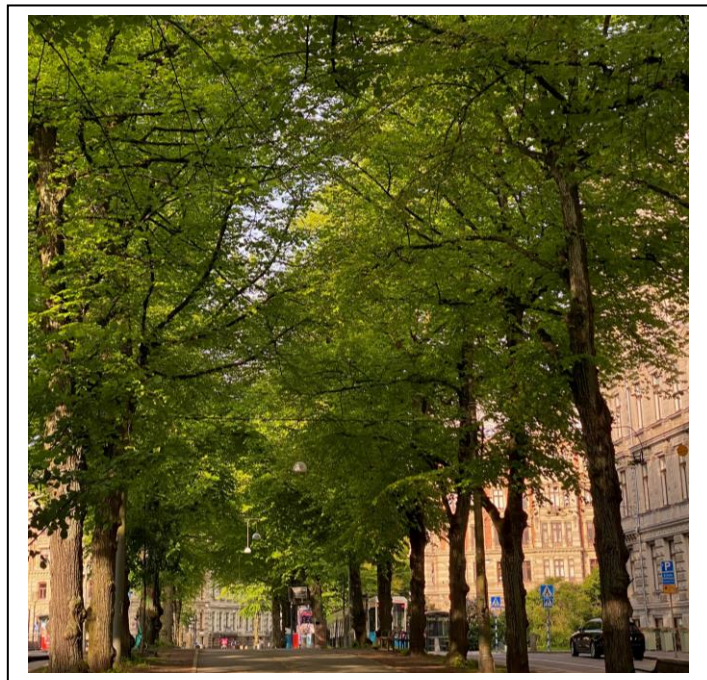




**INSTITUTIONEN FÖR BIOLOGI OCH
MILJÖVETENSKAP**

NYA URBANA TRÄDARTERS ÅTERHÄMTNING AV FOTOSYNTES EFTER VÄRMEBÖLJA



Tove Blomqvist

Uppsats för avläggande av naturvetenskaplig kandidatexamen med huvudområdet biologi

BIO602 Biologi: Examensarbete 15 hp

Grundnivå

Termin/år: Vt 2025

Handledare: Lasse Tarvainen, Institutionen för biologi och miljövetenskap

Examinator: Johan Uddling, Institutionen för biologi och miljövetenskap

Foto framsida: Tove Blomqvist

Innehållsförteckning

Sammanfattning	2
Abstract	3
Introduktion.....	4
Syfte	5
Material och metod	5
Experimentdesign och växtmaterial	5
Mätningar av nettofotosyntes och stomatakonduktans.....	7
Fluorescensmätningar.....	7
Dataanalys	8
Resultat.....	8
Variation i återhämtning mellan arter.....	8
Skillnader i återhämtning mellan de generella behandlingsgrupperna.....	11
Diskussion.....	12
Variation i återhämtning mellan arter.....	12
Variation i återhämtning mellan behandlingsgrupper	13
Vidare forskningsmöjligheter.....	13
Felkällor.....	14
Slutsats.....	14
Tackord	15
Referenslista.....	16
Bilaga 1: Temperaturvariation över dygnet under de olika perioderna	18
Bilaga 2: Antal undersökta individer per art, period, behandlingsgrupp och variabel	19

Sammanfattning

Träd är viktiga för att skapa hållbara städer. De utför ekosystemtjänster som gynnar oss människor genom ökat fysiskt och psykiskt välmående samt genom att bidra positivt till vår ekonomi. Utformningen av städer medför ett flertal utmaningar för urbana träd, där värmeböljor, torka och generellt höga temperaturer är några faktorer som försvårar trädens överlevnad. Med tanke på de rådande klimatförändringarna kommer tillvaron för de stadslevande träden bli allt svårare framöver. För att framtida städer ska kunna vara ett hem åt både välmående grönska och invånare, är det nödvändigt att träden klarar av de tuffare förhållandena. I denna studie undersöktes återhämtningen av nettofotosyntes hos de urbana trädarterna *K. paniculata*, *L. styraciflua*, *L. tulipifera*, *M. kobus*, och *N. sylvatica* under fyra veckor efter en värmebölja på 38°C. Jämförelser gjordes mellan arterna samt mellan två behandlingsgrupper: en som utsattes för upprepad värmestress och en kontrollgrupp. Även stomatakonduktans och funktion av fotosystem II mättes för att få en uppfattning om anledningar bakom eventuella skillnader i nettofotosyntes. Nettofotosyntesen påverkades negativt av värmeböljan för *L. tulipifera*, *M. kobus* och *N. sylvatica*. För *L. tulipifera* var återhämtning möjlig på fyra veckor medan *M. kobus* och *N. sylvatica* inte kunde återhämta sig. Hos *K. paniculata* och *L. styraciflua* verkade nettofotosyntesen opåverkad av värmeböljan. När det kommer till de individuella trädarterna kunde skillnader mellan behandlingsgrupperna observeras hos alla arter utom *N. sylvatica*. *M. kobus* var den enda av dessa arter som påvisade starkare negativ påverkan vid upprepad värmestress än i kontrollgruppen. För de båda generella behandlingsgrupperna (över alla arter) minskade stomatakonduktansen under värmeböljan, med kraftigare minskning i kontrollgruppen. Vissa trädarter verkar klara av värmeböljor bättre än andra och vad trädet varit med om innan en värmebölja kan också vara av betydelse för hur det påverkas och återhämtar sig. Vid plantering av träd i urbana miljöer krävs val av rätt art för att våra städer ska förbli gröna och hälsosamma för oss och framtida generationer.

Nyckelord: Värmebölja, urbana träd, återhämtning, fotosyntes

Abstract

Trees are an important part of sustainable cities. They provide us with ecosystem services which improve our physical and mental wellbeing, as well as having a positive impact on our economy. Urban environments impose numerous challenges on trees that inhabit them, with heatwaves, drought, and generally high temperatures among the factors reducing their chances of survival. Due to the ongoing climate change, the situation is growing increasingly difficult for urban trees. For future cities to be a home to both healthy trees and people, it is essential for the trees to be able to thrive in the harder conditions. In this study, the recovery of net photosynthesis in the urban tree species *K. paniculata*, *L. styraciflua*, *L. tulipifera*, *M. kobus* and *N. sylvatica* was examined over a four-week recovery period following a heat wave of 38°C. Comparisons were made between these species as well as between two treatment groups: one exposed to repeated heat stress and one control group. Stomatal conductance and function of photosystem II were also measured to get a perception of possible reasons behind potential changes in net photosynthesis. A negative effect on photosynthesis was observed in *L. tulipifera*, *M. kobus* and *N. sylvatica*. *L. tulipifera* was able to recover in four weeks, while *M. kobus* and *N. sylvatica* were not. For *K. paniculata* and *L. styraciflua*, the heatwave did not influence net photosynthesis. When it comes to the individual tree species, a difference between the groups was observed in all species except for *N. sylvatica*. *M. kobus* was the only one of these species that seemed to be more negatively affected in the group exposed to repeated heat stress than in the control group. For both general treatment groups (across all species), there was a decrease in stomatal conductance, with the control group affected the most. Some tree species seem to cope with heatwaves better than others and previous experiences of heat stress can affect how the tree reacts and recovers. When planting trees in urban environments, it is important to choose the right species, for our cities to remain green and hospitable to both us and future generations.

