北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

毛乌素沙地黑沙蒿灌丛微环境对其幼苗生长的影响

贺斌 农皓钧 佘维维 郭焱培 张宇清 秦树高

Effects of *Artemisia frigida* shrubland microenvironment on its seedling growth in the Mu Us Sandy Land of northern China

He Bin, Nong Haojun, She Weiwei, Guo Yanpei, Zhang Yuqing, Qin Shugao

引用本文:
贺斌, 农皓钧, 佘维维, 郭焱培, 张宇清, 秦树高. 毛乌素沙地黑沙蒿灌丛微环境对其幼苗生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(5):82–93. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250512
He Bin, Nong Haojun, She Weiwei, Guo Yanpei, Zhang Yuqing, Qin Shugao. Effects of *Artemisia frigida* shrubland microenvironment on its seedling growth in the Mu Us Sandy Land of northern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5):82–93. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250512

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250512

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

毛乌素沙地黑沙蒿群落多尺度呼吸的季节动态和影响因素

Seasonal dynamics and influencing factors of multi–scale respiration in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Sandy Land of northern China

北京林业大学学报, 2024, 46(9): 68–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230339

毛乌素沙地油蒿光合电子传递速率生长季动态及其对环境因子的响应

Temporal dynamics in photosynthetic electron transfer rate of *Artemisia ordosica* in growing season and its response to environmental factors in Mu Us Sandy Land of northwestern China

北京林业大学学报, 2021, 43(2): 54–62. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200154

毛乌素沙地樟子松径向生长动态及其与气候因子的关系

Radial growth dynamics of Mongolian pine and its relationship with climatic factors in Mu Us Sandy Land, Inner Mongolia of northern China

北京林业大学学报, 2025, 47(6): 10–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240398

水分引发的木材细胞壁无定形物质对纤维素结晶结构的影响

Water–induced effects of matrix in wood cell wall on cellulose crystalline structure

北京林业大学学报, 2022, 44(12): 121–131. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220150

兰州市典型夏花树种功能性状对城市异质生境的响应

Responses of typical plant functional traits among summer–flowering tree species in heterogeneous city habitats in Lanzhou City of northwestern China

北京林业大学学报, 2023, 45(10): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210476

长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系

Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China

北京林业大学学报, 2024, 46(8): 47–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230050

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250512

毛乌素沙地黑沙蒿灌丛微环境对其幼苗生长的影响

贺 斌[1] 农皓钧[1] 佘维维[1,2] 郭焱培[1] 张宇清[1,2,3,4] 秦树高[1,5]

（1. 北京林业大学水土保持学院，宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站，北京 100083；2. 北京林业大学林业生态工程教育部工程中心，北京 100083；3. 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室，北京 100083；4. 北京林业大学林木育种与生态修复国家工程研究中心，北京 100083；5. 北京林业大学水土保持国家林业和草原局重点实验室，北京 100083）

摘要:【目的】黑沙蒿是毛乌素沙地重要保育灌木，在促进植被恢复、生物多样性保育等方面发挥着十分重要的作用，但其对自身幼苗影响及其机制并不清楚。本研究以光照、水分和土壤 3 个关键限制因子为切入点，探讨灌丛内部环境如何影响黑沙蒿幼苗的生长表现与功能性状。**【方法】**基于光照（全光照、遮光）× 水分（高、低）× 土壤（灌丛下、灌丛间）的 3 因子控制试验，测定幼苗生物量及叶片和根系关键功能性状。结合方差分析、相关性分析与结构方程模型，解析了光照、水分、土壤及其交互作用对黑沙蒿幼苗生长策略的影响路径。**【结果】**（1）光照是限制黑沙蒿丛下自身幼苗生长的主导因子，遮光使总生物量下降了 30%～50%。（2）水分增加仅在光照充足时显著促进幼苗生长，在弱光条件下该效应明显减弱；弱光条件下，幼苗虽表现出较高比叶面积等补偿性性状，但无法弥补光照受限导致的碳积累不足。（3）结构方程模型显示，叶面积是光照、水分影响幼苗生长的关键中介性状，其中光照对生物量具有最强的直接与间接作用。**【结论】**黑沙蒿灌丛虽能改善局地水分，但其形成的低光环境成为限制同种幼苗更新的核心因素，使保育效应在幼苗阶段部分转化为“自我抑制”型的种内负反馈。幼苗对弱光环境的适应能力有限，是其在灌丛内部更新受阻的重要原因，土壤对幼苗期植物影响有限。本研究揭示了干旱区保育灌木在同种更新过程中的双重作用，为理解其种群动态与空间格局形成机制提供了新的实证证据。

关键词：黑沙蒿；毛乌素沙地；光照；水分；土壤；功能性状；保育效应

中图分类号：S793.9 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)05−0082−12

引文格式：贺斌，农皓钧，佘维维，等. 毛乌素沙地黑沙蒿灌丛微环境对其幼苗生长的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(5)：82−93. He Bin, Nong Haojun, She Weiwei, et al. Effects of *Artemisia frigida* shrubland microenvironment on its seedling growth in the Mu Us Sandy Land of northern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5): 82−93.

Effects of *Artemisia frigida* shrubland microenvironment on its seedling growth in the Mu Us Sandy Land of northern China

He Bin[1] Nong Haojun[1] She Weiwei[1,2] Guo Yanpei[1] Zhang Yuqing[1,2,3,4] Qin Shugao[1,5]

(1. Yanchi Research Station, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
3. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resource, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
4. National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
5. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: ［**Objective**］ *Artemisia ordosica*, a key conservation shrub species in the Mu Us Sandy Land of northern China, plays an important role in vegetation restoration and biodiversity conservation. However, its

收稿日期: 2025−12−18 **修回日期:** 2026−03−24

基金项目: 盐池县重点研发计划（2023YCYDCT001），中央高校基本科研业务费专项（PTYX202526、PTYX202530、PTYX202533）。

第一作者: 贺斌。主要研究方向：荒漠化防治。Email: 1678834655@qq.com 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 张宇清，教授，博士生导师。主要研究方向：荒漠生态学与荒漠化防治。Email: zhangyq@bjfu.edu.cn 地址：同上。

本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

effects on conspecific seedlings and the underlying mechanisms remain unclear. This study focused on 3 major limiting factors of light, water and soil to examine how the microenvironment within shrub canopies influenced seedling growth performance and functional traits. [**Method**] A three-factor controlled experiment was conducted with light (full light vs. shade), water (high vs. low), and soil origin (under-canopy vs. interspace). Seedling biomass, as well as key leaf and root functional traits were measured. Analysis of variance, correlation analysis, and structural equation modeling were used to disentangle the direct and interactive effects of light, water, and soil on seedling growth strategies. [**Result**] (1) Light availability was primary factor limiting the growth of conspecific seedlings beneath shrub canopies, with shading reducing total biomass by 30%−50%. (2) Increased water availability significantly promoted seedling growth only under full light conditions, whereas this effect was substantially weakened under low light. Although seedlings exhibited compensatory traits under shade (e.g., increased specific leaf area), these adjustments did not offset carbon limitation caused by reduced light availability. (3) Structural equation modeling indicated that leaf area acted as a key mediating trait linking light and water availability to seedling growth, with light exerting the strongest direct and indirect effects on biomass. [**Conclusion**] Although *A. ordosica* shrubs can improve local moisture, the low-light environment it creates becomes a core factor limiting the regeneration of conspecific seedlings, partially transforming the conservation effect into intraspecific negative feedback of the "self-inhibition" type during the seedling stage. The limited capacity of seedlings to adapt to low-light conditions is a major factor restricting regeneration within shrub canopies, whereas soil effects are relatively minor during early growth. This study highlights the dual role of conservation shrubs in arid ecosystems and provides new empirical evidence for understanding population dynamics and spatial pattern formation.

