

## 森林生态系统空心树研究进展

杨廉雁<sup>1,2</sup>, 张树斌<sup>1</sup>, 郑 征<sup>1</sup>

(1. 中国科学院 西双版纳热带植物园 昆明分部, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 空心树是森林生态系统的一个重要结构, 它在生物多样性保育方面发挥着重要作用, 对于巢居动物显得更为关键。综合阐述了近年来空心树生态学研究进展, 首先解释了空心树的界定和类型划分, 分析了森林生态系统中生物因子、非生物因子和树木自生特性对空心树形成的作用, 其次概述了空心树和树洞的丰富度与分配格局影响因素, 最后分析了空心树对森林生态系统生物多样性保护的作用。参 47

**关键词:** 森林生态学; 空心树; 树洞; 综述; 生物多样性; 动物生境

**中图分类号:** S718.5      **文献标志码:** A      **文章编号:** 1000-5692(2010)06-0928-07

## Research progress on the hollow-bearing trees in forest ecosystems

YANG Lian-yan<sup>1,2</sup>, ZHANG Shu-bin<sup>1</sup>, ZHENG Zheng<sup>1</sup>

(1. Kunming Section of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, Yunnan, China; 2. Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Hollow-bearing trees are key components of forest ecosystems, which play important roles in the biodiversity conservation, especially for hollow-dependent fauna. This paper describes the progress on the research of hollow-bearing trees over recent years. First, the paper explains the definition of hollow-bearing trees and types of tree hollow and the roles of biotic factors, abiotic factors and tree characteristics in the process of tree hollow formation in forests. Second, the paper summarizes the abundance and distribution of hollow-bearing trees and hollows. Finally, the paper presents the roles on biodiversity conservation of forest ecosystems. [Ch, 47 ref.]

**Key words:** forest ecology; hollow-bearing tree; tree hollow; review; biodiversity; zootope

空心树(hollow-bearing trees 或 cavity trees)是森林生态系统的重要组成部分, 它在维持森林动物群落的物种多样性方面起着重要作用<sup>[1]</sup>。空心树能够为树洞巢居动物提供临时性或永久性的的栖息、繁殖、过冬、取食和逃避天敌的场所。因此, 对森林生态系统中空心树的研究越来越受到各国生态学家的重视, 已成为森林生态系统管理以及森林动物多样性保护的重要研究内容之一。当前, 对空心树的研究主要涉及森林中空心树的数量和组成、空心树的管理、巢居动物对空心树的选择利用、空心树形成原因等诸多方面。研究报道主要来自澳大利亚桉树 *Eucalyptus* 林<sup>[1-8]</sup>, 北美的美国和加拿大及欧洲瑞典、爱沙尼亚等地的温带森林<sup>[9-14]</sup>, 而中国空心树的研究仅有个别的报道<sup>[15-18]</sup>。笔者从森林生态系统空心树的界定、类型、成因及其在生物多样性保育的作用等方面对近年来空心树的研究内容进行综述, 以期能促进中国森林空心树的研究。

收稿日期: 2010-01-21; 修回日期: 2010-05-14

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2003CB415100); 云南省自然科学基金资助项目(2003C0070M); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-066)

作者简介: 杨廉雁, 从事植物生态学研究。E-mail: vivian85111@163.com。通信作者: 张树斌, 硕士, 从事植物生态学研究。E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn

