

热浪对植物光合作用和水分传输与利用的影响研究进展

余海霞¹, 曲鲁平^{1*}, 刘南¹, 邵长亮², 董刚^{2,3}, 姜世成⁴, 王拓⁴, 范辉华⁵, 胡亚林¹

(1. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002; 2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081; 3. 山西大学生命科学学院, 山西太原 030006; 4. 东北师范大学, 吉林长春 130024; 5. 福建省林业科学研究院, 福建福州 350002)

摘要 热浪是指持续一段时间的极端高温气候事件,其发生的频率和强度逐年增加。热浪持续时间虽相对较短,但会显著抑制植物的生长发育,甚至导致植物死亡,特别是热浪末期的高温与干旱的复合胁迫会严重抑制植物光合作用,造成水力障碍,加速植物死亡过程并增加其死亡率。其中,对植物的光合作用和水分传输与利用过程的研究是揭示热浪导致植物死亡机制的关键,不同植物应对热浪阶段高温干旱复合胁迫时会表现出不同的响应策略。目前,随着全球气候变化对陆地生态系统的影响加剧,有关热浪这种极端高温干旱气候事件对植物光合作用和水分传输与利用的影响研究已成为生态学和植物学领域研究的热点。对高温和干旱胁迫对植物,特别是林木光合系统、水力传输系统、水分利用效率和生长发育等影响的研究结果进行总结归纳,探讨了植物光合作用和蒸腾耗水对热浪下的高温与干旱胁迫的响应策略及其适应机制。同时,提出了已有研究存在的问题并对未来研究进行了展望,以期丰富植物光合作用和水分传输与利用等生理特征对极端气候事件的响应理论。

关键词 极端气候;光合作用;水力结构;热胁迫;水分胁迫;水分利用效率

中图分类号 Q 948

文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)09-0004-05

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2022.09.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Heat Waves Influences on Plant Photosynthesis and Water Transport and Utilization

YU Hai-xia, QU Lu-ping, LIU Nan et al (College of Forestry, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002)

Abstract Heat wave, defined as an extreme weather event with prolonged period of high temperature. And the frequency and intensity of heat waves have substantially increased and widely concerned continuously. Despite of a short duration, heat waves can significantly inhibit the growth and healthy of plant, even cause plant death. Especially the combination of high temperature and drought during the late stage of heat waves will severely inhibit photosynthesis, cause hydraulic failure, finally accelerate plant death process and increase death rate. Understanding the plant photosynthesis and water transport and utilization process response to heat wave stress is the key to reveal the mechanism of how heat wave leading plant death, and different plant species exist divergence response strategies to the combined stress of high temperature and drought during heat waves. At present, as the impact of global climate change on terrestrial ecosystems intensified, studies on the effects of heat waves such as extreme high temperature and arid climate events on plant photosynthesis, water transport and utilization have become a hot topic in the field of ecology and botany. This study summarized the findings of coupled effects of high temperature and drought stress on plant photosynthetic and hydraulic transmission systems, the water use efficiency and plant growth etc., and discussed the response strategies and adaptive mechanisms of plant photosynthesis and water transpiration to high temperature and drought stress under heat waves. Meanwhile, the problems of existing studies and prospects of future research are put forward. In order to enrich the mechanism and theory explanation of plant photosynthesis, water transport and utilization and other physiological characteristics to extreme climatic events.

Key words Extreme weather; Photosynthesis; Hydraulic structure; Thermal stress; Water stress; Water use efficiency

全球气候变化不仅包括持续较长时间的气候变动(如全球变暖、降水格局改变等),还包括气候的短暂剧烈波动,即极端气候的发生^[1]。热浪(heat wave)是指一段持续性(几天)的高温天气过程,是一种典型的极端气候事件,正受到科学界的广泛关注。与全球变暖的缓慢增温对比,热浪发生时间虽短,但其伴随的骤然高温和干旱胁迫会对自然生态系统,特别是植物的生长发育造成显著影响^[2-3]。自20世纪中叶以来,全球陆地范围内超过73%区域内热浪发生的频率和强度显著上升,陆地生态系统受到极端气候事件热浪侵袭的可能性大大增加^[4]。目前,气候变化研究的焦点已从全球变暖和降水格局改变对植物生长发育的影响逐渐向极端气候事件,特别是热浪对植物生长发育的影响研究聚焦。