Key words: *Artemisia ordosica*; Mu Us Sandy Land; light; water; soil; functional traits; conservation effect

保育作用是指植物通过改善局地微环境、缓解周围生物或非生物胁迫，从而提高邻近植物的萌发、生长与存活的一类正向植物间相互作用，发挥“庇护”功能的物种通常被称为保育植物[1−3]。在水分匮乏、温度波动剧烈、土壤贫瘠等严酷环境中，保育作用是维持干旱区群落结构、驱动物种更新并支撑生态系统功能的重要机制[4−5]。在荒漠与半荒漠生态系统中，保育植物能够降低地表蒸发、改善土壤水分和养分条件，并缓解光热极端胁迫，从而有效提高植被定殖的成功率，因此，保育植物被广泛应用于荒漠化防治和退化生态系统的恢复工程[6]。保育植物在这些生态工程中，功能的持续发挥依赖于其自身种群的稳定存在与更新能力[7]。因此，理解保育作用在干旱区的生态意义不仅关系到自然群落的物种维持，也直接影响人工恢复过程中植被格局的长期稳定性。

尽管保育作用被广泛认可，但现有研究大多关注其对异种植物（受益植物）的促进效应[8]，而相对忽视了保育植物是否同样能够促进自身幼苗或同种个体的建立与生长。事实上，保育植物灌丛常形成明显的光、水、温度和土壤条件梯度，其对自身后代的影响可能同时包含促进与抑制两个方向[9−10]。天然更新是指植物依靠自然繁殖与自发萌发实现种群延续的过程，是维持保育植物种群结构、稳定群落功能与保障恢复工程可持续性的关键环节[11−14]。然而许多研究[15−16]表明，在高度异质化的干旱区微环境中，保育植物灌丛下的低光、高竞争或病原压力可能会抑制其自身幼苗的建立。例如，一些旱生灌木灌丛内部光照显著下降，幼苗在灌丛下的萌发率与存活率明显低于灌丛外区域，说明保育效应在同种植物的天然更新上并不必然体现为促进效应，其方向和强度可能受到微环境条件的共同调控。

大量研究[17]表明，保育植物通过调节灌丛下的光照、水分、温度及养分条件，可显著改善局地生境，从而对其他植物发挥促进作用。例如，一些旱区灌木能够降低地表温度波动、提高土壤水分保持能力或增加凋落物供给，从而提升受益植物的萌发率、生长速率与存活概率[18−19]。在青藏高原等高寒干旱地区，典型保育灌木金露梅（*Potentilla fruticosa*）明显提高了草本植物的出现频率与开花率[20−21]。然而，保育作用对异种植物的促进并不能直接推演到其自身后代。越来越多的证据表明，灌丛微环境对同种幼苗的影响往往具有双重性，一方面，灌丛可在干旱条件下提供遮阴与保湿，有助于提高幼苗萌发的初始成功率[22−23]；另一方面，灌丛内部的低光、强竞争、高病原压力或养分再分配不均，也可能抑制幼苗后

续生长，使其天然更新受限[24–25]。天然更新是维持保育植物种群结构与长期发挥保育功能的基础环节，对干旱区植被恢复的持续稳定尤为关键[23–24]。如果保育植物无法在自身灌丛下顺利完成天然更新，即便其对异种植物具有较强的保育效应，种群仍可能因更新失败而逐渐衰退，从而削弱微环境改善能力并影响群落演替。因此，明晰保育植物灌丛微环境如何影响自身幼苗的建立、早期生长及功能性状，是理解干旱区植物间相互作用机制、预测种群动态以及提升荒漠化防治成效的重要科学问题。

毛乌素沙地是我国北方典型的半干旱生态系统，长期受到气候变化和不合理土地利用的双重影响，曾经历显著的荒漠化进程[26–27]。自 20 世纪 70 年代以来，大规模飞播和人工造林工程以黑沙蒿（*Artemisia ordosica*）为核心生态恢复灌木种，有效提升了区域植被覆盖度并促进了沙地固定[28–29]。凭借其耐旱、耐瘠薄和强固沙能力，黑沙蒿在毛乌素沙地形成了大面积稳定灌丛，是当地最重要的保育植物之一，对维持群落结构、改善土壤环境和推动生态恢复发挥了关键作用[30]。然而，尽管黑沙蒿在荒漠化防治中贡献显著[31]，其灌丛下形成的低光、高竞争和水分再分布等特殊微环境是否有利于其自身幼苗的天然更新，仍缺乏实证研究。现有工作主要聚焦于黑沙蒿对其他物种的促进作用[32]，而对其作为保育植物，是否能够“自我促进”或反而对自身幼苗产生抑制尚不清楚，制约着对油蒿种群动态的科学判断。鉴于天然更新对保育植物种群稳定性及其在生态恢复长期功能中的重要性，亟需从关键资源因子入手，解析黑沙蒿灌丛下光照与水分如何共同影响幼苗的生长策略和功能性状。

针对上述问题，本研究在毛乌素沙地西南缘开展了三因子室内盆栽控制试验，通过模拟灌丛内外典型微环境条件，评估黑沙蒿幼苗对不同光水情境的生长和性状响应。本研究旨在揭示保育植物黑沙蒿灌丛微环境对其自身更新的影响路径，以期揭示保育效应在保育植物自身更新过程中的作用途径，并为干旱区植被恢复与可持续管理提供理论依据与案例支持。

1 材料与方法

1.1 土壤样品获取与处理

本研究于 2023 年 5 月在宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站进行。研究区主要灌木为黑沙蒿，优势草本植物主要有赖草（*Leymus secalinus*）、中华苦荬菜（*Ixeris chinensis*）和刺藜（*Dysphania aristata*）[33]。在研究区内，选取 5 个 10 m × 10 m 的黑沙蒿天然灌丛样地（植被盖度（41.33 ± 5.12）%、灌木盖度（32.51 ± 4.67）%、草本盖度（21.96 ± 6.49）%），每个样地随机选择 5 株冠幅和株高相近的成熟个体（平均冠幅（83.1 ± 5.3）cm，平均株高（43.6 ± 0.4）cm），共计 25 株。

以目标植株基部为圆心，沿 4 个随机方向，分别在距植株 0 和 3 m 处采集 0 ~ 20 cm 深度的表层土壤。为避免相邻灌丛干扰，采样点周围 6 m 范围内无其他成熟黑沙蒿个体。每个灌丛内同距离样品混合为 1 份，最终获得 10 份混合土样（5 个群落 × 2 个距离）。采集后，所有土样均通过 2 mm 筛网去除石块、根系及杂质，并在室温下风干备用，用于后续盆栽试验。将距植株 3 m 处收集的土壤进一步处理：在 121 ℃、101 kPa 条件下高压灭菌 30 min，作为“灌丛间土壤”；另一部分未经灭菌，保留原始微生物群落，作为“灌丛下土壤”。所有土壤经处理后，在温室中静置 48 h，以平衡水分与温度后进行试验。

1.2 盆栽布设

黑沙蒿种子于 2022 年秋季采自研究区野外群落，采后去除虫蛀、空壳与杂质，并在低温干燥条件下保存。2023 年 5 月播种前，种子依次经 75% 乙醇浸泡 90 min 与 5% 次氯酸钠溶液浸泡 90 s 进行表面消毒，随后用去离子水反复冲洗以除去残留化学物。经灭菌处理的土壤装入育苗盘，每穴播入 1 粒种子，在温室条件下催芽。萌发后第 15 d，选取生长整齐、健康的幼苗用于移栽。移栽前，所有幼苗根系均经统一的表面消毒：先用 75% 乙醇浸泡 60 min，再以 5% 次氯酸钠溶液浸泡 60 min，并用去离子水彻底冲洗。随后将幼苗分别移栽至预先装有 2 种土壤类型（灌丛下土壤、灌丛间土壤）的花盆中。每盆装入 2 000 g 干质量土壤，并种植 3 株幼苗。实验采用 2 × 2 × 2 全因子随机设计，分别控制光照（全光照、遮光）、水分（高水、低水）和土壤（灌丛下土壤、灌丛间土壤）3 因素，共设置 8 种处理，每处理 5 个重复，共计 40 盆。所有花盆在温室内随机布置，并每 14 d 重新随机排列 1 次以减少空间效应。移栽后 14 d 内如有幼苗死亡，立即以相同处理条件下的新苗替换。第 14 天后对所有花盆称质量校准，确保初始基准一致，为后续水分梯度控制提供依据。

1.3 光照与水分设置

为模拟黑沙蒿幼苗在灌丛内外不同微环境下的生长条件，本研究首先在野外随机选取 10 株典型黑沙蒿成株，采用光照强度计（Apogee MQ-303, Apogee, USA）和环刀法分别测定其冠层下与灌丛间开阔地的光照透过率和表层土壤含水量。黑沙蒿灌丛下平均遮光强度为 80%、土壤含水量为 7%，灌丛

