₂-toename deze schade beperkt doordat bij minder transpiratie minder O₃ via de huidmondjes het blad binnendringt.
- *Fossielen*. Analyse van de huidmondjesdichtheid in fossiel plantenmateriaal toont volgens Saxe et al. (1998) en Sellers et al. (1996) aan dat gedurende de geologische geschiedenis de stomatale weerstand van planten is toegenomen door stijging van de CO₂-concentratie.
- *Literatuur*. Tijdens ons onderzoek zijn we een aantal uitstekende publicaties over het onderwerp tegengekomen die wij hierbij aanbevelen aan diegenen die zich verder in de literatuur willen verdiepen: Ainsworth & Long (2005), Allen et al. (2003), Bunce (2004), Conley et al. (2001), De Wit (1958), Field et al. (1995), Hunsaker et al. (2000), Jacobs & De Bruin (1992), Medlyn et al. (2001), Poorter & Navas (2003), Riedo et al. (1999), Ruddiman (2003), Sage & Kubien (2003), Saxe et al. (1998) en Sellers et al. (1996).

4 Berekening van CO₂-effecten op perceelsniveau

4.1 Inleiding

In dit hoofdstuk zullen we het CO₂-effect proberen te berekenen. Zoals in de Inleiding (Hoofdstuk 1) is besproken worden terugkoppelingen van bodemvocht en temperatuur op huidmondjes alsmede meer complexe zaken zoals bewolking en advectie, buiten beschouwing gelaten. Deze effecten zijn ofwel te slecht begrepen ofwel te complex om in een relatief eenvoudige studie als deze te behandelen. *We beperken deze analyse tot goed van water voorziene begroeiingen, en negeren zodoende effecten van waterstress.*

4.2 Waarnemingen van CO₂ effecten op stomatale geleidbaarheid

De afname van stomatale geleidbaarheid bij CO₂-toename is in vele experimenten beschreven. De meeste van deze experimenten maakten gebruik van OTC's of CTC's waarin planten gedurende langere tijd werden blootgesteld aan verhoogde CO₂-concentraties terwijl temperatuur, vocht en straling zoveel mogelijk gelijk werden gehouden aan de omgeving. Dit betekent dat zulke kamers goed geventileerd moeten zijn, waardoor er geen sprake is van een verticale vochtgradiënt in de lucht zoals die boven percelen in een landschap voorkomt. Metingen van verdamping worden in zulke kamers ofwel met kleine cuvettes voor gasuitwisselingsmetingen gedaan ofwel met behulp van een massabalans of lysimeter. In beide gevallen wordt hier een verdamping gemeten waarbij de aërodynamische geleidbaarheid groot is ten opzichte van de stomatale geleidbaarheid, en daardoor zijn de gemeten veranderingen in verdamping bij benadering recht evenredig aan veranderingen in de stomatale geleidbaarheid⁸, en kunnen als zodanig worden geïnterpreteerd. Ze zijn echter niet representatief voor een verandering van de verdamping in het veld. Wel is het zo dat deze experimenten meestal lang genoeg zijn uitgevoerd om een beeld te geven van de aanpassing van de planten aan hoge CO₂-concentraties op de middellange termijn.

Een aantal metingen is uitgevoerd in een FACE experiment, waarbij in het open veld of zelfs in het bos de CO₂-concentratie wordt verhoogd door langdurig grote hoeveelheden CO₂ los te laten. Verdampingsmetingen met behulp van lysimeters onder dergelijke omstandigheden zijn schaars, maar deze geven wel een betere rechtstreekse meting van de te verwachten veranderingen in verdamping, hoewel door de kunstmatige ventilatie en

⁸ Als $g_a \rightarrow \infty$ gaat Vergelijking [2.8] over in $\frac{\Delta T}{T} = \frac{\Delta g_s}{g_s}$.

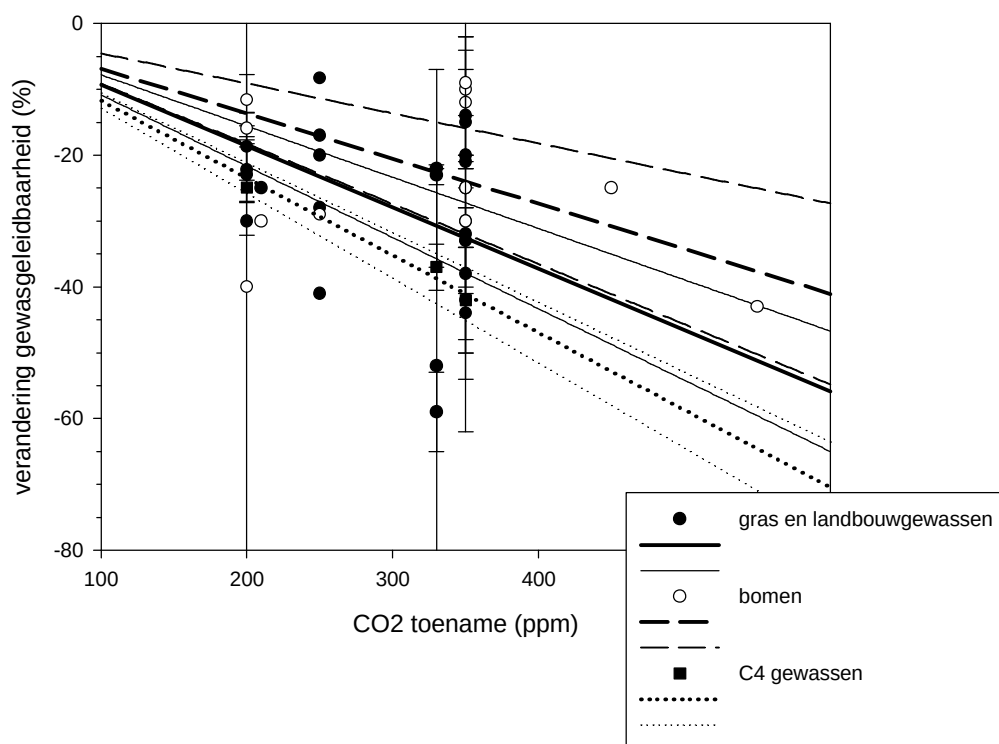
advectie van buiten de beperkte FACE-grootte nog steeds een overschatting van de CO₂ effecten kan worden verwacht.

Wij hebben een aantal studies nader onderzocht. De resultaten voor gepubliceerde CO₂-gevoeligheden in geleidbaarheid g_s staan in Tabel 4-1. Grafisch zijn deze gegevens opgenomen in Figuur 4-1, met de onzekerheidsmarge (standaardfout) waar deze beschikbaar was. Door de punten zijn ook regressielijnen getrokken met 95% betrouwbaarheidsintervallen. Twee publicaties geven zodanige uitbijters te zien (voor aardappel en gerst), dat we ze buiten de analyse hebben gelaten.

Deze gegevens laten zien, dat bij elke 100 ppm toename in de atmosferische CO₂-concentratie de stomatale geleidbaarheid gemiddeld afneemt:

- met $9.3 \pm 1.5\%$ voor gras en kruidige gewassen;
- met $6.8 \pm 2.5\%$ voor houtige gewassen en bomen;
- en met $11.8 \pm 1\%$ voor C₄ gewassen (met erg weinig waarnemingen).

Al met al betekenen deze resultaten dat we voor de meeste C₃-planten bij een verdubbeling van de atmosferische CO₂ concentratie in 2100 een afname in geleidbaarheid g_s van ongeveer 15 tot 40% kunnen verwachten.



Figuur 4-1. Waargenomen effecten van verhoogde CO₂-concentraties op de gewasgeleidbaarheid g_s (~ stomatale geleidbaarheid), met standaardfouten en regressielijnen met 95% betrouwbaarheidsintervallen. Zie ook tekst en Tabel 4-1.

Tabel 4-1. Waargenomen effecten van CO₂ verhoging op de geleidbaarheid g_s . De met een asterisk (*) gemarkeerde cijfers zijn gebaseerd op verdampingsmetingen.

Vegetatie /soort	[CO ₂] ppm	$\Delta g_s / g_s$ (%)	σ (%)	Referentie	Gewas- hoogte (cm)	Foto- synthese type
Aardappel	680	-59	6	Cure & Acock (1986)	30	C ₃
Aardappel	700	-32	30	<i>fide</i> Bunce (2004)	20	C ₃
Alfalfa	700	-15		<i>fide</i> Bunce (2004)	50	C ₃
Berk	700	-10	10	Beerling et al. (1996)	1000	C ₃
Berk	800	-25*		Wayne et al. (1998)	100	C ₃
Beuk	700	-12	10	Beerling et al. (1996)	1000	C ₃
Bonen	700	-38	10	<i>fide</i> Bunce (2004)	50	C ₃
Boom	550	-15.9	2.4	Ainsworth & Long (2005)	1000	C ₃
<i>Brassica campestris</i>	600	-41		Mishra et al. (1999)	20	C ₃
<i>Brassica carinata</i>	600	-8.3		Mishra et al. (1999)	20	C ₃
<i>Brassica juncea</i>	600	-20		Mishra et al. (1999)	20	C ₃
<i>Brassica nigra</i>	600	-28		Mishra et al. (1999)	20	C ₃
Douglas	550	-40	43	Apple et al. (2000)	150	C ₃
Eik	700	-30	10	Beerling et al. (1996)	1000	C ₃
Els	600	-29		Liang et al. (1995)	150	C ₃
Els	900	-43		Liang & Maruyama (1995)	150	C ₃
Forb	550	-18.7	5.1	Ainsworth & Long (2005)	50	C ₃
Gerst	680	-52	30	Cure & Acock (1986)	100	C ₃
Gerst	700	-33	8	<i>fide</i> Bunce (2004)	50	C ₃
Gras	550	-22.2	5	Ainsworth & Long (2005)	20	C ₃
Gras	550	-24.9	7.2	Ainsworth & Long (2005)	50	C ₄
Gras	700	-33		<i>fide</i> Bunce (2004)	20	C ₃
Hoogveen	560	-25*		Heijmans et al. (2001)	20	C ₃
Jonge boom	700	-25	3	Medlyn et al. (2001)	150	C ₃
Legume	550	-22.9	4.1	Ainsworth & Long (2005)	50	C ₃
<i>Lolium</i>	700	-20*		Schapendonk et al. (1999)	20	C ₃
Maïs	680	-37	3.5	Cure & Acock (1986)	200	C ₄
Ratelpopulier	560	-30		Noormets et al (2001)	200	C ₃
Soja	680	-23	1.5	Cure & Acock (1986)	50	C ₃
Soja	700	-25*		Serraj et al. (1999)	50	C ₃
Struik	550	-11.6	3.9	Ainsworth & Long (2005)	200	C ₃
Tarwe	680	-22	15	Cure & Acock (1986)	50	C ₃
Volwassen boom	700	-9	5	Medlyn et al. (2001)	2000	C ₃
Wintertarwe	700	-21*		Dijkstra et al, (1999)	50	C ₃
Zomertarwe	550	-30		Hunsaker et al. (2000)	50	C ₃
Zomertarwe	600	-17		Agrawal & Deepak (2003)	50	C ₃