植物是自然和半自然生态系统的主体,热浪对生态系统

功能的影响的实质是对生产者(植物)的影响^[5-6]。热浪伴随的高温胁迫会直接灼伤植物,抑制植物光合作用,导致植物枯萎死亡^[7]。此外,高温条件下植物的高耗水极易造成水分胁迫的发生,即热浪末期植物面临的是高温与干旱的复合胁迫^[8]。其中,干旱胁迫所导致的碳饥饿和水力障碍均会导致植物死亡^[9],而与其复合的高温胁迫则会增强热浪胁迫强度和危害性,这种高温与干旱的双重胁迫的耦合作用会加速植物的死亡过程,并会显著影响植物生长发育的过程和整个生态系统的物质生产与能量转换^[10-11]。综上,更好的理解和阐释热浪过程中的多重胁迫对植物光合作用和水力传输的影响,明确植物应对热浪胁迫的抗逆机理是当前全球气候变化研究中的重大科学挑战和热点问题。该研究系统总结了当前国内外有关热浪及其对植物光合作用与水分传输过程影响的相关研究,由此提出了热浪相关研究中存在的问题,并对未来热浪研究中的难点和重点问题进行了展望和研究方法上的建议,以期丰富全球气候变化,特别是极端气候事件下的植物抗逆生理理论。

1 热浪是高温与干旱主导的复合胁迫

气象学上将热浪定义为持续长时间保持的过度炎热,即

基金项目 国家自然科学基金项目(32171749,31800512,31870466);国家重点研发计划子课题(2016YFD0600603-2);福建省种业创新与产业化工程(2014S1477-4, fjzzzy-1509)。

作者简介 余海霞(1998—),女,江苏如皋人,硕士研究生,研究方向:森林生态学。*通信作者,博士,硕士生导师,从事全球变化生态学研究。

收稿日期 2021-08-01

高温。植物抗逆生理学研究表明,高温胁迫并不是热浪影响植物生长发育的唯一因素,植物对于极端高温的应激反应仅是该领域研究的一部分(图1)。热浪阶段除温度变化外,还伴随着强光照(+69%)、低降水(-78%)和高水汽压亏缺(VPD)(+111%),高温下生态系统的高蒸发和强耗水与低降水补给之间的矛盾会导致热浪末期发生干旱胁迫^[8]。光合作用是植物重要的生理过程,该过程对环境的变化十分敏感,热浪阶段光照、降水、风速及VPD的变化均会影响植物气孔开闭、蒸腾、光电子传递等与光合作用的相关过程^[12-14],

降低光合作用,提高呼吸作用,从而加速非结构性碳水化合物的消耗,引起碳收支失衡,导致碳饥饿的发生。此外,干旱胁迫下的水分亏缺对植物水分传输功能的影响也是热浪影响植物生长的关键因素^[10],如干旱胁迫下木本植物发生的木质部栓塞现象会引发水力传输障碍^[6],木质部栓塞不仅会进一步抑制植物光合作用,且随着栓塞程度的增加,当超过一定阈值时严重阻碍土壤-植物连续体的水分传输,最终导致植物的死亡。因此,热浪对植物生长发育影响的研究实质上需要关注的是高温与干旱主导的变化中的复杂环境胁迫。