间开阔地土壤含水量为 4%。基于此，本实验在温室内设置光照、水分和土壤 3 种环境因子，采用 2 × 2 × 2 完全随机设计，具体处理如下。(1)光照处理(L)：设全光照(L1，透光率 100%)与遮光(L2，透光率 20%)2 个水平，通过黑色遮阴网调节光强，以模拟灌丛下的遮阴环境；(2)水分处理(W)：设高水(W1)与低水(W2)2 个水平，分别维持土壤含水量的约 7% 和 4%，采用称质量法精确补水，模拟灌丛下的保水效应与灌丛间的干旱环境；(3)土壤处理(S)：设灌丛下土壤(S1)与灌丛间土壤(S2)2 个水平，分别代表保育植物影响区与对照区。

3 种因子的组合形成 8 种环境处理(L1W1S1、L1W1S2、L1W2S1、L1W2S2、L2W1S1、L2W1S2、L2W2S1、L2W2S2)，每处理 5 个重复，共计 40 个盆栽单元。所有花盆在温室内随机摆放，并每 14 d 重新随机排列 1 次，以消除空间效应。试验期间每日补水 1 次，采用称重法维持水分梯度稳定；处理持续整个生长季(约 4 个月)。

1.4　相关指标测定

实验结束后，对盆栽植物进行系统的生理与形态指标测定[34–36]。每个处理测定 5 盆，共 40 个盆栽单元。测定每盆植物内的 3 株幼苗的株高，取平均值作为株高(H)。

叶性状测定：在每盆的 3 株幼苗上取 3 片完整功能叶，即每盆选取 9 片功能叶，将 9 片功能叶指标的均值作为该盆植物的叶性状水平。使用平板扫描仪获取叶片图像，并利用 Image J 1.54f 软件测定叶面积(A)。随后将叶片浸泡于去离子水中 24 h，称量叶片饱和质量(W_t)，再置于 65 ℃ 烘箱中干燥至恒质量后，称量干质量(W_d)，基于上述数据，计算比根长(根长与 W_d 之比)、根干物质含量(W_d 与根饱和质量之比)和根组织密度(W_d 与根总体积之比)。

根性状测定：植物收获时将地上部分和地下部分分离。地下部分经清洗后筛选出一级根系，在每盆的 3 株幼苗根系上随机取 3 条代表性根系样品，即每盆选取 9 条根系样品，将 9 条根系样品的性状均值作为该盆植物的根系性状水平。使用 Epson Perfection V39 扫描仪获取根系图像，并使用 WinRHIZO 分析系统对根系形态特征进行分析，包括根长、总表面积、总体积和平均根径。随后根系浸泡于去离子水中 24 h，测定饱和质量，再经 65 ℃ 烘干至恒质量后称量干质量。计算比根长(根长与根干质量之比)和根干物质含量(根干质量与根饱和质量之比)。

生物量测定：将每盆盆栽内 3 株植物的地上部分与地下部分分别烘干至恒质量后称质量，取地上部分的质量和地下部分的质量的均值作为该盆植物的地上生物量(aboveground biomass，AGB)和地下生物量(blowground biomass，BGB)，总生物量(total biomass，TB)为地上与地下生物量之和。

1.5　数据处理与分析

本文所有统计分析与图形绘制均在 R 4.2.2 软件中完成。利用 R 4.2.2 软件 Shapiro-Wilk 和 Levene 检验评估变量正态性和方差齐性，对非正态分布数据进行对数转换以提高其正态性，采用双因素或三因素方差分析(two- or three-way ANOVA)检验各水分、光照和土壤处理间植株功能性状指标的差异性，不同处理间进行多重比较(Tukey's honestly significant difference，Tukey HSD)，以 $P < 0.05$ 作为检验差异性的阈值。利用 R 语言“corplot”程序包进行相关性分析检验各功能性状之间的相关性。利用“lavaan”程序包进行结构方程模型(structural equation modeling，SEM)的拟合，检验对黑沙蒿幼苗生长的影响。所有绘图用“ggplot2”程序包完成。

本文所有统计分析与图形绘制均在 R 4.2.2 中完成。首先，采用 Shapiro–Wilk 检验和 Levene 检验分别评估数据的正态性与方差齐性，对不满足正态分布的数据进行对数转换。随后，利用三因素方差分析检验水分、光照及土壤处理对植株功能性状的影响，并采用 Tukey's honestly significant difference (Tukey HSD)方法进行多重比较，显著性水平设定为 $P < 0.05$。相关性分析基于“corrplot”程序包完成，以检验各功能性状之间的相关关系。结构方程模型(structural equation modeling, SEM)通过“lavaan”程序包拟合，用于解析不同环境因子对黑沙蒿幼苗生长的直接与间接影响。所有图形均基于“ggplot2”程序包绘制。

2　结果与分析

2.1　光照和水分对不同土壤中黑沙蒿幼苗生物量的影响

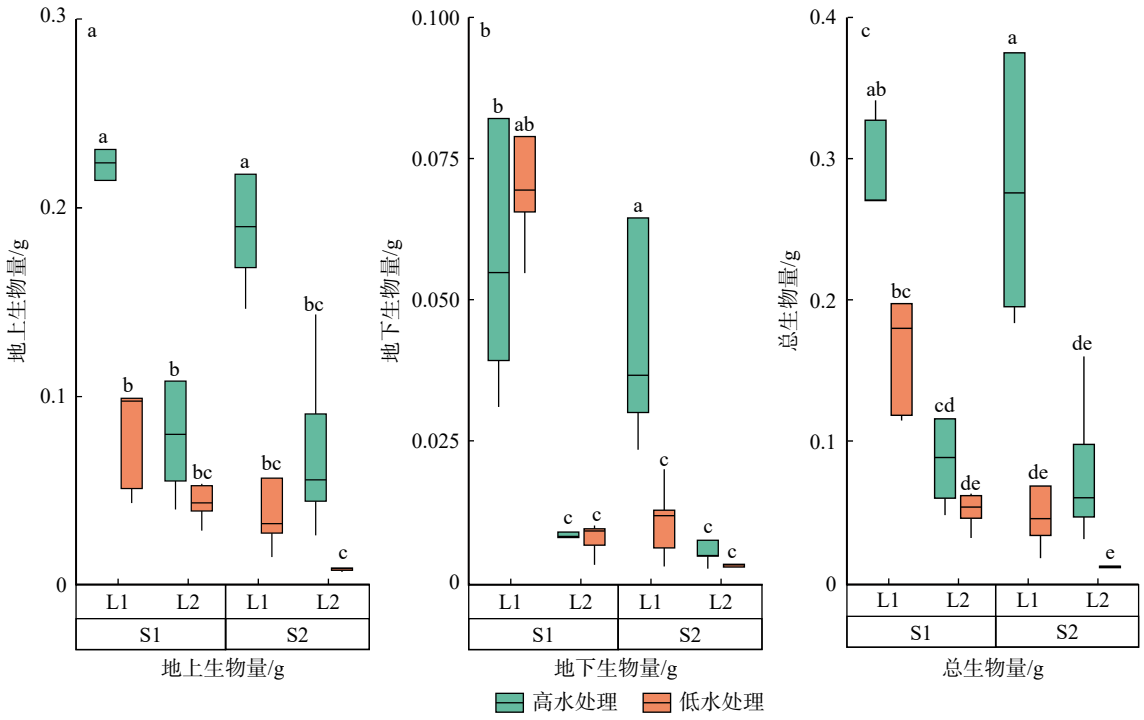
光照对黑沙蒿幼苗的生长具有显著主效应(表 1；地上生物量：$F = 27.52$，$P < 0.001$；地下生物量：$F = 29.08$，$P < 0.001$；总生物量：$F = 43.22$，$P < 0.001$)。在 L1 条件下，幼苗的地上、地下以及总生物量均显著高于 L2 处理，表明光资源可获得性是限制黑沙蒿幼苗生长的主导因子。平均而言，全光照条件下幼苗总生物量比 L2 提高约 30%~50%(图 1)，反映出强光环境能有效促进碳积累。水分供应亦显著影响幼苗生长(表 1；地上生物量：$F = 32.74$，$P < 0.001$；总生物量：$F = 29.21$，$P < 0.01$)。W1 处理在地上生物量和总生物量方面，均显著优于 W2 处理，