4.3 Modellen voor stomatale geleidbaarheid

Er zijn verschillende modellen die de stomatale geleidbaarheid g_s voorspellen in relatie tot de omgeving. Een klassiek en nog steeds veel gebruikt model is dat van Jarvis & Stewart (Jarvis, 1976; Stewart, 1988). Dit empirische model berekent de geleidbaarheid door vermenigvuldiging van een maximumwaarde met een aantal reductiefuncties, waaronder een voor CO₂-gevoeligheid. Omdat elke reductiefunctie aan de hand van gegevens moet worden gefit zal dit model voor veel vegetaties goede voorspellingen geven. *De waarde van dit model voor extrapolaties in tijd en voor generalisaties is echter beperkt.*

Een andere klasse van modellen integreert de diverse gevoeligheden in één formule met minder empirische parameters, waardoor de interacties en extrapolaties gemakkelijker te beoordelen zijn. De modellen in de lijn van Ball-Berry (zie Jacobs, 1994) drukken de geleidbaarheid uit als functie van de fotosynthesesnelheid, CO₂-concentratie en luchtvochtigheid; vereenvoudigd (zie voor details Jacobs & De Bruin, 1997):

$$g_s = g_c + 1.6 \frac{A_n}{C_s f(e_s^* - e_s)} \quad [4.1]$$

waarin:

g_c	minimum geleidbaarheid van de epidermis van de bladeren bij gesloten huidmondjes (m s^{-1} of $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
A_n	netto fotosynthese (die weer afhangt van straling, voedselrijkdom, temperatuur, CO ₂ en g_s zelf) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
C_s	CO ₂ -concentratie aan het bladoppervlak ($\mu\text{mol m}^{-3}$ of $\mu\text{mol mol}^{-1}$)
f	functie van luchtvochtigheidsdeficit aan het bladoppervlak ($e_s^* - e_s$)
e_s	dampdruk in de atmosfeer aan het bladoppervlak (Pa)
e_s^*	verzadigde dampdruk atmosfeer aan het bladoppervlak (Pa)

Er is in de literatuur zeer veel discussie geweest over de validiteit van vergelijking [4.1], omdat het de schijn wekt een fysiologisch-mechanistisch model te zijn, en ook vaak als zodanig benoemd wordt, terwijl er over de onderliggende mechanismen heel weinig bekend is. In de praktijk blijkt het model echter goed te werken voor een breed scala aan vegetaties, met weinig variatie in parameters. Daarom moet het model vooral worden gezien als een gelukkig gekozen manier om in de praktijk te beschrijven hoe de geleidbaarheid afhangt van CO₂ en luchtvochtigheid aan het bladoppervlak. Deze twee variabelen zijn wel op fysisch-fysiologische wijze te verklaren uit fotosynthese, transpiratie en aërodynamische weerstand. Daar volgt wel uit dat g_s alleen door iteratie (herhaalde berekening, numeriek) te bepalen is. Medlyn et al. (2001) vergeleken experimentele resultaten, zoals beschreven in Hoofdstuk 3, met voorspellingen van zowel het Jarvis-Stewart model als het Ball-Berry model. Beide modellen blijken goed te werken; met name het Ball-Berry-concept blijkt alle meetgegevens vrij goed te beschrijven, en ook de veranderingen bij verdubbeling van de CO₂ concentratie goed te voorspellen. De studie van Jacobs & De Bruin (1997) analyseert ook dit concept, in

aangepaste vorm en geïntegreerd in een grenslaagmodel. De voorspelde verandering van g_s in die studie ligt bij CO₂-verdubbeling rond de -30%, wat binnen de in §4.2 genoemde experimentele marge van -15 tot -40% ligt.

4.4 Berekening van de verdamping op perceelsniveau

Voor een voorspelling van veranderingen in verdamping op perceelsniveau moet de relatie tussen CO₂ en stomatale geleidbaarheid g_s worden ingevoerd in een verdampingsmodel dat de aërodynamische geleidbaarheid g_a in de grenslaag ook simuleert.

De belangrijkste benaderingen voor de verdampingsberekening zijn die van:

$$\text{Penman-Monteith: } lET = \frac{sQ + g_a \times (e_z^* - e_z)}{s + g(1 + g_a/g_s)} \quad [4.2]$$

$$\text{Priestly-Taylor: } lET = a \frac{s}{s + g} Q \quad [4.3]$$

$$\text{Makkink: } lET = a \frac{s}{s + g} K \downarrow \quad [4.4]$$

waarin:

?	verdampingswarmte van water (J kg ⁻¹)
ET	evapotranspiratie (kg m ⁻² s ⁻¹)
s	temperatuurafhankelijke helling van de verzadigde-dampdrukcurve (Pa K ⁻¹)
Q	netto straling (W m ⁻²)
?	temperatuurafhankelijke psychrometrische constante (Pa K ⁻¹)
e_z	werkelijke dampdruk in de atmosfeer op hoogte z (Pa)
e_z^*	verzadigde dampdruk in de atmosfeer op hoogte z (Pa)
a	constante (-)
a	constante (-)
$K?$	inkomende kortgolvlige (globale) straling (W m ⁻²)

De variabele g_s is hierin de effectieve totale stomatale geleidbaarheid van het hele gewas (dit is dus hetzelfde als de gewasgeleidbaarheid).

Vergelijking [4.2] geeft een goede beschrijving van de lokale verdamping als de benodigde variabelen, gemeten op een zekere hoogte boven een homogeen gewas, beschikbaar zijn. Deze vergelijking is de standaard in wetenschappelijk onderzoek. De grootheden in [4.2], met name vochtdeficit van de lucht ($e_z^* - e_z$), temperatuur en de geleidbaarheden, variëren voortdurend.

Deze studie heeft ten doel de CO₂-gevoeligheid van ET te onderzoeken, niet die van $?ET$. Met andere woorden: we moeten de vergelijkingen nog delen door $?$. Deze verdampingswarmte is echter alleen gevoelig voor temperatuur, dus dit zal geen invloed hebben op de resultaten van deze studie waar temperatuur buiten beschouwing wordt gelaten. Voor de droogtestudie van

Beersma et al. (2004) heeft dit overigens ook nauwelijks invloed (? daalt bij bijvoorbeeld 10 °C per graad stijging met 0.1%).

Vergelijkingen [4.3] en [4.4] geven vooral een betrouwbare waarde voor de verdamping van gewassen als a en a constant verondersteld kunnen worden en de advectie verwaarloosbaar klein is. Het vochtdeficit van de lucht en geleidbaarheden zitten impliciet in deze constanten en mogen variëren zolang hun verhouding maar weinig varieert. Het is eenvoudig aan te tonen dat voor de Priestly-Taylor constante geldt (Moors et al., 1996):

$$a = \Omega \left(1 + \frac{g g_a (e_z - e_z^*)}{sQ} \right) \quad [4.5]$$

waarin O de ontkoppelingsfactor uit McNaughton & Jarvis (1983) voorstelt, dat wil zeggen de ontkoppeling van de vegetatie met de atmosfeer (zie §2.4). Als O niet veel verschilt van 1 is [4.3] of [4.4] het best toepasbaar, en kan verdamping worden geschat uit een vooraf bepaalde gewasfactor, de straling en de temperatuur. Dit is het geval bij een glad vegetatieoppervlak, een lage windsnelheid en een hoge stomatale geleidbaarheid. Vergelijking [4.4] heeft als voordelen dat hij weinig metingen vergt en dat problemen in de winter, met een negatieve energiebalans en toch een positieve verdamping, worden voorkomen. Hij wordt routinematig gebruikt door het KNMI. Het is belangrijk te benadrukken dat het niet mogelijk is bij het gebruik van de Makkink-formule (net als bij Priestly-Taylor) aan te nemen dat de luchtvochtigheid constant blijft, en dat impliciet advectie en alle terugkoppelingen van de grenslaag die een rol speelden ten tijde van de empirische bepaling van de gewasfactoren, in de vergelijking zijn meegenomen. *De Makkink-vergelijking is, net als de vergelijking van Priestly-Taylor, een zeer geschikt model voor interpolatie, maar om genoemde redenen minder geschikt voor gebruik in klimaatscenario's waarin straling, temperatuur en vochtigheid kunnen veranderen.*

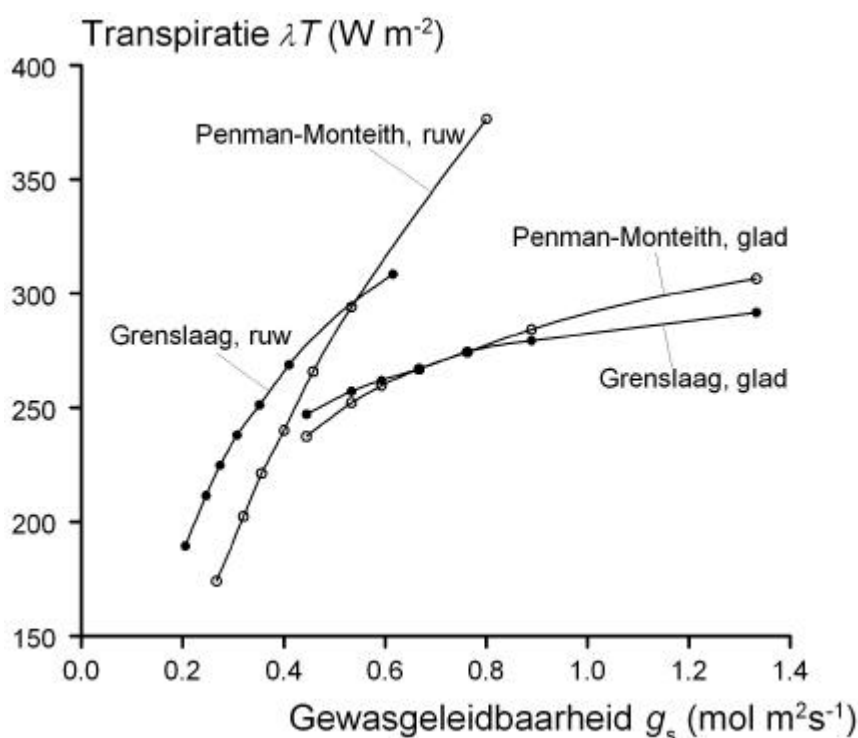
Het is echter wel mogelijk aan de hand van vergelijking [4.5] de gevoeligheid van de gewasfactor voor variaties in g_a en g_s te onderzoeken en voorspellingen te doen over toekomstige gewasfactoren. Beide soorten analyse zijn uitgevoerd door Jacobs & De Bruin (1992, 1997). Deze studies zijn gedaan voor verschillende omstandigheden (hoge windsnelheid met diepe grenslaag en andersom; ruw en glad oppervlak). Hierbij werd gebruik gemaakt van ofwel vergelijking [4.2], dus zonder grenslaagterugkoppeling, ofwel van een volledig gekoppeld grenslaagmodel, waarbij het effect van g_s op vergelijking [4.3] en [4.4] werd onderzocht. Ook resultaten van een gevoeligheidsanalyse met [4.2] kunnen worden uitgedrukt als een gevoeligheid in a , ofwel $\partial E / \partial Q$. Jacobs & De Bruin (1997) analyseerden met behulp van een volledig met de grenslaag gekoppeld model, vergelijking [4.1] en een fotosynthesemodel. Die studie geeft voor verschillende klimaten een schatting van de veranderingen in g_s en in gewasfactor, al of niet rekening houdend met terugkoppelingen van grenslaag en luchtvochtigheid.