Key words: Heatwave, urban trees, recovery, photosynthesis

Introduktion

Drygt hälften av den mänskliga befolkningen bor i städer, och denna andel väntas öka framöver (Esperon-Rodriguez, et al., 2022). Därför är det viktigt att se till så att städerna är utformade på ett sätt som främjar invånarnas välmående. Träd bidrar med olika ekosystemtjänster som gynnar människorna som lever i städerna (Turner-Skoff & Cavender, 2019). De har en positiv inverkan på människors fysiska hälsa, genom att reducera föroreningar i luften och minska risken för dödsfall till följd av hjärt- och kärlsjukdomar och andningsbesvär. I sjukhusmiljöer kan en utsikt med träd korta ner återhämtningstiden för patienter. Träd påverkar även vår psykiska hälsa positivt, då de har en förmåga att förbättra vårt humör och känsla av tillfredsställelse med livet. Genom att ha träd i sin omgivning kan depressionssymptom minskas och måendet hos personer med någon form av neurodiversitet förbättras (Turner-Skoff & Cavender, 2019). Det har också visats att närhet till träd och grönska förbättrar studenters prestation i skolan som följd av bland annat bättre koncentrationsförmåga och kortare återhämtningstid efter att ha varit med om en stressande upplevelse. Även ur ekonomisk synvinkel är träd och grönska i städer fördelaktiga. De gör områden mer attraktiva när det kommer till turism, ökar värdet på fastigheter och vid skuggning av gator och andra asfalterade områden håller materialet längre. Genom skuggning och transpiration håller träden också nere lufttemperaturen i städerna (Turner-Skoff & Cavender, 2019). I en studie där den regionala lufttemperaturen varierade mellan 20°C–33°C, var temperaturen vid bar mark skuggad av träd 1,8°C svalare än lufttemperaturen ovanför oskuggad, bar mark. Temperaturen vid trädskuggad, gräsbeklädd mark var 2,3°C svalare än vid oskuggad, bar mark (Shashua-Bar et al., 2009). En studie som undersökte 100 europeiska städer visade att förekomsten av växtlighet i kombination med att ersätta hårdgjord mark till mer naturlig mark i genomsnitt bidrar med en minskning av stadstemperaturen med 0,45°C (Lauwaet, et al. 2024).

Urbana miljöer har egenskaper som gör att de skiljer sig från naturliga miljöer på många sätt. Detta medför ett flertal utmaningar för växter att kunna överleva i städerna. Tillväxten av rötter försvåras genom i och med förekomsten av fysiska hinder från infrastrukturen och kompaktare jord (Day, et al. 2010). Hårdgjorda ytor, som är vitt utspridda i städer, absorberar vatten betydligt sämre än exempelvis gräsbeklädda ytor, vilket resulterar i översvämningar i staden och torkstress för växterna (Czaja, et al. 2020). I stadskärnan kan det även vara flera grader varmare (Wong & Yu, 2005) och lägre luftfuktighet än i närliggande områden; ett fenomen som kallas för urbana värmeöar (Czaja, et al. 2020). Anledningar bakom detta fenomen är värmeläckage från temperaturregleringssystem, reflektioner från byggnader och andra strukturer samt lagring av värmen i byggnadsmaterialen så att värmen hålls kvar i staden (Percival, 2023). Träd i städer utsätts även för värmeböljor som har en inverkan på deras tillväxt och utveckling, samt deras fysiologiska funktioner, vilket är en effekt som förstärks av torra och intensiva ljusförhållanden (Czaja, et al. 2020).

I och med de pågående klimatförändringarna ökar frekvensen av värmeböljor, perioder av torra och andra extrema väderhändelser (Esperon-Rodriguez, et al., 2022). Risken för dessa stressande händelser ökar även som följd av att städerna fortsätter att breda ut sig (Czaja, et al. 2020). På grund av detta blir det allt svårare för träd att överleva i städerna. Exempel på negativa konsekvenser för träd vid värmestress inkluderar kraftigare respiration och därmed ökade utsläpp av koldioxid (Czaja, et al. 2020), minskad fotosyntes och tillväxt av blad samt generellt försämrad tillväxt för trädet (Percival, 2023). Många trädarter har sitt optimum för fotosyntes mellan temperaturer på 20–30°C, vissa upp till 35°C (Czaja, et al. 2020). I en studie undersöktes 3 129 arter av träd och buskar i 164 städer över 78 länder. Det uppdagades att 56% av arterna redan lever utanför sitt optimum när det kommer till temperatur och 65% lever utanför sitt optimum när det kommer till nederbördspreferens i minst en stad i sitt utbredningsområde (Esperon-Rodriguez, et al., 2022). Vid 2050 väntas denna andel ligga på 76% respektive 70% med RCP 6.0 (Esperon-Rodriguez, et al., 2022) som är en projektion över ett möjligt

framtidsscenario för klimatet, framtaget av IPCC (2014). Med RCP 6.0 beräknas temperaturen i slutet på detta århundrande (2081–2100) vara 1,4°C–3,1°C varmare än under perioden 1986–2005 (IPCC, 2014). Utöver en generell uppvärmning väntas urbana träd även utsättas för allt mer intensiva värmeböljor (Percival, 2023).

Det finns möjlighet för träd att återhämta efter en värmebölja (Filewood & Thomas, 2013; Bamberger et al., 2017; Wang et al., 2023). En studie av återhämtning hos *Acer saccharum* i skogsmiljö i gjordes i samband med en värmebölja i Ontario, Kanada, i mitten av maj 2010. Värmeböljan varade i tre dagar och uppgick till temperaturer om 31–33°C. Till följd av värmeböljan minskade nettofotosyntesen, men efter knappt tre månader hade nettofotosyntesen återhämtat sig till nära normala nivåer (Filewood & Thomas, 2013). Det fanns även en skillnad i hur olika åldrar och storlekar av träd reagerade. Vuxna träd förlorade mer blad per skott och hade högre mortalitetsgrad av blad än unga träd. Formationen av nya blad var större hos högre träd än hos mindre träd (Filewood & Thomas, 2013). I en studie där *Robinia pseudoacacia* L. i växthus utsattes för två värmeböljor, var och en 15 dagar lång, minskade fotosyntesen och stomatakonduktansen (Bamberger et al., 2017). Efter en återhämningsperiod mellan varje värmebölja hade fotosyntesen återhämtat sig medan stomatakonduktansen fortfarande var låg. I studien undersöktes även effekten av kombinerad värmestress och torkstress på en grupp, där minskningen i stomatakonduktans och fotosyntes var kraftigare jämfört med den grupp som endast utsattes för värmestress. Fotosyntesen för gruppen som utsatts för både värme- och torkstress kunde fortfarande återhämta sig efteråt, medan stomatakonduktansen var fortsatt låg. Under den andra värmeböljan var minskningen i fotosyntes svagare för båda grupper än under den första värmeböljan (Bamberger et al., 2017). I en annan studie utsattes flera olika urbana trädarter för stress i form av värme och torka kombinerat (Wang et al., 2023). Värmeböljan varade i ungefär 10 dagar och under några sammanhängande dagar överskred lufttemperaturen 40°C. Tre till fyra veckor efter värme- och torkperioden var det bara en art vars fotosyntes hade återhämtat sig, medan stomatakonduktansen återhämtade sig hos tre arter (Wang et al., 2023).

För att städer i framtiden ska kunna fortsätta ha välmående träd krävs det att träden klarar av de varmare och mer prövande förhållandena. En möjlig lösning på detta i Sverige skulle kunna vara att plantera in trädarter som ännu inte används för detta ändamål här, men som finns i andra, varmare länder och är anpassade till högre temperaturer.

