

DOI: 10.5846/stxb201711282129

刘俊雁, 郑征, 董廷发. 西双版纳不同森林类型的树洞密度及其特征. 生态学报, 2019, 39(2): 494–501.

Liu J Y, Zheng Z, Dong T F. Cavity density and characteristics in different tropical forest types in Xishuangbanna, southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(2): 494–501.

## 西双版纳不同森林类型的树洞密度及其特征

刘俊雁<sup>1,2</sup>, 郑征<sup>2</sup>, 董廷发<sup>1,\*</sup>

1 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室 西华师范大学生命科学学院, 南充 637009

2 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303

**摘要:** 树洞是森林生态系统的重要组成部分, 它能为许多动物提供栖息、筑巢、繁殖和躲避天敌的场所。因而, 树洞的密度和特征通常被认为是限制树洞巢居动物多样性和丰富度的主要因子。然而, 目前国内外对热带森林的树洞密度和洞口特征研究较少。选取西双版纳 20 hm<sup>2</sup> 热带森林动态监测样地(包括热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林)为研究对象, 采用地面观测法调查了所有胸径 ≥ 5 cm 的活体乔木上的树洞, 分析其树洞密度和特征(高度、洞口大小、类型和洞口方位), 并探讨树洞在不同森林类型间的差异。结果表明: (1) 热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林的树洞密度不存在显著差异; (2) 两种森林类型的树洞均以高度较低、洞口较小、干中部洞口为主, 受盛行风的影响洞口朝向主要集中在东北方向; (3) 树洞高度、类型和洞口方位在两种森林间的分布差异显著 ( $P < 0.01$ ), 而洞口大小不存在明显差异。结果表明森林类型会影响树洞的特征, 因而加强森林生境异质性的保护对维持树洞巢居动物的需要具有重要意义。

**关键词:** 树洞; 森林类型; 特征; 热带森林

## Cavity density and characteristics in different tropical forest types in Xishuangbanna, southwest China

LIU Junyan<sup>1,2</sup>, ZHENG Zheng<sup>2</sup>, DONG Tingfa<sup>1,\*</sup>

1 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, and College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009, China

2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

**Abstract:** Tree cavities are important components in forest ecosystems, as they can provide habitats for roosting, nesting, breeding, or shelters for many animals. Thus, cavity density and characteristics have been generally considered as limiting factors for cavity-dependent fauna. However, limited studies on tree cavity density and characteristics have been conducted in the tropics to date. In this study, we aimed to analyze cavity density and characteristics (height, size, type, and orientation) in tropical forests and determine potential differences across different forest types. A ground-based observation was conducted in 20 hm<sup>2</sup> forest dynamic plots of tropical seasonal rain and montane evergreen broad-leaved forests in Xishuangbanna, southwest China. We found that the cavity densities did not differ between the two forests. Most of the cavities in the two forests occurred at a lower height from the ground, with a narrower entrance diameter, and were located in the main trunk. In addition, the orientation of cavity entrances was mainly toward the northeast, which was influenced by the prevailing wind. In contrast to similar cavity sizes between the two forest types, the height, type, and orientation of cavities were significantly different ( $P < 0.01$ ). Together, these results indicate that cavity characteristics were influenced by forest types, and highlighted the importance of forest heterogeneity in providing resources for cavity-dependent fauna.

基金项目: 四川省教育厅资助项目(17AZ0374); 西华师范大学英才基金项目(17YC323)

收稿日期: 2017-11-28; 网络出版日期: 2018-10-18

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongtf@aliyun.com

<http://www.ecologica.cn>

**Key Words:** cavity; forest type; characteristic; tropical forest

树洞是森林生态系统的重要组成部分,它能为许多动物提供栖息、筑巢、繁殖和躲避天敌的场所,在维持森林生态系统物种多样性方面起着重要作用<sup>[1-3]</sup>。树洞的密度直接影响了树洞巢居动物的多样性和丰富度<sup>[1,4]</sup>。此外,树洞的特征(如高度、洞口大小、类型和洞口方位)也是限制树洞巢居动物丰富度的主要因素,这是因为不同的树洞巢居动物对树洞特征的需求不同<sup>[5-6]</sup>。因此,对树洞密度和特征的研究有助于森林经营管理和生物多样性的保护<sup>[3,7]</sup>。