Uit Jacobs & De Bruin (1992) hebben we Figuur 4-2 gereconstrueerd. Deze laat zien dat *de gevoeligheid van de verdamping voor g_s in de eerste plaats afhangt van de aërodynamische geleidbaarheid, ofwel de ruwheid van het oppervlak.* Op

de tweede plaats speelt de grenslaag een rol in de gevoeligheid voor g_s ; *de grenslaag zwakt de gevoeligheid af* (vergelijk in Figuur 4-2 het grenslaagmodel en Penman-Monteith). Tenslotte laat de figuur zien dat de gevoeligheid afhangt van de waarde van g_s zelf: bij hoge stomatale geleidbaarheid is de gevoeligheid relatief lager, omdat de koppeling met de atmosfeer minder sterk is (want g_s/g_a is groter). Dus, het effect is niet-lineair en een reductie in g_s als gevolg van CO_2 -toename leidt tot een steeds groter effect op de verdamping. Goed geïrrigeerde, niet gestresste vegetatie heeft een relatief hoge stomatale geleidbaarheid. Daarom kunnen we voor deze studie uit Figuur 4-2 de gevoeligheden aan de hoge kant van g_s nemen. Uit Figuur 4-2 valt dan af te leiden dat:

- voor een glad oppervlak (zoals kort gras) de transpiratie verandert met 15-20% van de verandering in g_s ;
- voor een ruw oppervlak (zoals bos) de transpiratie verandert met 40-75% van de verandering in g_s .

Uit Jacobs & De Bruin (1992) blijkt dat in deze twee ranges het lage percentage steeds gevallen vertegenwoordigt waar de grenslaag een grote rol speelt en het hoge percentage een sterk advectieve situatie vertegenwoordigt.



Figuur 4-2. De gevoeligheid van de transpiratie voor de gewasgeleidbaarheid g_s onder omstandigheden als in Jacobs & De Bruin (1992) beschreven. Herplot van gegevens uit deze publicatie.

4.5 Berekening CO₂-effect op perceelsniveau

Met de informatie over effecten van CO₂ op g_s uit §4.2 en de effecten van ruwheid en grenslagen op de gevoeligheid van verdamping uit §4.4, kunnen we nu tot een schatting komen van de effecten op perceelschaal.

In §4.2 toonden wij bijvoorbeeld aan dat bij een stijging van de CO₂-concentratie met 100 ppm, g_s van gras en kruidige gewassen met gemiddeld 9.3% afneemt: $\Delta g_s / g_s = -0.093$ per 100 ppm. In §4.4 kwamen we tot de conclusie dat de transpiratie van een glad oppervlak verandert met 15-20%, dus gemiddeld 17.5%, van de verandering in g_s : $(\Delta T / T) / (\Delta g_s / g_s) = 0.175$. Combinatie van deze twee factoren leidt tot een gemiddelde afname van de transpiratie van 1.6% per 100 ppm (0.093×0.175). Wanneer we op dezelfde wijze allerlei combinaties van gewastype en ruwheid combineren en ook rekening houden met onzekerheden, komen we tot de in Tabel 4-2 gepresenteerde transpiratiegevoeligheden S voor CO₂-stijging. S is hier gedefinieerd als de relatieve verandering in de transpiratie bij 100 ppm CO₂-stijging.

Voor het bepalen van effecten op de evapotranspiratie moeten we nu nog twee zaken in de berekening betrekken: (1) het aandeel van de transpiratie in de evapotranspiratie, F^T , en (2) het in §2.1 genoemde lai-effect van CO₂-toename (positieve terugkoppeling op ET via toename Leaf Area Index; Figuur 2-7).

Tabel 4-2. Transpiratiegevoeligheden S (in procenten; min = minimum, gem = gemiddeld, max = maximum). S is gedefinieerd als de relatieve verandering in de transpiratie verandert bij een CO₂-stijging van $\Delta CO_2 = 100$ ppm. Afname van de stomatale geleidbaarheid g_s ontleend aan §4.2. In deze getallen is de temperatuur in de grenslaag constant verondersteld.

	Verandering geleidbaarheid		Ruwheid van de vegetatie					
			Glad			Ruw		
	Δg_s	σ	min	gem	max	min	gem	max
Kruiden	-9.3	1.5	-1.2	-1.6	-2.2	-3.1*	-5.3*	-8.1*
Houtig	-6.8	2.5	-0.6*	-1.2*	-1.9*	-1.7	-3.9	-7.0
C ₄	-11.8	1.0	-1.6	-2.1	-2.6	-4.3*	-6.8*	-9.6*

*Deze combinaties komen niet of nauwelijks voor.

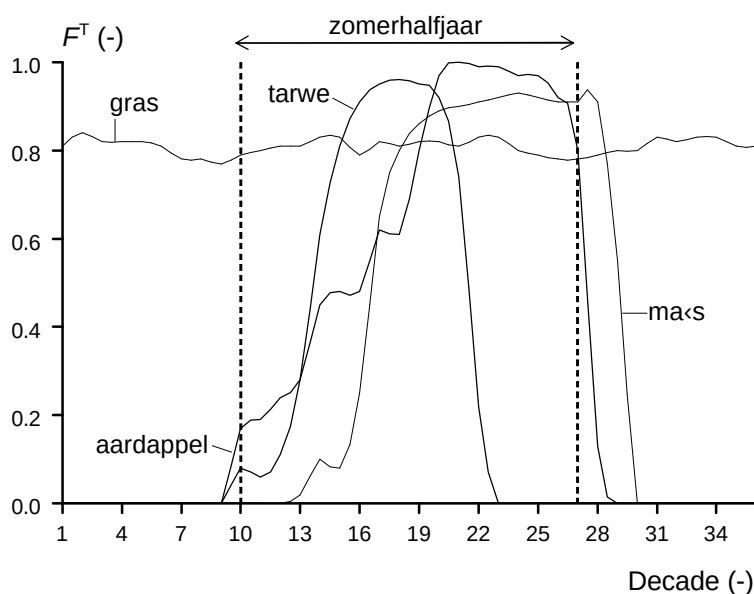
Het transpiratieaandeel

Het transpiratieaandeel F^T hangt voornamelijk af van de bedekking van het gewas. Stel dat het transpiratieaandeel van een volgroeid gewas $F^T = 80\%$ bedraagt (Figuur 2-3) en dat de 20% evaporatie in ET niet gevoelig is voor CO₂-stijging. Dan wordt in bovengenoemd voorbeeld de afname van ET niet 1.6% maar $0.8 \times 1.6 = 1.3\%$ per 100 ppm CO₂-toename. Het aandeel transpiratie F^T moeten we dus kennen om effecten op de evapotranspiratie te kunnen berekenen. Dit aandeel kan door het jaar heen variëren, afhankelijk van de gewasbedekking. Een akker ligt in de winterperiode doorgaans braak

zodat dan geldt: $F^T = 0$. In de winterperiode is de potentiële verdamping echter ook laag, zodat de verdamping minder gevoelig is voor F^T . Daarentegen is de bedekking van een grasland het hele jaar door hoog, en dus F^T eveneens.

Met het geïntegreerde bodem-water-gewasgroeimodel SWAP (Van Dam, 2000) hebben wij F^T berekend voor vier soorten gewas: aardappel, maïs, gras en tarwe. Dit is gedaan voor 10 aaneengesloten jaren (1980-1990) en een bodem waarop geen droogtestress is te verwachten. Het resultaat van de berekening is te zien in Figuur 4-3 en in Bijlage II, met per decade gemiddelde waarden voor de vier gewassen. Met behulp van Bijlage II is Tabel 4-3 samengesteld, met gemiddelde F^T -waarden voor het zomer- en voor het winterhalfjaar. Op basis hiervan formuleren we de volgende twee categorieën:

- Grasland en andere korte permanente begroeiingen (zoals heide), met een F^T die het hele jaar door 80% bedraagt.
- Akkers en andere niet-permanent groene begroeiingen (loofbos, tuinen), met een F^T van gemiddeld 60%, in het zomerhalfjaar 80% en in het winterhalfjaar 10%. Ook permanent groene naaldbomen (Douglas, Fijnspar) rekenen we tot deze categorie omdat deze bomen in de winter een hoge interceptie hebben, en dus een navenant lagere F^T .



Figuur 4-3. Verloop van het transpiratieaandeel F^T in de evapotranspiratie van vier gewassen: aardappel, maïs, gras en tarwe. Gebaseerd op gemiddelde (1980-1990) gesimuleerde transpiratie- en evaporatiewaarden per decade, zie Bijlage II.

Voor tarwe lijkt het transpiratieaandeel met deze vuistregels te hoog geschat, maar dat valt mee omdat in de SWAP-simulatie geen rekening is gehouden met het feit dat vaak groenbemesting wordt gebruikt nadat de oogst is binnengehaald, waardoor F^T van een tarweperceel gemiddeld weer hoger uitvalt dan nu berekend.

Tabel 4-3. Gemiddeld transpiratieaandeel F^T van vier gewassen voor het hele jaar, het zomerhalfjaar (decade 9 t/m 27 = 1 april t/m 30 september), en het winterhalfjaar (decade 1-8 en 28-36).

	Aardappel	Gras	Maïs	Tarwe
Jaar	0.61	0.81	0.63	0.49
Zomer	0.81	0.81	0.79	0.67
Winter	0.06	0.80	0.15	0.02

Het lai-effect

In de literatuur is wel geopperd dat CO₂-stijging tot een dusdanige toename in de Leaf Area Index kan leiden, dat daarmee het effect van de afname van de stomatale geleidbaarheid wel eens geheel teniet kan worden gedaan: wue-effect en lai-effect heffen elkaar op en netto verandert er niets aan de evapotranspiratie. Uit een meta-analyse door Poorter & Navas (2002) van een groot aantal experimenten blijkt dat de biomassa met tientallen procenten kan stijgen bij verdubbeling van de CO₂-concentratie. Volgens de auteurs zeggen de resultaten echter heel weinig over de biomassatoename in het vrije veld, omdat de grote effecten werden gemeten in goed geventileerde potproeven, waar planten de extra koolstof kunnen benutten door in de breedte uit te groeien. In experimenten met monoculturen, waar planten elkaar beconcurreren, was de biomassatoename klein.