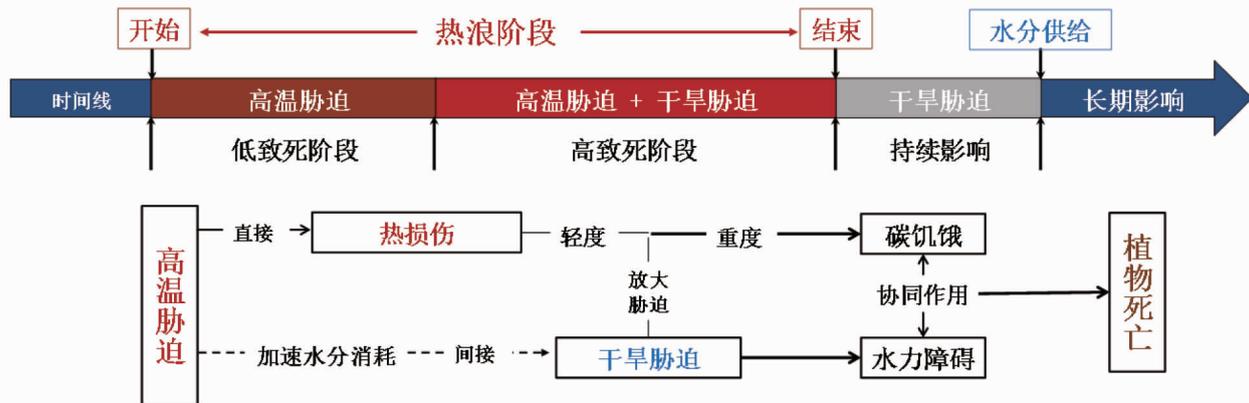


图1 热浪各阶段环境胁迫主要方式及其对植物生理与死亡机制影响的概念图

Fig. 1 Conceptual diagram of the main modes of environmental stress and its effects on plant physiology and death mechanism in different stages of heat wave

2 热浪对植物光合作用的影响

光合作用是植物体内最重要的生命活动过程,对热浪胁迫的响应十分敏感。首先,光合作用是植物对骤然增温反应最为敏感的生理过程,极端高温会显著影响光合作用酶的活性,“光”(电子传递)和“暗”(卡尔文循环/ CO_2 固定)反应都有热敏感性,特别是光反应中的PSII和暗反应中的Rubisco活化酶(核酮糖二磷酸缩化酶)。极端高温诱导的叶片叶绿体PSII损伤可预测不同物种如何应对极端天气事件的机制特征。Guha等^[14]对南方红栎(*Quercus falcata* Michx.)、舒玛栎(*Q. shumardii* Buckl.)、郁金香-白杨(*Liriodendron tulipifera* L.)和东方白松(*Pinus strobus* L.)模拟人工热浪试验发现非光化学猝灭在热浪周期中显著增加,而在最敏感的树种东方白松和郁金香-白杨中PSII的瞬态和慢性损伤迹象明显;与其他树种相比,栎类的耐高温性更强,其PSII的光损伤阈值更高,光抑制的夜间恢复速度更快,热引起的冠层坏死最小。Drake等^[12]对桉树(*Eucalyptus parramattensis*)进行原位模拟热浪试验,发现热浪阶段正午时分桉树净光合速率降低到接近于0。热胁迫还可通过降低Rubisco酶活性和降低 CO_2 的溶解度来影响光合 CO_2 同化作用^[15]。如棉花、小麦和玉米在热浪胁迫下的Rubisco酶活性受到抑制,随着温度的升高其光合速率因Rubisco酶活性的降低而下降^[16-17]。

由于不同植物的光反应途径和生理生态特性具有差异,故不同植物光合作用对高温的耐受阈值不同。 C_3 植物对高温的适应性略逊于 C_4 植物。研究表明, C_3 植物棉花和小麦的光合速率分别在叶片温度高于 $35\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 时受到抑制,

而当叶温增至 $42.5\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $40.0\text{ }^\circ\text{C}$ 时,光合速率完全受到抑制^[16]。 C_4 植物玉米光合作用的热敏感性研究表明,当叶温超过 $37.5\text{ }^\circ\text{C}$ 时光合作用才会受到抑制,且在 $45\text{ }^\circ\text{C}$ 的高温下,玉米仍能保持50%的最大光合速率^[17]。植物对热浪的耐受性的差异同样表现在其他生态系统中,其中,草地生态系统热浪的研究表明, C_3 植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)较 C_4 植物须芒草(*Andropogon gerardii*)存在更好的热耐受性^[18];而森林生态系统中,不同类型的苗木在热浪影响下,其成活率也不同^[19]。

相较于高温胁迫对植物光合作用的直接影响,干旱胁迫不会直接损害植物进行光合作用的生物化学和光化学系统,而是通过增加进入叶绿体的 CO_2 的扩散阻力影响光合作用^[20]。在干旱胁迫下等水调节的植物通常表现为逐渐关闭气孔以保持细胞内的水分,气孔导度的下降直接导致叶绿体内 CO_2 同化作用降低,光合速率降低,从而抑制叶片生长和植物生长^[21-22]。气孔关闭导致的低水势还会导致植物细胞脱水、木质部气蚀与栓塞、水力障碍发生,引发植物死亡^[23]。Signarbieux等^[24]在模拟干旱对杂类、豆科和禾本科植物的影响研究中发现禾本科植物梯牧草(*Phleum pratense*)和多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)中气孔导度和光合速率平行下降,而杂类植物钝叶草(*Rumex obtusifolius*)和豆科植物白三叶(*Trifolium repens*)中气孔导度和光合速率没有表现出显著差异,白草蒿(*Artemisia sieberi alba*)的光合速率在干旱胁迫10 d后显著降低了,且气孔导度、蒸腾速率、叶绿素荧光参数等光合属性显著降低^[25]。