Syfte

Syftet med projektet var att undersöka återhämtningen av fotosyntesen efter värmebölja hos fem olika trädarter som skulle kunna bli aktuella för utplantering i Sverige. Studiens syfte var också att undersöka om det fanns en möjlighet till acklimatisering för de undersökta träden, genom att jämföra hur återhämtning av fotosyntes skiljde sig beroende på om träden tidigare utsatts för värmeböljor eller inte. De olika frågeställningarna för projektet var:

- Finns det skillnader i återhämtningen av fotosyntes mellan de olika arterna?
- Hur påverkas trädens återhämtning av fotosyntes efter värmebölja av vilka temperaturförhållanden träden utsatts för innan värmeböljan?

Material och metod

Experimentdesign och växtmaterial

Studien utfördes i klimatkammare där temperatur- och ljusförhållande samt koldioxidhalt och relativ luftfuktighet kunde kontrolleras. Trädens förmåga till återhämtning efter värmeböljan undersöktes genom mätningar på nettofotosyntes (A_{net}), stomatakonduktans (g_s) och

klorofyllfluorescens (F_v/F_m) (tabell 1). I denna studie mättes detta för fem olika arter i två mätomgångar. Den första omgången skedde två veckor (14–16 dagar) efter att träden utsattes för en tre dygn lång värmebölja på 38 °C. Den andra mätperioden ägde rum efter fyra veckors (28–29 dagars) återhämtning. Samma individer av träd användes i en tidigare studie där A_{net} och g_s mättes innan värmeböljan på 38°C och A_{net} , g_s och F_v/F_m mättes under värmeböljan. Data från dessa tidigare mätningar användes som referenspunkt i den här studien för att kunna analysera återhämtningen hos de olika trädarterna (personlig kommunikation A. Fridell).

Temperaturen, ljusförhållandena, relativ luftfuktigheten och koldioxidhalten i klimatkamrarna ställdes till nivåer motsvarande naturliga förhållanden. Temperaturen varierade över dagen och mellan de olika perioderna (bilaga 1), ljusförhållandena varierade mellan 0 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ på natten och 1200 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ på dagen, relativ luftfuktigheten var på 50–80% och koldioxidhalten hölls konstant på 420 ppm. Mätningar påbörjades efter 10:00, då temperaturen i kammarna uppnått sitt maximum för dagen (T_{max}). Samtliga mätningar utfördes för alla individer i den mån det var möjligt, för både period 2V (14–16 dagar efter värmebölja) och period 4V (28–29 dagar efter värmebölja).

Mätningarna utfördes på två olika behandlingsgrupper med olika historik innan värmeböljan på 38°C. Denna temperatur motsvarar förhållandena under den historiskt varmaste dagen som uppmäts i Sverige. Hela tiden innan denna värmebölja befann sig kontrollgruppen (B:K) i förhållanden som skulle motsvara en varm sommar dag i Göteborg, med en maximal dagstemperatur på 23°C. Den andra behandlingsgruppen (B:VB) utsattes för två omgångar av tre dygn långa värmeböljor med T_{max} på 33°C innan värmeböljan på 38°C. Temperaturvalet av 33°C baserades på det varmaste dygnet i Göteborg under perioden 1990–2020. Mellan värmeböljorna på 33°C befann sig denna grupp under temperaturförhållanden med T_{max} på 23°C. Under mättillfällena i denna studie befann sig båda behandlingsgrupper i förhållanden med T_{max} på 23°C (tabell 2).

De olika arterna som undersöktes var *Koelreuteria paniculata* (*K. paniculata*), *Liquidambar styraciflua* (*L. styraciflua*), *Liriodendron tulipifera* (*L. tulipifera*), *Magnolia kobus* (*M. kobus*) och *Nyssa sylvatica* (*N. sylvatica*). I dagsläget används dessa arter inte i någon stor utsträckning för utplantering i svenska städer. Samtliga växter vattnades tre gånger i veckan och gavs näring en gång i veckan under experimentets gång för att säkerställa att torkstress eller stress från näringsbrist inte skulle påverka resultaten. På grund av förlust av blad varierade antalet individer som mättes över de olika arterna, perioderna, behandlingsgrupperna och variablerna (bilaga 2).

Tabell 1

Förkortningar, deras förklaringar och enhet.

Förkortning	Förklaring	Enhet
A_{net}	Nettofotosyntes	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$
g_s	Stomatakonduktans	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
F_v/F_m	Klorofyllfluorescens	Kvot
T_{max}	Maximal dygnstemperatur	°C
B:K	Behandlingsgrupp kontroll	-
B:VB	Behandlingsgrupp värmebölja	-

Tabell 2

Maximala dagstemperaturen (klockslag 10:00-17:00) som de olika behandlingsgrupperna utsatts för. I denna studie utfördes mätningar två veckor och fyra veckor efter värmeböljan på 38°C. Mätningar innan och under värmeböljan utfördes i en annan studie, på samma individer.

Behandlingsgrupp	Historik (Innan)	Värmebölja (VB38)	2 veckor efter (2V)	4 veckor efter (4V)
Kontroll (B:K)	T_{max} 23°C hela perioden	T_{max} 38°C tre dygn	T_{max} 23°C	T_{max} 23°C
Värmebölja (B:VB)	2 st värmeböljor på max 33°C, var och en på tre dygn. Övrig tid T_{max} 23°C.	T_{max} 38°C tre dygn	T_{max} 23°C	T_{max} 23°C

Mätningar av nettofotosyntes och stomatakonduktans

Stomatakonduktans ger information om hur öppna stomata är och därmed även information om hur mycket koldioxid som kan komma in i bladet och hur mycket transpiration som kan ske genom klyvöppningarna, det vill säga hur mycket vatten som kan avdunsta från bladen. Höga temperaturer leder till att stomata stänger och till att fotosyntesen minskar (Farquhar & Sharkey, 1982).

Nettofotosyntes och stomatakonduktans mättes med en LI-6400/XT (Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA). Inställningarna för förhållandena inuti instrumentets kammare sattes till motsvarande nivåer som i klimatkamrarna träden växte i, med en koldioxidhalt på 420 ppm, ljusförhållande på 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, relativ fuktighet på 50–80% och temperatur på 23°C. Vid en mätning togs trädet ut ur klimatkammaren och ett blad placerades i instrumentkammaren. Mätningarna av nettofotosyntesen och stomatakonduktansen togs när teknisk stabilitet uppnåtts och för att undvika att bladet anpassade sig till förhållandena inuti instrumentkammaren gjordes mätningarna inom två minuter från att bladet placerats i instrumentet. Mätningarna utfördes på blad som fortfarande satt fast på trädet.

Fluorescensmätningar

En metod för att bedöma hur växter påverkas av förändringar i miljön är klorofyllfluorescens (Murchie & Lawson, 2013). Det ger information om kemin i fotosystem II (PSII) och därmed även en indikation om skicket av PSII. På så sätt kan fluorescensen säga något om hur stressad växten är. Utöver att medverka i fotosyntes där energin går till elektrontransportkedjan, kan ljusenergi som absorberats av klorofyllet emitteras tillbaka i form av värme eller ljus. Fluorescens syftar till den del av energin som emitteras i form av ljus. I och med att dessa tre utfall sker i konkurrens med varandra kan fluorescensen ge en uppfattning om effektiviteten av de andra processerna (Murchie & Lawson, 2013).