Voor de bepaling van de werkelijke effecten op de biomassa of de LAI is men aangewezen op FACE-experimenten. Bunce (2004) geeft, aan de hand van eigen FACE-experimenten en die van anderen, een overzicht van de waarnomen effecten op de LAI door CO₂-toediening (tot 550-700 ppm). Bij de onderzochte gewassen werd geen (Aardappel, Boon, Katoen, Kropaar, Sorghum, Wintergerst, Wintertarwe) of slechts een kleine toename (minder dan 10%; zomertarwe, rijst) in de LAI geconstateerd. In het laatste geval vond de kleine toename vooral plaats aan het begin van het groeiseizoen. Alleen Soja vormde een uitzondering: daar werd, gedurende het hele groeiseizoen, een flinke toename in de LAI van gemiddeld 27% gemeten. Deze toename heeft echter nauwelijks invloed op de evapotranspiratie, zo blijkt uit berekeningen met een bodem-vegetatie-atmosfeer-model (Wilson et al., 1999).

Bunce (2004) concludeert uit het verrassende gebrek aan LAI-respons op CO₂-verhoging van de meeste gewassen onder veldomstandigheden dat dit “suggests that leaf area growth often is not carbon limited under field conditions”. Voor ons onderzoek betekent dit dat *het lai-effect kan worden verwaarloosd*.

Over de reactie van gewassen doet Bunce (2004) nog een aantal wetenswaardige uitspraken:

- In een gewas is de interceptie van straling maximaal bij een LAI van ongeveer 3 en boven een LAI van 3 à 4 verandert evapotranspiratie nog nauwelijks.

- In een gesloten gewas leiden, onder veldomstandigheden, extra bladeren nauwelijks tot een verandering van *ET* doordat beschaduwde bladeren weinig straling ontvangen, maar ook doordat extra bladeren binnen in het gewas zorgen voor een toename van de luchtvochtigheid en voor een afname van de windsnelheid.
- In kasexperimenten kan *ET* wel oplopen doordat de toediening van CO₂-verrijkte lucht invloed zorgt voor een lagere luchtvochtigheid en een hogere windsnelheid in het gewas. De resultaten van zulke experimenten zeggen dus niets over de reactie van gewassen in het vrije veld.
- Alleen als een akkerbouwgewas nog niet gesloten is zou een effect op de LAI en de evapotranspiratie te verwachten zijn. In de meeste gevallen is er, zoals beschreven, echter geen effect op de LAI en in die gevallen waar dat effect er wel is, heeft het slechts een klein gevolg voor *ET*. Als verklaring voor de lage respons op de LAI-toename noemt Bunce (2004) dat de toename van de verdamping van de bladeren bij CO₂-toediening, gepaard gaat met een verlaagde bodemevaporatie.

Effecten op de evapotranspiratie

Nu we het transpiratieaandeel kennen en we mogen aannemen dat het lai-effect te verwaarlozen is, kunnen we de afname van de evapotranspiratie door stijging van de CO₂-concentratie met ΔCO_2 berekenen:

$$\frac{\Delta ET}{ET} = \frac{\Delta \text{CO}_2}{100} \times F^T \times S \quad [4.6]$$

Met behulp van deze vergelijking, de twee categorieën voor het transpiratieaandeel op pagina 39 en de in Tabel 4-2 vermelde transpiratiegevoeligheden is nu Tabel 4-4 opgesteld, met de berekende procentuele afname van de evapotranspiratie in 2050 en 2100.

4.6 Discussie

Vergelijking met metingen

Gemeten verdampingsreducties bij een CO₂-stijging van 200 ppm bedragen volgens Tabel 3-1 gemiddeld 6.5%, met een standaardafwijking van 3.5% (inclusief experimenten onder droogtestress en voedselarmoede, zie §3.4). Wanneer we de afname bij 200 ppm berekenen volgens de hierboven beschreven methode, met een transpiratieaandeel van 80% ($F^T = 0.8$), en onrealistische combinaties van vegetatie en aërodynamische ruwheid buiten beschouwing laten, komen we uit op vergelijkbare waarden, namelijk tussen de 2 en 11% (zie tabblad 'Berekeningen' in het gegevensbestand). Net als in Tabel 3-1 hebben in onze methode een C₄-plant en bomen de hoge waarden, terwijl de laagste waarden worden berekend voor overige akkerbouwgewassen. *Meetgegevens bevestigen derhalve de bruikbaarheid van de hier gepresenteerde berekeningsmethode.*

Tabel 4-4. Berekende procentuele afname van de evapotranspiratie ET in 2050 en 2100 door een CO₂-stijging van respectievelijk 150 en 385 ppm (min = minimum, gem = gemiddeld, max = maximum). In deze getallen is de temperatuur in de grenslaag constant verondersteld.

Begroeiing	F^T	Ruwheid van de vegetatie						
		Glad			Ruw			
		min	gem	max	min	gem	max	
2050 (+150 ppm)								
<i>Jaar</i>								
Kort grasland	0.8	-1.4	-2.0	-2.6	-3.7*	-6.4*	-9.7*	
Akker, Naaldbos	0.6	-1.1	-1.5	-1.9	-2.8*	-4.8*	-7.3*	
Loofbos, struweel	0.6	-0.6*	-1.1*	-1.7*	-1.5	-3.5	-6.3	
C ₄ -gewas	0.6	-1.5	-1.9	-2.3	-3.9*	-6.1*	-8.6*	
<i>Zomer</i>								
Kort grasland	0.8	-1.4	-2.0	-2.6	-3.7*	-6.4*	-9.7*	
Akker, Naaldbos	0.8	-1.4	-2.0	-2.6	-3.7*	-6.4*	-9.7*	
Loofbos, struweel	0.8	-0.8*	-1.4*	-2.2*	-2.1	-4.7	-8.4	
C ₄ -gewas	0.8	-1.9	-2.5	-3.1	-5.2*	-8.1*	-11.5*	
<i>Winter</i>								
Kort grasland	0.8	-1.4	-2.0	-2.6	-3.7*	-6.4*	-9.7*	
Akker, Naaldbos	0.1	-0.2	-0.2	-0.3	-0.5*	-0.8*	-1.2*	
Loofbos, struweel	0.1	-0.1*	-0.2*	-0.3*	-0.3	-0.6	-1.0	
C ₄ -gewas	0.1	-0.2	-0.3	-0.4	-0.6*	-1.0*	-1.4*	
2100 (+385 ppm)								
<i>Jaar</i>								
Kort grasland	0.8	-3.6	-5.0	-6.7	-9.6*	-16.5*	-24.9*	
Akker, Naaldbos	0.6	-2.7	-3.8	-5.0	-7.2*	-12.4*	-18.7*	
Loofbos, struweel	0.6	-1.5*	-2.7*	-4.3*	-4.0	-9.0	-16.1	
C ₄ -gewas	0.6	-3.7	-4.8	-5.9	-10.0*	-15.7*	-22.2*	
<i>Zomer</i>								
Kort grasland	0.8	-3.6	-5.0	-6.7	-9.6*	-16.5*	-24.9*	
Akker, Naaldbos	0.8	-3.6	-5.0	-6.7	-9.6*	-16.5*	-24.9*	
Loofbos, struweel	0.8	-2.0*	-3.7*	-5.7*	-5.3	-12.0	-21.5	
C ₄ -gewas	0.8	-5.0	-6.4	-7.9	-13.3*	-20.9*	-29.6*	
<i>Winter</i>								
Kort grasland	0.8	-3.6	-5.0	-6.7	-9.6*	-16.5*	-24.9*	
Akker, Naaldbos	0.1	-0.5	-0.6	-0.8	-1.2*	-2.1*	-3.1*	
Loofbos, struweel	0.1	-0.2*	-0.5*	-0.7*	-0.7	-1.5	-2.7	
C ₄ -gewas	0.1	-0.6	-0.8	-1.0	-1.7*	-2.6*	-3.7*	

*Deze combinaties komen niet tot nauwelijks voor.

Vergelijking met modelsimulaties

Er is een aantal modelstudies gedaan waarin het effect op de verdamping werd gesimuleerd van verdubbeling van de CO₂-concentratie. Verdubbeling leidt volgens onze methode tot een verdampingsreductie van 3.3-6.0% voor korte graslanden en 4.5-7.2% voor aërodynamisch gladde C₄-gewassen. Hoge gewassen als Maïs zijn aërodynamisch niet zo glad als een korte grasmatt, zodat de reductie wat hoger zal zijn.

Bunce (2004) bespreekt een vijftal modelstudies waarin de stomatale geleidbaarheid een grootte is die afhangt van milieuomstandigheden zoals CO₂-concentratie en vochtstress. Met een eendimensionaal bodem-vegetatie-atmosfeer modellen werd een *ET*-reductie door CO₂-verdubbeling van 1-2% berekend voor Alfalfa, 2-5% voor Kropaar, 5-9% voor Sojaboon en 0-9% voor Maïs. Met een aan een Global Circulation Model (GCM) gekoppeld Ball-Berry-model voor stomatale geleidbaarheid ([4.1]) werd een verdampingsafname van 2.3-3.5% berekend voor alle vegetaties. Bunce (2004) concludeert uit deze simulaties dat een verdubbeling van de CO₂-concentratie waarschijnlijk zal leiden tot een afname van de evapotranspiratie van minder dan 10%, vermoedelijk enkele procenten.

Grant et al. (2001) berekenden met een eendimensionaal model 9% verdampingsreductie voor Tarwe dat voor goed van water en nutriënten werd voorzien. Eveneens met een eendimensionaal model simuleerden Riedo et al. (1999) voor twee graslanden in de Alpen reducties van 6 en 11%. Gezien de bodemtextuur (leem) en de soortensamenstelling (met o.a. Kropaar, Engels gras, Glanshaver) kenden beide graslanden vermoedelijk geen droogtestress of voedselarmoede.

Tenslotte berekenden Sellers et al. (1996) met een aan een GCM gekoppeld biosfeermodel voor de noordelijke breedtegraad (50.4-72.0 °N) een verdampingsafname van 2.2 en 4.1%. Het lage percentage (2.2%) is gebaseerd op de aanname dat de vegetatie de extra koolstof volledig gebruikt voor extra fotosynthese, het hoge percentage op de aanname dat de fotosynthese niet verandert. Omdat het lai-effect vermoedelijk verwaarloosbaar is (zie vorige paragraaf), lijkt het hoogste percentage (4.1%) het meest realistisch.

Al deze modelsimulaties zijn in redelijke overeenstemming met onze berekeningsmethode. Afwijkingen naar boven of beneden kunnen te maken hebben modelaannamen, maar ook met suboptimale groeicondities in de simulatie.

Toekomst

De voorspelde verdampingsreducties, met hun onzekerheden, zouden in deze of verder vereenvoudigde vorm kunnen worden meegenomen in toekomstige hydrologische berekeningen. Daarbij moeten dan ook de voorspelde toenames in de verdamping uit Beersma et al. (2004) worden betrokken. Aangezien deze toenames in dezelfde orde van grootte liggen, kan verwacht worden dat de *netto-effecten van klimaatverandering op de verdamping klein zullen zijn*, maar wel omgeven met *grote onzekerheden*. Het fotosynthetisch

mechanisme (C_3 of C_4), de structuur en de bedekking van de begroeiing spelen een grote rol, waarbij de effecten van zowel CO_2 als van temperatuur op gewasverdamping sterker zijn in ruwere (meestal: hogere) begroeiing. Vooral de onzekerheden nemen daarmee dus toe, en voor deze ruwe begroeiing is het belangrijker dan voor lage (gladde) begroeiing om de verdampingsprocessen meer expliciet in de modellen te verwerken.

