



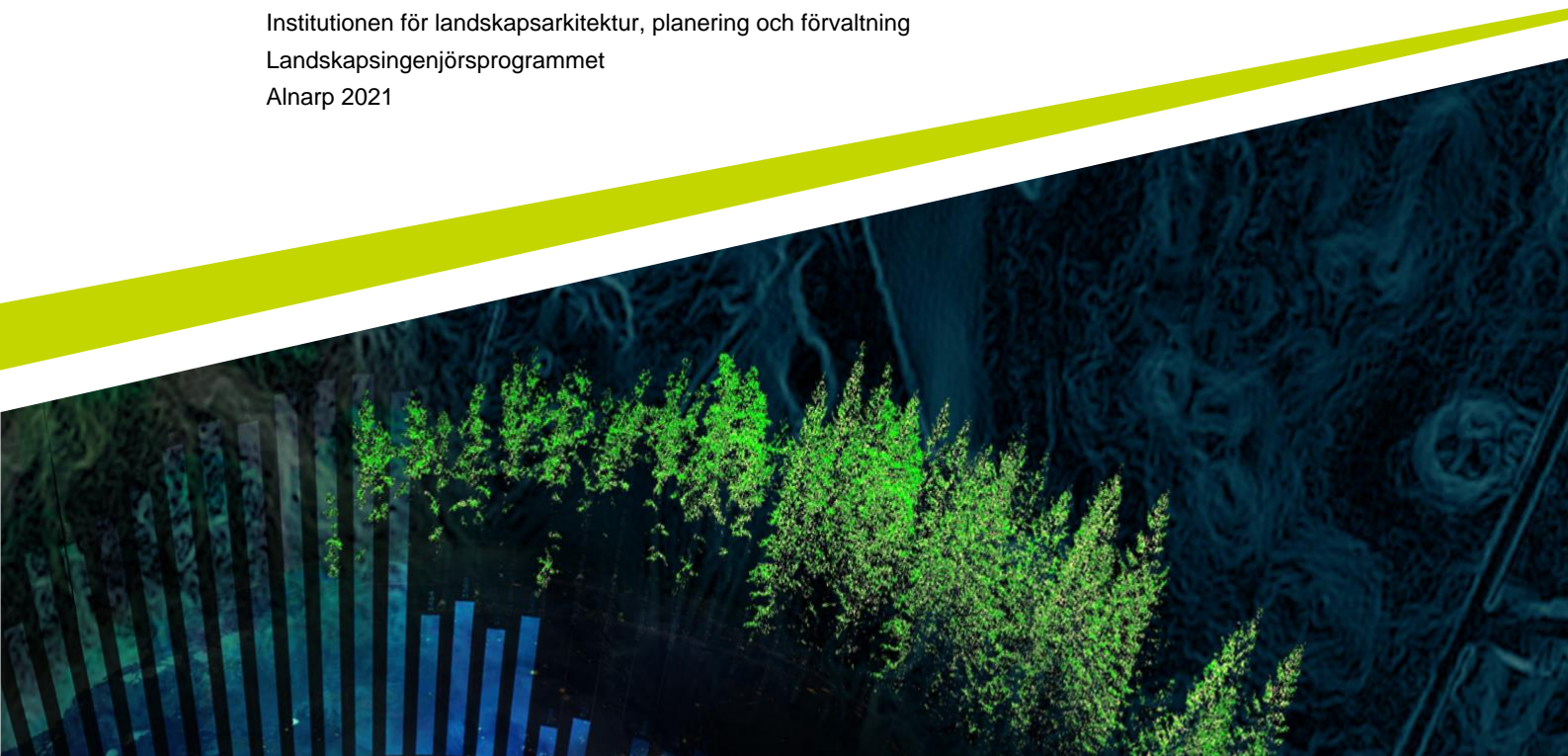
Vad gör en växt torktålig?

– Fysiologiska och morfologiska egenskaper i blad och rötter anpassade för en urban ståndort

What makes a plant drought tolerant? – Physiological and morphological leaf and root traits adapted for an urban environment

Arvid Lizell

Examensarbete/Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för landskapsarkitektur, planering och förvaltning
Landskapsingenjörsprogrammet
Alnarp 2021



Vad gör en växt torktålig? - Fysiologiska och morfologiska strategier anpassade till urban miljö

Arvid Lizell

Handledare: Anna Levinsson, SLU, LAPP
Examinator: Tobias Emilsson, SLU, Institutionen för landskapsarkitektur, planering och förvaltning

Omfattning:
Nivå och fördjupning: 15 hp
Kurstitel: Grundnivå, G2E
Kurskod: **Självständigt arbete i Landskapsarkitektur**
Program/utbildning: **EX0841**
Kursansvarig inst.: **Landskapsingenjörsprogrammet**
Institutionen för landskapsarkitektur, planering och förvaltning

Utgivningsort:
Utgivningsår: **Alnarp**
2021

Nyckelord:
Torktålighet, vedartat, strategier, turgor loss point,

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds- och växtproduktionsvetenskap
Institutionen för landskapsarkitektur, planering och förvaltning

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Fulltexten kommer dock i samband med att dokumentet laddas upp arkiveras digitalt.

Om ni är fler än en person som skrivit arbetet så gäller krysset för alla författare, ni behöver alltså vara överens. Läs om SLU:s publiceringsavtal här: <https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.

Sammanfattning

Avsiken med denna litteraturstudie är att undersöka och samla information som finns tillgänglig kring vedartade växters fysiologiska och morfologiska strategier för hantering av torka. Vidare är syftet med detta arbete att utifrån insamlad information diskutera hur denna kunskap kan appliceras på växtanvändning och val av arter för urbana miljöer. Arbetet begränsas till ett urval av egenskaper som anses relevanta för frågeställningen. Exempel på anpassningar och strategier i blad är bl.a. liten bladarea per enhet bladmassa, minskning av ljusexponering genom vinkling av blad, behåring eller vaxlager på bladyta, samt olika strategier för reglering av transpiration genom klyvöppningar. Morfologiska strategier i rötter innefattar generellt en stor investering i finrotsystemet, utveckling av ett djupt rotsystem, ibland med en tjock primär rot (pålot). Fysiologiska egenskaper som kan utgöra viktiga indikatorer för att förutse torktålighet hos en art är bland annat *Turgor loss point* eller vissningspunkt (vid vilken negativ vattenpotential bladets celler kollapsar), samt växtens känslighet för kavitation i xylem.

Nyckelord: Morfologi, fysiologi, torkstress, torktålighet, vedartade växter, stadsträd, kavitation, turgor loss point

Abstract

The aim of this literature study is to examine and collect available information about physiological and morphological drought strategies and traits in woody species. Furthermore, the intention is to, based on collected information, discuss how this knowledge can be applied to the use of woody plant species in urban environments. Evident drought strategies in leaves are for example small leaf area per unit leaf mass (low SLA), reduction of light exposure by angling leaves, leaf hairs, waxed leaf surface and different strategies for regulating stomatal transpiration. Examples of root drought strategies include investing in a deep root system, in some cases developing a thick primary root (taproot). Physiological traits that could potentially serve as important indicators for predicting drought tolerance, are among others, the turgor loss point of a species, which describes the negative water potential at which the leaf cells collapse and the leaf wilts, along with the plant sensitivity for cavitation in xylem cells.

Keywords: Drought tolerance, drought strategies, traits, morphology, physiology, woody plants, turgor loss point, cavitation

Förord

Jag vill tacka Anna Levinsson för en god handledarinsats och den inspirerande trädvårdskurs som fångade mitt intresse för växtfysiologi.

Tack också till Otto Lyth Berg och Vilhelm Lizell för fint sällskap under skrivandet av denna uppsats.