## 1 空心树的界定和树洞的类型

### 1.1 空心树的界定

目前,对空心树界定还没有统一的标准,但通常认为树干或树枝上具有 1 个以上直径 $\geq 2$  cm 洞口的树就被认为是空心树<sup>[5]</sup>。根据研究地区的森林生长情况和动物对树洞的利用情况,不同研究者在空心树的界定上往往不完全一致。在树木个体大小的尺度上,空心树的最小胸径范围是 5 ~ 40 cm,如在澳大利亚因为缺少啄木鸟 Picidae 等打洞动物,空心树的形成需要很长的时间,因此,澳大利亚许多桉树林的空心树调查中,只有胸径 $\geq 20$  cm 的树木才会被计入空心树<sup>[8]</sup>。而在北美和欧洲的温带森林,空心树的最小标准为胸径 10 cm<sup>[19]</sup>;中国哀牢山亚热带森林为空心树的最小标准为胸径 5 cm<sup>[18]</sup>。在树洞大小的尺度上,洞口尺度的最低标准也不一样,如澳大利亚桉树林的为 $\geq 1.0$  cm<sup>[20]</sup>, $\geq 2.0$  cm<sup>[21]</sup>和 $\geq 5.0$  cm<sup>[5]</sup>,哥斯达黎加和北美温带森林的为 $\geq 2.5$  cm<sup>[22-23]</sup>。

### 1.2 树洞的类型

不同的学者对空心树树洞的类型的划分亦不相同,但往往是根据树洞在树干的位置、形状和洞口尺寸来划分。如 Lindermayer 等<sup>[20]</sup>根据洞口位置分为 7 类,即:树干顶部断口(trunk top),树干中部洞口(trunk main),树干基部洞口(butt hollow),树干裂缝(fissure),侧枝顶部断口(branch end),侧枝中部洞口(branch middle)和刺刀型洞口(bayonet)。又再根据洞口直径分为 5 种:1 ~ 5, 6 ~ 15, 16 ~ 30, 31 ~ 60, 和  $> 61$  cm。王海涛<sup>[15-16]</sup>在研究鸟类对树洞选择利用时,根据洞口的自然状况,将树洞分为 3 种类型:结洞、裂洞和啄洞。结洞是于枯枝掉落处腐烂形成的树洞;裂洞是在树干或树枝处形成的裂隙状的树洞;啄洞即啄木鸟开凿的旧树洞。

## 2 空心树的形成及其影响因素

空心树是树干受到创伤之后一系列生物和非生物因子综合作用的结果。森林大火的高温、强风以及人为砍伐等外界干扰所导致的枝条断裂都会造成树干创伤<sup>[19]</sup>。分解者生物通过树干和树枝的破损处进入内部逐渐分解中心的木质部分逐渐形成空心树。在分解开始后,树木仍然还可存活很长时间。在这个过程中,非生物因子、生物因子和树木自身的特性强烈地影响着树洞的形成和扩大。

### 2.1 非生物因子

地形、气候条件、火烧和闪电等非生物因子的随机干扰强烈地影响树洞的形成与变化。若树木长期暴露在强风下,极易造成枝条断裂,使真菌易于进入心材,从而加速树洞的形成<sup>[5]</sup>。存活时间较长的树木遭遇随机自然干扰的可能性也将增大,并且更容易形成空心。同一物种可能具有各种类型和大小的树洞,这可能是由于在树木的不同部位微生境的差异造成的<sup>[19]</sup>。树干基部且朝向火烧的方位更容易形成火烧疤痕<sup>[24]</sup>,而火烧作用后分泌的化学物质吸引分解者生物对树木的进一步分解<sup>[25]</sup>,在树干这些部位形成的树洞要比其他部位的大。同样地,倒木也会加剧树干空心的形成,受邻近倒木的影响,树干会遭到损伤,而在受损部位形成的树洞可能要比其他部位大些<sup>[19]</sup>。林区温湿度等气象条件则会很大程度上影响到受损部位木质的分解作用,促进空心树的形成。

### 2.2 生物因子

树干创伤后,分解者生物对木质部的分解作用是形成空心树的重要原因,如白蚁、真菌等对空心树死木质的分解会导致树洞的形成和发展。白蚁的分解常常是在树木主干上形成一个洞,然后再扩大,直至扩张到枝条<sup>[26]</sup>。啄木鸟等打洞动物的作用被认为是空心树形成的一个重要因素。一些啄木鸟在树干上凿洞做巢,洞口直径可达 7 ~ 10 cm,洞深 25 ~ 40 cm,洞内宽 12 ~ 19 cm,而且每年还要在同一树上打新的洞<sup>[27-28]</sup>。而在北美和欧洲,啄木鸟成为主要的凿洞动物<sup>[29-31]</sup>。在瑞典中部的落叶林中,啄木鸟挖掘树干所形成的树洞占该林分树洞总数的 24%<sup>[30]</sup>。而在爱沙尼亚中东部的 Alam-Pedja 自然保护区内,适宜于树洞巢居动物利用的树洞中(洞口直径为 2.1 ~ 13.5 cm,树洞内径为 3.5 ~ 33.0 cm,洞深 1 ~ 120 cm),因啄木鸟挖掘树干形成的比列高达 87.8%<sup>[13]</sup>。然而,由于澳大利亚缺乏啄木鸟,空心树的形成往往需要上百年的时间<sup>[26]</sup>。可见啄木鸟等凿洞动物在这些地区空心树形成中发挥的