För mätning av klorofyllfluorescens användes en Pocket PEA fluorimeter (Hansatech Instruments, King's Lynn, UK) och mörkläggande klämmor. Det första steget vid mätning av klorofyllfluorescens var att mörkeranpassa bladen. Detta gjordes genom att sätta fast två klämmor per trädindivid, på olika blad. Innan mätningarna utfördes väntades 30 minuter för att de täckt delarna av bladen skulle mörkeranpassas. Steg två i mätningen av klorofyllfluorescens skedde

efter mörkeranpassningen skett. Då skickar instrumentet ut en mättande ljuspuls ($3500 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$) under 1 sekund. Anledningen bakom behovet av mörkeranpassning bygger på att de tre olika processerna som kan ske när klorofyll absorberar ljusenergi tävlar mot varandra. Vid mörkeranpassning blir elektronbärarna tomma på elektroner. När en kort, mättande ljuspuls sedan skickas ut efter mörkeranpassningen sker ingen elektrontransport, utan i princip allting avges via fluorescens (Murchie & Lawson, 2013). Detta ger en uppfattning om hur mycket energi som absorberas av klorofyllet och skulle kunna gå till fotosyntes. Storheten som används för att skapa en uppfattning om tillståndet av PSII är F_v/F_m . Hos ostressade blad ligger detta värde på ungefär 0,83 och vid stress av PSII sjunker värdet. En minskning i klorofyllfluorescens innebär däremot inte automatiskt en minskning av fotosyntes (Murchie & Lawson, 2013). Däremot kan reducerad fotosyntes förklaras av försämrad funktion av PSII och därmed en minskning i mätvärdet för klorofyllfluorescens.

Dataanalys

Dataanalysen genomfördes i RStudio, med R version 4.3.1 (2023-06-16 ucrt) (R Core Team, 2023).

För att undersöka om det fanns outliers i datasetet användes Grubb's test (paket {outliers}). Identifierade outliers togs därefter bort från vidare dataanalyser. För att testa antaganden för att kunna använda ANOVA eller andra parametriska tester användes Shapiro-Wilks test för test av normalfördelning av residualerna ({stats}) och Levene's test ({car}) för att kontrollera om variansen mellan grupperna var homogen. Dessa test utfördes för varje kombination av art, period och behandlingsgrupp. Då kraven uppfylldes användes parametriska tester. Då kraven inte uppfylldes användes icke-parametriska tester.

Skillnader mellan de olika perioderna inom en art samt mellan perioderna inom en behandlingsgrupp analyserades. När kraven för ANOVA möttes användes one-way repeated measures ANOVA (funktionen *aov* med en error-term, {stats}). Med detta test görs en justering av p-värdet för att ta hänsyn till att samma individer mättes under alla mätperioder. För post-hoc-test användes testet TukeyHSD ({nlme} och {emmeans}). När antaganden för ANOVA inte uppfylldes användes Friedmans test ({tidyr}, {dplyr} och {stats}) och för post-hoc-analys användes *parvis Wilcoxon Rank Sum Test* med justering av p-värde genom bonferroni-metod ({stats}).

Vid mötta antaganden för att parametriska tester analyserades skillnader mellan de olika behandlingsgrupperna inom en period med *two-sample t-test* ({stats}). Då antaganden möttes vid alla jämförelser användes inget icke-parametriskt alternativ vid just denna analys.

Resultat

Variation i återhämtning mellan arter

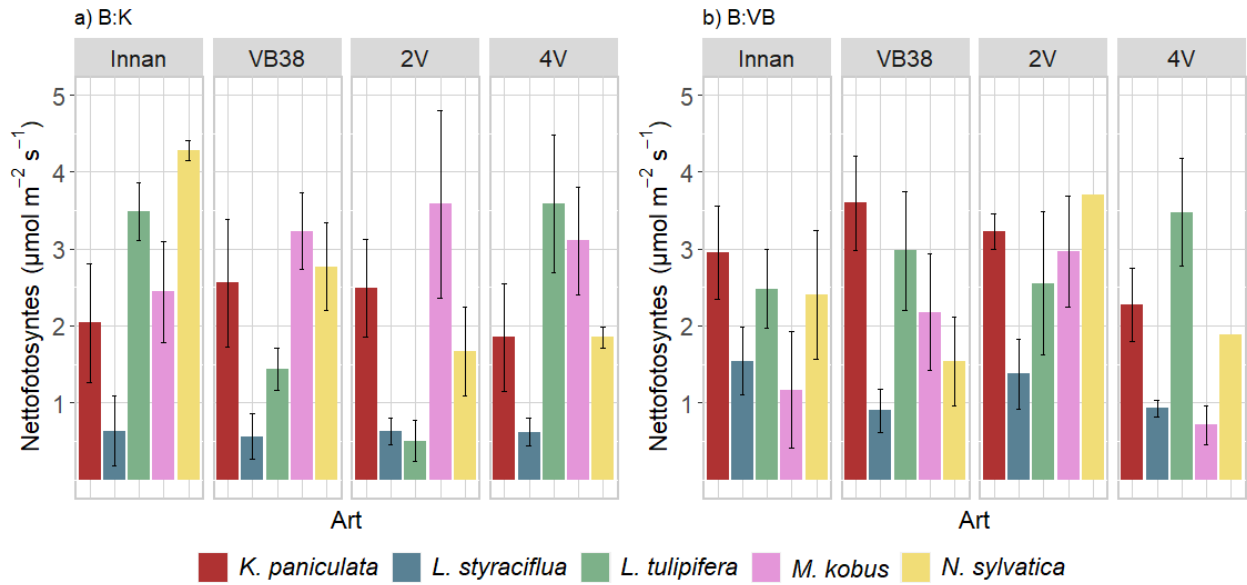
För *K. paniculata* i kontrollgruppen (B:K) fanns inga skillnader i nettofotosyntesen över de olika perioderna ($p = 0,34$) (figur 1a). Stomataskonduktansen varierade över de olika perioderna. Konduktansen under period "VB38" var lägre än under period "Innan" (skillnad \pm SE; p-värde: $0,024 \pm 0,0058$; $p = 0,0092$), "2V" ($0,034 \pm 0,0061$; $p = 0,0012$) och "4V" ($0,022 \pm 0,0058$; $p = 0,023$) (figur 2a). I funktionen av PSII (mätt som klorofyllfluorescens) var det ingen skillnad för arten över de olika perioderna ($p = 0,12$) (figur 3a). För *K. paniculata* i behandlingsgrupp B:VB observerades ingen förändring av nettofotosyntesen ($p = 0,051$; figur 1b), stomataskonduktansen ($p = 0,26$; figur 2b) eller funktionen av PSII ($p = 0,15$; figur 3b) över de olika perioderna.

L. styraciflua i kontrollgruppen förändrades inte i nettofotosyntes över de olika perioderna ($p = 0,997$) (figur 1a). När det kommer till konduktansen var värdet lägre under period "VB38" än under period "Innan" ($0,017 \pm 0,0033$; $p = 0,0008$), period "2V" ($0,015 \pm 0,0031$; $p = 0,0011$) och period "4V" ($0,012 \pm 0,0031$; $p = 0,011$) (figur 2a). Funktionen av PSII för arten förändrades inte signifikant mellan de olika perioderna i behandlingsgrupp B:K ($p = 0,10$) (figur 3a). *L. styraciflua* i behandlingsgrupp B:VB förändrades inte i nettofotosyntes ($p = 0,32$; figur 1b), konduktans ($p = 0,45$; figur 2b) eller PSII-funktionalitet ($p = 0,28$; figur 3b) över de olika perioderna.