Innehållsförteckning

Förkortningar	8
1. Inledning	9
1.1. Syfte	9
1.2. Frågeställning	10
1.3. Metod.....	10
1.4. Avgränsningar	10
2. Växters strategier för hantering av torka	11
2.1. Blad	11
2.1.1. Bladens fysiologiska egenskaper	11
2.1.2. Bladens morfologiska egenskaper	15
2.2. Rötter.....	18
2.2.1. Rötternas fysiologiska egenskaper	19
2.2.2. Rötternas morfologiska egenskaper.....	20
3. Diskussion	23
3.1. Metoddiskussion.....	27
4. Slutsats	28
Referenser	29

Förkortningar

LMA	<i>Leaf Mass per Area</i> - Bladmassa per enhet bladarea
SLA	<i>Specific Leaf Area</i> - Bladarea per enhet bladmassa
SRL	<i>Specific Root Length</i> – Rotlängd per enhet rotmassa
TNPP	<i>Total Net Primary Production</i> – Total produktion av biomassa
Ψ	Vattenpotential
Ψ_{TLP}	<i>Turgor Loss Point</i> - Negativt vattentryck vid vilken vissning sker

1. Inledning

Sveriges städer blir växer sig större och tätare, samtidigt som klimatet blir varmare (SMHI, 2021). Detta innebär en växande utmaning för städernas grönstruktur och trädbestånd. En stor andel av stadens ytor består av hårdgjorda miljöer, såsom torg och gator. Hårda material som betong, sten och asfalt lagrar och strålar mycket värme och kan under en varm dag skapa mycket torra och varma mikroklimat. För att motverka denna effekt och skapa en mer gästvänlig miljö är vi beroende av träd och växtlighet och de ekosystemtjänster som kommer med dem - till exempel lokal temperatursänkning, gynnande av biologisk mångfald, dagvattenhantering samt estetiska värden (Sjöman & Slagstedt, 2015b). En ökad artdiversitet eftersträvas ständigt, för att skapa ett bestånd med motståndskraft mot både klimatförändringar och sjukdomar (Sjöman et al., 2015, Schaberg, 2008). För att få till en fungerande växtlighet på dessa tuffa ståndorter krävs en förståelse för vilka växter som klarar av att växa där. Genom att förstå växternas fysiologiska och morfologiska egenskaper och strategier för att hantera perioder av torka kan vi få en ökad förståelse för vilka egenskaper vi ska leta efter hos en växt för att hitta arter som passar för stadens hårdgjorda miljöer. Detta arbete är en litteraturstudie i vilken information från den forskning som bedrivits ska sammanställas och på så sätt göra kunskapen mer lättillgänglig.

1.1. Syfte

Syftet med studien är att öka förståelsen för hur växter hanterar torka. Denna kunskap kan sedan användas för att förstå vilket växtmaterial som kan klara av stadens torra ståndorter. Genom att få en ökad generell förståelse för hur växter hanterar dessa ståndorter är förhoppningen att fler verksamma inom branschen ska våga använda otraditionella arter och på så sätt skapa ett trädbestånd med stor artdiversitet och motståndskraft mot abiotiska faktorer såsom klimatförändringar samt biotiska faktorer såsom patogener och sjukdomar. Ett trädbestånd väl anpassat för den urbana miljön är essentiellt för att ekosystemtjänster såsom temperatursänkning och koldioxidupptag ska levereras.

1.2. Frågeställning

- Vilka morfologiska och fysiologiska egenskaper och strategier finns hos vedartade växter för att hantera perioder av torka?
- Hur kan vi använda oss av kunskapen kring dessa vid växtanvändning i en urban miljö?

1.3. Metod

Arbetet är en litteraturstudie, och information hämtades genom att leta i databaser (Primo, PubMed, Google Scholar, Web of Science) samt från biblioteket på SLU Alnarp. Utifrån den insamlade informationen sammanställs ett resultat. Resultatet diskuterades sedan utifrån hur kunskapen kan appliceras på en urban miljö.

Kombinationer av följande sökord har använts vid sökning av databaser: Traits, drought, arid*, tolerance, turgor loss point, cavitation, vulnerability curve, isohydric, drought avoidance, anisohydric root morphology, root physiology, leaf morphology, leaf physiology

Exempel på kombinationer:

(Drought OR arid*) AND "turgor loss point" AND root
"Drought tolerance" AND (cavitation OR vulnerability)
(Anisohydric OR isohydric) AND (drought OR arid*)
(leaf OR root) AND morphology* AND drought

1.4. Avgränsningar

Studien avgränsas till vedartade växter då örtartade växter och perenner har ett annat användningsområde i städer, och dessutom ofta en annan livscykel. Studien avgränsas till egenskaper i blad och rötter. Utifrån den information som samlats in har ett urval av egenskaper som anses relevanta för frågeställningen gjorts. Ingen geografisk avgränsning har gjorts för insamlad information, utan studien syftar till att beskriva generella exempel på hur vedartade växter naturligt hanterar torka. Denna information diskuteras sedan utifrån hur den kan appliceras i en stadsmiljö, här avgränsat till områden med tempererat klimat. Begreppet stadsmiljö syftar här inte till någon specifik stad utan definieras snarare från ett ståndortsmässigt perspektiv utifrån de faktorer som karaktäriserar en stadsmiljö som ståndort - med torka och värme som centrala faktorer.

2. Växters strategier för hantering av torka

Växter har genom evolutionen utvecklat sätt att hantera olika typer av stress. En typ av stress en växt kan utsättas för är torkstress, det vill säga när växten lider brist på vatten. Morfologiska och fysiologiska egenskaper hos växter benämns inom litteraturen på engelska med begreppet *traits*, här översatt till egenskaper. Hur dessa egenskaper eller strategier visar sig beror på artens genetik ur ett evolutionärt perspektiv. Inom en art finns alltid, i någon grad, en genetisk variation, där olika genotyper kan anpassas efter olika miljöförhållanden. En genotyp av en art har i sin tur, beroende på dess genetik, olika stor fenotypisk anpassningsförmåga (Gregorius & Kleinschmit, 1999). Med det menas till vilken grad en växtindivid kan anpassa sin fysiska skepnad, såsom till exempel rotsystem eller bladstorlek, efter förutsättningarna på växtplatsen.

2.1. Blad

Bladens huvudsakliga funktion är att fotosyntetisera, en process där koldioxid och vatten, med hjälp av ljusenergi omvandlas till syre och kolhydrater i form av glukos. Glukosen används sedan i växtens metaboliska processer och är essentiell för växtens tillväxt och överlevnad (Raven et al., 2005). Blad hos olika arter har genom evolutionen utvecklat olika struktur och form som anpassning till klimatförhållanden i den växtmiljö de lever i (Raven et al., 2005). Uttrycket för denna anatomiska sammansättning är morfologi.

2.1.1. Bladens fysiologiska egenskaper

En tidig reaktion i växten som svar på torka eller vattenbrist är en reglering av klyvöppningarna, även kallat stomata, vanligen placerad på bladens undersida. Denna reglering leder till att transpirationen reduceras eller helt stannar av (om stomata stängs helt), och minskar därmed vattenförlusten i cellerna (Ahmad, 2012). Stomatans öppning regleras av vaktceller, som svar på abiotiska eller biotiska stress-stimuli, baserat på yttre förhållanden i växtmiljön eller interna signaler från andra delar av växten. Vid dessa yttre och inre stimuli ackumuleras lösningar såsom

kalium i vaktcellerna, vilket sänker deras osmotiska potential. Genom det osmotiska tryck som då skapas sugts vatten från grannceller in i vaktcellerna och gör dem saftspända, det vill säga turgida, vilket öppnar stomatan. När motsatsen sker och det osmotiska trycket driver ut vatten från vaktcellerna blir de slappa och stomata stängs (Agurla et al., 2018).

Flera faktorer kan driva denna reaktion. En minskning i vattenpotential och turgortryck i bladets celler är en tydlig intern sådan. Externa stimuli för reglering av stomata är temperatur, koldioxidhalt och ljusexponering (Agurla et al., 2018). Ett annat exempel är då rötterna känner av vattenbrist i jorden och skickar en kemisk signal från direkt rot till blad, som inducerar stängning av stomata. Även luftfuktighet, mer specifikt skillnaden i koncentration av vattenånga mellan luft och blad, har en inverkan på bladets klyvöppningar (Agurla et al., 2018). Studier har visat på växters mekanism för att reglera klyvöppningar som svar på luftfuktighet, där stomata öppnas i hög luftfuktighet och sluts i takt med att koncentrationen vattenånga i luften understiger den i bladet (Schulze, 1986). Denna mekanism styrs av epidermis, det yttersta cellagret i bladen som utgör bladets ytskikt (Raven et al., 2005).