巨大作用。

### 2.3 树木自身的特征

树木自身的特征也强烈地影响着空心树的形成。这些特性包括树木的胸径、树高、年龄和衰老状况等<sup>[19]</sup>。很多研究表明,澳大利亚桉树树木的胸径与空心树的发生以及树洞大小具有很强的相关性<sup>[7,26]</sup>。Zheng 等<sup>[18]</sup>在哀牢山中山湿性常绿阔叶林的研究中发现胸径和空心树的出现之间存在逻辑斯蒂关系,胸径越大,形成空心树的概率越大,Lindenmayer 等<sup>[19]</sup>在研究澳大利亚干性和湿性 2 种桉树林树洞大小和类型时发现,大径级的桉树可能具有更多的树洞,而树洞相对来说也较大。胸径不仅影响空心树的树洞数目,还影响树洞在树木的分布位置和类型,更多的大径级树木具有枝端型的树洞,而小径级的树木则主干型树洞更为典型。通常,树洞的数目和洞口大小与树木的胸径成正比例关系,而和树高的平方根成反比例关系<sup>[19]</sup>。其原因可能是由于胸径较大且高度较小的树木更容易被分解,从而形成更多更大的树洞<sup>[25]</sup>。另外,树木遭到破损后会具有一些相应的反应机制,例如在伤口处形成愈合组织,在树干或枝条上形成的较小树洞,很可能由于树木形成愈合组织而逐渐消失<sup>[32]</sup>,但是随着树木年龄的增长,这些反应作用将会减弱<sup>[33]</sup>。树木木质腐烂和受分解者的分解作用的强度与木材的质量有关,不同树种木材的质量存在很大差异,这可能是导致不同树种形成树洞的概率不相同的原因之一。

Atkinson 等<sup>[34]</sup>对澳大利亚空心桉树的研究发现,许多桉树物种对白蚁和真菌的袭击具有很强的抗性,从而限制了这些物种树洞的形成和树洞的大小。当然,树木的不同部位也将对空心的形成造成影响,空心的发生在树木的基部更为普遍且空心的比例也更大。对巴西亚马逊中部的雨林树干不规则和空心对体积和生物量估计影响的调查中,在胸径处取的树干圆盘中,具有空心的比例占 7.7%,且空心的面积占该处圆盘面积的 9.0%;而在树干的第 1 个主分枝处取的圆盘中,具有空心的比例仅为 3.2%<sup>[9]</sup>。树冠结构对于空心树树洞数量和大小是一个很好的参考指标,因为树冠特征很好地反映了树木的衰老状况,而树干空心在衰老树木中更易形成。不同物种间树洞大小的差异与不同树种间顶端优势、生长型和形态的差异相关<sup>[35]</sup>,而形态的差异又反过来会影响到树木空心的形成过程。