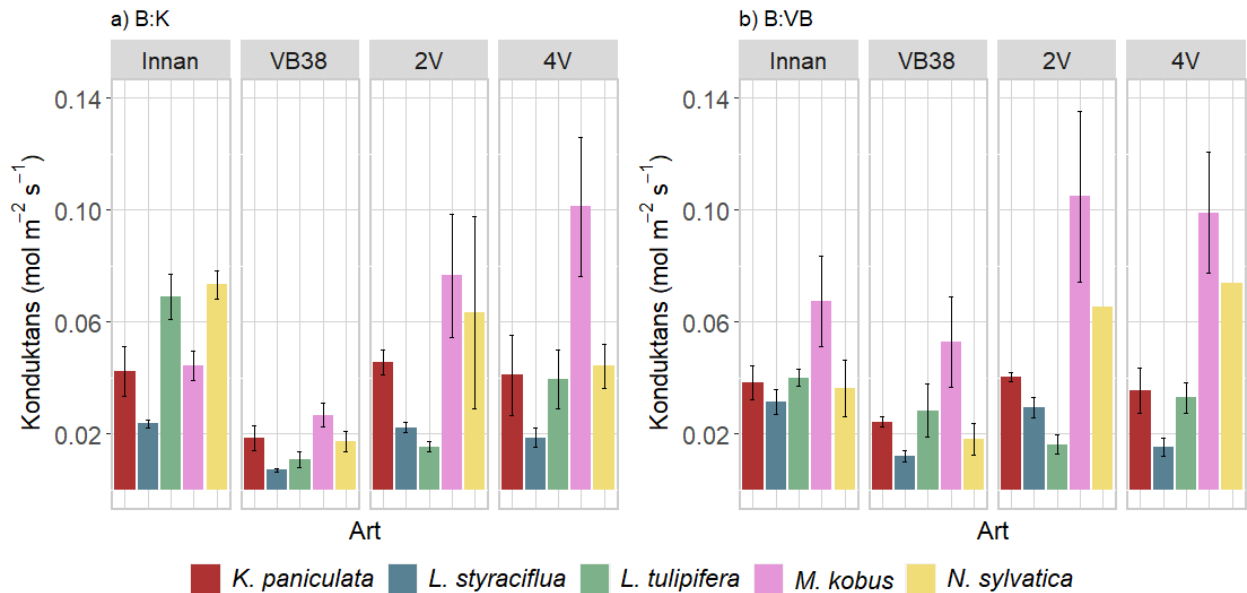
Nettofotosyntesen för *L. tulipifera* i kontrollgruppen var lägre under period "2V" än under period "Innan" ($2,98 \pm 0,76$; $p = 0,12$) och period "4V" ($3,08 \pm 0,76$; $p = 0,0067$). Inga signifikanta skillnader uppfattades mellan övriga perioder ($p \geq 0,12$; figur 1a). Konduktansen visades av det generella testet ändras över perioderna ($p = 0,0087$), men post-hoc-testet identifierade inte några skillnader ($p \geq 0,38$; figur 2a). Funktionen av PSII förändrades inte över de olika perioderna ($p = 0,25$; figur 3a). För *L. tulipifera* i behandlingsgrupp B:VB upptäcktes ingen signifikant skillnad över de olika perioderna när det kommer till nettofotosyntes ($p = 0,77$; figur 1b), stomatakonduktans ($p = 0,16$; figur 2b) eller i funktionen av PSII ($p = 0,14$; figur 3b).

För *M. kobus* i kontrollgruppen fanns det ingen skillnad i nettofotosyntes över de olika perioderna ($p = 0,77$; figur 1a), stomatakonduktansen ($p = 0,070$; figur 2a) eller PSII-funktionalitet ($p = 0,72$; figur 3a) över de olika perioderna. För *M. kobus* i behandlingsgrupp B:VB var nettofotosyntesen lägre under period "4V" än under period "2V" ($2,26 \pm 0,65$; $p = 0,030$) men det fanns ingen skillnad mellan resterande perioder ($p \geq 0,13$) (figur 1b). Varken stomatakonduktansen ($p = 0,21$; figur 2b) eller funktionen av PSII förändrades signifikant över de olika perioderna ($p = 0,21$; figur 3b).

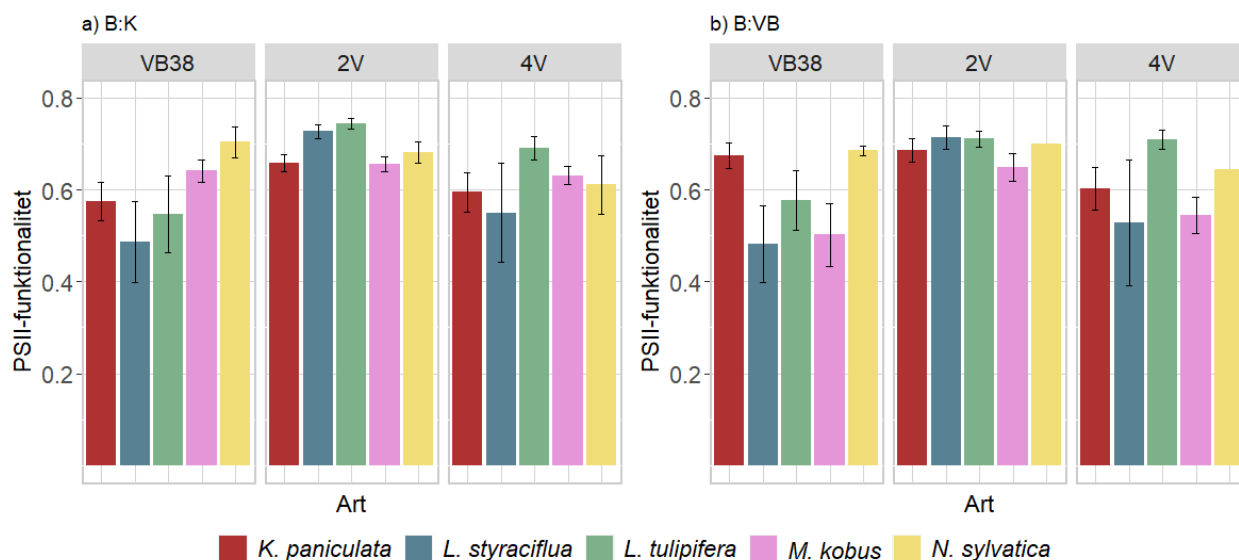
För *N. sylvatica* i kontrollgruppen var nettofotosyntesen högre under period "Innan" jämfört med period "2V" ($2,61 \pm 0,68$; $p = 0,044$). Nettofotosyntesen hade inte förändrats signifikant vid period "4V" jämfört med period "2V" ($p = 0,99$) men det var inte heller signifikant att nettofotosyntesen under "4V" var lägre jämfört med "Innan" ($2,43 \pm 0,68$; $p = 0,057$) (figur 1a). Det generella testet visade en skillnad i stomatakonduktansen över perioderna i kontrollgruppen ($p = 0,015$), men inga skillnader kunde identifieras av post-hoc-testet ($p = 0,36$; figur 2a). Funktionen av PSII höll sig stabila över mätperioderna ($p = 0,40$; figur 3a). I behandlingsgrupp B:VB fanns det ingen skillnad över perioderna när det kommer till nettofotosyntes ($p = 0,065$; figur 1b), stomatakonduktans ($p = 0,59$; figur 2b), eller PSII-funktionalitet ($p = 0,94$; figur 3b).



Figur 1 Nettofotosyntesens (A_{net} , medel \pm SE) variation mellan de olika arterna och perioderna för träd i behandlingsgrupp a) B:K och b) B:VB.