Stängning av klyvöppningar påverkar inte bara vattenutsläpp, utan även konduktans, det vill säga diffusion av CO₂. Detta påverkar i sin tur bladens fotosyntetiserande förmåga. Till följd av stängning av stomata och minskad transpiration minskar den koldioxid som lagrats i kloroplasterna, vilket leder till minskad tillväxt (Taiz & Zeiger, 2015). En tidig stängning av klyvöppningar kan alltså ses som en säkerhetsåtgärd men kan också jämföras med en minskad konkurrensförmåga. Stängning av stomata sker olika tidigt i olika växter, där vissa växter vidhåller en hög konduktans och assimilering av koldioxid tills vattenpotentialen sjunkit till relativt låga nivåer (Flexas & Medrano, 2002). Hos vissa arter har stängning av stomata observerats vid till exempel mycket små minskningar i jordfuktighet eller under mitten av varma dagar, medan vattenpotentialen i cellvävnaden fortfarande varit hög (Pinheiro & Chaves, 2011). På så sätt reglerar klyvöppningarna trycket i xylemet, vilket kan minska risken för att det negativa trycket ska överstiga tröskelvärden för kavitation, det vill säga gasbildning i form av bubblor i xylemcellerna (David et al., 2007). Kavitation kan ske till följd av vattenbrist då vattentrycket i xylemet blir så högt att gasbubblor bildas och förhindrar flödet av vatten genom xylemet. Dessa kan sedan implodera vilket leder till kollaps av xylemet, något som kan ha förödande följder för växten (Taiz & Zeiger, 2015). Stomatala strategier benämns ofta som växters *isohydriska* eller *anisohydriska* egenskaper, där anisohydriska växter har en mer "risktagande" strategi, som genom att låta klyvöppningarna vara öppna längre vid torkstress prioriterar ett fortsatt inflöde av koldioxid. Därmed fluktuerar turgortrycket i dessa växter mer med förändringar i miljö och tillgängliga vattenresurser än i isohydriska

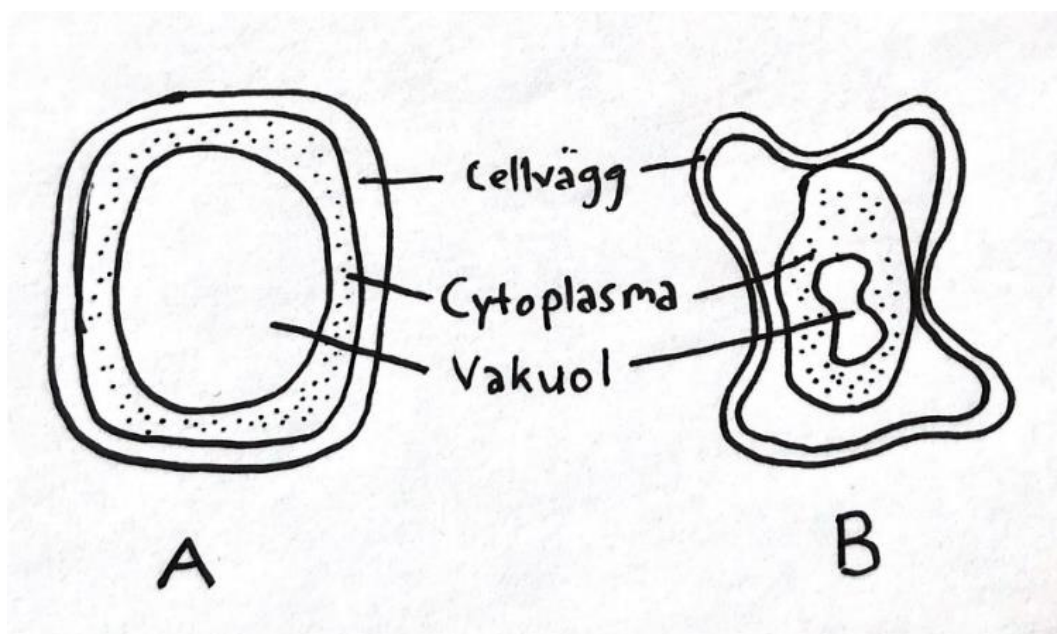
växter, som genom reglering av stomata vidhåller en miniminivå i turgortryck som är relativt statiskt från dag till dag (Klein, 2014). Detta medför en högre risk för kavitation (Klein, 2014). Flera studier har rapporterat fall där den risktagande egenskapen hos anisohydriska växter har visat på större framgång i att överleva långa perioder av torka (Sade et al., 2012 och Attia et al., 2015). I artikeln “*Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait*” av Sade et al. (2012) sammanställs mätningar av mortalitet hos den anisohydriska arten *Juniperus monosperma* med den isohydriska tallarten *Pinus edulis* under torkstress. Av de studerade bestånden överlevde 75% av de individer av *Juniperus monosperma* som examinerats under 24 månaders torka, medan endast 5% av *Pinus edulis* överlevde denna torkstress (Breshears et al., 2005; DeBlander et al., 2015). Sade et al. (2012) härleder detta till att *Juniperus*-arten kunde vidhålla sitt gasutbyte vid betydligt lägre bladvattenpotential än *Pinus*-arten, och att det, åtminstone i detta fall lett till en statistiskt högre chans till överlevnad än den isohydriska strategin hos *Pinus edulis*. Liknande studier på andra arter, till exempel anisohydriska *Quercus alba* och isohydriska *Juglans nigra* har gett likartade resultat (Loewenstein & Pallardy, 1998).

Olika arter inom samma släkte kan skilja sig i om de har isohydriska eller anisohydriska egenskaper, och Attia et al. gjorde 2015 en studie som jämförde tre arter inom släktet *Populus*. Av dessa fanns en utpräglad representant för isohydriska växter, *P. balsamifera*, en art vars stomatala egenskaper inte ännu hade observerats, *P. simonii*, samt en hybrid av dessa *P. balsamifera x simonii*, en anisohydrisk art. Av dessa visade den anisohydriska *P. balsamifera x simonii* snabbast tillväxt, men tog även längst tid för återhämtning efter torkstress. Den isohydriska *P. balsamifera* visade på bättre effektivitet i sin vattenanvändning, till kostnaden av en lägre tillväxt. Denna strategi visade sig vara till växtens fördel då den behöll ett högt turgortryck och bladvattenpotential. Den isohydriska arten bedömdes därför ha en högre överlevnadsgrad i torra förhållanden. *P. simonii*, vars stomatala beteende var oklassificerat visade sig vara ett mellanting av de två arterna och benämndes i studien som *resilience-anisohydric*. Detta antyder att dessa strategier har utvecklats i olika grad hos olika växter beroende på de miljöer där arten utvecklats, ur ett evolutionärt perspektiv.

I sorter av *Vitis vinifera* har även observerat en förmåga att skifta mellan isohydrisk till anisohydrisk under växstsäsongen som en anpassning efter mängden tillgänglig jordfukt. Detta adderar ännu en aspekt i jämförelsen mellan dessa strategier. (Rogiers et al., 2012)

När en växt utsatts för torkstress tillräckligt länge för att stängning av klyvöppningar och andra strategier för att motverka uttorkning inte räcker till, så börjar vattnet som lagrats i cellerna att sina. När vattnet försvinner minskar

turgortrycket vilket skapar ett negativt tryck som gör att bladets celler trycks ihop (se Figur 1) och till slut kollapsar, vilket leder till att bladet vissnar. En egenskap som anses vara en viktig indikator för att förstå en växts torktolerans är att studera vid vilken negativ vattenpotential bladets celler kollapsar. Denna punkt kallas för *Turgor loss point* (Ψ_{TLP}), och spelar en betydande roll i hur mycket torka en växt kan utsättas för samtidigt som den bibehåller funktioner såsom gasutbyte och metaboliska aktiviteter i växten (Xu, 2020). Xu (2020) studerade Ψ_{TLP} i 37 arter av buskar och konstaterade ett starkt samband mellan Ψ_{TLP} och klimatet i arternas naturliga utbredningsområden. Sjöman et al. (2018) gjorde en mätning av 45 vedartade växters Ψ_{TLP} , och jämförde dessa resultat med en kvantitativ enkätundersökning där 108 yrkesverksamma inom den gröna sektorn (landskapsarkitekter, arborister, m.m.) efter erfarenhet fick bedöma dessa arters torktålighet. Studien visade en stark korrelation mellan växternas Ψ_{TLP} och yrkesverksammans erfarenhetsbaserade uppfattning om arternas torktålighet. Författarna hävdar att Ψ_{TLP} är en viktig indikator för torktålighet och föreslår vidare att värdet kan användas för att estimerar torktålighet hos arter som det inte finns någon utsträckt tidigare erfarenhet kring. Sjöman et al. (2015) har mätt och sammanställt Ψ_{TLP} hos arter inom släktet *Acer* för att skapa en översikt. Vidare menar han att sådana sammanställningar kan främja användning av nya, icke traditionella arter genom att skapa lättillgängligt underlag för dessa arters torktålighet, och på så vis höja förtroendet och “modet” hos yrkesverksamma att använda dessa arter.