Ten slotte wijzen we er op dat, zoals in §2.6 vermeld, er een aantal processen, zowel op de kleine schaal van blad en huidmondje als op de grote, regionale schaal, niet meegenomen zijn. Deze processen zijn potentieel van grote invloed, en het is dus belangrijk om *verdere studies te doen met geïntegreerde modellen waar zowel klein- als grootschalige processen gekoppeld worden gesimuleerd.*

5 Conclusies en aanbevelingen

1. De in de literatuur beschreven kas- en Open Top Chamber experimenten (Hoofdstuk 3) geven een afname van de verdamping door CO₂-toename te zien, die groter is dan die in het vrije veld wordt gemeten. Door de efficiënte toediening van goed gemengde met CO₂-verrijkte lucht wordt de aërodynamische weerstand in dergelijke experimenten zodanig verlaagd, dat de transpiratie van planten een sterk verhoogde gevoeligheid vertoont voor CO₂-toediening.
2. Voor de droogtestudie schatten Doomen & Witte (2004) de verdampingsreductie in op 5% per 100 ppm CO₂-stijging. Aangezien deze studie is gebaseerd op de onder (1) genoemde experimenten, moet dit reductiecijfer als onrealistisch hoog worden beoordeeld, en derhalve worden verworpen.
3. Experimenteel onderzoek naar het effect van CO₂-toediening op de verdamping wordt bemoeilijkt door diverse terugkoppelingsmechanismen, waaronder:
 - Afname van de verdamping versterkt de dampdrukgradiënt van blad naar lucht via stijging van de bladtemperatuur en daling van de luchtvochtigheid, wat de verdamping op zijn beurt stimuleert.
 - Temperatuurstijging en daling van luchtvochtigheid vlakbij de bladeren kan de huidmondjes verder doen sluiten, waardoor de transpiratie nog verder afneemt. Aan deze positieve terugkoppeling is weinig experimenteel onderzoek verricht en het effect ervan in de praktijk is hoogst onzeker.
 - Onder voedselarme omstandigheden kan toename van CO₂ er voor zorgen, dat planten hun wortelstelsel uitbreiden om nutriënten te bemachtigen, die dan limiterend zijn geworden. Een groter wortelstelsel zorgt voor een betere vochtvoorziening, wat de transpiratie stimuleert.
 - CO₂-stijging leidt ook tot sterkere bovengrondse groei, wat tot toename van het bladoppervlak leidt, en dus tot meer verdamping.
 - Op droge bodems zorgt verdampingsreductie door CO₂-stijging voor het langer beschikbaar zijn van bodemvocht, wat de verdamping bevordert.
4. Het meeste experimentele onderzoek heeft plaatsgevonden aan landbouwgewassen en natuurlijke vegetaties, waarschijnlijk met het oog op gevolgen voor respectievelijk de gewasproductie en de biodiversiteit. Voor de hydrologische scenario's van Nederland is het van groot belang dat meer experimenteel onderzoek wordt gedaan aan veel voorkomende vegetaties, zoals vette graslanden (gedomineerd door *Lolium perenne*), maïsakkers en heidevelden. Dit onderzoek dient met FACE opstellingen te gebeuren. De versterkte sluiting van de huidmondjes als gevolg van de afgenomen luchtvochtigheid bij de bladeren zou in zulk onderzoek ook

moeten worden onderzocht.

Het effect van CO₂ op verdamping kan ook worden onderzocht aan de hand van historische lysimeterresultaten, bij voorkeur van tenminste vijftig jaar oud. De CO₂-concentratie is de afgelopen eeuw zodanig toegenomen, dat daarvan de effecten op de verdamping aantoonbaar moeten zijn met behulp van historische meetgegevens.

5. Voor een werkelijk betrouwbare inschatting van de effecten van klimaat- en CO₂-verandering is een studie nodig met behulp van een gekoppeld bodem-water-vegetatie-atmosfeer model dat op landschapsschaal gebruikt wordt. Zo'n model bevat minimaal seizoensdynamiek in groei en bladontwikkeling, en wordt voor hele regio's gedraaid over minstens een jaar in elk scenario. Alleen in dat geval kunnen we er op vertrouwen dat de belangrijkste terugkoppelingen worden meegenomen.
6. Ondanks alle onzekerheden willen wij op basis van experimenteel onderzoek (Hoofdstuk 3) en modelsimulaties (§4.6) die in de literatuur zijn beschreven, en op basis van eigen berekeningen (Hoofdstuk 4; Tabel 4-2) een schatting geven van de verdampingsafname door toename van het CO₂-gehalte met 150 en 385 ppm, zoals, zie §1.2, gemiddeld voorzien voor respectievelijk het 2050 en 2100: zie *Tabel 5-1*. Bij deze schatting is rekening gehouden met de aërodynamische ruwheid van de vegetatie (hoe ruwer, hoe beter de luchtmenging en dus hoe lager de aërodynamische weerstand), het fotosynthesetype (C₃ of C₄) en de onder punt (3) vermelde temperende invloed van voedselarmoede (voor een nadere toelichting, zie de voetnoot bij *Tabel 5-1*).
7. De in *Tabel 5-1* gepresenteerde verdampingsafname is qua grootte vergelijkbaar aan de door het KNMI berekende verdampingstoename door temperatuurstijging bij de scenario's voor 0.5, 1 en 2 °C jaargemiddelde temperatuurstijging (*Tabel 1-1*: 1.9, 3.9 en 7.8% verdampingstoename). Wanneer echter ook rekening wordt gehouden met de voorspelde toename in de neerslagintensiteit (*Tabel 1-1*), is de verwachting dat Nederland *gemiddeld* iets natter zal worden; zie voorbeeldberekening op blz. 48. Volgens de voorbeeldberekening kan het *zomerhalfjaar* zowel droger als natter worden, afhankelijk van het gehanteerde scenario en de waarde *c*₂ voor het CO₂-effect. Alleen bij het 'Droog scenario' voor de droogtestudie (Beersma et al., 2004) zal de toename van de verdamping door temperatuurstijging en de afname van de neerslag in alle gevallen zorgen voor grote neerslagtekorten, ongeacht de verdampingsreductie door CO₂-stijging.
8. Aangezien de effecten van temperatuurstijging (*Tabel 1-1*) en CO₂-toename (*Tabel 5-1*) met grote onzekerheden zijn omgeven, een tegengestelde uitwerking hebben op de verdamping en qua orde van grootte vergelijkbaar zijn, bevelen wij aan bij het uitvoeren van hydrologische risicoberekeningen onder verschillende klimaatscenario's zowel de temperatuureffecten als de CO₂ effecten expliciet mee te nemen, en de daarbij behorende onzekerheidsmarges in acht te nemen.

Tabel 5-1. Voorgestelde factor c_2 voor de correctie van de potentiële verdampingscijfers ET_p (volgens vergelijking [1.3]) voor 2050 en 2100 (CO_2 -concentratie respectievelijk 150 en 385 ppm hoger)⁹. Gegeven zijn de geschatte minimale (min), gemiddelde (gem) en maximale verdampingsreductie (max). Effecten op de verdamping van een verwachte temperatuurstijging zijn buiten beschouwing gelaten. De relatieve verandering van de potentiële evapotranspiratie bedraagt $\Delta ET_p/ET_p = 1 - c_2$.

Begroeiing	2050			2100		
	min	gem	max	min	gem	max
<i>Jaar</i>						
1. Grasland, voedselarme droge gebieden*	0.99	0.98	0.97	0.96	0.95	0.93
2. Loofbos, struweel, C ₄ -gewas	0.98	0.96	0.94	0.96	0.91	0.84
3. Overige akker, naaldbos	0.98	0.97	0.95	0.95	0.92	0.88
4. Overige natuur	0.97	0.96	0.94	0.93	0.89	0.84
<i>Zomer</i>						
1. Grasland, voedselarme droge gebieden*	0.99	0.98	0.97	0.96	0.95	0.93
2. Loofbos, struweel, C ₄ -gewas	0.98	0.95	0.92	0.95	0.88	0.78
3. Overige akker, naaldbos	0.97	0.96	0.94	0.93	0.89	0.84
4. Overige natuur	0.97	0.96	0.94	0.93	0.89	0.84
<i>Winter</i>						
1. Grasland, voedselarme droge gebieden*	0.99	0.98	0.97	0.96	0.95	0.93
2. Loofbos, struweel, C ₄ -gewas	1.00	0.99	0.99	0.99	0.99	0.98
3. Overige akker, naaldbos	1.00	0.99	0.99	0.99	0.99	0.98
4. Overige natuur	0.97	0.96	0.94	0.93	0.89	0.84

*droge hei, duinen.

⁹ Toelichting op de totstandkoming van de cijfers:

- De schattingen voor categorie 1 en 2 zijn rechtstreeks gebaseerd op Tabel 4-2.
- Voedselarme en droge natuurgebieden hebben gemiddeld een hogere aerodynamische ruwheid dan grasland maar zijn toch bij categorie 1 betrokken omdat voedselarmoede een temperend effect heeft op de verdampingsafname.
- Maïs is bij categorie 2 betrokken. Dit gewas is aerodynamisch matig ruw, dus minder ruw dan loofbos, maar de C₄-fotosynthese maakt maïs weer gevoeliger voor CO₂.
- ‘Overige akkers’ hebben een transpiratieaandeel in de evapotranspiratie dat afhankelijk is van het seizoen. Ze zijn aerodynamisch ‘matig ruw’. Schatting gebaseerd op de in §4.5 beschreven berekeningswijze, waarbij het gemiddelde is genomen van ‘glad’ en ‘ruw’ voor gras. Naaldbos is bij categorie 3 ingedeeld wegens het lage transpiratieaandeel ten gevolge van de hoge interceptieverdamping.
- Voor categorie 4 is hetzelfde transpiratieaandeel genomen als voor grasland (80%) maar, net als bij ‘Overige akkers’ een ruwheid tussen glad en ruw in.

Voorbeeldberekening: effecten op het neerslagoverschot in 2050

Grofweg valt er in Nederland 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).

Op een kort grasland wordt in Tabel 5-1 voor 2050 een verdampingsreductie door het CO₂-effect van 2% gegeven ($c_2 = 0.98$). Gaan we uit van het Marktoptimist-scenario (Tabel 1-1: toename neerslag +1.5%, toename verdamping door temperatuurstijging +1.9% ($c_1 = 1.019$)) dan bedraagt in 2050 het jaarlijkse neerslagoverschot voor dit grasland: $800 \times 1.015 - 550 \times 1.019 \times 0.98 = 263$ mm. Dit is een toename van 5%. Op eenzelfde manier kan onderstaande tabel worden samengesteld voor verschillende klimaatscenario's en waarden voor c_2 .

Voor het zomerhalfjaar is in onderstaande tabel uitgegaan van een neerslaghoeveelheid van 400 mm en een verdamping van 500 mm: positieve waarden duiden op een *afname* van het verdampingsoverschot.