表 1 黑沙蒿幼苗功能性状方差分析表

Tab. 1 ANOVA of functional traits in *Artemisia ordosica* seedlings

项目	L	W	S	L × W	L × S	W × S	L × W × S
LA	5.390*	31.610***	0.493	0.508	0.872	0.121	3.833
LDMC	0.651	0.903	4.593*	9.559**	1.278	1.495	0.164
SRL	11.870**	0.937	0.555	2.047	1.550	0.860	8.328**
RDMC	3.324	0.132	0.050	11.462	0.135	4.906	6.133*
SLA	56.440***	0.869	0.123	0.933	0.320	0.779	0.192
RD	4.146*	1.944	4.875*	0.016	1.108	0.569	0.333
H	11.046*	42.275***	0.938	3.049	0.006	0.033	0.123 3
RTD	1.780	0.418	0.221	0.079	1.811	0.029	0.825
AGB	27.521***	32.743***	3.134	4.214	0.039	1.475	0.965
BGB	29.081***	5.260	0.194	3.828	0.003	7.313	6.861*
TB	43.217***	29.211**	2.803	5.650*	0.003	4.913	3.927

注：表中数值为*F*值；*，$P < 0.05$；**，$P < 0.01$；***，$P < 0.001$。L代表光照效应，W代表水分效应，S代表土壤效应，LA代表叶面积，LDMC代表叶干物质含量，SRL代表比根长，RDMC代表根干物质含量，SLA代表比叶面积，RD代表根直径，*H*代表株高，RTD代表根组织密度，AGB代表地上生物量，BGB代表地下生物量，TB代表总生物量。下同。



L1 代表全光照处理，L2 代表遮光处理，S1 代表丛下土壤处理，S2 代表丛间土壤处理。不同字母表示在不同处理间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 1 黑沙蒿幼苗的生物量

Fig. 1 Biomass of *Artemisia ordosica* seedlings

平均提升幅度约 20%~35%，说明适度水分补给能够增强幼苗对光能的利用效率。光照与水分之间存在显著交互作用（表 1；总生物量：$F = 5.65$，$P < 0.05$）。在 L1 条件下，水分增加显著提高幼苗生物量，而在 L2 条件下，W1 与 W2 处理之间差异不显著。这表明水分促进效应依赖光照水平，当光限制存在时，额外水分无法弥补光能不足导致的生长受限。

土壤类型对生物量的主效应不显著（$P > 0.05$），但其与水分间存在显著交互作用（表 1；地下生物量：$F = 7.31$，$P < 0.05$）。在 S2 土壤中，地下生物量随水分增加而明显提高，而在 S1 土壤中水分效应不显著。进一步的 3 因子交互作用表明，光照、水分、土壤的交互效应显著影响地下生物量（表 1；$F = 6.86$，$P < 0.05$）与总生物量（表 1；$F = 3.93$，$P < 0.05$）。在 L1 条件下，S2 土壤中幼苗对水分增加的响应最为明显，而在 L2 条件下，各土壤类型间差异均不显著。

总体而言，黑沙蒿幼苗生长主要受光照限制，其次为水分调节效应；土壤类型仅在与水分交互时表现出次要影响。这表明灌丛产生的遮阴环境会显著削弱幼苗的光能获取能力，从而限制其碳积累与天然更新潜力。

2.2　光照和水分对不同土壤中黑沙蒿幼苗功能性状的影响

光照显著影响黑沙蒿幼苗的多个功能性状（表 1、图 2）。比叶面积受光照影响最为显著（表 1；$F = 56.44$，$P < 0.001$），在 L1 条件下显著低于 L2 处理，平均下降幅度达 25% ~ 40%，表明幼苗在强光环境下倾向于形成更厚、更紧实的叶片结构。与此同时，株高（表 1；$F = 11.05$，$P < 0.05$）在 L1 条件下显著升高，反映出幼苗在光照充足条件下增加地上生长和地下投资，以提高光能获取效率和结构稳定性。水分对幼苗形态的影响主要体现在株高（表 1；$F = 42.28$，$P < 0.001$）和部分叶片性状上。W1 处理下株高比 W2 处理提高约 20% ~ 30%，表明水分促进幼苗地上生长的能力显著。然而，水分对比叶面积、比根长等性状的主效应不显著（表 1；$P > 0.05$）。光照与水分之间存在显著交互作用，特别体现在叶干物质含量上（表 1；$F = 9.56$，$P < 0.01$）和株高（表 1；$F = 3.05$，$P < 0.05$）。在 L2 条件下，叶干物质含量随水分增加而下降，而在 L1 下该变化不明显。这说明在光限制条件下，水分增加促进了叶片组织的“变薄”与资源分散，而强光条件下该效应被光控制机制所覆盖。

土壤类型对叶干物质含量（表 1；$F = 4.59$，$P < 0.05$）具有显著主效应。灌丛间土壤中幼苗叶干物质含量明显高于灌丛下土壤，提升幅度约 10% ~ 20%，表明开放环境中幼苗形成更致密、更保守的叶片结构以适应更强的蒸散压力。土壤与水分之间存在显著交互作用，尤其是根干物质含量（表 1；$F = 4.91$，$P < 0.05$）。在 S2 中，根干物质含量随水分增加显著上升，而在 S1 中变化不明显。

光照、水分、土壤的交互效应对比根长（表 1；$F = 8.33$，$P < 0.01$）、根干物质含量（表 1；$F = 6.13$，$P < 0.05$）呈显著影响。比根长在弱光条件下受水分影响显著增强，这反映出幼苗在光限制条件下，通过增加根系长度来补偿资源获取不足。

总体来看，黑沙蒿幼苗在不同光照、水分与土壤条件下，表现出显著的功能性状可塑性。光照是驱动性状变化的主要控制因子，而水分与土壤通过调节叶片结构与根系策略之间的权衡，进一步塑造幼苗的适应特征。幼苗在弱光条件下通过增加比叶面积来提升捕光能力，而在强光条件下，通过增加根系比例来提高生长稳定性，但整体可塑性有限，这可能限制其在灌丛内部的天然更新潜力。

2.3　黑沙蒿幼苗各功能性状间的相关性分析

相关性分析（图 3）表明，黑沙蒿幼苗的生物量与多个关键性状密切相关，其中株高、地上生物量、地下生物量以及总生物量之间均呈显著正相关，说明植株高度可以有效表征幼苗整体生长状况。比叶面积与总生物量整体呈负相关，表明在弱光环境下虽然幼苗通过提高比叶面积增加捕光面积，但未能获得相应的碳收益。比根长与根干物质含量之间的负相关关系反映了根系在资源获取与结构稳健性之间的典型权衡。

在此基础上，结构方程模型进一步整合了关键性状之间的作用路径。结果（图 4）显示，总生物量的主要决定因素是比叶面积，其对生物量的正向效应最强（$R^2 = 0.57$，$P < 0.05$），表明光能截获能力直接限制幼苗的碳积累，解释了弱光下虽上升但总生物量仍下降的现象。同时，光照是最强的外部驱动因子，不仅直接促进生物量（$R^2 = 0.40$，$P < 0.05$），还通过显著增大叶面积（$R^2 = 0.35$，$P < 0.05$）和影响根系形态产生间接效应。水分主要通过叶面积扩张（$R^2 = 0.67$，$P < 0.001$）和株高增加（$R^2 = 0.48$，$P < 0.05$）来间接影响生物量，但其直接效应不显著，说明水分促进效应需依赖光照条件才能发挥。相比之下，土壤处理和比根长对生物量的影响较弱，进一步印证了幼苗生长受限主要由光资源不足驱动，而非土壤差异或根系形态本身。

综上，相关性分析与结构方程模型共同说明：黑沙蒿幼苗在不同光水情境下形成的性状组合存在显著权衡。弱光导致的高比叶面积和有限的根系投资，使幼苗无法维持足够的碳收益，成为灌丛内部更新受阻的主要机制。