Figur 1: Cell A till vänster har god vattentillgång, vattnet i vakuolen skapar ett positivt tryck mot cellväggen, så kallat turgortryck. När cellen förlorar vatten sjunker turgortrycket och ett negativt tryck skapas. Detta får cellväggarna att tryckas inåt, illustrerat i Cell B.

Farrell et al. (2017) menar dock att användning av Ψ_{TLP} för att förutsäga en arts torktålighet i vissa fall kan vara missledande. Deras studie undersökte 17 arters Ψ_{TLP} i förhållande till deras anisohydriska och isohydriska egenskaper. Resultatet visade ingen signifikant koppling mellan Ψ_{TLP} och torktolerande eller torkundvikande strategier. De rekommenderar att i de fall då det inte finns information om växtens strategi för att undvika torka ska Ψ_{TLP} användas med försiktighet. Detta bland annat för att bladens torktålighet kan skilja sig från torktåligheten på en “*whole-plant*”-nivå, det vill säga om man tittar på hela växten. I de fall då växten undviker uttorkning genom strategier som att fälla blad (se rubrik “Bladens morfologiska egenskaper”), eller genom hög kapacitet till lagring av resurser i rötter, som kan frigöras för att undvika torkstress (se rubrik “Rötternas morfologiska egenskaper”), ger Ψ_{TLP} inte någon större insikt i hur växten kommer att prestera under torra perioder (Farrell et al. 2017).

2.1.2. Bladens morfologiska egenskaper

Liksom i bladens fysiologiska egenskaper finns det även en stark korrelation mellan ett flertal morfologiska egenskaper hos en växt och klimatvariabler i dess naturliga utbredningsområden. Sammansättningen av morfologiska egenskaper kallas för *Leaf economic spectrum* och reflekterar hur olika växter investerar i sina blad. En viktig morfologisk aspekt i frågan är egenskaper som berör bladets storlek. En positiv korrelation har observerats mellan bladets area per enhet biomassa, *Specific leaf area* (SLA) och klimatvariabler såsom mängd årlig nederbörd (Xu, 2020). Det inverterade värdet på SLA är *Leaf mass per area* (LMA), och innebär alltså bladets massa i förhållande till dess area. Ett tjockt blad innebär ett högt LMA och har bevisats vara en tydlig indikator på anpassning till torra växtmiljöer (Wright et al., 2004; Xu, 2020).

Arter som anpassats efter torra klimat har ofta tjocka och små blad, det vill säga lågt SLA. I små blad krävs mindre vatten för reglering av temperatur, vilket gör dem lämpliga för torra, varma klimat (Gates, 1968). Tjockare blad och kutikula innebär minskade vattenförluster (Taiz & Zeiger, 2015). När vatten evaporerar från en cells yta ut i det intercellulära luftutrymmet så är den primära vägen för vattenmolekylerna att färdas ut genom bladets epidermis, det vill säga ut ur bladet. Detta förhindras med hjälp av kutikula, som är en hinna som mycket effektivt förhindrar att vatten transpirerar direkt genom bladytan. Därför är kutikula ett viktigt organ för att hantera torka. Att utveckla en tjock kutikula är en effektiv strategi mot torka. En annan aspekt i att undvika överhettning och vattenförlust är att minska absorptionen av ljus. Ett stort blad med platt yta är optimalt för att producera fotosyntat, men samtidigt känsligt för tork- och värmestress, då det utgör

en stor yta för evaporation av vatten. Exempel på morfologiska strategier för minskad ljusabsorption är små blad, djupflikiga blad, vertikalt orienterade blad för att minska solexponering när solen står som högst. Vaxer av fettsyror i kutikula kan ge bladet en glansig yta som reflekterar bort solljus (Taiz & Zeiger, 2015). Bladen hos *Berberis verruculosa* (se *Figur 2*) utgör ett tydligt exempel på detta. Även behåring på bladen kan reflektera bort solljus samt förhindra alltför stor avdunstning genom stomata (Sjöman & Slagstedt, 2015a; Taiz & Zeiger, 2015). En del arter har utvecklat egenskaper som gör att bladen rullas ihop eller vinklas bort från solen vid höga temperaturer (Taiz & Zeiger, 2015). Ett exempel på ett träd med en sådan strategi är silverlinden, *Tilia tomentosa*, som vinklar sina vita, tät behårade bladundersidor mot solen för att reflektera bort dess strålar, se *Figur 3*. (Sjöman & Slagstedt, 2015a).



*Figur 2. Den vaxartade bladytan hos Berberis verruculosa reflekterar bort ljus.
(Foto: Arvid Lizell)*



Figur 3. Silverlind (*Tilia tomentosa*) reflekterar bort ljus genom att vinkla sina vita, behårade bladundersidor mot solen. (Foto: Leo Sahlin)

Villar (2001) studerade skillnaden i produktionskostnad av blad hos växter från olika ekosystem. Studien visar på tydlig korrelation mellan miljöförhållanden och bladproduktionskostnad, där växter i torra habitat som till exempel prärie hade hög kostnad för bladproduktion, medan den var som lägst i fuktiga habitat där ljus är den mest bristande tillgången, till exempel regnskog. Arter som växer i torra till mycket torra förhållanden tenderar att ha läderartade blad med högt LMA. Ett högt LMA innebär en större investering av resurser per enhet bladarea. Blad hos arter med lägre LMA tenderar att ha ett högt proteininnehåll och hög koncentration av "billiga" beståndsdelar såsom mineraler, men lägre koncentration av andra kostsamma sammansättningar såsom lipider eller lignin (Villar, 2001). Egenskaper som kopplas till högt LMA är bland annat tjock bladskiva och små celler med tjocka cellväggar. En minskning av cellstorlek och förtjockning av cellväggar har tolkats som en strategi för att motverka kollaps av celler under perioder av torka och innebär alltså en sänkning av växtens *Turgor loss point*. Detta innebär en möjlighet för bladets funktioner att upprätthållas under en längre tid, eller åtminstone att bladets visnande skjuts upp (Wright et al., 2004).

Att fälla blad under torra perioder är en strategi hos vissa arter för att undvika uttorkning. Genom att delar av bladmassan fälls reduceras den totala evaporativa ytan, vilket minskar vattenförlusten (Wolfe et al., 2016). Effektiviteten av bladfällning som strategi mot uttorkning varierar dock mellan arter (Wolfe et al., 2016). Växtens morfologi har alltså stor inverkan på effektiviteten i strategin att fälla blad. Markesteijn & Poorter (2008) observerar i sin studie om torktålighet hos fröplantor två grupperingar hos de arter som examinerats i torra habitat. Dessa grupper kallar de *drought-avoiders* och *drought-resisters*, det vill säga torkundvikande och torktolerande arter. Termerna används ofta inom litteraturen för gruppera och beskriva olika strategier för hantering av torka. De torkundvikande arterna karaktäriseras av bladfällande egenskaper och har generellt högre SLA än de arter som klassas som torktåliga. Den andra gruppen, *drought resisters*, karaktäriseras bland annat av högre torrsubstansinnehåll (lägre SLA) och robusta vävnadsmassor. De olika gruppernas egenskaper indikerar att torkundvikande arter investerar i blad med lägre produktionskostnad, som kan fällas vid torra perioder utan en alltför stor förlust av investerad produktion av biomassa. Torktolerande arter vars blad tillverkning utgör en stor produktionskostnad tenderar att inte fälla sina blad vid torka, dels på grund av den förlust av investerad biomassa det skulle innebära, och dels för att bladen på grund av sina torktolerande egenskaper klarar av en större torkstress.