此外,热浪阶段的干旱胁迫会加剧热胁迫对植物的影响,干旱胁迫和高温胁迫并不是简单的累加,而是交互影响,耦合作用加速植物的死亡^[26]。若热浪伴随的高温超过了植物的热耐受阈值,会直接导致“热损伤”或植株死亡。生理学上,植物为了对抗长期的高温,最有效的生理适应手段是增加气孔导度,加速叶片的蒸腾速率,通过增加潜热的冷却方式降低叶片温度从而对抗热胁迫^[12]。但这种生理适应手段可行的前提是植物所处的生态系统水分储备充足,而在热浪后期的干旱胁迫下,较低的土壤体积含水量和高的VPD均表明生态系统无法提供足够的水分以完成植物的这种热适应机制。此时,高温干旱对光合作用的负面影响叠加,植物气孔关闭,光合作用降低,降温调节失效,首先出现叶绿素降解、Rubisco酶活性降低和光系统(PSII)受损^[19],进一步降低光合效率,植物异化作用高于同化作用,急速“碳饥饿”现象发生^[27],最终引发氨中毒、生物膜损伤和蛋白质变性等一系列更为严重的影响和植物的死亡^[28]。研究表明,杨树净光合速率(P_n)在高温、干旱、高温干旱复合胁迫下分别下降53%、50%及77%^[29]。综上,热浪对植物光合作用的影响不是高温和干旱胁迫的独立存在或简单叠加作用,而是两者的交互耦合作用。因高温与干旱的耦合胁迫,热浪末期是植物死亡发生的高峰期,干旱胁迫是热浪造成植物光合作用受抑制和植物死亡的主因,而同时伴随的高温胁迫又会加速植物的死亡进度,并放大热浪对植物的影响程度^[13]。

3 热浪对植物水分传输与利用的影响

水力失衡和水力传输障碍是热浪胁迫导致植物死亡的机制之一,该机制与干旱胁迫的致死机制相似,表现为植物水分传输障碍的发生使叶片失水死亡^[30]。植物对环境中的水分状况的敏感性很高,但植物通常并不直接感知土壤含水量,而是通过土壤和根系之间的相互作用影响水分胁迫的水平 and 动态^[31]。持续的水分亏缺会引发水通道蛋白活性的调节作用,植物根系水力传导先升高后降低^[32],根内皮层或者外表层的栓化增加,根系水力传导会进一步降低,由此减少了进入植物的水流量,也防止了水分从植物流失到干燥的土壤中^[33]。而在土壤-植物-大气连续体中,植物会通过气孔调节来缓解蒸腾速率和水分散失,使叶片水势保持在阈值以上。但随着干旱加剧,植物水势下降到阈值以下时,木质部就有发生空穴和栓塞的风险,从而阻碍水分传输。植物耐旱性研究表明,等水调节植物可通过调整水力结构来改变导水阻力和水分需求,进一步影响水分传输和水分平衡,从而适应干旱胁迫^[6]。偏向非等水调节策略的植物在热浪阶段更易发生失水现象,因其气孔在水分胁迫条件下依然保持较高的张开程度来维持最大的光合速率,而随着生态系统水分耗尽,木质部导管水势的降低,将面临更高的导管栓塞化和水力障碍的风险^[22]。另外,干旱胁迫时间越长,植物体内水力传输会通过降低木质部栓塞化来中断植物茎和叶部的汁液流动,由此降低蒸腾速率和增强植物的水分利用效率^[6]。

高温胁迫通常会对植物的水分利用效率产生负面影响,主要表现为高温降低了植物的光合速率^[34]。Duan等^[35]研

究发现樱桃番茄(*Solanum lycopersicum*)在干旱条件下的水分利用效率更高,是由于水分亏缺显著降低了气孔导度,其蒸腾强度和光合强度降低幅度存在不一致性。研究表明,同一植物的水分利用效率在热浪的初期和末期具有差异,且不同植物的水分利用效率对热浪的响应也存在特异性,如热浪胁迫下刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)和南方红橡木(*Quercus. falcata*)的水分利用效率表现为先升高再下降,而杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)的水分利用效率则是持续下降^[11,36]。不同植物水分传输和利用效率对热浪的不同响应反映了不同物种的耐热性水平,其潜在机制仍需进一步研究和阐明。