一些研究表明树洞密度和特征在不同森林类型下存在差异。例如,湿性森林中的树洞数量明显多于干性森林<sup>[8-9]</sup>。相比半落叶森林,落叶森林中的树洞数量更少并且洞口直径也更小<sup>[10]</sup>。造成不同森林类型下树洞密度和特征差异的原因可能是多方面的,比如林分特征(树种组成和树木密度)、土壤肥力、地形因素和一些随机事件(如火烧、强风)等<sup>[11-14]</sup>。然而,这些研究结果多来自温带地区,对热带地区不同森林类型的树洞特征和密度研究甚少,仅见 Vázquez 和 Renton<sup>[10]</sup>在墨西哥热带不同森林树洞的研究。热带森林中拥有丰富的树洞巢居动物,因而在热带地区开展对不同森林类型树洞密度及特征的研究对于树洞巢居动物的保护是十分必要的。然而,树洞密度和特征是否广泛在不同热带森林类型中存在显著差异,还需要更多的验证研究。西双版纳在水分、热量条件和海拔分布上都处于极限条件<sup>[15]</sup>,是我国生物多样性保护的关键和热点地区<sup>[16]</sup>。该地区森林植被类型多样,其中地带性植被热带季节雨林和该地面积最大的热带山地常绿阔叶林分布在不同海拔上,环境差异明显,在树种组成上也各不相同<sup>[17]</sup>。然而,这两种森林类型的树洞密度和特征是否存在差异尚不清楚。本研究以西双版纳热带森林动态监测样地内两种森林类型(热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林)为对象,调查树洞的密度及特征,并探讨其在不同森林类型间是否存在差异及其影响因素,为热带森林生物多样性的保育提供建议。

## 1 研究区概况

本研究选取在中国科学院西双版纳热带森林动态监测样地进行。该研究样地位于西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山脚,样地地理位置为 21°36'42"—21°36'58" N, 101°34'26"—101°34'47" E, 样地面积为 20 hm<sup>2</sup>, 东西长 500 m, 南北长 400 m, 分为 500 个 20 m×20 m 的样方, 样地内海拔变化范围为 709—869 m。样地树种组成丰富, 共有 468 种, 隶属于 213 属和 70 科<sup>[18-19]</sup>。根据 Zhu 等<sup>[20]</sup>对西双版纳植被类型的划分, 样地主要包括两种植被类型, 分别是以龙脑香科(Dipterocarpaceae)植物望天树(*Parashorea chinensis*)为主的热带季节雨林和以壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)植物为主的热带山地常绿阔叶林<sup>[21]</sup>(图 1)。

## 2 研究方法

### 2.1 树洞的调查

对 20 hm<sup>2</sup>样地内所有胸径≥5 cm 的活体乔木进行树洞的调查,记录树干及大枝上洞口直径≥2 cm 的树洞。对于位置较高的洞口,则利用望远镜(10×25)进行地面观察,确定树洞所在位置并对其大小和高度进行估测<sup>[22]</sup>。记录所有树洞的特征:树洞高度、洞口大小、树洞类型和洞口方位。按照树洞出现的位置和形状划分为 7 种类型:干基部洞口、干中部洞口、干顶部洞口、树干裂缝、侧枝中部洞口、侧枝顶部洞口及侧枝裂缝<sup>[22]</sup>。为尽可能减少实验误差,树洞的观测选在林内光照强的时段(10:00—16:00)进行观测,并只有在 3 个观察者重复确认后才记录。