Figur 2 Variation i stomatakonduktans (g_s , medel \pm SE) mellan de olika arterna och perioderna för träd i behandlingsgrupp a) B:K och b) B:VB.



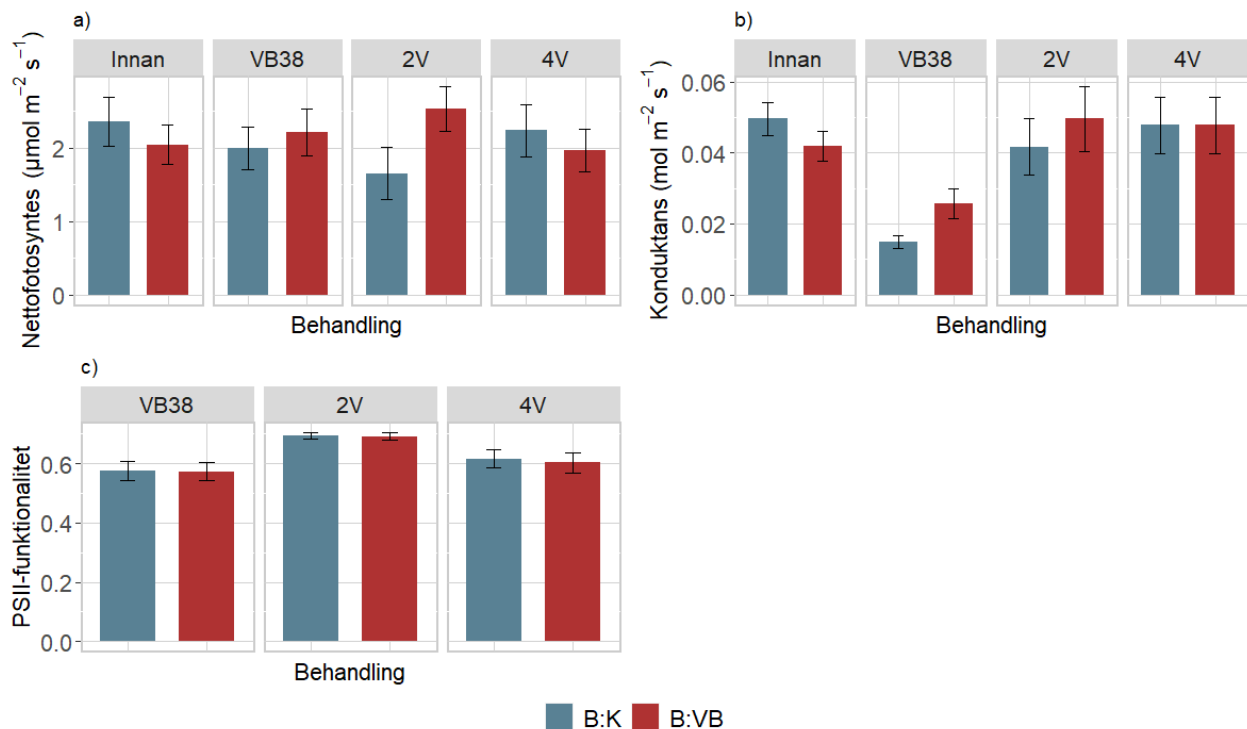
Figur 3 Variation i PSII-funktionalitet (klorofyllfluorescens, F_v/F_m , medel \pm SE) mellan de olika arterna och perioderna för träd i behandlingsgrupp a) B:K och b) B:VB.

Skillnader i återhämtning mellan de generella behandlingsgrupperna

För att undersöka vilken generell effekt tidigare värmestress hade för responsen vid värmebölja och efterföljande återhämtning analyserades de två behandlingsgrupperna (med alla arter samlade). I kontrollgruppen observerades ingen skillnad i nettofotosyntes över de olika perioderna ($p = 0,40$) (figur 4a). Stomatakonduktansen varierade däremot över de olika perioderna för kontrollgruppen, med lägre värde under period "VB38" än under period "Innan" ($0,034 \pm 0,0071$; $p = 0,0001$), "2V" ($0,022 \pm 0,0070$; $p = 0,011$) och "4V" ($0,028 \pm 0,0070$; $p = 0,0011$) (figur 4b). För kontrollgruppen var funktionen av PSII signifikant högre period "2V" jämfört med period "VB38" ($0,119 \pm 0,033$; $p = 0,0019$) och period "4V" ($0,078 \pm 0,030$; $p = 0,0012$) men det fanns ingen signifikant skillnad mellan period "4V" och period "VB38" ($p = 1,00$) (figur 4c).

För behandlingsgrupp B:VB fanns det inga skillnader i nettofotosyntes mellan de olika mätperioderna ($p = 0,34$) (figur 4a). Stomatakonduktansen för B:VB var endast signifikant lägre under period "VB38" jämfört med period "2V" ($0,019 \pm 0,0065$; $p = 0,023$) medan det mellan övriga perioder inte upptäcktes någon signifikant skillnad ($p \geq 0,064$) (figur 4b). För behandlingsgrupp B:VB var PSII-funktionaliteten signifikant högre period "2V" jämfört med period "VB38" ($0,119 \pm 0,033$; $p = 0,027$) och period "4V" ($0,088 \pm 0,036$; $p = 0,0048$). Skillnaden mellan period "4V" och period "VB38" var inte signifikant ($p = 1,00$) (figur 4c).

Ingen skillnad mellan behandlingsgruppernas nettofotosyntesen hittades under någon period ($p \geq 0,089$) (figur 4a). När det kommer till stomatakonduktansen hade B:VB högre värde än B:K i period "VB38" ($0,108 \pm 0,0054$; $p = 0,040$) (övriga jämförelser, $p \geq 0,26$) (figur 4b). Det fanns ingen signifikant skillnad i funktionen av PSII mellan behandlingsgrupperna ($p = 0,78$) (figur 4c).



Figur 4 Variationen mellan de olika behandlingsgrupperna och perioderna när det kommer till a) nettofotosyntes (A_{net} , medel \pm SE), b) stomatakonduktans (g_s , medel \pm SE) och c) PSII-funktionalitet (klorofyllfluorescens, F_v/F_m , medel \pm SE).

Diskussion

Variation i återhämtning mellan arter

Arterna *K. paniculata* och *L. styraciflua* reagerade på liknande sätt vid värmeböljan. I B:K märktes en negativ påverkan av värmeböljan endast på stomatakonduktansen. Efter två veckor hade stomatakonduktansen återhämtat sig för båda arter. I behandlingsgrupp B:VB visade varken *K. paniculata* eller *L. styraciflua* några tecken på nedsatt funktion på grund av värmeböljan.