2.2. Rötter

Rötterna är den underjordiska del av en växt som förankrar växten i marken samt tar upp vatten och näring från jorden. Rotsystemet hos vedartade växter brukar delas upp i två delar - finrötter och grova rötter. Grova, vedartade rötter är perenna och har en stadgande funktion. Genom dessa transporteras vatten och näring från finrötterna och upp genom stammen. I de grova rötterna lagras även kolhydrater. Finrötter är icke-vedartade rötter som absorberar vatten och näring från jorden (Kramer & Kozlowski, 1979). King et al. (2002) menar att det även inom finrotsystemet finns rötter med olika funktioner. Vidare utvecklar de att det som tidigare klassificerats under termen "finrötter" troligen består av en blandning av statiska och dynamiska rotfraktioner. Strukturen och uppbyggnaden av rotsystemet kan se mycket olika ut från art till art, men studier har visat på återkommande morfologiska strategier som anpassning till klimatförhållanden (Guo et al., 2008).

2.2.1. Rötternas fysiologiska egenskaper

Genom rötternas direkta kontakt med jordpartiklarna så har rötterna, utöver absorption och transport av resurser, även en funktion i att signalera till andra växtdelar om jorden börjar torka (Schulze, 1986). Detta sker genom olika fysiologiska processer. Bland annat har växthormonet abskissinsyra (ABA) bevisats ha en styrande roll i torkundvikande och torktolererande egenskaper hos växter (Taiz & Zeiger, 2015). Tillverkning av ABA sker i rötter och blad. Syran kan även transporteras från rötter till blad genom det vaskulära systemet. På så sätt fungerar syran som en signal från rötter till blad. När en växt utsätts för torka ökar produktionen av syran, och dessa resulterar i en förändring i växtens genuttryck och fysiologiska reaktioner, vilket i bladen leder till stängning av stomata (Taiz & Zeiger, 2015). Vid låg koncentration av ABA främjas enligt Sharp et al. (2000) rottillväxt och bevarande av meristem. När koncentrationen ökar till följd av torka hämmas tillväxten (Nakashima & Yamaguchi-Shinozaki, 2013). De underliggande mekanismerna kring ABA är dock forskningen ännu inte helt ense om.

En annan viktig aspekt av rot-fysiologiska strategier är risken för kavitation, liksom tidigare beskrivet under rubriken "Bladens fysiologiska egenskaper". Taiz & Zeiger (2015) beskriver fenomenet, som innebär att bubblor av gas bildas i xylem till följd av höga negativa vattentryck. En sådan bubbla kallas emboli. Embolin ökar motståndet i vattnets flöde, och växer denna tillräckligt mycket kan den helt blockera vattnets väg genom xylemet, vilket leder till att vattenflödet bryts. Detta kallas hydraulisk kollaps eller *hydraulic failure*, det vill säga att vattnet inte kan transporteras genom xylemet. Vid torkstress sjunker vattentrycket i xylemet och bildar ett negativt tryck, vilket medför att xylemets väggar trycks inåt. Blir detta negativa tryck för högt kollapsar xylemet. En anpassning för att motverka detta är förtjockning av sekundära cellväggar och lignifiering av trakeider och kärldceller i xylemet. Arter som anpassats efter höga negativa vattentryck tenderar att ha ved med hög densitet (Taiz & Zeiger, 2015).

I många vedartade växter är risken för kavitation större i rötternas xylemceller än i skottens xylemceller (Pockman & Sperry, 2000). Risken för kavitation beror enligt Taiz & Zeiger (2015) till stor del på xylemets uppbyggnad. Vatten leds genom xylemets ledningsvävnader, som kan bestå av endast trakeider (hos gymnosperer) eller både trakeider och kärld (hos de flesta angiospermer) (Raven et al., 2005). Väggarna mellan kärlden eller trakeiderna är genomsläppliga för vatten genom så kallade *pit membranes*, det vill säga den yta mellan trakeider eller kärld som endast utgörs av en primärvägg och *middle lamella*, det vill säga området mellan två celler (Taiz & Zeiger, 2015; Taylor et al., 2009). Porerna i dessa membran är dock för små för gasbubblor, sammanhållna av ytspänning, att tränga igenom. Därmed

hindras de från att röra sig mellan olika kärl eller trakeider. På så sätt kan embolin begränsas till en trakeid eller ett kärl, medan vattnet kan ledas runt denna kaviterade cell (Raven et al., 2005). Hos arter som utvecklat kortare och smalare trakeider eller kärl påverkas vattenflödet mindre av den kaviterade cellen (Taiz & Zeiger, 2015). Dock innebär mindre ledningsvävnader även ett större vattenflödesmotstånd, det vill säga sämre hydraulisk konduktans (Taiz & Zeiger, 2015).

För att kvantifiera data om arters känslighet för kavitation kan en s.k. *Vulnerability curve* användas. Genom att mäta xylemets hydrauliska konduktivitet vid olika negativa vattentryck och sammanställa dessa data i ett diagram kan den examinerade växtens känslighet för kavitation lätt läsas av och jämföras med andra arter (Taiz & Zeiger, 2015).

2.2.2. Rötternas morfologiska egenskaper

En tydlig morfologisk strategi hos arter som växer på torra habitat är att investera mycket resurser i ett välfungerande rotsystem. Detta innebär ofta en så kallad "trade-off" där en större investering i rötter innebär en mindre investering i tillväxt av ovanjordiska växtdelar. Ett större rotsystem ger en ökad förmåga att ta upp vatten och näring från jorden, samtidigt som ett mindre habitus och växtsätt ovan jord innebär en mindre bladmassa att förse med resurser (Keyes & Grier 1981; Kozlowski & Pallardy, 2002). Termen för växtens anatomiska fördelning kallas *allometri* och mäts bland annat med måttet *root:shoot ratio*. Det är ett mått på hur stor andel fotosyntat investeras i rotsystemet respektive skotttillväxt, där en ökad *root:shoot ratio* innebär en större investering i rotsystem. Vedartade växter som växer på torra och resursfattiga platser tenderar att ha högre *root:shoot ratio* (Kozlowski & Pallardy, 2002). Denna fördelning av resurser påverkas av tillgången till (eller bristen på) både vatten och näring. Studier har visat att brist på näring verkar vara en än mer styrande faktor för växtens allometri (Waring, 1991). Vattenbrist kan dock förvärra näringsbristen då uttorkning av jorden försvårar rötternas upptagande av joner från marken (Kozlowski & Pallardy, 2002). Med en hög *root:shoot ratio* kan hög konduktans genom bladens stomata upprätthållas även under torrare perioder (Addington et al., 2006). Växters förmåga och strategi att anpassa sin *root:shoot ratio* efter miljöförhållanden skiljer sig dock mellan arter. Yin et al. (2004) jämförde hur *root:shoot ratio* hos två poppelarter förändrades vid torkstress och fann markanta skillnader i trädens anpassning. Ett annat sätt att mäta och beskriva balansen mellan rötter och ovanjordiska växtdelar är *Root mass fraction* (RMF), som beskriver hur stor del av den totala biomassan som utgörs av rotsystemet (Markesteijn & Poorter, 2008).