## 3 空心树和树洞的丰富度与分配格局

一些调查表明,在不同的森林中心空心树和树洞的丰富度存在很大的差异。导致这种差异原因与森林的生境、演替阶段以及立木密度等有关。北美的温带森林,活空心树密度和空心枯立木的密度分别为 36 ~ 54 株·hm<sup>-2</sup> 和 6 ~ 9 株·hm<sup>-2</sup>,南美的热带森林的活空心树密度和空心枯立木密度为 58 株·hm<sup>-2</sup> 和 11 株·hm<sup>-2</sup>。在云南哀牢山保存相对完整的亚热带中山湿性常绿阔叶林中,活空心树和空心枯立木密度分别为 82 株·hm<sup>-2</sup> 和 12 株·hm<sup>-2</sup>,相比之下亚热带常绿阔叶林的空心树更加丰富<sup>[18]</sup>。Zheng 等<sup>[18]</sup>在比较了热带、亚热带和温带森林的空心树密度后得出结论,森林的重要结构特征——树木密度是空心树密度的重要确定因子。另外,生境条件也被认为与空心树的密度有关。在一些森林里,树木的胸径和年龄随着森林湿度的增加而增加,导致湿性森林比干性森林拥有更多的空心树和树洞。火对洞口形成的也有显著作用,尤其在干性森林里,火对洞口数量的影响比湿性森林的更大。森林的不同演替阶段也会对空心树的密度造成影响,跟次生林相比,原始林中的老龄大树更丰富,因此,原始林的树木遭受的干扰更多而且时间更长,有更多的机会形成空心树<sup>[21]</sup>。

不同树种形成树洞的概率不相同。Harper 等<sup>[5]</sup>根据对澳大利亚桉树林 9 个树种空心树分配进行了调查,结果显示 9 个树种间的空心概率存在差异。种类差异还体现在树洞尺度上。Wormington 等<sup>[8]</sup>对澳大利亚昆士兰州的亚热带森林里 6 种树种进行了研究,同样发现它们出现空心的概率不同,6 个树种树洞的大小和数量都不一样。根据对哀牢山中山湿性常绿阔叶林调查,发现导致 23 个主要树种的空心树发生概率差异的主要因素是平均胸径,它能够解释森林中树种空心出现概率差异原因的 69%。另外,空心树发生概率的差异还可能受到树木一些特征差异的影响,如树木顶端优势、萌生特点、硬度和化学组成等<sup>[18]</sup>。

欧洲和北美的温带森林树洞的密度变化很大。欧洲云杉 *Picea abies* 林的树洞数量最丰富,其密度高达 72.0 个·hm<sup>-2</sup>,而树洞最少的出现在欧洲赤松 *Pinus sylvestris* 林,平均为 0.3 个·hm<sup>-2</sup>。Boyle 等<sup>[22]</sup>在



比较了不同纬度森林中空心树的丰富度, 基于对 62 组树洞密度的数据(35°S 到 67°44'N)的比较, 发现纬度增加 10°, 树洞密度减少  $44.7 \pm 11.4$  个·hm<sup>-2</sup>。即使在去除热带雨林个别很高观测数据后, 在相同条件下, 树洞密度仍然减少  $24.9 \pm 6.0$  个·hm<sup>-2</sup>。树洞数量随胸径而增加。

## 4 空心树在生物多样性保育方面的作用

### 4.1 空心树在生物多样性保育方面的作用

树洞可为各种动物提供巢居和繁殖场所。在澳大利亚, 估计有 400 种脊椎动物利用树洞, 占澳大利亚哺乳动物 42%, 鸟类的 17%和两栖爬行类动物的 28%<sup>[33]</sup>。研究表明, 在澳大利亚昆士兰东南部干性硬叶林中, 至少需要 4 ~ 6 株·hm<sup>-2</sup> 空心树才能基本维持树栖袋鼠的种类和丰度<sup>[36]</sup>。甚至有学者认为, 不同森林类型脊椎动物丰度的差异一定程度上可以归于不同树种树洞大小的差异<sup>[37]</sup>。无脊椎动物也同样要利用空心树及其树洞。对美国中南部森林研究中发现, 当地已知的无脊椎动物中, 58%的要利用空心树及其树洞<sup>[38]</sup>。可见, 空心树在森林生态系统生物多样性保育方面发挥着不可替代的作用。