Nettofotosyntesen hos *L. tulipifera*, *M. kobus* och *N. sylvatica* påverkades negativt av värmeböljan i minst en av behandlingsgrupperna. I behandlingsgrupp B:K för *L. tulipifera* fanns det en negativ påverkan på fotosyntesen av värmeböljan, som visade sig två veckor efter värmeböljan. Fyra veckor efter värmeböljan var fotosyntesen tillbaka på ursprungliga nivåer. En variation i stomatakonduktansen uppfattades av det generella testet, men eftersom post-hoc-testet inte kunde visa på sådana skillnader, kan det inte med säkerhet sägas att en minskning i stomatakonduktans låg bakom minskningen i nettofotosyntes. Minskningen förklarades inte av nedsatt funktion av PSII, då klorofyllfluorescensen denna höll sig stabil över perioderna. Behandlingsgrupp B:VB för *L. tulipifera* påverkades inte negativt av värmeböljan. *M. kobus* i kontrollgruppen påverkades inte av värmeböljan. I behandlingsgrupp B:VB verkade *M. kobus* opåverkad av värmeböljan fram till fyra veckor efter där nettofotosyntesen minskade, men varken stomatakonduktansen eller PSII-funktionaliteten förklarar detta. Nettofotosyntesen hos *N. sylvatica* i kontrollgruppen påverkades negativt av värmeböljan och verkade inte kunna återhämta sig på fyra veckor. Det generella testet visade en skillnad i stomatakonduktans mellan de olika perioderna, men på grund av att post-hoc-testet inte kunde identifiera några skillnader, kan det inte säkerställas att en minskad stomatakonduktans orsakade den reducerade nettofotosyntesen. Funktionen av PSII för *N. sylvatica* i kontrollgruppen var stabil över perioderna och förklarar därmed inte heller den minskade nettofotosyntesen. I behandlingsgrupp B:VB upptäcktes ingen statistiskt signifikant påverkan på nettofotosyntesen. Efter värmeböljan gick det däremot bara att utföra mätningar på en individ av *N. sylvatica* i denna behandlingsgrupp då flera individer endast

hade döda blad. Detta är ett tydligt tecken på stress och oförmåga till återhämtning även inom denna behandlingsgrupp. *N. sylvatica* påverkades alltså negativt av värmeböljan och kunde inte återhämta sig på fyra veckor i någon av behandlingsgrupperna.

I denna studie observerades en möjlighet för fotosyntesen hos träd att återhämta sig efter en värmebölja, vilket även har visats från tidigare studier på träd i både naturliga, kontrollerade och urbana miljöer (Filewood & Thomas, 2013; Bamberger et al., 2017; Wang et al., 2023). Att det upptäcktes en mellanartsskillnad i återhämtningsförmåga hos urbana trädarter stämmer också överens med vad som setts från tidigare studier (Wang et al., 2023). Däremot är svårt att göra jämförelser mellan arterna i de olika studierna, eftersom förhållandena som träden exponerades för skiljer sig. Några av de tidigare studierna undersökte dessutom trädets återhämtningsförmåga efter kombinerad värme- och torkstress, exempelvis Wang, et al. (2023), varvid mer dramatiska effekter kan väntas (Bamberger, et al., 2017). När lufttemperaturen är hög kan bladen kyla ned sig genom transpiration men vid höga temperaturer kombinerat med torra finns det mindre vatten tillgängligt och kylningseffekten blir mindre (Czaja et al., 2020).

Variation i återhämtning mellan behandlingsgrupper

Nettofotosyntesen påverkades inte av värmeböljan för någon av behandlingsgrupperna (med alla arter kombinerade). För båda behandlingsgrupper var stomatakonduktansen lägre under värmeböljan jämfört med minst en period. Den grupp som endast utsatts för en värmebölja (B:K) upplevde en kraftigare minskning än gruppen som utsatts för upprepade värmeböljor (B:VB), vilket tyder på en möjlighet till aklimatisering vid upprepade värmestress. Efter två veckor hade stomatakonduktansen för båda grupperna återhämtat sig. Funktionen av PSII förändrades över de olika perioderna på samma sätt för de två behandlingsgrupperna, med ett högsta värde av klorofyllfluorescens två veckor efter värmeböljan.

Betraktar man variationen i återhämtning mellan de olika behandlingsgrupperna på artnivå finns vissa skillnader. Stomatakonduktansen hos både *K. paniculata* och *L. styraciflua* minskade under värmeböljan i kontrollgruppen, men inte i behandlingsgrupp B:VB. Enligt detta verkar aklimatisering vara möjlig när det kommer till stomatakonduktans för dessa två arter. Behandlingsgrupp B:VB för *L. tulipifera* klarade sig också bättre än kontrollgruppen för samma art, men här med avseende på nettofotosyntesen. Hos *M. kobus* var det tvärt om, nettofotosyntesen påverkades mer i behandlingsgrupp B:VB än i kontrollgruppen, vilket tyder på att *M. kobus* inte har samma möjlighet till aklimatisering. *N. sylvatica* verkade drabbas lika hårt i båda grupper. Utifrån detta verkar det finnas en skillnad mellan de olika arterna när det kommer till effekten av tidigare upplevd värmestress innan en värmebölja. Dessa observationer stämmer överens med vad som hittats i tidigare studier. När *Robinia pseudoacacia* L. utsattes för två värmeböljor efter varandra, skedde en svagare minskning av fotosyntesen under den andra värmeböljan än under den första (Bamberger et al., 2017).

Vidare forskningsmöjligheter

I framtida studier hade det varit intressant att undersöka återhämtningen över en längre tid för att få en bättre uppfattning om trädets återhämtningsförmåga på lång sikt. Som det har setts i tidigare studier kan det ta flera månader för träden att återhämta sig efter en värmebölja (Filewood & Thomas, 2013). Baserat på detta skulle *M. kobus* i kontrollgruppen och *N. sylvatica* kunna ha en möjlighet att återhämta sig efter värmestress på längre sikt, vilket hade varit värdefullt att undersöka i framtida forskningsprojekt.

Träden som undersöktes i denna studie var av ungefär samma ålder. Att undersöka återhämtningen av fotosyntesen hos olika åldrar hade varit intressant för framtida studier, då det har visats att ålder och storlek av träd kan drabbas på olika sätt vid värmestress (Filewood & Thomas, 2013). Att veta hur olika åldrar påverkas av värmeböljor är relevant för att kunna optimera utplanteringen av träd i stadsmiljöer. För kommande forskningsprojekt hade det även varit av intresse att göra djupare undersökningar kring mellanartsskillnaden i både möjligheten till acklimatisering och förmågan att återhämta sig. Utöver att veta vilka arter som har bra förmåga till återhämtning och acklimatisering, skulle det vara intressant att undersöka vilka egenskaper som gör att vissa arter besitter dessa förmågor. Denna typ av forskning är viktigt för att få en bredare förståelse över vilka trädarter och vilka egenskaper hos träd som lämpar sig för framtida städer.

Felkällor

De träd och blad som mådde sämst gick inte att utföra mätningar på. Därmed uppskattas det att det finns en viss skevhet i resultaten och att de verkliga värdena för de olika variablerna varit lägre än vad som detekterats. I och med att denna studie handlade om värmeböljors påverkan på fotosyntesen är det svårt att komma runt detta problem, då det mesta av fotosyntesen sker i bladen. Ett alternativ skulle kunna vara att undersöka flera variabler för att mäta trädens hälsa och hur stressade de var, exempelvis andel tappade och missfärgade blad, vilket inte rymdes inom detta projekt.

Över lag var replikeringen i form av antal individer låg. Detta beror dels på begränsningar kopplat till hur mycket som hann mätas i studien, dels på hur många individer per art som kunde hållas i klimatkamrarna. Att vissa individer var i så dåligt skick att de inte gick att mäta på, ledde till att replikeringen i vissa perioder blev ännu lägre. Med få replikat blir det svårare att få en signifikant skillnad mellan grupperna. Det är troligt att det skulle kunna upptäckas flera signifikanta skillnader i denna studie om replikeringen hade varit högre då flera statistiska jämförelser mellan grupper gav låga men icke-signifikanta p-värden.

T_{max} uppnåddes vid klockan 10, så de individer som mättes först på dagen kanske inte hann anpassa sig till denna temperatur innan mätningarna gjordes. De individer som mättes senare på dagen hade mer tid att anpassa sig till denna temperatur. Påverkan från detta var troligt vis inte särskilt stor i och med att temperaturökningen skedde gradvis, flera individer av samma art mättes och att den första individen som mättes på dagen valdes slumpvis över de olika mätperioderna.