Keyes och Grier (1981) gjorde en studie som jämförde rotsystemets utveckling hos douglasgran, *Pseudotsuga menziesii*, under torra och näringsfattiga kontra gynnsamma förhållanden. De observerade att 36% av den totala primära produktionen av biomassa, *total net primary production* (TNPP), hos de douglasgranar som växte under torra förhållanden partitionerades till finrötter, medan endast 8% av TNPP hos de individer som växte under gynnsamma förhållanden gick till finrötter. En annan observation som gjordes i försöket var att rotsystemets biomassa fluktuerade kraftigt efter säsong hos träden i torra förhållanden, medan den hos träden på platser med gynnsamma förhållanden hölls tämligen oförändrad under året. Detta visar på en större dödlighet hos finrötter på dessa resursfattiga, torra förhållanden. Den sammanlagda biomassan av grova rötter samt ovanjordiska växtdelar hos de träd som växte under goda förhållanden var dubbelt så stor som de med fattiga växtförhållanden. Skillnaden förklaras delvis av att 60% av den årliga produktionen biomassa hos träden på resursfattiga platser gick till att utveckla kortlivade finrötter, jämfört med endast 26% hos träden med gynnsamma växtförhållanden. Att en så stor andel av TNPP gick till finrötter kan delvis förklaras av den ökade mortaliteten av finrötter, där finrotsystemet reduceras under torra perioder som ett resultat av minskad transpiration och respiration, för att sedan byggas upp igen under bättre förhållanden. Författarna av studien tolkar detta som en nödvändig strategi för att försäkra det vatten- och näringsupptag som krävs för att upprätthålla funktionen hos ovanjordiska växtdelar, med en minskad tillväxthastighet både ovan jord och i grövre rötter som kompensation. Denna ökade mortalitet hos finrötter under torka har visats i flera studier, till exempel Konôpka et al. (2007), där rötter av kryptomeria, *Cryptomeria japonica*, studerades under torkstress. Resultaten visade på att rötter med >1 mm diameter påverkades mest under torka. Mortaliteten i finrotsystemet var högst i de övre jordlagren, och minskade i djupare jordlager.

Som en motsvarighet till den korrelation som observerats mellan lågt SLA (liten bladarea i förhållande till bladmassa) och torktålighet har långa och smala finrötter visat sig vara ett karaktäriserande för torktåliga växter. Ett mått som används för att beskriva rotlängd per enhet biomassa i finrötter är *Specific root length*, (SRL). Rötter med högt SRL (långa och tunna) är billigare att producera och rotsystemet kan på så sätt nå längre per investerad enhet rotmassa (Wilthington et al., 2006).

Flera jämförelser har gjorts mellan arters morfologiska egenskaper i torra respektive fuktiga skogssystem, där ett djupgående rotsystem visat sig karaktäriserande för växter i torra miljöer (Markesteyn & Poorter, 2009; Nicotra et al., 2001). Markesteyn & Poorter (2009) jämförde egenskaper hos fröplantor av trädarter i torra respektive fuktiga skogar, och observerade bland annat både större rotlängd per enhet bladarea och större rottdjup hos de plantor som växte i torra skogar.

Dock visades ingen märkvärd skillnad i rotvolym, och rotarean var högre i de plantor som växte i fuktiga ekosystem. Utifrån detta drar de slutsatsen att träd i torra miljöer oftare investerar i djupa rötter för att nå markfukt längre ned i marken, snarare än att investera i laterala rötter för att täcka en större volym jord, då de övre jordlagren torkar ut snabbast. Att investera i laterala rötter observerades som en strategi mer typisk för arterna som studerades i fuktiga skogar. En framgångsrik strategi hos arter i de torra habitaterna i studien var att investera mer biomassa i den primära rotaxeln och bilda en tjock nedåtgående rot - så kallad pålrot eller *taproot*. I denna lagras vatten och andra resurser under perioder då mer fukt finns att tillgå (Markesteijn & Poorter, 2008).

SRL hos trädarter i torra skogar var i Markesteijn & Poorters studie från 2009 lägre än hos arter i de fuktiga skogarna, vilket stred mot deras hypotes. Detta tolkas som ett resultat av mindre tillgängliga resurser, vilket i detta fall lett till en konservativ strategi hos arter i torra växtförhållanden. Nicotra et al. (2001) gjorde en studie med liknande resultat, där arter från torra växtförhållanden visade på lägre SRL. Det lägre SRL-värdet hos dessa arter hänvisas här till en investering i tjockare primära rötter, med tunnare laterala rötter. Arterna från torrare växtförhållanden hade även färre rotförgreningar och därmed färre rotspetsar, i vilka tillväxten sker. Detta menar författarna vidare förklarar den lägre tillväxthastigheten av rotsystemet hos växter i torra habitat.

3. Diskussion

Det finns inga enskilda egenskaper hos en växt som fungerar som ett definitivt mått på en växts torktålighet. Dock finns mycket information kring vilka morfologiska och fysiologiska egenskaper som utgör olika typer av strategier mot torkstress. Med en utbredd förståelse kring hur kombinationer av morfologiska och fysiologiska strategier påverkar en växts förmåga att hantera torka, är förhoppningen att, genom att undersöka och mäta dessa egenskaper, kunna göra en kvalificerad förutsägelse om växtens torktålighet.

Morfologiska egenskaper i blad, såsom SLA, behårade blad eller blad med tjocka vaxlager är egenskaper synliga för det blotta ögat, som kan indikera torktålighet. Att endast titta på bladmorfologiska egenskaper kan dock vara missledande. Xu (2020) och Sjöman et al. (2018) förespråkar växters *Turgor loss point* (Ψ_{TLP}) som ett mått på växters torktålighet. En växts Ψ_{TLP} påverkas även av morfologiska strukturer i bladet, till exempel om cellerna i bladet har tjocka cellväggar, eller om bladet en hög andel biomassa per enhet area (högt LMA), så tenderar det att klara av högre negativa vattentryck innan det vissnar. Ψ_{TLP} kan potentiellt alltså reflektera effektiviteten hos vissa bladmorfologiska egenskaper. Det finns även kritiker till Ψ_{TLP} som indikator för torktålighet. Farrell et al. (2017) menar att måttet bör användas med försiktighet då det beroende på vad växten har för strategier för hantering av torka kan vara missvisande. Farrell et al. (2017) nämner som exempel på sådana strategier växter som går in i dvala för att undvika torka, och menar att Ψ_{TLP} i dessa fall inte nödvändigtvis säger något om växtens torktålighet. Detta skulle även kunna hävdas för rotmorfologiska egenskaper såsom djupgående rotsystem eller pålrot. En växt som undviker torka genom att utveckla ett rotsystem som når ner till djupa jordlager där fukt finns att tillgå även under torra perioder kanske inte ur ett evolutionärt perspektiv har behövt utveckla egenskaper för att hantera höga negativa tryck i bladceller. I ett sådant fall skulle Ψ_{TLP} kunna indikera en lägre torktålighet, hos en växt som potentiellt kan klara av långa perioder av torka. Därför finns risken att arter som med hjälp av andra strategier klarar av torka "sällas bort" vid växtval för att de inte påvisar ett lovande värde i Ψ_{TLP} . Även ifall det som Farrell et al. (2017) påstår finns fall då Ψ_{TLP} är missvisande, så finns fördelar med att samla värden för växters Ψ_{TLP} och göra denna tillgänglig för yrkesverksamma inom branschen. Detta skulle kunna användas för att stödja upp

teorier om torktålighet hos olika arter av stadsträd, som tidigare kanske främst varit erfarenhetsbaserade. Insamling och sammanställande av arters Ψ_{TLP} , såsom Sjöman et al. (2015) gjort med arter inom släktet *Acer* ger en lättöverskådlig fingervisning om arters torktålighet. Dock ska det, som Farrell et al. (2017) poängterar, inte presenteras eller användas som ett absolut mått på torktålighet.

Växters känslighet för kavitation är en faktor som, i kombination med andra faktorer, kan vara en viktig indikator på torktålighet. Detta kan mätas och redovisas i en *Vulnerability curve*. Om omfattande mätningar och sammanställningar av känslighet för kavitation hos vedartade växter gjordes, liknande de sammanställningar Sjöman et al. (2015) gjort gällande Ψ_{TLP} , så skulle dessa värden bli mer lättillgängliga för yrkesverksamma.