3　讨　　论

3.1　光照、水分、土壤及其交互作用对黑沙蒿幼苗生物量的影响

本研究表明，光照是决定黑沙蒿幼苗生长的重要限制因子（图 2、图 4）。遮光显著降低了幼苗的地上、地下及总生物量，说明灌丛形成的低光环境直接削弱了幼苗的光合碳获取能力，限制其碳同化与生长潜力[37−38]。通常认为，水分是干旱、半干旱地区植物生长的主要限制因素。例如在乌兰布和沙漠中发现干旱对柽柳属（*Tamarisk*）植物的生长存在抑制作用，在其他干旱、半干旱地区中也存在大量研究支持这一结论[39−40]。然而，有研究[41]发现，在毛乌素沙地中，植物之间存在显著的光竞争现象。同时，本研究的研究对象为黑沙蒿幼苗，黑沙蒿属于典型的旱生

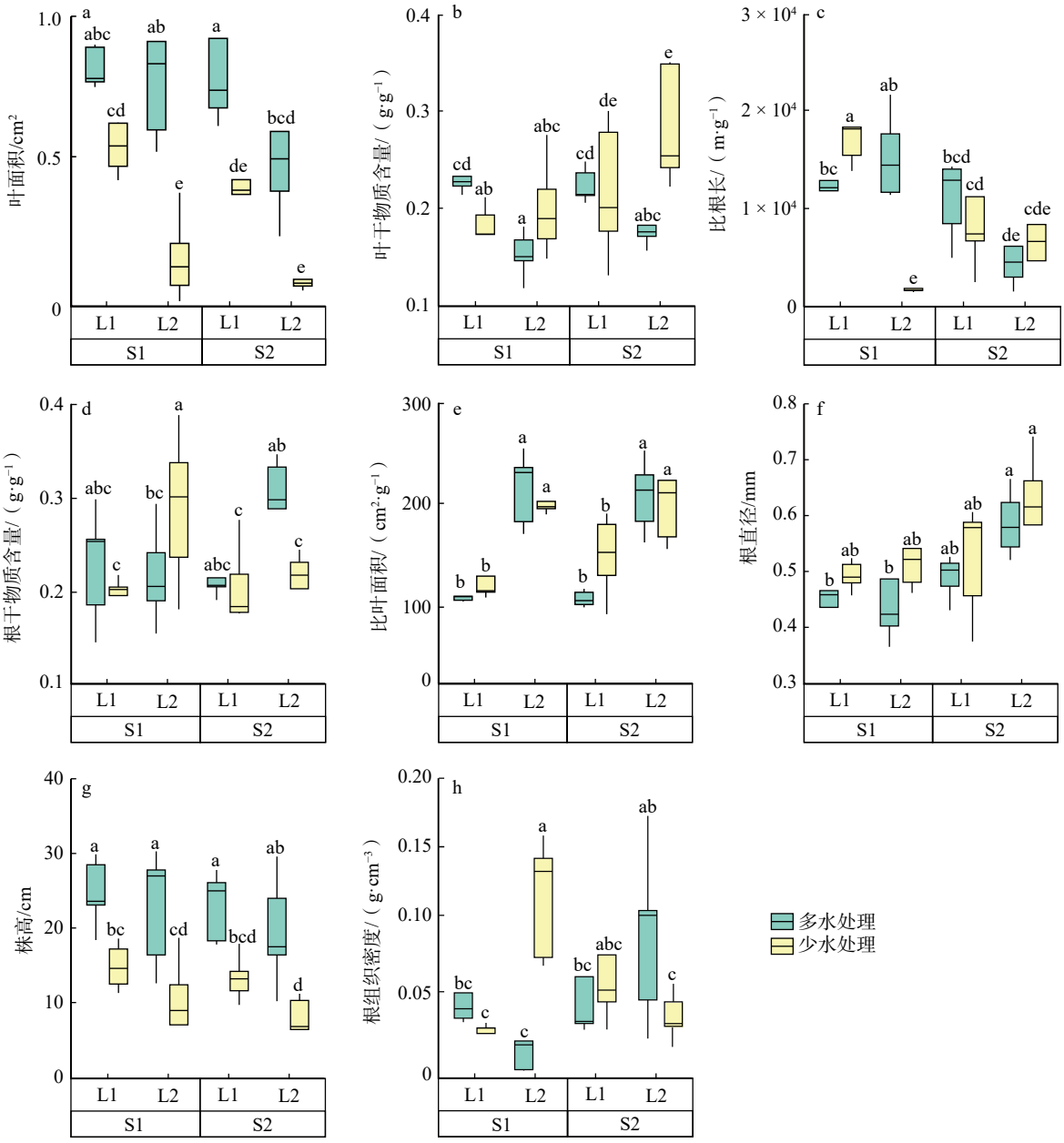
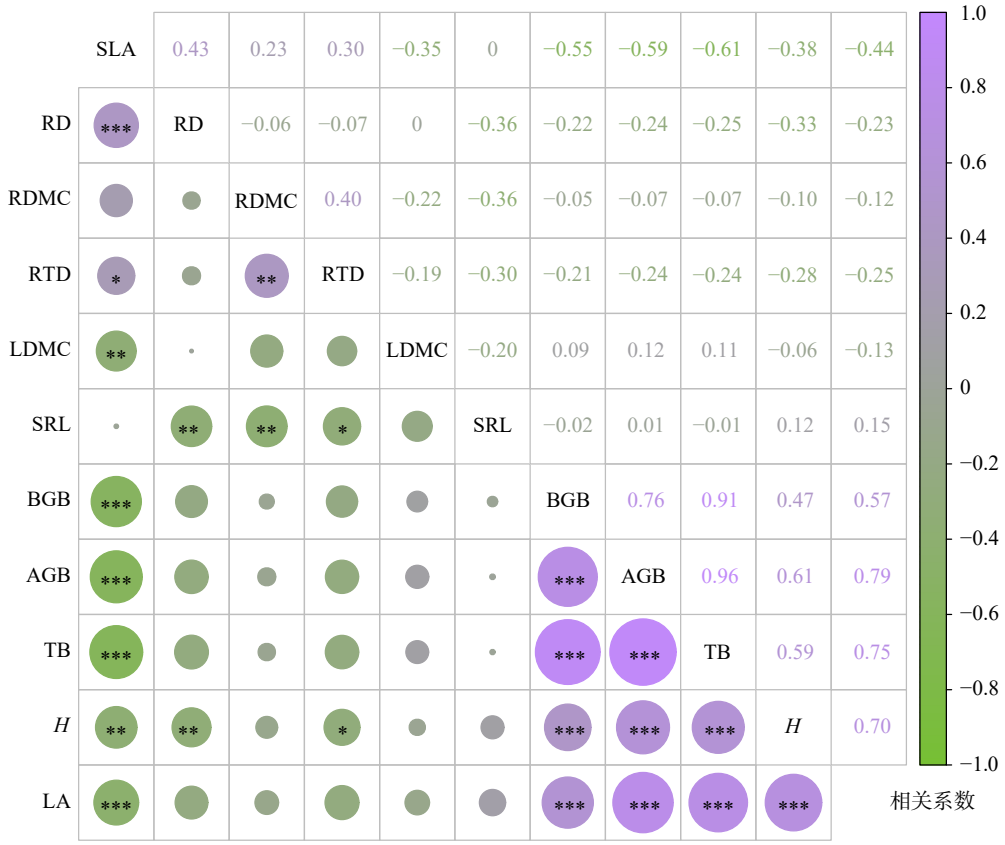


图 2 黑沙蒿幼苗功能性状

Fig. 2 Functional traits of *Artemisia ordosica* seedlings

喜光植物，其幼苗期尚处于光合器官发育不完全、形态调节能力有限的阶段，因此对光照下降的敏感性远高于成株。相比之下，一些耐荫或弱光适应型物种（如中华苦荬菜）能够在低光条件下通过提高光能利用效率维持生长[42]。这种物种间的光适应差异意味着黑沙蒿灌丛在为其他植物提供庇护的同时，却可能因遮光而削弱自身幼苗的更新空间，使光资源成为其同种更新的关键瓶颈。