De berekeningswijze is natuurlijk grof, maar geeft wel aan dat Nederland onder de meeste scenario's naar verwachting *gemiddeld* iets natter gaat worden. Om de effecten op de werkelijke verdamping en het neerslagoverschot goed te kunnen berekenen, is een model voor de onverzadigde zone nodig zoals SWAP of MOZART. Met de modellentrits NAGROM, MONA en MOZART zou kunnen worden onderzocht hoe de verdamping, het neerslagoverschot en de hydrologie van Nederland onder de verschillende klimaatscenario's veranderen (andere neerslag, potentiële verdamping, én naar beneden bijgestelde gewasfactoren invoeren).

Voorspelde verandering van het neerslagoverschot (%) onder verschillende klimaatscenario's (tussen haakjes de gemiddelde temperatuurstijging volgens Tabel 1-1), voor enkele correctiefactoren c_2 .

Scenario	Gemiddeld			Zomer		
	$c_2=0.95$	$c_2=0.97$	$c_2=0.98$	$c_2=0.95$	$c_2=0.97$	$c_2=0.98$
Marktoptimist (+0.5 °C)	+12	+7	+5	+20	+10	+4
Controlist (+1 °C)	+12	+8	+6	+15	+5	-1
Milieudenker (+2 °C)	+14	+9	+7	+5	-6	-11
Droog (+2.3 °C)	-39	-45	-47	-170	-180	-190

Literatuur

- Anonymus, 2004. *Evapotranspiration-Summary*. Center for the Study of Carbon Dioxide and Global Change.
- Anonymus, zonder jaartal. *Impact of climate change on crop and soil processes*. Climate Change & Agriculture in the United Kingdom. www.defra.gov.uk.
- Adam, N.R., C.E. Owensby & J.M. Ham, 2000. The effect of CO₂ enrichment on leaf photosynthetic rates and instantaneous water use efficiency of *Andropogon regadii* in the tallgrass prairie. *Photosynthesis Research* 65: 121-129.
- Allen, L.A., D. Pan, K.J. Boote, N.B. Pickering & J.W. Jones, 2003. Carbon dioxide and temperature effects on evapotranspiration and water use efficiency of Soybean. *Agronomy Journal* 95: 1071-1081.
- Ainsworth, E.A. & S.P. Long, 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (face)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist* 165: 351-371.
- Apple, M.E, D.M. Olszy, D.P. Ormrod, J. Lewis, D. Southworth & D.T. Tingey, 2000. Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature. *International Journal of Plant Science* 161: 127-132.
- Agrawal, M. & S.S. Deepak, 2003. Physiological and biochemical responses of two cultivars of wheat to elevated levels of CO₂ and SO₂, singly and in combination. *Environmental Pollution* 121:189-97.
- Bazzaz, F.A. & K. Garbutt, 1988. The response of annuals in competitive neighborhoods: effects of elevated CO₂. *Ecology* 69:937-946.
- Beerling D.J., J. Heath, F.I. Woodward & T.A. Mansfield, 1996. Drought-CO₂-interactions in trees: observations and mechanisms. *New Phytologist* 134: 235-245.
- Beersma, J.J., T.A. Buishand & H. Buiteveld, 2004. *Droog, droger, droogst — KNMI/Riza bijdrage aan de tweede fase van de droogtestudie Nederland*. KNMI-publicatie 199-II, Lelystad.
- Bos, H., R. van Ek, J. Hoogeveen, A. Kors, W. de Lange, H. Vermulst, G. Arnold & T. Kroon, 1997. *Water onder land tussen regen en plant ofwel landelijke modellen voor verdrogingsbestrijding*. Riza rapport 97.062, Riza, Lelystad.
- Brinkman, R. & W.G. Sombroek, 2004. *The effects of global change on soil conditions in relation to plant growth and food production*. www.fao.org/docrep/W5183E.
- Brutsaert, W. & B. Parlange, 1998. Hydrologic cycle explains the evaporation paradox. *Nature* 6706: 396.
- Bunce, J.A., 2004. Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions. *Oecologia* 140:1-10.
- Calvet, J.C., V. Rivalland, C. Picon-Cochard & J.M. Guehl, 2004. Modelling forest transpiration and CO₂ fluxes-response to soil moisture stress. *Agricultural and Forest Meteorology* 124: 143-156.

- Cardoso-Vilhena, J., L. Balaguer, D. Eamus, J. Ollerenshaw & J. Barnes, 2004. Mechanisms underlying the amelioration of O₃-induced damage by elevated atmospheric concentrations of CO₂. *Journal of Experimental Botany* 55: 771-781.
- Carlson, N.C. & J.A. Bunce, 1995. Will a doubling of atmospheric carbon dioxide concentration lead to an increase or a decrease in water consumption by crops? *Ecological Modelling* 88: 241-246.
- Centritto, M., F. Magnini, H.S.J. Lee & P.G. Jarvis, 1999. Interactive effects of elevated CO₂ and drought on Cherry seedling photosynthesis and water relations. *New Phytologist* 141: 141-153.
- Conley, M.M., B.A. Kimbal, T.J. Brooks, P.J. Pinter Jr., D.J. Hunsaker, G.W. Wall, N.R. Adams, R.L. LaMorte, A.D. Matthias, T.L. Thompson, S.W. Leavitt, M.J. Ottman, A.B. Cousins & J.M. Triggs, 2001. CO₂ enrichment increases water-use efficiency in sorghum. *New Phytologist* 151: 407-412.
- Cure, J.D. & B. Acock, 1986. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 127-145.
- Daepf, M., D. Suter, J.P.F. Almeida, H. Isopp, U.A. Hartwig, M. Frehner, H. Blum, J. Nösberger & A. Lüscher, 2000. Yield response of *Lolium perenne* swards to free air CO₂ enrichment increased over six years in a high N input system on fertile soil. *Global Change Biology* 6: 805-816.
- De Wit, C.T., 1958. *Transpiration and crop yields*. Verslagen landbouwkundig onderzoek no. 64.6, 's-Gravenhage.
- Dijkstra, P., A.H.M.C. Schapendonk & K. Groenwold, 1993. *Effects of CO₂ enrichment on canopy photosynthesis, carbon economy and productivity of wheat and faba bean under field conditions*. In: Van de Geijn et al., 1993.
- Dijkstra, P., A.H.M.C. Schapendonk, K. Groenwold, M. Jansen & S.C. Van de Geijn, 1999. Seasonal changes in the response of winter wheat to elevated atmospheric CO₂ concentration grown in open-top chambers and field tracking enclosures. *Global Change Biology* 5: 563-576.
- Doomen, A. & J.P.M. Witte, 2004. *Invloed van CO₂-toename op verdamping en groei van planten; Een literatuuronderzoek voor de Droogtestudie Nederland*. Kiwa-rapport.
- Dolman, A.J., E.J. Moors, J.A. Elbers & W. Snijders, 1998. Evaporation and surface conductance of three temperate forests in the Netherlands. *Ann. Sci. For.* 55:255-270.
- Dong-Xiu, W., W. Gen-Xuan, B. Yong-Fei, L. Jian-Xiong & R. Hong-Xu, 2002. Response of growth and water use efficiency of spring wheat to whole season CO₂ enrichment and drought. *Acta Botanica Sinica* 44: 1477-1483.
- Droogers, P., R. Loeve & B. van den Hurk, 2004. De (on)zekerheid van klimaatverandering. *H₂O* 19: 85-88.
- Dugas, W.A., S.A. Prior & H.H. Rogers, 1996. Transpiration from sorghum and soybean growing under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Agricultural and Forest Meteorology* 83: 37-48.
- Farquhar, G.D., 1997. Carbon dioxide and vegetation. *Science* 278: 1411.
- Feddes, R.A., 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.
- Feddes, R.A., R.W.R. Koopmans & J.C. van Dam, 1997. *Agrohydrology*. Dictaat Wageningen Universiteit, Wageningen.

- Feddes, R.A., P.J. Kowalik & H. Zaradny, 1978. *Simulation of field water use and crop yields*. Simulation monographs. Pudoc, Wageningen.
- Field, C.B., R.B. Jackson RB & H.A. Mooney, 1995. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* 18: 1214-1225.
- Gavazzi, M., J. Seiler, W. Aust & S. Zedaker, 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. & R.T. Watsen, 2002. *Climate change and biodiversity*. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).
- Grant, R.F., B.A. Kimball, T.J. Brooks, G.W. Wall, P.J. Pinter Jr., D.J. Hunsaker, F.J. Adamsen, R.L. Lamorte, S.W. Leavitt, T.L. Thompson & A.D. Matthias, 2001. Modeling Interactions among carbon dioxide, nitrogen, and climate on energy exchange of wheat in a free air carbon dioxide experiment. *Argonomy Journal* 93: 638-649.
- Haasnoot, M., J.A.P.H. Vermulst & H. Middelkoop, 1999. *Impacts of climate change and land subsidence on the water systems in the Netherlands — Terrestrial areas*. Riza rapport 99.049, Lelystad.
- Hakala, K., 1998. Growth and yield potential of spring wheat in a simulated changed climate with increased CO₂ and higher temperature. *European Journal of Agronomy* 9: 41-52.
- Heijmans, M.M.P.D., W.J. Arp & F. Berendse, 2001. Effects of elevated CO₂ and vascular plants on evapotranspiration in bog vegetation. *Global Change Biology* 7: 817-827.
- Heijmans, M.M.P.D., W.J. Arp, & F.S. Chapin, 2004. Carbon dioxide and water vapour exchange from understory species in boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 123: 135-147.
- Heijmans, M.M.P.D., H. Klees, W. de Visser & F. Berendse, 2002. Response of a Sphagnum bog plant community to elevated CO₂ and N supply. *Plant Ecology* 162: 123-134.
- Hodkinson, I.D., N.R. Webb, J.S. Bale & W. Block, 1999. Hydrology, water availability and tundra ecosystem function in a changing climate: the need for a closer integration of ideas? *Global Change Biology* 5: 359-369.
- Hunsaker, D.J., B.A. Kimball, P.J. Pinter Jr., G.W. Wall, R.L. LaMorte, F.J. Adamsen, S.W. Leavitt, T.L. Thompson, A.D. Matthias & T.J. Brooks, 2000. CO₂ enrichment and soil nitrogen effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology* 104: 85-105.
- Hungate, B.A. , E.A. Holland, F.S. Chapin III, H. Zhong & C.B. Field, 1997. Stimulation of grassland nitrogen cycling under carbon dioxide enrichment. *Oecologia* 109: 149-153.
- Hungate, B.A., E.A. Holland, R.B. Jackson, F.S. Chapin III, F.S., H.A. Mooney & C.B. Field, 1997. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature* 388: 576-579.
- Jackson, R.B., O.E. Sale, J.M. Paruelo & H.A. Mooney, 1998. Ecosystem water fluxes for two grasslands in elevated CO₂: a modelling analysis. *Oecologia* 113: 537-546.