### 4.2 树洞特性对树洞巢居动物选择利用影响

不同树洞巢居动物利用不同类型的空心树及树洞类型。树洞的特性对于许多树洞巢居动物对树洞的选择利用显得比较重要<sup>[20]</sup>。这些特征包括洞口直径、洞口深度、树洞距地面的距离以及树洞在树干的分布位置等<sup>[25,32-33]</sup>。洞口大小是树洞对于树洞巢居动物所利用的一个重要的因素。树栖袋鼠 *Dendrolagus* 所利用的树洞大小和袋鼠体型大小有很大关系<sup>[33]</sup>。但是有些动物优先利用那些含有多个树洞和冠层有死枝的树木, 原因可能是这些树具有的树洞洞口较小, 反而适合某些脊椎动物利用<sup>[39]</sup>。Saunders 等<sup>[40]</sup>在研究树干空心对于美冠鹦鹉 *Cacatua galerita* 的可利用性和尺寸选择时发现, 洞口大小和内径是美冠鹦鹉对树洞选择利用的重要决定因子。有些蝙蝠 *Craseonycteris thonglongyai* 优先利用较小洞口的树洞<sup>[31]</sup>。洞口方向会影响许多鸟类和哺乳动物对树洞的利用<sup>[41]</sup>。Luck<sup>[42]</sup>在研究红旋木雀 *Climacteris rufa* 的生境时发现, 洞口与水平方向的夹角大于 50°且洞口直径在 5 ~ 10 cm 的树洞优先被红旋木雀所利用。王海涛等<sup>[15]</sup>的研究也发现, 洞口方向是次级洞巢鸟巢位选择的重要因素之一, 次级洞巢鸟对西北向树洞的利用较少, 这可能是与温度和降雨有关。树洞的环境质量对于许多的树洞巢居动物繁殖非常重要。一些动物会有意地避开开口方向朝上的树洞, 这样动物就可以避免雨水进入到树洞中, 而有些物种喜好较干的生境, 所以优先选择具有较大洞口的树洞, 这样就可以有效地降低洞内的湿度<sup>[43]</sup>。在新西兰温带气候环境中, 树洞的微气象环境质量显著地影响树栖雌性蝙蝠对生产环境的选择。长尾蝙蝠 *Chalinolobus tuberculatus* 选择分枝结巴处的小洞, 与周围外部环境比较, 这种洞具有更稳定的微气象环境, 温度和湿度变化范围小, 白天凉爽夜晚温暖, 湿度变化更小<sup>[44]</sup>。暗示树洞的可利用性会影响到树洞利用动物的种群数量。总之, 动物对空心树及其树洞选择利用与以下几个因素有关: ①动物自身的体型大小; ②动物的热调节需要; ③巢位的种间竞争; ④捕食作用; ⑤动物的群居行为<sup>[1]</sup>。

### 4.3 空心树对植物的影响

在空心树的形成过程中, 当树木遭到外界干扰, 如昆虫侵害和病原菌危害等, 会通过体内次生合成途径合成挥发性有机物(volatile organic compounds, VOCs)。这些挥发性物质会对寄生植物的种子萌发和幼苗生长起到诱导作用, 而在胁迫条件下寄主抵御寄生植物寄生的能力往往下降<sup>[45]</sup>。Rhoads和Baldwin在对糖槭树 *Acer saccharum*, 杨树 *Populus euromae-ricana* 和欧洲桤木 *Alnus glutinosa* 进行研究时发现当这些树种受到机械损伤或被昆虫取食后, 不仅受害树木本身, 而且与其邻近的健康树木也会产生抵御伤害的酚类物质(如水解丹宁等)<sup>[45]</sup>。

随着洞口的增大, 心材的逐步分解, 再加上寄生植物对树木营养的掠夺式吸取, 对树木自身的生物量、可用材积等都会造成很大的影响。在澳大利亚的一些桉树林中, 每年因为树木空心造成的圆木损失达到 51% ~ 92%<sup>[46]</sup>。