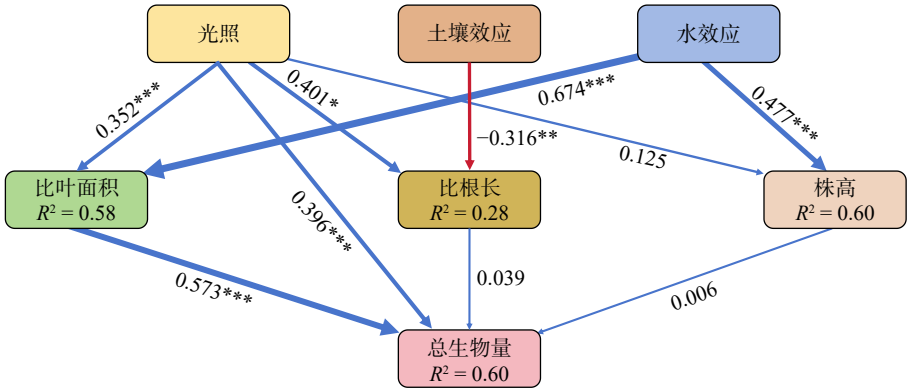
水分条件同样影响了黑沙蒿幼苗的生物量积累（图 4）。高水处理显著增加了地上和总生物量，但对地下生物量影响有限，表明水分主要通过促进叶片生长和光合产物向地上部分的分配而提升整体生长[43]。在干旱条件下，叶片水势下降通常快于根系，进而限制蒸腾与地上部扩展[44]。然而，光照不足时，水分补给的促进效应明显减弱，说明幼苗的生长受限首先来自光资源，而非水分。这一结果凸显出在黑沙蒿幼苗的资源需求序列中，光照具有更高的优先级。光照与水分之间存在显著交互作用（表 1）。在全光照条件下，水分增加显著促进幼苗生长；而在弱光条件下，这一促进作用几乎消失。这一现象在其他干旱区灌木中也有报道[44]，反映了资源层级性，当光资源受限时，即便有充足水分，幼苗仍无法有效利用，从而表现出典型的“光限制优先级”特征。由此可见，黑沙蒿成株一方面通过灌丛结构提高土壤水分，但另一方面遮光效应却抵消了水分带来的潜在优势，使其保育效应在同种幼苗阶段呈现出明显



数字代表相关系数，颜色梯度表示相关系数的大小与方向，绿色至紫色分别表示由正相关到负相关，圆圈大小反映相关强度的大小。

图 3　植物性状之间的相关性热图

Fig. 3　Heat map of correlations among plant traits



箭头方向代表因果效应方向，箭头颜色表示作用方向（蓝色为正向作用，红色为负向作用），箭头粗细反映标准化路径系数的相对大小。数字为标准化路径系数。

图 4　光照、水分和土壤处理对总生物量的影响路径

Fig. 4　Pathways of the effects of light, water, and soil treatments on total biomass

的负反馈特征。

土壤条件对黑沙蒿幼苗的生物量积累影响不显著(图 4)。以往的研究[45]表明，黑沙蒿显著增加了灌丛下土壤的养分含量。然而，土壤养分含量的增加，并未促进黑沙蒿幼苗的生长，这可能是由于幼苗早期生长主要依赖种子内储备的碳水化合物，而非土壤养分[46]。另外，有研究[47]显示，土壤对植物生长的影响周期较长，因此对于幼苗期的植物而言，土壤的影响较小。

总体而言，光照是限制黑沙蒿幼苗生物量积累的主导因子，而水分的促进作用依赖于光照条件是否充足，二者共同调控幼苗地上与地下生物量的分配格局。黑沙蒿灌丛在改善局部水分条件的同时，通过遮阴降低光照可利用性，从而抑制幼苗的生长表现。这种同时包含了促进和抑制的复杂效应体现了保育植物在种群更新过程中的“双重作用”。进一

步而言，该机制表明，黑沙蒿种群的持续更新可能更依赖于灌丛边缘或光照条件较好的微生境，而非灌丛内部，进而对其空间分布格局及后续群落结构产生深远影响。

3.2 光照、水分、土壤及其交互作用对黑沙蒿幼苗性状的影响

黑沙蒿幼苗对光照变化表现出显著的形态可塑性，遮光显著提高了比叶面积（图 2a），这与植物在弱光条件下通过扩大薄而轻的叶片来提高光能捕获效率的典型策略一致[48]。然而，比叶面积与地上生物量及总生物量均呈负相关（图 3），说明黑沙蒿幼苗虽然在形态上进行了补偿性调整，但并未获得足够的光合收益。这种“结构补偿失败”现象表明，其光合系统和资源再分配能力在幼苗阶段受到明显限制，难以像耐荫型草本植物那样通过提高光能利用效率弥补光强不足[49−50]。因此，在灌丛内部持续的弱光背景下，黑沙蒿幼苗难以形成能够维持生长的性状组合，其天然更新受阻可能源于这一光适应能力的根本限制。

叶干物质含量的变化进一步体现了幼苗在弱光下的资源权衡策略（图 2 ~ 3）。作为反映组织稳固性与保守性的重要指标[51]，叶干物质含量在遮光且高水处理下有所增加，说明水分供给可以在一定程度上缓解低光导致的叶组织稀疏化，帮助维持结构稳定性。这与资源分配理论所提出的“生长−防御权衡”一致[52−53]：在光资源不足时，幼苗倾向于增加结构性投入以提升耐受力。然而，叶干物质含量与比叶面积的显著负相关也表明，这种结构增强是以降低叶片扩张潜力为代价的，从而限制了捕光表面积的进一步提升，加剧了光限制下的生长困境。

根系性状的响应揭示了黑沙蒿幼苗在资源获取上的另一类权衡。根干物质含量与比根长的负相关关系（图 3）说明，幼苗通过调整根系的结构密度以平衡资源吸收与组织稳健性[54−55]。然而，本研究发现其根系对水分梯度的响应幅度较小，意味着黑沙蒿作为保育植物所表现出的深根与高资源利用能力，并未在幼苗阶段完全形成，导致其对水分变化的适应性较弱。

总体来看，黑沙蒿幼苗在光照与水分共同作用下展现出一系列性状权衡。弱光促使其增加比叶面积、减少根系投资，但这种组合无法带来有效的生物量积累；这可能是因为在光照充足时，其叶片结构趋于保守、根系投入较高，更有利于维持生长与资源均衡。而土壤这种对环境胁迫的有限可塑性，是其在灌丛内部更新受限的重要生理基础。尽管温室条件无法完全再现野外灌丛的复杂光斑结构与昼夜变化，但可控实验有效隔离了光照与水分的作用，使得本研究能够清晰识别幼苗适应策略的方向与限制。此外，未来若能结合光合测定、水分利用效率以及野外长期监测，将有助于进一步揭示灌丛微环境对黑沙蒿种群更新的持续调控机制。

3.3 黑沙蒿幼苗性状−生长关系揭示的更新限制机制

黑沙蒿幼苗的生物量积累与多个关键性状呈显著关联（图 3 ~ 4），体现了其在光−水梯度下形成的性状组合模式。株高与各生物量指标的显著正相关说明，高度可有效表征幼苗整体生长状况，是反映生长潜力的综合性指标。比叶面积与总生物量的负相关则进一步表明，幼苗虽然在弱光下通过提高比叶面积来增强光能捕获能力，但这一策略未能带来相应的碳收益，显示其叶片经济谱更偏资源保守型而非高回报型[56]。结构方程模型从整体路径角度揭示了这些性状间协同变化的机制来源。叶面积是连接环境因子与幼苗生长的关键中介性状，对总生物量具有最强的正向效应，说明幼苗的碳积累首先受到有效光能截获能力的限制，而不仅仅是依靠比叶面积提升所能补偿的。这也解释了为何幼苗在弱光条件下虽通过提高比叶面积表现出一定的形态补偿，但整体叶面积扩张受限，实际光合表面积并未显著增加，因而难以形成有效的生长收益。结构方程模型 还显示，光照既直接影响总生物量，又通过促进叶面积与株高产生强间接效应；而水分主要通过结构性生长间接影响生物量，其直接作用较弱。这些路径共同强调了光资源在幼苗生长限制中的核心地位，并决定了幼苗是否能够形成维持碳积累的性状组合。

需要指出的是，黑沙蒿灌丛在干旱环境中确实具有一定的保育作用，但其所形成的微环境并非优先促进自身幼苗更新，而是更有利于草本植物的生长。遮阴导致的光资源受限对黑沙蒿幼苗产生显著抑制作用，这与本研究结果一致。此外，已有研究[57]从凋落物积累、化感作用及丛枝菌根（AMF）等方面表明，灌丛内部环境可能进一步限制同种幼苗的建立。综合来看，黑沙蒿灌丛对自身幼苗表现出“促进−抑制并存但以抑制为主”的效应。