En annan faktor som kan vara bra att ha vetskap om vid växtval för torra miljöer är växters isohydriska eller anisohydriska egenskaper. Dessa indikerar vilken typ av strategi växten har för att undvika eller tolerera torka. Då anisohydriska växter genom fortsatt konduktans och transpiration i torrare perioder anses vara mer benägna att utsättas för kavitation (Sade et al., 2012), så kan det i dessa fall vara extra relevant att kontrollera hur känslig växten i fråga är för kavitation. Även i kombination med Ψ_{TLP} kan vetskapen om en arts anisohydriska eller isohydriska strategi vara av betydelse för att avgöra i vilken grad växten klarar av torkstress. Isohydriska arter undviker torka genom att stänga klyvöppningar tidigt, ofta redan vid milda indikationer på torka (Sade et al., 2012). Därför kan det vara så att dessa inte löper lika stor risk för kavitation, och skulle i en *Vulnerability curve* kunna visa resultat som indikerar torktålighet. I kombination med isohydri skulle därför Ψ_{TLP} kunna vara relevant, för att ta reda på hur snabbt blad i dessa växter når sin vissningspunkt efter att stomata stängts. Om växten vissnar redan vid ett lågt negativt vattentryck så visar det på en känslighet för situationer då torkstressen blir för stor för att hanteras genom endast stängning av stomata. Arter med torkundvikande strategier såsom bladfällning kan vara bra att veta om, då det påverkar trädets estetiska värden.

Olika arters rotmorfologiska strategier har en stor inverkan på dess förmåga att hantera torra miljöer. Att ha en förståelse för rotsystemets struktur är viktigt vid växtval för stadsmiljö, då träden ofta begränsas till en växtbädd omgiven av impermeabla massor. Som exempel kan arter med djupa pålrötter hantera perioder av torka i sina naturliga habitat genom att rotsystemet sträcker sig ned till djupare jordlager och på så vis når markfukt även under torra perioder. Denna strategi begränsas alltså av djupet på växtbädden, och är därför ofta inte effektiv i en stadsmiljö. En rotmorfologisk strategi som kan vara till fördel vid etableringsfasen är att ha en snabb rottillväxt i finrötter, för att efter plantering snabbt kunna

återetablera finrotsystemet. Dock är detta endast en av många faktorer som spelar in vid etablering av ett träd, och denna strategi garanterar inte en snabbare etablering.

Expanding av städer innebär ofta en exploatering av befintliga ekosystem. För att i största möjliga mån ersätta och bibehålla ekosystemtjänster och funktioner hos de ekosystem som exploateras är det essentiellt att stadens växtlighet är väl anpassad till ståndort och mikroklimat. För att stadens växtlighet ska uppnå dessa ekosystemtjänster och samtidigt vara motståndskraftigt behövs en stor artdiversitet samt genetisk variation i växtmaterial. Vilka bär då ansvaret att uppnå dessa mål? Urbana utemiljöer och stadsrum tillhör ofta kommunen, och växtval görs antingen av kommunens egna anställda eller av privata aktörer. Kommuner har ofta en trädplan med riktlinjer och mål kring som innefattar att främja biologisk mångfald och artdiversitet. I slutändan har dock de yrkesverksamma som utformar parker och stadsrum, såsom landskapsarkitekter, en styrande roll i vilket växtmaterial som används. De yrkesgrupper som gör växtval i utformandet av stadens miljöer besitter inte alltid en djupgående kunskap kring växtfysiologi och botanik. Även om en kommun strävar efter en ökad artdiversitet och bejakar ett användande av nya växtmaterial, så innebär det en ekonomisk risk att använda arter som man inte har någon större erfarenhet kring. Som Sjöman et al. (2015) påpekar så är uppfattningen om träds torktålighet ofta erfarenhetsbaserad, vilket i många fall innebär en tendens att använda "säkra" arter och sorter som man har erfarenhet av. För att en ny art eller sort ska kunna användas krävs dessutom att den produceras och finns tillgänglig i handeln. Plantskolors sortiment styrs till stor del av marknaden, och för att dessa ska börja producera en ny art krävs en efterfrågan, alternativt en tilltro till att denna nya art kommer generera efterfrågan. Därför är även plantskolor en viktig aktör i ledet, från att en ny art introduceras till marknaden till att den börjar produceras och till sist börjar användas i städer. För att en art ska genomgå dessa steg behövs en övertygelse om att arten presterar bra och levererar de ekosystemtjänster som förväntas av den. För att skapa detta förtroende krävs en utbredd förståelse hos samtliga aktörer i ledet för vilka egenskaper man kan titta på hos en växt för att förutsäga hur den kommer reagera på olika typer av stress; i urbana miljöer ofta torkstress. Särskilt hos arter där det inte finns tidigare erfarenhet att luta sig mot behövs evidensbaserad information och mätningar som speglar växtens egenskaper.

Det finns mycket kunskap och information inom forskningen, men det krävs även en stor kompetens för att kunna navigera sig bland den stora mängd vetenskapliga artiklar och studier som gjorts på området, samt tolka och applicera denna kunskap vid växtval för en urban miljö. För att skapa ett diversifierat och motståndskraftigt trädbestånd i urbana miljöer krävs alltså att de som utformar stadens rum och

grönområden besitter en stor förståelse för växtmaterialet. För att öka denna förståelse bland yrkesverksamma behöver den kunskap som finns inom forskningen göras mer lättillgänglig. I denna uppsats har några faktorer som styr vedartade växters torktålighet tagits upp, som skulle kunna användas för att förutse hur en art skulle prestera i en urban miljö.

För att de egenskaper som föreslagits i denna uppsats ska kunna användas av yrkesverksamma och appliceras vid växtval för urbana miljöer behöver en utbredd katalogisering av dessa mätvärden ske. Framförallt för egenskaper som inte går att se med blotta ögat, såsom rotmorfologiska egenskaper, fysiologiska egenskaper som isohydri eller anisohydri. I vetenskapliga artiklar nämns ofta exempel på arter med dessa egenskaper, men det verkar svårt att hitta sammanfattningar och listor där mätvärden över många arter görs tillgängliga.

3.1. Metoddiskussion

Det finns stora mängder litteratur och studier om de frågor som behandlas i denna uppsats. Då tiden för denna litteraturstudie varit begränsad har endast en bråkdel av den forskning som finns tillgänglig på området hanterats. De vetenskapliga artiklar som använts i denna studie behandlar endast ett begränsat antal arter. Trots den stora mängd forskning som gjorts så finns det ofta inte någon total konsensus om vilka generaliserande slutsatser som kan dras. Därför finns ofta motstridigheter i resultat och slutsatser mellan olika artiklar. För att med större säkerhet kunna dra slutsatser som är generella för vedartade växtarter hade en ännu större mängd källor behövt hanteras.

4. Slutsats

Genom evolutionen har olika strategier för att hantera torra utvecklats. Man har inom forskningen konstaterat tydliga korrelationer mellan flertalet morfologiska och fysiologiska egenskaper och klimatfaktorer såsom periodisk torra och årlig nederbörd. Bladmorfologiska egenskaper som till exempel tjocka blad med liten area per enhet massa (*Specific leaf area, SLA*), med egenskaper såsom behåring eller vaxrika bladytor är starkt kopplat till torra växtmiljöer. I rötter är exempel på morfologiska strategier kopplade till torktålighet en stor investering av växtens totala produktion biomassa (*Total net primary production, TNPP*) i finrötter, djupgående finrötter, tjocka primära rötter (pålot) för lagring av vatten och näring, samt en låg *root:shoot ratio*. Vid användning i städer kan rötters morfologiska egenskaper såsom rotdjup begränsas av växtbäddens storlek. Därför är det en fördel att ha en förståelse kring trädens rotstruktur. Fysiologiska egenskaper som anses ha stor relevans för hur en växt hanterar torra är växtens stomatala strategi (vid vilken negativ bladvattenpotential bladens klyvöppningar stängs), *Turgor loss point* (Ψ_{TLP}) samt känslighet för kavitation. Ψ_{TLP} och känslighet för kavitation skulle, om större sammanställningar av mätdata gjordes tillgängliga, kunna utgöra en viktig fingervisning för yrkesverksamma vid växtval för torra urbana miljöer.