## 5 空心树保护的意义

现在人们普遍接受空心树对野生动物的重要性, 树洞的减少或其可利用性降低, 都会极大地限制

树洞巢居动物的多样性和丰度<sup>[37]</sup>。大量的空心树的砍伐将会减少树洞的数量,从而会严重地破坏树洞巢居动物的生境<sup>[47]</sup>,在一定程度上,还可能导致一些濒危动物的灭绝。因为空心树的形成是一个缓慢的过程,如果在伐木过程中大量的空心树被移走,那么将很难恢复到原有的水平。空心树对野生动物很重要,空心树形成需要较长时间,因此,在森林采伐、森林经营、树种选择等生产经营活动中要注意空心树的保护,保护好森林生态系统的生境完整性和树洞巢居动物赖以生存的生境。另外,不同树种间树洞的类型和大小存在很大差异,在造林时就要考虑多种树种组成的混交林容易形成空心树的树种选择、保留和补植。这样才能够提供各种类型的树洞,满足不同动物对树洞生境的需要<sup>[8]</sup>,而且对森林生态系统恢复具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] GIBBONS P, LINDENMAYER D B. Issues associated with the retention of hollow-bearing trees within eucalypt forests managed for wood production [J]. *For Ecol Manage*, 1996, **83** (3): 245 – 279.
- [2] GIBBONS P, LINDENMAYER D B, BARRY S C, *et al.* The effects of slash burning on the mortality and collapse of trees retained on logged sites in south-eastern Australia [J]. *For Ecol Manage*, 2000, **139** (1–3): 51 – 61.
- [3] GIBBONS P, LINDENMAYER D B, BARRY S C, *et al.* Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management [J]. *Biol Conserv*, 2002, **103** (1): 1 – 12.
- [4] HARPER M J, MCCARTHY M A, VAN DER REE R, *et al.* Overcoming bias in ground-based surveys of hollow-bearing trees using double-sampling [J]. *For Ecol Manage*, 2004, **190** (2/3): 291 – 300.
- [5] HARPER M J, MCCARTHY M A, VAN DER REE R, *et al.* The abundance of hollow-bearing trees in urban dry sclerophyll forest and the effect of wind on hollow development [J]. *Biol Conserv*, 2005, **122** (2): 181 – 192.
- [6] LINDENMAYER D B, OUGH K. Salvage logging in the montane ash eucalypt forests of the central highlands of Victoria and its potential impacts on biodiversity [J]. *Conserv Biol*, 2006, **20** (4): 1005 – 1015.
- [7] LINDENMAYER D B, CUNNINGHAM R B, TANTON M T, *et al.* Characteristics of hollow-bearing trees occupied by arboreal marsupials in the montane ash forests of the Central Highlands of Victoria, south-east Australia [J]. *For Ecol Manage*, 1991, **40** (3–4): 289 – 308.
- [8] WORMINGTON K R, LAMB D, MCCALLUM H I, *et al.* The characteristics of six species of living hollow-bearing trees and their importance for arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia [J]. *For Ecol Manage*, 2003, **182** (1–3): 75 – 92.
- [9] NOGUEIRA E M, NELSON B W, FEARNSIDE P M. Volume and biomass of trees in central Amazonia: influence of irregularly shaped and hollow trunks [J]. *For Ecol Manage*, 2006, **227** (1–2): 14 – 21.
- [10] DOBKIN D S, RICH A C, PRETARE J A, *et al.* Nest-site relationship among cavity-nesting birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the northwestern Great Basin [J]. *The Condor*, 1995, **87**: 694 – 707.
- [11] RENDELL W B, ROBERTSON R J. Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for tree swallows breeding in natural cavities [J]. *The Condor*, 1989, **91**: 875 – 885.
- [12] THOMAS R. Influence of stand size and quality of hollows on saproxylic beetles in Sweden [J]. *Biol Conserv*, 2002, **103** (1): 85 – 91.
- [13] REMM J, LÖHMUS A, REMM K. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines [J]. *For Ecol Manage*, 2006, **221** (1–3): 267 – 277.
- [14] NAWANGE S R, SHAKYA K, NAIDU J, *et al.* Decayed wood inside hollow trunks of living trees of *Tamarindus indica*, *Syzygium cumini* and *Mangifera indica* as natural habitat of *Cryptococcus neoformans* and their serotypes in Jabalpur City of Central India [J]. *J Med Mycol*, 2006, **16** (2): 63 – 71.
- [15] 王海涛, 高玮. 次级洞巢鸟对次生林天然树洞的利用[J]. 动物学研究, 2002, **23** (2): 136 – 140.  
WANG Haitao, GAO Wei. Utilization of natural cavities by secondary cavity-nesting birds in secondary forest [J]. *Zool Res*, 2002, **23** (2): 136 – 140.
- [16] 王海涛, 高玮, 万冬梅, 等. 利用天然树洞繁殖的5种鸟的巢位特征及繁殖成功率[J]. 生态学报, 2003, **23** (7): 1377 – 1385.  
WANG Haitao, GAO Wei, WAN Dongmei, *et al.* Nest-site characteristics and reproductive success of five species of birds breeding in natural cavities [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **23** (7): 1377 – 1385.