4 热浪对植物生长的影响

热浪伴随的高温 and 干旱胁迫对植物光合系统的抑制与水力传输障碍的最终表现为对植物生长速率、叶片形态、营养物质分配和生物量的影响^[37]。植物对热浪胁迫的短期应激性反应并不能代表热浪事件对植物影响的全过程,无论是热胁迫造成的植物光合组织器官的热损伤,还是干旱胁迫造成的木质部栓塞等水力结构障碍,植物的恢复均需要一定的时间,且并非能够完全恢复至胁迫前的水平^[7]。如亚热带地区的热浪会导致杉木(*Cunninghamia lanceolata*)导水率显著降低,并出现木质部栓塞现象且难以恢复;木荷(*Schima superba*)虽然木质部栓塞现象不明显,但大量光合器官(叶片)受到热损伤脱落,但热浪会促进其地下生物量的增长,增强木荷的根冠比^[6]。草本植物白草蒿(*Artemisia sieberi alba*)在热浪影响下同样会降低叶面积和植株高度等^[25]。

此外,热浪胁迫还改变了植物器官间的物质分配,如不同基因型玉米经过高温处理后降低了穗的膨胀,穗部重量减少、果穗和果柄中纤维素组分的糖含量降低,而叶和茎的重量略有增加^[38]。高温胁迫下羊茅(*Festuca ovina* L.)的净光合速率下降的同时,其总氮、硝酸盐、可溶性蛋白和总游离氨基酸(20种氨基酸)的积累量均下降^[39]。热浪胁迫还将改变植物种子的质量,进一步影响植物的生殖过程,延长其影响时间。如热浪胁迫会改变豆类籽粒中的氮含量,降低小麦和玉米籽粒中的淀粉颗粒、蛋白质和油含量,抑制小麦籽粒生长,限制作物产量,累积变化最终造成植物生长和生产力下降^[40-41]。高温干旱复合胁迫显著抑制了不同基因型扁豆(*Lens culinaris* Medikus)植株的生长,缩短了植物的生殖期,降低了种子质量^[42]。

5 展望

在全球气候变化持续发生和极端气候频发的背景下,未来极端气候事件——热浪发生的频率、持续的时间、覆盖地域均会增加。因此,热浪等极端气候事件对植物的影响,特别是对植物光合作用和水力传输等重要生命过程的影响研究需要进一步深入和加强^[43]。虽然,目前国内外关于热浪对植物光合作用、水力传输与利用、植株生长和生产力影响的研究取得了一定进展,但仍存在一定的问题和一些新的挑战,是热浪研究中亟待规范和解决的。该研究基于对当前国内外有关对热浪的研究成果的归纳总结,对未来有关极端气

候事件热浪对植物影响的研究做出以下展望,建议明确和加强以下几个方面的重点与难点问题的研究。

5.1 热浪定义的统一与规范 目前国际上对于热浪缺乏统一而明确的定义。日均温、最高温度、最低温度、相对温度或一些其他指数[(如 EHF (excess heat factor)、SHI (standardized heat index))]均可用来定义高温;此外,对于热浪标准的持续时间同样缺乏共识^[44]。相较于全球变暖研究所需要关心的单一维度变量(即增温幅度),热浪的增温幅度、持续长短、发生时间和频率变化均直接关系热浪对植物产生胁迫的强度和影响。热浪自身的复杂属性直接关系其效应强度。由于缺乏统一规范的定义,导致热浪研究中所关注的热浪强度差异性无法在同一尺度上进行比较。因此,在未来研究中首先要将热浪事件的内涵统一与规范后,在相对标准的试验条件下进行热浪模拟和控制试验。

5.2 热浪是高温与干旱主导的复合胁迫 早期研究中将高温胁迫认为是热浪影响植物生长的唯一因素,有关热浪的研究被等同于植物高温耐受性的研究。实际上,热浪胁迫导致植物死亡的关键因素是后期的高温与干旱主导的复合胁迫。因此,研究植物对热浪胁迫的响应策略不能只考虑耐热性,植物在干旱胁迫下的耐热性才是研究的关键。但是,目前有关热浪对植物影响的研究多注重高温和干旱的独立效应与简单叠加效应,故在未来研究中应该注重高温和干旱的耦合胁迫的复合作用对植物抗逆性机制的研究。