Referenser

- Addington, R.N., Donovan, L.A., Mitchell, R.J., Vose, J.M., Pecot, S.D., Jack, S.B., Hacke, U.G., Sperry, J.S. & Oren, R. (2006). Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. *Plant, cell and environment*, vol. 29 (4), 535–545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01430.x>
- Agurla, S., Gahir, S., Munemasa, S., Murata, Y. & Raghavendra, A.S. (2018). Mechanism of Stomatal Closure in Plants Exposed to Drought and Cold Stress. *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation*, 215–232 https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_12
- Attia, Z., Domec, J. C., Oren, R., Way, D. A., & Moshelion, M. (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of experimental botany*. 66 (14), 4373–4381. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.M., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers O.B. & Meyer C.W. (2005). Regional Vegetation Die-off in Response to Global-Change-Type Drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*. 102 (42), 15144–15148 United States: National Academy of Sciences. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505734102>
- Dali Guo, Mengxue Xia, Xing Wei, Wenjing Chang, Ying Liu & Zhengquan Wang (2008). Anatomical Traits Associated with Absorption and Mycorrhizal Colonization Are Linked to Root Branch Order in Twenty-Three Chinese Temperate Tree Species. *The New phytologist*, 180 (3), 673–683. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x>
- David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J.S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C. & David, J.S. (2007). Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree physiology*. 27 (6), 793–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>

- DeBlander, L., Shaw, J., Steed, B., (2015) , Forest Inventory and Analysis (FIA) Annual Inventory Answers the Question: What Is Happening to Pinyon-Juniper Woodlands?, *Journal of Forestry*, 103 (6), 280–285, <https://doi.org/10.1093/jof/103.6.280>
- Farrell, C., Szota, C. & Arndt, S.K. (2017). Does the turgor loss point characterize drought response in dryland plants? *Plant, cell and environment*, 40 (8), 1500–1511. <https://doi.org/10.1111/pce.12948>
- Flexas, J. & Medrano, H. (2002) Drought-Inhibition of Photosynthesis in C3 Plants: Stomatal and Non-Stomatal Limitations Revisited. *Annals of Botany*, 89, 183-189. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcf027>
- Gates, D.M. (1968). Transpiration and Leaf Temperature. *Annual review of plant physiology*. 19 (1), 211–238.
- Gregorius HR, Kleinschmit JRG (1999) The environmental dichotomy of adaption and the role of genetic diversity. *Silvae Genetica*. 48 (3–4), 193–199.
- King, J.S., Albaugh, T.J., Allen, H.L., Buford, M., Strain, B.R. & Dougherty, P. (2002). Below-Ground Carbon Input to Soil Is Controlled by Nutrient Availability and Fine Root Dynamics in Loblolly Pine. *The New phytologist*, 154 (2), 389–398. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00393.x>
- Klein, T. (2014), The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28, 1313-1320. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>
- Kozłowski, T.T., & Pallardy, S. G. (2002). Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. *The Botanical review*, 68 (2), 270–334. [https://doi.org/10.1663/00068101\(2002\)068\[0270:AAAROW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/00068101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2)
- Keyes, M.R. & Grier, C.C. (1981). Above- and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian journal of forest research*. 11 (3), 599–605. <https://doi.org/10.1139/x81-082>

- Koch, K. & Ensikat, H.J. (2008). The hydrophobic coatings of plant surfaces: Epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly. *Micron (Oxford, England: 1993)*. 39 (7), 759–772 <https://doi.org/10.1016/j.micron.2007.11.010>
- Konôpka, B., Noguchi, K., Sakata, T., Takahashi, M. & Konôpková, Z. (2007). Effects of simulated drought stress on the fine roots of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in a plantation forest on the Kanto Plain, eastern Japan. *Journal of forest research*. 12 (2), 143–151 Tokyo: Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1007/s10310-006-0257-0>
- Kramer, P.J. & Kozlowski, T.T. (1979). *Physiology of woody plants*. New York: Academic Press.
- Loewenstein, N.J. & Pallardy, S.G. (1998). Drought tolerance, xylem sap abscisic acid and stomatal conductance during soil drying: a comparison of canopy trees of three temperate deciduous angiosperms. *Tree physiology*. 18 (7), 431–439 <https://doi.org/10.1093/treephys/18.7.431>
- Markesteyn, L. & Poorter, L. (2008). Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica*, 40 (3), 321–331 Malden, USA: Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Markesteyn, L & Poorter, L (2009). Seedling Root Morphology and Biomass Allocation of 62 Tropical Tree Species in Relation to Drought- and Shade-Tolerance. *The Journal of ecology*. 97 (2), 311–325 Oxford, UK: Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- Nicotra, A.B., Babicka, N. & Westoby, M. (2002). Seedling Root Anatomy and Morphology: An Examination of Ecological Differentiation with Rainfall Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Oecologia*. 130 (1), 136–145 Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/s004420100788>
- Pineiro, C. & Chaves, M.M. (2011) Photosynthesis and Drought: Can We Make Metabolic Connections from Available Data? *Journal of Experimental Botany*, 62(3), 869-882. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erq340>
- Pockman, W.T. & Sperry, J.S. (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American journal of botany*. 87(9), 1287–1299 <https://doi.org/10.2307/2656722>

- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2005). *Biology of plants*. 7 uppl., New York: W.H. Freeman and Company.
- Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant signaling & behavior*. 7(7), 767–770. <https://doi.org/10.4161/psb.20505>
- Schaberg, P.G., DeHayes, D.H., Hawley, G.J. & Nijensohn, S.E. (2008). Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience. *Forest ecology and management*, 256 (5), 855–862. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.038>
- Schulze, E.D., (1986). Whole-Plant Responses to Drought. *Functional plant biology : FPB*. 13 (1), 127–141 Collingwood: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization.
- SMHI (2021). *Swedish Meteorological and Hydrological Institute*. <http://www.smhi.se> [2021-03-08]
- Rogiers, S., Greer, D., Hatfield, J., Hutton, R., Clarke, S., Hutchinson, P. & Somers, A. Stomatal response of an anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid, *Tree Physiology*. 32 (3), 249–261. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr131>
- Sjöman, H., Hirons, A.D. & Bassuk, N.L. (2018). Improving confidence in tree species selection for challenging urban sites: a role for leaf turgor loss. *Urban ecosystems*. 21 (6), 1171–1188 New York: Springer US. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0791-5>
- Sjöman, H., Hirons, A.D. & Bassuk, N.L. (2015). Urban forest resilience through tree selection—Variation in drought tolerance in *Acer*. *Urban forestry & urban greening*. 14 (4), 858–865 Elsevier GmbH. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.08.004>
- Sjöman, H. & Slagstedt, J. (2015a). *Stadsträdslexikon*. 1. uppl. Lund: Studentlitteratur.
- Sjöman, H. & Slagstedt, J. (2015b). *Träd i urbana landskap*. 1. uppl. Lund: Studentlitteratur.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I.M. & Murphy, A.S. (2015). *Plant physiology and development*. 6 uppl. Sunderland, Massachusetts, U.S.A: Sinauer Associates.

- Taylor, T.N., Taylor, E.L., & Krings, M. (2009). *Paleobotany - the biology and evolution of fossil plants*. Burlington, MA: Academic Press, 201–222
[10.1016/B978-0-12-373972-8.00007-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373972-8.00007-3)
- Villar, M. (2001). Comparison of Leaf Construction Costs in Woody Species with Differing Leaf Life-Spans in Contrasting Ecosystems. *The New phytologist*, vol. 151 (1), 213–226 Oxford, UK: Blackwell Science.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00147.x>
- Waring, R. (1991). Responses of Evergreen Trees to Multiple Stresses. I: Response of Plants to Multiple Stresses. Elsevier Inc, 371–390.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092483-0.50022-0>
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM. (2006). Comparison of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological monographs*, 76 (3), 381–397 Washington, DC: Ecological Society of America. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0381:COSALS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0381:COSALS]2.0.CO;2)
- Wright, I., Reich, P., Westoby, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827 (2004). <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wolfe, B.T., Sperry, J.S. & Kursar, T.A., (2016). Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts?: A test of the hydraulic fuse hypothesis. *The New phytologist*, 212 (4), 1007–1018 England: New Phytologist Trust. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>
- Xu, A. (2020). Leaf Traits of Drought Tolerance for 37 Shrub Species Originating from a Moisture Gradient. *Water* (Basel), vol. 12 (6), p. 1626– MDPI AG. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>
- Yin, C.Y., Duan, B.L., Wang, X., & Li, C.Y. (2004). Morphological and physiological responses of two contrasting poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application. *Plant Science* (Limerick). 167 (5), 1091–1097. doi:10.1016/j.plantsci.2004.06.005