- [17] 张树斌, 郑征. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木木质残体呼吸作用初步研究[J]. 山地学报, 2008, **26** (3): 300 – 307.
- ZHANG Shubin, ZHENG Zheng. A preliminary research on respiration of woody debris of hollow-bearing tree in the montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains, Yunnan, China [J]. *J Mt Sci*, 2008, **26** (3): 300 – 307.
- [18] ZHENG Zheng, ZHANG Shubin, YANG Guoping, *et al.* Abundance and distribution of cavity trees in an old-growth subtropical montane evergreen broad-leaved forest [J]. *Can J For Res*, 2009, **39**: 2234 – 2245.
- [19] FAN Z, SHIFLEY S, SPETICH M, *et al.* Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests [J]. *Can J For Res*, 2003, **33**: 1481 – 1494.
- [20] LINDENMAYER D B, CUNNINGHAM R B, POPE M L, *et al.* Cavity sizes and types in Australian eucalypts from wet and dry forest types—a simple rule of thumb for estimating size and number of cavities [J]. *For Ecol Manage*, 2000, **137** (1–3): 139 – 150.
- [21] WORMINGTON K R, LAMB D, MCCALLUM H I, *et al.* The characteristics of six species of living hollow-bearing trees and their importance for arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia [J]. *For Ecol Manage*, 2003, **182** (1–3): 75 – 92.
- [22] BOYLE W, GANONG C, CLARK D, *et al.* Density, distribution, and attributes of tree cavities in an old-growth tropical rain forest [J]. *Biotropica*, 2008, **40**: 241 – 245.
- [23] WILKES J. Stem decay in deciduous hardwoods: an overview [J]. *Aust For*, 1982, **45**: 42 – 50.
- [24] GILL A M. Toward an understanding of fire-scar formation: field observation and laboratory simulation [J]. *For Sci*, 1974, **20** (3): 198 – 205.
- [25] INIONS G B, TANTON M T, DAVEY S M. Effects of fire on the availability of hollows in trees used by the Common Brushtail Possum, *Trichosurus vulpecula* Kerr, 1792 and the Ringtail Possum, *Pseudocheirus peregrinus* Boddaerts, 1785 [J]. *Aust Wildl Res*, 1989, **16** (4): 449 – 458.
- [26] MACKOWSKI C M. The ontogeny of hollows in blackbutt, eucalyptus pilularis and its relevance to the management of forests for possums, gliders and timber [M]// SMITH A P, HUME I D. *Possums and Gliders*. Sydney: Surrey Beatty, 1984.
- [27] 孙明荣, 李克庆, 朱九军, 等. 3 种啄木鸟的繁殖习性及对昆虫的取食研究[J]. 森林害虫与疾病, 2002, **21** (2): 12 – 14.
- SUN Mingrong, LI Keqing, ZHU Jiujun, *et al.* Reproduction habits of three species of woodpeckers and their prey on insects [J]. *For Pest Dis*, 2002, **21** (2): 12 – 14.
- [28] 朱元龙. 黑枕绿啄木鸟生态习性的初步观察[J]. 中国生物防治, 2003, **19** (1): 45 – 46.
- ZHU Yunlong. Preliminary observation on the ecological habits of *Picus canus* [J]. *Chin J Biol Contr*, 2003, **19** (1): 45 – 46.
- [29] BRANDEIS T J, NEWTON M, FILIP G M, *et al.* Cavity-nester habitat development in artificially made Douglas-firs [J]. *J Wildl Manage*, 2002, **66**: 625 – 633.
- [30] CARLSON A, SANDSTRÖM U, OLSSON K. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest [J]. *Ardea*, 1998, **86**: 109 – 119.
- [31] CONNER R N, RUDOLPH D C, SAENZ D, *et al.* Heartwood, sapwood, and fungal decay associated with red-cockaded woodpecker cavity trees [J]. *J Wildl Manage*, 1994, **58**: 728 – 734.
- [32] GIBBONS P. *Habitat-tree Retention in Wood Production Forests* [D]. Canberra: The Australian national university, 1999.
- [33] AMBROSE G J. *An Ecological and Behavioral Study of Vertebrates Using Hollows in Eucalypt Branches* [D]. Melbourne: La Trobe University, 1982.
- [34] ATKINSON P R, NIXON K M, SHAW M J P. On the susceptibility of *Eucalyptus* species and clones to attack by *Macrotermes natalensis* Haviland (Isoptera: Termitidae) [J]. *For Ecol Manage*, 1992, **48** (1–2): 15 – 30.
- [35] JACOBS M R. *Growth Habits of the Eucalypts* [M]. Canberra: Commonwealth of Australia Government Printer, 1955.
- [36] WORMINGTON K R, LAMB D, MCCALLUM H I, *et al.* Habitat requirements for the conservation of arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia [J]. *For Sci*, 2002, **48**: 1 – 11.
- [37] BRAITHWAITE L W, TURNER J, KELLY J. Studies on the arboreal marsupial fauna of eucalypt forests being harvested for woodpulp at Eden, N.S.W. (III) Relationships between faunal densities, eucalypt occurrence and foliage nutrients