Slutsats

I denna studie observerades en skillnad mellan de undersökta arterna i deras påverkan av värmeböljan och förmåga till återhämtning av fotosyntes efter en värmebölja. Samtliga arter påverkades negativt i minst en behandlingsgrupp, men *N. sylvatica* utmärkte sig i att den drabbades hårt i båda behandlingsgrupper och inte kunde återhämta sig. Dessutom fanns indikationer på att vissa arter hade en möjlighet till att acklimatisera sig till perioder med högre temperaturer genom att tidigare utsatts för värmestress, men även att det finns en mellanartsskillnad när det kommer till denna möjlighet. *K. paniculata*, *L. styraciflua* och *L. tulipifera* klarade sig bättre efter att ha varit med om värmeböljor tidigare, medan en *M. kobus* klarade sig sämre efter upprepad värmestress och *N. sylvatica* klarade sig dåligt i båda fall. Det verkade även finnas en generell möjlighet för acklimatisering av stomatakonduktans vid upprepad värmestress.

Till följd av de pågående klimatförändringarna väntas extrema väderhändelser som värmeböljor bli allt vanligare i framtiden. Det är därför av vikt att veta vilka arter som kan stå emot perioder med höga temperaturer eller återhämta sig efter en värmebölja samt vilka arter som kan acklimatisera sig vid upprepade värmeböljor. Val av rätt art vid utplantering av urbana träd är essentiellt för att de ska kunna utföra de ekosystemtjänster som krävs för att framtida städer ska kunna vara hälsosamma hem för både oss och framtida generationer.

Tackord

Jag vill tacka min handledare Lasse Tarvainen för att ha hjälpt och stöttat mig genom hela projektet. Tack även till Astrid Fridell för hjälpen med att komma i gång med mina experiment. Jag vill också rikta ett stort tack till min familj och mina vänner för allt stöd och pepp.

Referenslista

Enligt APA7

- Bamberger, I., Ruehr, N.K., Schmitt, M., Gast, A., Wohlfahrt, G., Arneth, A. (2017). Isoprene emission and photosynthesis during heatwaves and drought in black locust. *Biogeosciences*, 14(15), pp. 3649-3667. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3649-2017>
- Czaja, M., Kolton, A. & Muras, P. (2020). The Complex Issue of Urban Trees—Stress Factor Accumulation and Ecological Service Possibilities. *Forests*, 11(9), art.nr. 932. <https://doi.org/10.3390/f11090932>
- Day, S.D., Wiseman, P.E., Dickinson, S.B. & Harris, J.R. (2010). Tree Root Ecology in the Urban Environment and Implications for a Sustainable Rhizosphere. *Arboriculture & Urban Forestry*, 36(5), pp. 193-205. <https://doi.org/10.48044/jauf.2010.026>
- Esperon-Rodriguez, M., Tjoelker, M.G., Lenoir, J., Baumgartner, J.B., Beumont, L.J., Nipperess, D.A., Power, S.A., Richard, B., Rymer, P.D., Gallagher, R.V. (2022). Climate change increases global risk to urban forests. *Nature Climate Change*, 12, pp. 950-955. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01465-8>
- Farquhar, G.D. & Sharkey, T.D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review of Plant Biology*, 33, pp. 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Filewood, B., Thomas, S.C. (2013). Impacts of a spring heatwave on canopy processes in a northern hardwood forest. *Global change biology*, 20(2), pp. 360-370. <https://doi.org/10.1111/gcb.12354>
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/>
- Lauwaet, D., Berckmans, J., Hooyberghs, H., Wouters, H., Driesen, G., Lefebvre, F., De Ridder, K. (2024). High resolution modelling of the urban heat island of 100 European cities. *Urban climate*, 54, art.nr. 101850. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2024.101850>
- Percival, G.C. (2023). Heat tolerance in urban trees – A review. *Urban forestry & Urban Greening*, 86, art.nr 12802. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.128021>
- R Core Team (2023). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Shashua-Bar, L., Pearlmuter, D. & Erell, E. (2009). The cooling efficiency of urban landscape strategies in a hot dry climate. *Landscape and Urban Planning*, 92(3-4), pp. 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.04.005>
- Turner-Skoff, J.B. & Cavander, N. (2019). The benefits of trees for livable and sustainable communities. *Plants People Planet* 1(4), pp. 323-335. <https://doi.org/10.1002/ppp3.39>

Wong, N.H., & Yu, C. (2005). Study of green areas and urban heat island in a tropical city. *Habitat international*, 29(3), pp. 547-558. <https://doi.org/10.1016/j.habitatint.2004.04.008>

Wang, Y., Xing, C., Gu, Y., Zhou, Y., Song, J., Zhou, Z., Song, J., Gao, J. (2023). Responses and Post-Recovery of Physiological Traits after Drought–Heatwave Combined Event in 12 Urban Woody Species. *Forests*, 14(4), art.nr 1429. <https://doi.org/10.3390/f14071429>

Bilaga 1: Temperaturvariation över dygnet under de olika perioderna

<i>Klockslag</i>	<i>Historik för behandlingsgrupp kontroll (B:VB) (°C) Återhämtningsperiod 2V och 4V</i>	<i>Historik för behandlingsgrupp värmebölja (B:VB) (°C)</i>	<i>Värmebölja 38°C Båda behandlingsgrupper</i>
00:00	17	19	21
01:00	17	19	21
02:00	17	19	21
03:00	17	19	21
04:00	17	19	21
05:00	18	21	22
06:00	19	23	23
07:00	20	26	24
08:00	21	29	29
09:00	22	31	34
10:00	23	33	38
11:00	23	33	38
12:00	23	33	38
13:00	23	33	38
14:00	23	33	38
15:00	23	33	38
16:00	23	33	38
17:00	23	33	38
18:00	22	31	31
19:00	21	29	28
20:00	20	27	26
21:00	19	25	24
22:00	18	23	23
23:00	18	21	22

Bilaga 2: Antal undersökta individer per art, period, behandlingsgrupp och variabel

Nettofotosyntes och stomatakonduktans, B:K

<i>Art</i>	<i>Innan</i>	<i>VB38</i>	<i>2V</i>	<i>4V</i>
K. paniculata	5	5	4	4
L. styraciflua	6	6	6	6
L. tulipifera	6	6	6	6
M. kobus	5	5	5	5
N. sylvatica	3	3	4	4

Nettofotosyntes och stomatakonduktans, B:VB

<i>Art</i>	<i>Innan</i>	<i>VB38</i>	<i>2V</i>	<i>4V</i>
K. paniculata	3	5	5	5
L. styraciflua	6	6	6	4
L. tulipifera	6	5	6	6
M. kobus	4	4	5	5
N. sylvatica	3	4	1	1

Klorofyllfluorescens, B:K

<i>Art</i>	<i>Innan</i>	<i>VB38</i>	<i>2V</i>	<i>4V</i>
K. paniculata	-	5	5	4
L. styraciflua	-	6	6	6
L. tulipifera	-	6	6	6
M. kobus	-	5	5	5
N. sylvatica	-	3	4	4

Klorofyllfluorescens, B:VB

<i>Art</i>	<i>Innan</i>	<i>VB38</i>	<i>2V</i>	<i>4V</i>
K. paniculata	-	6	5	5
L. styraciflua	-	6	6	5
L. tulipifera	-	5	6	6
M. kobus	-	6	5	5
N. sylvatica	-	4	4	1