- Jacobs, C.M.J., 1994. *Direct impact of atmospheric CO₂ enrichment on regional transpiration*. Wageningen, Wageningen University: 179.
- Jacobs, C.M.J. & H.A.R. de Bruin, 1992. The sensitivity of regional transpiration to land-surface characteristics - significance of feedback. *Journal of Climate* 5: 683-698.
- Jacobs, C.M.J. & H.A.R. de Bruin, 1997. Predicting regional transpiration at elevated atmospheric CO₂: Influence of the pbl-vegetation interacton. *Journal of Applied Meteorology* 36: 1663-1675.
- Janáček, J., 1997. Stomatal limitation of photosynthesis as affected by water stress and CO₂ concentration. *Photosynthetica* 113: 537-546.
- Jarvis, P.G., 1976. Interpretation of variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 273: 593-610.
- Jones, H.G., 1992, *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology* (2nd ed). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kimball, B.A., R.L. LaMorte, P.J. Pinter Jr., G.W. Wall, D.J. Hunsaker, F.J. Adamsen, S.W. Leavitt, T.L. Thompson, A.D. Matthias & T.J. Brooks, 1999. Free-air CO₂ enrichment (FACE) and soil nitrogen effects on energy balance and evapotranspiration of wheat. *Water Resources Research* 35: 1179-1190.
- Kimball, B.A., P.J. Pinter Jr., R.L. Garcia, R.L. LaMorte, G.W. Wall, D.J. Hunsaker, G. Wechsung, F. Wechsung & T. Kartschall, 1995. Productivity and water use of wheat under free-air CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 1: 429-442.
- Klopstra, D., R. Versteeg & T. Kroon, 2005. *Aard, ernst en omvang van watertekorten in Nederland; Eindrapport droogtestudie Nederland*. Rapport Droogtestudie, Lelystad.
- Kruijt, B., C. Barton, A. Rey & P.G. Jarvis, 1999. The sensitivity of stand-scale photosynthesis and transpiration on changes in atmospheric CO₂ concentration and climate. *Hydrology and Earth System Sciences* 3: 55-69.
- Lawson, T., J. Craigon, C.R. Black, J.J. Colls, A.-M. Tulloch & G. Landon, 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.
- Leishman, M.R., K.J. Sanbgrooke & R.M. Woodfin, 1999. The effects of elevated CO₂ and light environment on growth and reproductive performance of four annual species. *New Phytologist* 144: 455-462.
- Leverenz J.W., D. Bruhn D & H. Saxe, 1999. Responses of two provenances of *Fagus sylvatica* seedlings to a combination of four temperature and two CO₂ treatments during their first growing season: gas exchange of leaves and roots. *New phytologist*, 144: 437-454.
- Lewis, J.D., M. Lucash, D.M. Olszyk & D.T. Tingey, 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.
- Li, F., S. Kang & J. Zhang, 2004. Interactive effects of elevated CO₂, nitrogen and drought on leaf area, stomatal conductance, and evapotranspiration of wheat. *Agricultural Water Management* 67: 221-223.

- Liang, N. & K. Maruyama, 1995. Interactive effects of CO₂ enrichment and drought stress on gas exchange and water-use efficiency in *Alnus Firma*. *Environmental and experimental botany* 35(3): 353-361.
- Liang, N., K. Maruyama & Y. Huang, 1995. Interactions of elevated CO₂ and drought stress in gas-exchange and water-use efficiency in 3 temperate deciduous tree species. *Photosynthetica* 31: 529-539.
- Lin, G., J.R. Ehleringer, P.T. Rygielwicz, M.G. Johnson & D.T. Tingey, 1999. Elevated CO₂ and temperature impacts on different components of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology* 5: 157-168.
- Lockwood, J.G., 1999. Is potential evapotranspiration and its relationship with actual evapotranspiration sensitive to elevated atmospheric CO₂ levels? *Climatic Change* 41: 193-212.
- Louche-Tessandier, G. Samson, C. Hernández-Sebastià, P. Chagvardieff & Y. Desjardins, 1999. Importance of light and CO₂ on the effects of endomycorrhizal colonization on growth and photosynthesis of potato plantlets (*Solanum tuberosum*) in an *in vitro* tripartite system. *New Phytologist* 142: 539-550.
- Luo, Y., J. Reynolds, Y. Wang & D. Wolfe, 1999. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO₂]. *Global Change Biology* 5: 143-156.
- Mendelsohn, R. & L. Williams, 2003. Comparing forecasts of the global impacts of climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 9: 315-333.
- McKee, I.F., J.F. Bullimore & S.P. Long, 1997. Will elevated CO₂ concentrations protect the yield of wheat from O₃ damage? *Plant, Cell and Environment* 20: 77-84.
- McNaughton, K. G. & P. G. Jarvis, 1983. *Predicting the effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. Water deficits and plant growth*. T. T. Kozlowski, New York, Academic Press. Vol. VII: 1-47.
- McNaughton, K. G. & P. G. Jarvis, 1991. Effects of spatial scale on stomatal control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology* 54: 279-302.
- Medlyn, B.E., C.V.M. Barton, M.S.J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. de Angelis, M. Forstreuter, M. Freeman, S.B. Jackson, S. Kellomaki, E. Laitat, A. Rey, P. Roberntz, B.D. Sigurdsson, J. Strassemeier, K. Wang, P.S. Curtis & P.G. Jarvis, 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: A synthesis. *New Phytologist* 149: 247-264.
- Miglietta, F., M.R. Hoosbeek, J. Foot, F. gigon, A. Hassinen, M. Heijmans, A. Peressotti, T. Saarinen, N. van Breemen & B. Wallen, 2001. Spatial and temporal performance of the miniface (free air CO₂ enrichment) system on bog ecosystems in northern and central Europe. *Environmental Monitoring and assessment* 66: 107-127.
- Mishra, R.S., M.Z. Abdin & D.C. Uprety, 1999. Interactive effects of elevated CO₂ and moisture stress on the photosynthesis, water relation and growth of Brassica species. *Journal of Agronomy & Crop Science* 182: 223-229.
- Mitchell, R.A.C., D.W. Lawlor, V.J. Mitchell, C.L. Gibbard, E.M. White & J.R. Porter, 1995. Effects of elevated CO₂ concentration and increased

- temperature on winter wheat: test of ARCWHEAT1 simulation model. *Plant, Cell and Environment* 18: 736-748.
- Monteith, J.L., 1981. Climatic variation and the growth of crop. *Quarterly journal of the Royal meteorological society* 107: 749-774.
- Moors, E.J., A.J. Dolman, W. Bouten & A.W.L. Veen, 1996. De verdamping van bossen. *H2O* 29(16): 462-466.
- Murphy, J.M., D.M.H. Sexton, D.N. Barnett, G.S. Jones, M.J. Webb, M. Collins & D. A. Stainforth, 2004. Quantifying of modeling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations. *Nature* 430: 768-772.
- Noormets, A., A. Sôber, E.J. Pell, R.E. Dickson, G.K. Podila, J. Sôber, J.G. Isebrands & D.F. Karnosky, 2001. Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and / or O₃. *Plant, Cell and Environment* 24: 327-336.
- Peterson, T.C., V.S. Golubev & P. Groisman, 1995. Evaporation data refute claims of global warming. *Nature* 377: 687-688.
- Peterson, A.G. & P.G. Neofotis, 2004. A hierarchical analysis of the interactive effects of elevated CO₂ and water availability on the nitrogen and transpiration productivities of velvet mesquite seedlings. *Oecologia* 141: 629-640.
- Pleijel, H., J. Gelang, E. Sild, H. Danielsson, S. Younis, P.-E. Karlsson, G. Wallin, L. Skarby & G. Sellden, 2000. Effects of elevated carbon dioxide, ozone and water availability on spring wheat growth and yield. *Physiologia Plantarum* 108: 61-70.
- Polley, H.W., H.B. Johnson, C.R. Tischler & H.A. Torbert, 1999. Links between transpiration and plant nitrogen: variation with atmospheric CO₂ concentration and nitrogen availability. *International Journal of Plant Sciences* 160: 535-542.
- Poorter, H. & M.L. Navas, 2003. Tansley review — Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175-198.
- Poorter, H. & M. Pérez-Soba. The growth of plants to elevated CO₂ under non-optimal environmental conditions. *Oecologia* 129: 1-20.
- Pospisilova, J. & J. Catsky, 1999. Development of water stress under increased atmospheric CO₂ concentration. *Biologia Plantarum* 42: 1-24.
- Read, J.J. & J.A. Morgan, 1996. Growth and partitioning in *Paspopyrum smithii* (C₃) and *Bouteloua gracilis* (C₄) as influenced by carbon dioxide and temperature. *Annals of Botany* 77: 487-496.
- Riedo, M., D. Gyalistras, A. Fischlin & J. Fuhrer, 1999. Using an ecosystem model linked to GCM-derived local weather scenarios to analyse effects of climate change and elevated CO₂ on dry matter production and partitioning, and water use in temperate managed grasslands. *Global Change Biology* 5: 213-223.
- Ruddiman, W.F., 2003. The anthropogenic greenhouse era began thousands of years ago. *Climate Change* 61: 261-293.
- Sabaté, S., C.A. Gracia & A. Sánchez, 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest ecology and management* 162: 23-37.

- Sage, R.F. & D.S. Kubien, 2003. Quo vadis C₄? An ecophysiological perspective on global change and the future of C₄ plants. *Photosynthesis Research* 77: 209-225.
- Saxe, H., D.S. Ellsworth & J. Heath, 1998. Tansley review No. 98 — Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* 139: 395-436.
- Schapendonk, A., P. Dijkstra, J. Groenwold, C.S. Pot & S.C. van de Geijn, 1997. Carbon balance and water use efficiency of frequently cut lolium perenne swards at elevated carbon dioxide. *Global Change Biology* 3: 207-216.
- Schäfer, K.V.R., R. Oren, C.-T. Lai & G.G. Katul, 2002. Hydrologic balance in an intact temperate forest ecosystem under ambient and elevated atmospheric CO₂ concentration. *Global Change Biology* 8: 895-911.
- Sellers, P.J., L. Bounoua, G.J. Collatz, D.A. Randall, D.A. Dazlich, O. Los, J.A. Berry, I. Fung, C.J. Tucker, C.B. Field & T.G. Jensen, 1996. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate. *Science* 271: 1402-1406.
- Serraj, R., L.H. Allen Jr. & T.R. Sinclair, 1999. Soybean leaf growth and gas exchange response to drought under carbon dioxide enrichment. *Global Change Biology* 5: 283-291.
- Sonnleitner, M.A., M.S. Günthardt-Goerg, I.K. Bucher-Wallin, W. Attinger, S. Reis & R. Schulin, 2001. Influence of soil type in the effects of elevated atmospheric CO₂ and N deposition on the water balance and growth of a young spruce and beech forest. *Water, Air and Soil Pollution* 126: 271-290.
- Stanhill, G., 2005. Global dimming: a new aspect of climate change. *Weather* 60: 11-14.
- Stewart, J.B., 1988. Modeling surface conductance of pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 43: 19-35.
- Strocker, R., Ch. Körner, B. Schmid, P.A. Niklaus & P.W. Leady, 1999. A field study of the effects of elevated CO₂ and plant species diversity on ecosystem-level gas exchange in a planted calcareous grassland. *Global Change Biology* 5: 95-105.
- Szente, K., Z. Nagy & Z. Tuba, 1998. Enhanced water use efficiency in dry loess grassland species grown at elevated air CO₂ concentration. *Photosynthetica* 35: 637-640.
- Taiz, L. & E. Zeiger, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin / Cummings Publishing Company, California.
- Tognetti, R., J.D. Johnson, M. Michelozzi & A. Raschi, 1998. Response of foliar metabolism in mature trees of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* to long-term elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany* 39: 233-245.
- Tuba, Z., K. Szente & J. Koch, 1994. Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat. *Journal of Plant Physiology* 144: 661-668.
- Tuba, Z., K. Szente, Z. Nagy & J. Koch, 1994. Response of CO₂ assimilation, transpiration and water use efficiency to long-term elevated CO₂ in perennial C₃ xeric loess steppe species. *Journal of Plant Physiology* 148: 356-361.