5.3 缺乏热浪后植物恢复过程和能力的研究 相较于全球变暖,热浪持续时间虽短,但其对植物生长的影响并没有随着胁迫的结束而终止,热浪后植物的恢复过程和恢复能力是揭示热浪对植物影响的关键。由于不同植物对热浪耐受的特异性,热浪对植物的影响会从种群水平延展至群落水平(如群落丰富度、多样性及均匀度的改变)^[45],最终表现为生态系统水分利用效率和碳循环的变化。因此,有关热浪对植物生长和生理特性影响的研究,应该分为短时效应(rapid effect)、滞后效应(post effect)、遗留效应(legacy effect)3个阶段或过程去深入研究,以此更加准确地量化热浪对植物生长和生理特性的短、中、长期影响^[46]。其中,短时效应表征植物对热浪的耐受性,滞后效应表征热浪后植物的恢复能力,遗留效应表征热浪胁迫对植物的永久损伤,3个过程存在联系也相互独立。然而,目前国内外对热浪的研究多集中在短期内的影响,故在未来研究中还应该注重热浪滞后效应和遗留效应阶段的研究。

5.4 热浪研究方法的改进 热浪研究方法目前主要分为自然热浪研究和人工模拟热浪研究。自然热浪研究方法的优点是气象条件和植被生长均处于自然状态,获得的数据更具真实性。但该方法缺乏明确的对照,作为对照的年或时间断面的气象水平、植物和生态系统状态自身存在差异,会造成对热浪影响的错误估计。人工模拟热浪研究是指使用加热装置将一段时间的高温施加到人工种植或者自然生长的个体、群落或者生态系统中的方法。该方法可弥补自然热浪发生的时间和地域存在的随机性和不确定性,并可设置响应的

对照处理试验。早期模拟热浪的研究多是在人工气候室内完成,以盆栽试验为主。首先,人工气候室模拟的热浪一般为持续高温,而非自然热浪状态下的不对称增温。其次,盆栽植物于自然群落中的生长状态迥异。如林木幼苗在森林生态系统中通常处于下层,光照较弱,空气湿度较高。此外,群落中生物间的相互作用有助于增强植物个体对热浪的耐受性^[3],而盆栽试验忽略了这些问题,导致试验结果与实际情况之间具有差异性。因而,野外原位模拟热浪试验可能是研究热浪对植物影响较为理想的方法,但这类模拟试验很难实现。目前用于野外原位热浪模拟的方法耗资巨大,难以维护,便捷性差,且存在安全隐患^[12,46]。因此,对于热浪研究方法的改进也是未来热浪对植物影响研究中亟待解决的问题。

5.5 关注热浪发生时间和频率的变化 有关热浪变化趋势的研究表明,未来热浪发生的时间将明显提前,且发生频率增加,将会导致高频连续多次热浪事件的发生。不同时期的热浪发生时伴随的热胁迫和干旱胁迫的强度必定不同,热浪的提前发生势必会打破植物的节律性适应,而高频率的热浪事件意味着植物获得恢复时间更加不确定,且多次叠加的热浪对植物的影响会存在累加效应。因此,植物对不同模式热浪(不同频率、不同持续时间等)的响应存在差异,在未来研究中应注重在不同模式的热浪事件下研究植物对短期气候事件的响应策略和适应机理。

综上所述,热浪作为极端气候的代表性事件,对植物的影响将直接导致全球大多数生态系统的功能失衡,从而对地球生态系统产生灾难性的后果。而对于这种灾难后果的预测,其根本是理解热浪对植物个体的影响的机理,才能延伸、扩展和探讨更大尺度的问题。尽管热浪对植物生长影响的研究是现阶段植物学及生态学的热点问题,但是目前热浪研究的数量匮乏,研究方法存在争议,对植物的影响机理的解释仍不彻底和不全面。因此,在未来气候变化的研究中,应当加强对热浪等极端气候的关注,以更好地理解全球气候变化对植物生理、生态系统功能的影响并预测其变化走向,为管理和决策部门提供更加科学的参考依据。