- and soil parent material [J]. *Aust Wildl Res*, 1984, **11**: 41 – 48.
- [38] MCCOMB W C, NOBLE R E. Nest-box and natural cavity use in three mid-south forest habitats [J]. *J Wildl Manage*, 1981, **45** (1): 93 – 101.
- [39] GIBBONS P, LINDENMAYER D B, BARRY S C, *et al.* Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management [J]. *Biol Conserv*, 2002, **103** (1): 1 – 12.
- [40] SAUNDERS D A, SMITH G T, ROWLEY I. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites to os (Psittaciformes) in Western Australia [J]. *Aust Wildl Res*, 1982, **6**: 205 – 216.
- [41] LINDENMAYER D B, CUNNINGHAM R B, TANTON M T, *et al.* The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the Central Highlands of Victoria, south-east Australia (I) Factors affecting the occupancy of trees with hollows [J]. *Biol Conserv*, 1990, **54** (2): 111 – 131.
- [42] LUCK G W. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*) (I) Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales [J]. *Biol Conserv*, 2002, **105** (3): 383 – 394.
- [43] RANIUS T. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden [J]. *Biol Conserv*, 2002, **103** (1): 85 – 91.
- [44] SEDGELEY J A. Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat (*Chalinolobus tuberculatus*), in New Zealand [J]. *J Appl Ecol*, 2001, **38**: 425 – 438.
- [45] 左照江, 张汝民, 高岩. 植物间挥发物信号的研究进展 [J]. 植物学报, 2009, **44** (2): 245 – 252.  
ZUO Zhaojiang, ZHANG Rumin, GAO Yan. Research advance in volatile signals among plants [J]. *Chin Sci Bull*, 2009, **44** (2): 245 – 252
- [46] 周维, 林华峰. 白蚁与真菌的关系研究进展 [J]. 安徽农学通报, 2009, **15** (8): 183 – 186.  
ZHOU Wei, LIN Huafeng. Advance in research of the relationship between termites and fungus [J]. *Anhui Agric Sci Bull*, 2009, **15** (8): 183 – 186.
- [47] LOYN R H. Strategies for conserving wildlife in commercially productive eucalypt forest [J]. *Aust For*, 1985, **48**: 95 – 101.