因此，尽管黑沙蒿灌丛在水分保持方面对幼苗具有一定正向作用，但整体上仍不利于其生长与定植。在灌木个体衰退后，受限的更新能力可能导致种群补充不足，从而提高群落向草本优势系统转变的潜在趋势。未来可通过将本研究揭示的关键机制与野外长期监测相结合，进一步验证灌丛空间结构变化对黑沙蒿更新过程的持续影响。

4 结　　论

本研究基于光照、水分和土壤 3 因子控制实验，探讨了黑沙蒿幼苗生长的限制机制。结果表明：光照是影响幼苗生长的主要限制因子，遮阴显著降低生物量与叶面积扩张；水分的促进作用依赖光照条件，在弱光下难以发挥；土壤对幼苗生长的直接影响较弱。综合来看，尽管黑沙蒿灌丛在干旱环境中具有一定保水作用，但其通过遮阴及潜在的种内外竞争对自身幼苗产生抑制效应，从而限制种群更新。从群落动态看，这种更新受限可能削弱灌木持续补充能力，并增加群落向草本优势系统转变的潜在趋势。本研究从资源限制与生物相互作用角度，揭示了干旱区保育植物的双重作用机制。研究结果对于理解毛乌素沙地灌丛效应的生态学机制以及制定针对性的植被恢复策略具有重要参考价值。

参　考　文　献

[1] 唐蛟, 殷金忠, 潘飞飞, 等. 生态恢复中灌丛保育效应研究进展 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2279−2285.
Tang J, Yin J Z, Pan F F, et al. Research progress on nurse effects of shrubs in ecological restoration [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(8): 2279−2285.

[2] 洪宇, 刘金福, 涂伟豪, 等. 基于生境质量构建森林生物多样性保育价值模型 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(1): 1−9.
Hong Y, Liu J F, Tu W H, et al. Construction of biodiversity protection value model for forest based on habitat quality [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(1): 1−9.

[3] 王兵, 宋庆丰. 森林生态系统物种多样性保育价值评估方法 [J]. 北京林业大学学报, 2012, 34(2): 155−160.
Wang B, Song Q F. Value assessing methods of species diversity conservation in forest ecosystem [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2012, 34(2): 155−160.

[4] 张玲玲, 刘子玥, 王瑞江. 广东兰科植物多样性保育现状 [J]. 生物多样性, 2020, 28(7): 787−795.
Zhang L L, Liu Z Y, Wang R J. The conservation status of orchids in Guangdong Province [J]. Biodiversity Science, 2020, 28(7): 787−795.

[5] 王彦武, 罗玲, 张峰, 等. 河西绿洲荒漠过渡带梭梭林土壤保育效应 [J]. 土壤学报, 2019, 56(3): 749−762.
Wang Y W, Luo L, Zhang F, et al. Soil conservation effect of *Haloxylon ammodendron* bushes in Hex Oasis Desert ecotone [J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56(3): 749−762.

[6] 田丽. 毛乌素沙地东南缘植被恢复中优势灌丛的保育作用研究 [D]. 西安: 陕西师范大学, 2016.
Tian L. Study on the conservation role of dominant shrub communities in vegetation restoration at the southeastern margin of the Mu Us Desert[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2016.

[7] 赵亚楠, 周玉蓉, 王红梅. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入下土壤水分空间异质性 [J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3577−3586.
Zhao Y N, Zhou Y R, Wang H M. Spatial heterogeneity of soil water content under introduced shrub(*Caragana korshinskii*) in desert grassland of the eastern Ningxia, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3577−3586.

[8] 田丽, 王孝安, 李晓炜. 毛乌素沙地优势灌丛对两种松树幼苗的保育作用 [J]. 生态学报, 2016, 36(24): 8044−8053.
Tian L, Wang X A, Li X W. Nurse effects of dominant shrubs on the seedlings of two *Pinus* species in the Mu Us Sandy Land in northwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): 8044−8053.

[9] 王正宁, 王新平, 刘博. 荒漠灌丛内降雨和土壤水分再分配 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(3): 755−760.
Wang Z N, Wang X P, Liu B. Rainfall and soil moisture redistribution induced by xerophytic shrubs in an arid desert ecosystem [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(3): 755−760.

[10] 赵亚楠, 杜艳艳, 马彦平, 等. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入过程中土壤有机碳变化及其空间格局预测 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(6): 1927−1935.
Zhao Y N, Du Y Y, Ma Y P, et al. Soil organic carbon dynamics and the prediction of their spatial changes in response to anthropogenically introduced shrub encroachment in desert steppe of the eastern Ningxia, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(6): 1927−1935.

[11] 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 等. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究 [J]. 生态学报, 2001, 21(9): 1413−1420.
Xu Z B, Dai L M, Chen J Q, et al. Natural regeneration condition in *Pinus koraiensis* broad-leavedmixed forest [J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(9): 1413−1420.

[12] 杨跃军, 孙向阳, 王保平. 森林土壤种子库与天然更新 [J]. 应用生态学报, 2001, 12(2): 304−308.
Yang Y J, Sun X Y, Wang B P. Forest soil seed bank and natural regeneration [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(2): 304−308.

[13] 图雅, 刘艳书, 朱媛君, 等. 锡林郭勒草原灌丛化对灌丛间地草本群落物种多样性和生物量的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(10): 57−67.
Tuya, Liu Y S, Zhu Y J, et al. Effects of shrub encroachment in Xilin Gol Steppe on the species diversity and biomass of herbaceous communities in shrub interspaces area [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(10): 57−67.

[14] 王哲, 张国盛, 王林和, 等. 毛乌素沙地天然臭柏群落有性更新的微生境特征 [J]. 干旱区资源与环境, 2007, 21(4): 156−163.
Wang Z, Zhang G S, Wang L H, et al. Microhabitat characteristics of natural regeneration of *Sabina vulgaris* community in Mu Us Sandland [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2007, 21(4): 156−163.

[15] Chandregowda M H, Murthy K, Bagchi S. Woody shrubs increase soil microbial functions and multifunctionality in a tropical semi-arid grazing ecosystem [J]. Journal of Arid Environments, 2018, 155: 65−72.

[16] 李国荣, 毛小青, 倪三川, 等. 浅析灌木与草本植物护坡效应 [J]. 草业科学, 2007, 24(6): 86−89.
Li G R, Mao X Q, Ni S C, et al. Brief analysis of the effect of slope protection by shrub-grass vegetation [J]. Pratacultural Science, 2007, 24(6): 86−89.

[17] 周火艳, 赵晓迪. 乌兰布和沙漠沙蒿灌丛的潜在适宜区及其自

然驱动力 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(2): 96−107.
Zhou H Y, Zhao X D. Potential suitable area and natural driving force of *Artemisia desertorum* shrub in Ulanbuh Desert of northwestern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(2): 96−107.

[18] 杨帆, 郭小平, 冯昶栋, 等. 干旱矿区利用夏季和上年秋季土壤种子库恢复植被研究 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(5): 93−102.
Yang F, Guo X P, Feng C D, et al. Using soil seed bank in summer and previous autumn to restore vegetation in arid mining area [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5): 93−102.

[19] 陈新栋, 曹文侠, 王世林, 等. 东祁连山灌丛凋落叶水浸提液对垂穗披碱草种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 生态学报, 2023, 43(6): 2524−2534.
Chen X D, Cao W X, Wang S L, et al. Effects of leaf litter aqueous extract on seed germination and seedling growth of *Elymus nutans* in eastern Qilian Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2524−2534.

[20] 王世林. 东祁连山退化高寒灌丛草地优势灌木对禁牧的响应机制研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2023.
Wang S L. Response mechanism of dominant shrubs to grazing exclusion in degraded alpine shrub-grasslands of the eastern Oilian Mountains[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2023.

[21] 李玉蓉, 陈林, 张雅琪, 等. 金露梅灌丛化对高山草甸植被特征及群落种间联结性的影响 [J]. 生态学报, 2025, 45(20): 10249−10261.
Li Y R, Chen L, Zhang Y Q, et al. Effects of shrub encroachment of *Potentilla fruticosa* on vegetation characteristics and interspecific associations in alpine meadows [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(20): 10249−10261.