参考文献

- [1] IPCC. Climate change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] PIAO S L, ZHANG X P, CHEN A P, et al. The impacts of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: A review [J]. *Sci China Earth Sci*, 2019, 62 (10): 1551–1563.
- [3] QU L P, DONG G, DE BOECK H J, et al. Joint forcing by heat waves and mowing poses a threat to grassland ecosystems: Evidence from a manipulative experiment [J]. *Land Degrad Dev*, 2020, 31 (7): 785–800.
- [4] YUAN W P, CAI W W, CHEN Y, et al. Severe summer heatwave and drought strongly reduced carbon uptake in Southern China [J]. *Sci Rep*, 2016, 6 (6): 1–12.
- [5] REICHSTEIN M, BAHN M, CIAIS P, et al. Climate extremes and the carbon cycle [J]. *Nature*, 2013, 500 (7462): 287–295.
- [6] QU L P, DE BOECK H J, FAN H H, et al. Diverging responses of two subtropical tree species (*Schima superba* and *Cunninghamia lanceolata*) to heat waves [J]. *Forests*, 2020, 11 (5): 513–533.
- [7] RUEHR N K, GROTE R, MAYR S, et al. Beyond the extreme: Recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress [J]. *Tree Physiol*, 2019, 39 (8): 1285–1299.