- Unsworth, M.H. & W.E. Hogsett, 2004. *Combined effects of changing CO₂ temperature, UV-B radiation and O₃ on crop growth*.
- Van Dam, J.C., 2004. *Food production and climate change in the Rhine basin*. Notitie Water Resources Group, Wageningen UR.
- Van Dam, J.C., 2000. *Field-scale water flow and solute transport – SWAP model concepts, parameter estimation and case studies*. PhD- thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Van de Geijn, S.C. & J. Goudriaan, 2004. *The effects of elevated CO₂ and temperature change on transpiration and crop water use*. www.fao.org/docrep/W5183E.
- Van de Geijn, S.C., J. Goudriaan & F Berendse (eds), 1993. *Climate Change; crops and terrestrial ecosystems*. Agrobiologische thema's 9, CABO-DLO, Wageningen.
- Vesala, T., T. Ahonen, P. Hari, E. Krissinel & N. Shokhirev, 1996. Analysis of stomatal CO₂ uptake by a three-dimensional cylindrically symmetric model. *New Phytologist* 132: 235-245.
- Wayne, P.M., E.G. Reekie & F.A. Bazzaz, 1998. Elevated CO₂ ameliorates birch response to high temperature and frost stress: implications for modeling climate-induced geographic range shifts. *Oecologia* 114: 335-342.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra, 1988. *Nederlandse oecologische flora — Wilde planten en hun relaties* 3. De Lange en Van Leer, Deventer.
- Wilson, K.B., T.N. Carlson & J.A. Bunce, 1999. Feedback significantly influences the simulated effect of CO₂ on seasonal evapotranspiration from two agricultural species. *Global Change Biology* 5: 903-917.
- Witte, J.P.M., 2004. *Droogtestudie: bepaling ecologische effecten op terrestrische natuur*. Kiwa-rapport, Nieuwegein.
- Wolf, J. & C.A. van Diepen, 1995. Effects of climate change on grain maize yield potential in the European community. *Climate Change* 29: 299-331.
- Wolf, J. & M. van Oijen, 2003. Model simulation of effects of changes in climate and atmospheric CO₂ and O₃ on tuber yield potential of potato (cv. Bintje) in the European Union. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94: 141-157.

I Symbolenlijst

a	Makkink-constante (-)
A_n	netto fotosynthese ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
c_1	factor voor het temperatuureffect (Tabel 1-1) (-)
c_2	factor voor het CO_2 -effect (Tabel 5-1) (-)
C	CO_2 -concentratie (mol m^{-3} of mol mol^{-1})
C_s	CO_2 -concentratie aan het bladoppervlak (mol m^{-3} of mol mol^{-1})
e_0^*	verzadigde dampdruk in de substomatale ruimte (Pa)
e_s	dampdruk in de atmosfeer aan het bladoppervlak (Pa)
e_s^*	verzadigde dampdruk atmosfeer aan het bladoppervlak (Pa)
e_z	dampdruk in de atmosfeer op hoogte z (Pa)
e_z^*	verzadigde dampdruk atmosfeer op hoogte z (Pa)
E	evaporatie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
ET	evapotranspiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
ET_p	potentiële evapotranspiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
ET_a	werkelijke evapotranspiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
ET_p^*	potentiële evapotranspiratie van de vegetatie, gecorrigeerd voor zowel het temperatuureffect als het CO_2 -effect ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
ET_{ref}	referentieverdamping volgens Makkink ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
f	gewasfactor (-)
F^T	transpiratieaandeel in de evapotranspiratie (-)
g_a	aërodynamische geleidbaarheid (m s^{-1} of $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
g_c	minimum geleidbaarheid van de epidermis van de bladeren is bij gesloten huidmondjes (m s^{-1} of $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
g_s	stomatale- of gewasgeleidbaarheid (m s^{-1} of $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
$K?$	inkomende kortgolvlige (globale) straling (W m^{-2})
LAI	Leaf Area Index (-)
M_w	moleculaire massa van H_2O (kg mol^{-1})
Q	de beschikbare energie (netto stralingsenergie) (W m^{-2})
r	diffusieweerstand (s m^{-1})
r_a	aërodynamische weerstand (s m^{-1})
r_g	gewasweerstand (s m^{-1})
r_s	stomatale weerstand (s m^{-1})
R	universele gasconstante ($\text{J mol}^{-1}\text{K}^{-1}$)
R_T	transpiratieratio (-)
s	temperatuurafhankelijke helling van de verzadigde-dampdrukcurve (Pa K^{-1})
S	transpiratiegevoeligheid voor CO_2 -stijging: de relatieve verandering in de transpiratie (dT/T) van een volgroeide vegetatie bij 100 ppm CO_2 -stijging (-)
t	absolute temperatuur (K)
T	transpiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
T_p	potentiële transpiratie ($\text{kg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of mm d^{-1})
wue	water use efficiency (-)
a	Priestly-Taylor contante (-)

?	verdampingswarmte van water (J kg^{-1})
?	temperatuurafhankelijke psychrometrische constante (Pa K^{-1})
O	ontkoppelingsfactor (-)
ψ	waterpotentiaal (Pa)

II Het transpiratieaandeel F^T

Met SWAP berekende gemiddelde decadewaarden van transpiratie T (cm), evaporatie E (cm), en het transpiratieaandeel F^T (-) voor Aardappelen, Gras, Mais en Tarwe. Gebaseerd op meteorologische gegevens van weerstation De Bilt over de jaren 1980-1990, en een bodemkundige situatie zonder droogtestress of natschade.

maand	decade	Aardappel			Gras			Mais			Tarwe		
		T	E	F^T	T	E	F^T	T	E	F^T	T	E	F^T
		cm	cm	(-)	cm	cm	(-)	cm	cm	(-)	cm	cm	(-)
Jan	1	0.00	2.67	0.00	2.21	0.51	0.81	0.00	2.67	0.00	0.00	2.67	0.00
	2	0.00	3.30	0.00	3.33	0.63	0.84	0.00	3.30	0.00	0.00	3.30	0.00
	3	0.00	3.91	0.00	3.56	0.79	0.82	0.00	3.91	0.00	0.00	3.91	0.00
Feb	4	0.00	5.31	0.00	4.87	1.10	0.82	0.00	5.31	0.00	0.00	5.31	0.00
	5	0.00	5.40	0.00	5.98	1.28	0.82	0.00	5.40	0.00	0.00	5.40	0.00
	6	0.00	4.24	0.00	5.51	1.29	0.81	0.00	4.24	0.00	0.00	4.24	0.00
Mrt	7	0.00	6.95	0.00	6.03	1.74	0.78	0.00	6.95	0.00	0.00	6.95	0.00
	8	0.00	7.38	0.00	8.43	2.39	0.78	0.00	7.38	0.00	0.00	7.38	0.00
	9	0.00	10.73	0.00	11.31	3.39	0.77	0.00	10.73	0.00	0.00	10.73	0.00
Apr	10	1.53	7.49	0.17	12.89	3.48	0.79	0.00	7.71	0.00	0.70	7.65	0.08
	11	1.77	7.59	0.19	14.84	3.74	0.80	0.00	8.13	0.00	0.54	7.95	0.06
	12	2.27	7.18	0.24	17.37	4.16	0.81	0.00	7.50	0.00	0.89	7.31	0.11
Mei	13	3.29	8.41	0.28	19.41	4.41	0.81	0.17	9.11	0.02	3.15	8.30	0.28
	14	6.78	8.44	0.45	24.94	5.18	0.83	1.03	9.02	0.10	12.37	7.81	0.61
	15	8.55	9.35	0.48	25.60	5.43	0.83	0.85	10.20	0.08	25.07	5.91	0.81
Jun	16	9.63	10.30	0.48	21.45	5.66	0.79	3.85	11.65	0.25	24.73	2.43	0.91
	17	13.24	8.01	0.62	25.11	5.46	0.82	14.81	7.91	0.65	29.87	1.69	0.95
	18	13.70	8.76	0.61	22.18	5.34	0.81	24.55	6.03	0.80	26.35	1.21	0.96
Jul	19	25.30	6.24	0.80	25.91	5.82	0.82	32.52	5.08	0.86	30.70	1.66	0.95
	20	30.64	0.85	0.97	24.85	5.45	0.82	32.66	4.22	0.89	28.75	2.42	0.92
	21	33.24	0.10	1.00	27.06	6.20	0.81	36.70	3.95	0.90	20.33	7.18	0.74
Aug	22	29.78	0.23	0.99	24.10	5.05	0.83	33.11	3.13	0.91	2.42	8.72	0.22
	23	30.86	0.43	0.99	25.28	5.26	0.83	34.68	2.88	0.92	0.00	9.53	0.00
	24	26.69	0.69	0.97	22.04	5.41	0.80	30.18	2.33	0.93	0.00	12.01	0.00
Sep	25	19.32	0.67	0.97	15.89	4.23	0.79	21.81	1.82	0.92	0.00	9.51	0.00
	26	14.38	1.30	0.92	11.98	3.42	0.78	16.16	1.55	0.91	0.00	10.87	0.00
	27	11.28	2.87	0.80	10.58	2.90	0.78	14.37	1.38	0.91	0.00	8.95	0.00
Okt	28	1.19	8.09	0.13	9.60	2.52	0.79	12.74	1.24	0.91	0.00	8.52	0.00
	29	0.00	7.86	0.00	7.67	1.91	0.80	5.17	4.17	0.55	0.00	7.85	0.00
	30	0.00	7.10	0.00	6.19	1.50	0.80	0.00	7.07	0.00	0.00	7.09	0.00
Nov	31	0.00	4.22	0.00	4.58	0.91	0.83	0.00	4.24	0.00	0.00	4.22	0.00
	32	0.00	3.95	0.00	3.79	0.82	0.82	0.00	3.96	0.00	0.00	3.97	0.00
	33	0.00	3.21	0.00	2.89	0.59	0.83	0.00	3.19	0.00	0.00	3.19	0.00
Dec	34	0.00	2.11	0.00	2.45	0.49	0.83	0.00	2.13	0.00	0.00	2.13	0.00
	35	0.00	2.83	0.00	2.41	0.57	0.81	0.00	2.84	0.00	0.00	2.82	0.00
	36	0.00	2.97	0.00	2.99	0.69	0.81	0.00	2.93	0.00	0.00	2.96	0.00