[22] 孙毅. 宁夏白芨滩自然保护区柠条种群实生更新研究 [D]. 银川: 北方民族大学, 2016.
Sun Y. Studies on the seedling regeneration of *Caragana korshinskii* population in Baijitan National Nature Reserve of Ningxia, China[D]. Yinchuan: Northern Nationalities University, 2016.

[23] Príncipe A, Nunes A, Pinho P, et al. Modeling the long-term natural regeneration potential of woodlands in semi-arid regions to guide restoration efforts [J]. European Journal of Forest Research, 2014, 133(4): 757−767.

[24] Zhou W, Li C, Wang S, et al. Effects of vegetation restoration on soil properties and vegetation attributes in the arid and semi-arid regions of China [J]. Journal of Environmental Management, 2023, 343: 118186.

[25] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式 [J]. 植物生态学报, 1994, 18(1): 1−16.
Zhang X S. Ecological context of the Mu Us Desert and principles and optimization models for grassland development [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1994, 18(1): 1−16.

[26] 韩聪, 母艳梅, 查天山, 等. 2012–2016 年宁夏盐池毛乌素沙地黑沙蒿灌丛生态系统通量观测数据集 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(9): 1322−1332.
Han C, Mu Y M, Zha T S, et al. A dataset of ecosystem fluxes in a shrubland ecosystem of Mu Us Sandy Land in Yanchi, Ningxia, China (2012−2016) [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(9): 1322−1332.

[27] 罗凯, 贾昕, 母艳梅, 等. 增温对毛乌素沙地黑沙蒿和赖草凋落叶混合分解的调控具有时间依赖性 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(7): 1753−1761.
Luo K, Jia X, Mu Y M, et al. Regulation of warming on the mixed decomposition of *Artemisia ordosica* and *Leymus secalinus* litter in Mu Us Desert, China is time-dependent [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(7): 1753−1761.

[28] 苗春, 刘靓, 朱冠男, 等. 毛乌素沙地黑沙蒿对邻近草本植物氮吸收速率及比例的影响 [J]. 植物生态学报, 2025, 49(3): 446−459.
Miao C, Liu L, Zhu G N, et al. Effects of *Artemisia ordosica* on the nitrogen uptake rate and proportion of associated herbaceous plants in the Mu Us Sandy Land [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2025, 49(3): 446−459.

[29] 牛兰兰. 毛乌素沙地植被恢复模式及生态功能评价 [D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
Niu L L. Evaluation of eco-function on vegetation restoration model in Mu Us Sandy Land[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.

[30] 郭柯. 毛乌素沙地油蒿群落的循环演替 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 243−247.
Guo K. Cyclic succession of *Artemisia ordosica* Krasch community in the Mu Us Sandy Grassland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, 24(2): 243−247.

[31] 张文瑾. 毛乌素沙地典型植物叶片生态化学计量特征 [D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
Zhang W J. Foliar ecological stoichiometric characteristics of typical plants in the Mu Us Desert[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.

[32] 朱林峰, 张宇清, 秦树高, 等. 油蒿群落不同恢复阶段的土壤水分空间异质性及植被特征 [J]. 水土保持通报, 2015, 35(6): 58−63.
Zhu L F, Zhang Y Q, Qin S G, et al. Spatial heterogeneity of soil moisture and vegetation characteristics in *Artemisia ordosica* community at different succession stages [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2015, 35(6): 58−63.

[33] 何洁, 严友进, 易兴松, 等. 喀斯特地区土壤异质性及其与植物相互作用 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2249−2258.
He J, Yan Y J, Yi X S, et al. Soil heterogeneity and its interaction with plants in karst areas [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(6): 2249−2258.

[34] 徐铭泽, 赵洪贤, 李成, 等. 季节尺度毛乌素沙地黑沙蒿的叶片性状网络特征及驱动因素 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(12): 1650−1665.
Xu M Z, Zhao H X, Li C, et al. Characteristics of seasonal leaf trait network and its drivers in *Artemisia ordosica* in the Mu Us Sandy Land [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(12): 1650−1665.

[35] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325−339.
Liu X J, Ma K P. Plant functional traits-concepts, applications and future directions [J]. Scientia Sinica(Vitae), 2015,45(4): 325−339.

[36] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落 [J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6787−6796.
He N P, Liu C C, Zhang J H, et al. Perspectives and challenges in plant traits: from organs communities [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19): 6787−6796.

[37] Smith L M, Reynolds H L. Plant-soil feedbacks shift from negative to positive with decreasing light in forest understory species [J]. Ecology, 2015, 96(9): 2523−2532.

[38] Wang C, Fu B, Zhang L, et al. Soil moisture-plant interactions: an ecohydrological review [J]. Journal of Soils and Sediments, 2018, 19(1): 1−9.

[39] Feng W, Ma X, Yuan Z, et al. An experimental investigation of the precipitation utilization of plants in arid regions [J]. Plants, 2024, 13(5): 594.

[40] Sun W, Song X, Mu X, et al. Spatiotemporal vegetation cover variations associated with climate change and ecological restoration in the Loess Plateau [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 209: 87−99.

[41] Liu Y F, Fang H, Huang Z, et al. Shrub encroachment increases soil erosion risk in hillside alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau, NW China [J]. Catena, 2023, 222: 106842.

[42] Xiao Y, Song B, Galip N, et al. The 'fertilizer island effect' cannot eliminate competition between leguminous shrubs and symbiotic herbs in desert ecosystems [J]. Catena, 2024, 246: 108429.

[43] Zhao W, Yu X, Xu C, et al. Dynamic traceability effects of soil moisture on the precipitation-vegetation association in drylands [J]. Journal of Hydrology, 2022, 615: 128645.

[44] Xu T, Johnson D, Bardgett R D. Defoliation modifies the response of arbuscular mycorrhizal fungi to drought in temperate grassland [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 192: 109386.

[45] Magyar G, Kun Á, Oborny B, et al. Importance of plasticity and decision-making strategies for plant resource acquisition in spatio-temporally variable environments [J]. New Phytologist, 2007, 174(1): 182−193.

[46] Poorter H, Niinemets Ü, Ntagkas N, et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance [J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1073−1105.

[47] Ding X, Jia X, Xiang Y, et al. Histone modification and chromatin remodeling during the seed life cycle [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 865361.

[48] She W, Chen N, Zhang Y, et al. Precipitation and nitrogen deposition alter biocrust-vascular plant coexistence in a desert ecosystem: threshold and mechanisms [J]. Journal of Ecology, 2022, 110(4): 772−783.

[49] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 237−257.

[50] Zhang X, Tan X, Wang R, et al. Effects of soil moisture and light intensity on ecophysiological characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings [J]. Journal of Forestry Research, 2013, 24(2): 293−300.

[51] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428: 821−827.

[52] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or defend [J]. The Quarterly Review of Biology, 1992, 67(3): 283−335.

[53] 牛克昌. 青藏高原高寒草甸群落主要组分种繁殖特征对施肥和放牧的响应 [D]. 兰州: 兰州大学, 2008.
Niu K C. The response of reproductive trait of component species to fertilization and grazing in Oinghai-Tibetan alpine meadow[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2008.

[54] 杨小林, 张希明, 李义玲, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1268−1276.
Yang X L, Zhang X M, Li Y L, et al. Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimakan Desert area of China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008, 32(6): 1268−1276.

[55] 郭京衡, 曾凡江, 李尝君, 等. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(1): 36−44.
Guo J H, Zeng F J, Li C J, et al. Root architecture and ecological adaptation strategies in three shelterbelt plant species in the southern Taklimakan Desert [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(1): 36−44.

[56] 张潇, 秦立厚, 刘琪璟. 光合特性与长白山阔叶红松林主要树种凋落叶分解速率的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(11): 11−22.
Zhang X, Qin L H, Liu Q J. Relationship between photosynthetic characteristics and litter decomposition rate of main tree species in Changbai Mountain broadleaved Korean pine forest of northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(11): 11−22.

[57] 周刚, 乔秀娟, 徐耀粘, 等. 负密度制约假说的研究进展 [J]. 植物科学学报, 2023, 41(6): 759−767.
Zhou G, Qiao X J, Xu Y Z, et al. Advances in the negative density-dependent hypothesis [J]. Plant Science Journal, 2023, 41(6): 759−767.

（责任编辑　李　契
责任编委　余新晓）