- [8] DE BOECK H J, DREESEN F E, JANSSENS I A, et al. Climatic characteristics of heat waves and their simulation in plant experiments [J]. *Glob Change Biol*, 2010, 16(7): 1992–2000.
- [9] MCDOWELL N G, GROSSIORD C, ADAMS H D, et al. Mechanisms of a coniferous woodland persistence under drought and heat [J]. *Environ Res Lett*, 2019, 14(4): 1–14.
- [10] DE BOECK H J, BASSIN S, VERLINDEN M, et al. Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought [J]. *New Phytol*, 2016, 209(2): 531–541.
- [11] RUEHR N K, GAST A, WEBER C, et al. Water availability as dominant control of heat stress responses in two contrasting tree species [J]. *Tree Physiol*, 2016, 36(2): 164–178.
- [12] DRAKE J E, TJOELKER M G, VÄRHAMMAR A, et al. Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance [J]. *Glob Chang Biol*, 2018, 24(6): 2390–2402.
- [13] DE BOECK H J, VAN DE VELDE H, DE GROOTE T, et al. Ideas and perspectives: Heat stress: More than hot air [J]. *Biogeosciences*, 2016, 13(20): 5821–5825.
- [14] GUHA A, HAN J M, CUMMINGS C, et al. Differential ecophysiological responses and resilience to heat wave events in four co-occurring temperate tree species [J]. *Environ Res Lett*, 2018, 13(6): 1–13.
- [15] CRAFTS-BRANDNER S J, SALVUCCI M E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂ [J]. *PNAS*, 2000, 97(24): 13430–13435.
- [16] LAW R D, CRAFTS-BRANDNER S J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase [J]. *Plant Physiol*, 1999, 120(1): 173–182.
- [17] CRAFTS-BRANDNER S J, SALVUCCI M E. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129(4): 1773–1780.
- [18] WANG D, HECKATHORN S A, MAINALI K, et al. Timing effects of heat stress on plant ecophysiological characteristics and growth [J]. *Front in Plant Sci*, 2016, 7: 1–11.
- [19] TESKEY R, WERTIN T, BAUWERAERTS I, et al. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(9): 1699–1712.
- [20] ZHAO J B, HARTMANN H, TRUMBORE S, et al. High temperature causes negative whole-plant carbon balance under mild drought [J]. *New Phytol*, 2013, 200(2): 330–339.
- [21] WOODRUFF D R, MEINZER F C, MARIAS D E, et al. Linking nonstructural carbohydrate dynamics to gas exchange and leaf hydraulic behavior in *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma* [J]. *New Phytol*, 2015, 206(1): 411–421.
- [22] HARTMANN H, LINK R M, SCHULD T B. A whole-plant perspective of isohydry: Stem-level support for leaf-level plant water regulation [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(6): 901–905.
- [23] CHAVES M M, MAROCO J P, PEREIRA J S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant [J]. *Funct Plant Biol*, 2003, 30(3): 239–264.
- [24] SIGNARBIEX C, FELLER U. Effects of an extended drought period on physiological properties of grassland species in the field [J]. *J Plant Res*, 2012, 125(2): 251–261.
- [25] ALHAITHLOUL H A S. Impact of combined heat and drought stress on the potential growth responses of the desert grass *Artemisia sieberi alba*: Relation to biochemical and molecular adaptation [J]. *Plants (Basel)*, 2019, 8(10): 416–441.
- [26] DE BOECK H J, DREESEN F E, JANSSENS I A, et al. Whole-system responses of experimental plant communities to climate extremes imposed in different seasons [J]. *New Phytol*, 2011, 189(3): 806–817.
- [27] MCDOWELL N G, SEVANTO S. The mechanisms of carbon starvation: How, when, or does it even occur at all? [J]. *New Phytol*, 2010, 186(2): 264–266.
- [28] KUCZYŃSKA-WISNIK D, MATUSZEWSKA E, LASKOWSKA E. *Escherichia coli* heat-shock proteins IbpA and IbpB affect biofilm formation by influencing the level of extracellular indole [J]. *Microbiology*, 2010, 156(Pt1): 148–157.
- [29] 张燕红, 吴永波, 刘璇, 等. 高温和干旱胁迫对杨树幼苗光合性能和抗氧化酶系统的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2017, 45(11): 32–38.
- [30] MCDOWELL N, POCKMAN W T, ALLEN C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytol*, 2008, 178(4): 719–739.
- [31] LIPIEC J, DOUSSAN C, NOSALEWICZ A, et al. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: A review [J]. *Int Agrophysics*, 2013, 27(4): 463–477.
- [32] MAUREL C, SIMONNEAU T, SUTKA M. The significance of roots as hydraulic rheostats [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(12): 3191–3198.
- [33] VANDELEUR R K, MAYO G, SHELDEN M C, et al. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: Diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 445–460.
- [34] HAWORTH M, COSENTINO S L, MARINO G, et al. Physiological responses of *Arundo donax* ecotypes to drought: A common garden study [J]. *GCB Bioenergy*, 2017, 9(1): 132–143.
- [35] DUAN H L, WU J P, HUANG G M, et al. Individual and interactive effects of drought and heat on leaf physiology of seedlings in an economically important crop [J]. *AoB PLANTS*, 2017, 9(1): 1–16.
- [36] GUHA A, HAN J M, CUMMINGS C, et al. Differential ecophysiological responses and resilience to heat wave events in four co-occurring temperate tree species [J]. *Environ Res Lett*, 2018, 13(6): 1–14.
- [37] BIRAMI B, GATTMANN M, HEYER A G, et al. Heat waves alter carbon allocation and increase mortality of Aleppo pine under dry conditions [J]. *Front in For Glob Change*, 2018, 1: 1–17.
- [38] HOOVER D L, KNAPP A K, SMITH M D. Contrasting sensitivities of two dominant C₄ grasses to heat waves and drought [J]. *Plant Ecol*, 2014, 215(7): 721–731.
- [39] CUI L J, CAO R, LI J L, et al. High temperature effects on ammonium assimilation in leaves of two *Festuca arundinacea* cultivars with different heat susceptibility [J]. *Plant Growth Regul*, 2006, 49(2/3): 127–136.
- [40] SEKHON H S, SINGH G, SHARMA P, et al. Water use efficiency under stress environments [M] // YADAV S S, REDDEN R. Climate change and management of cool season grain legume crops. Netherlands: Springer, 2010: 207–227.
- [41] SEHGAL A, SITA K, KUMAR J, et al. Effects of drought, heat and their interaction on the growth, yield and photosynthetic function of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes varying in heat and drought sensitivity [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1776–1998.
- [42] AWASTHI R, KAUSHAL N, VADEZ V, et al. Individual and combined effects of transient drought and heat stress on carbon assimilation and seed filling in chickpea [J]. *Funct Plant Biol*, 2014, 41(11): 1148–1167.
- [43] QU L P, CHEN J Q, DONG G, et al. Heat waves reduce ecosystem carbon sink strength in a Eurasian meadow steppe [J]. *Environ Res*, 2016, 144: 39–48.
- [44] RAEI E, NIKOO M R, AGHAKOUCHAK A, et al. GHWR, a multi-method global heatwave and warm-spell record and toolbox [J]. *Sci Data*, 2018, 5: 1–15.
- [45] KREYLING J, DENGLER J, WALTER J, et al. Species richness effects on grassland recovery from drought depend on community productivity in a multisite experiment [J]. *Ecol Lett*, 2017, 20(11): 1405–1413.
- [46] QU L P, CHEN J Q, DONG G, et al. Heavy mowing enhances the effects of heat waves on grassland carbon and water fluxes [J]. *Sci Total Environ*, 2018, 627: 561–570.