### 2.2 数据处理与分析

树干或大枝上具有一个以上树洞的树木成为空心树<sup>[23]</sup>。将总的树洞数除以全部调查的树木数(包括没有形成树洞的树木)得到个体树洞数(个/株)。将调查的乔木按胸径大小分为 4 级:5—20, 20—40, 40—60, ≥60 cm。分别统计各森林类型的树木平均胸径、树木密度、各胸径级下的树木密度、树洞密度、空心树密度和

个体树洞数。再运用非参数 Mann-Whitney U 检验比较上述指标在两种森林类型之间是否存在显著差异。

将树洞按高度划分为 6 级: < 2, 2—4, 4—6, 6—8, 8—10,  $\geq 10$  m。按洞口大小划分为 5 级: 2—5, 5—15, 15—30, 30—60,  $\geq 60$  cm。按洞口朝向, 将其划分为 5 种类型: 北(> 315—45°), 东(> 45—135°), 南(> 135—225°), 西(> 225—315°) 和朝上。利用卡方检验分析树洞高度、洞口大小、树洞类型和洞口方位在两森林类型间的分布是否存在差异, 再运用非参数 Mann-Whitney U 检验比较各树洞特征下树洞密度在两森林间是否存在显著差异。此外, 除去洞口朝上的树洞, 用 Rayleigh 分布检验其余洞口平均方位朝向的显著性。数据处理采用 SPSS 19.0, 作图采用 Sigmaplot 12.5 软件。

### 3 结果与分析

#### 3.1 两森林类型的树洞密度比较

调查了热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林各 10.24  $\text{hm}^2$  和 9.76  $\text{hm}^2$ , 其树木密度分别为 1249.9 株/ $\text{hm}^2$  和 1531.3 株/ $\text{hm}^2$ , 树木平均胸径为 14.7 cm 和 12.8 cm (表 1)。Mann-Whitney U 检验表明两森林类型的树木平均胸径 ( $P < 0.001$ )、树木密度 ( $P < 0.001$ ) 均存在显著差异, 并且不同胸径级下的树木密度也存在明显差异 (除 DBH 40—60 cm 外)。

表 1 两种森林类型的基本概况

Table 1 Description of the two types of forests (Mean  $\pm$  SE)

参数 Variables	热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	热带山地常绿阔叶林 Tropical montane evergreen broad-leaved forest	<i>P</i>
树木平均胸径 Mean DBH of all trees/cm	14.7 $\pm$ 0.14	12.8 $\pm$ 0.09	<0.001
树木密度 Tree density/(株/ $\text{hm}^2$ )	1249.9 $\pm$ 22.4	1531.3 $\pm$ 17.6	<0.001
不同胸径级下的树木密度/(株/ $\text{hm}^2$ ) Tree density in DBH classes			
DBH 5—20 cm	1023.9 $\pm$ 20.6	1291.8 $\pm$ 16.3	<0.001
DBH 20—40 cm	160.5 $\pm$ 4.6	185.6 $\pm$ 5.4	0.001
DBH 40—60 cm	36.9 $\pm$ 1.8	40.9 $\pm$ 2.1	0.269
DBH $\geq 60$ cm	28.6 $\pm$ 1.7	13.1 $\pm$ 1.3	<0.001

DBH: 胸径, Diameter at breast height

从表 2 可以看出, 热带季节雨林的树洞密度、空心树密度和单株树洞数均高于热带山地常绿阔叶林。然而, 非参数检验表明两种森林的树洞密度 ( $P = 0.228$ ) 和空心树密度 ( $P = 0.590$ ) 差异不显著, 单株树洞数量却存在显著差异 ( $P < 0.001$ )。

#### 3.2 两森林类型的树洞特征比较

总体上, 两种森林的树洞数量随着树洞高度的增加而逐渐减少 (图 2)。在树洞高度小于 2 m 时, 热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林的树洞数量分别占各自树洞总数的 48.3% 和 57.1%; 当树洞高度大于 10 m 时, 其分别仅占 6.6% 和 3.5%。卡方检验表明不同森林类型间的树洞高度分布存在显著差异 ( $\chi^2 = 27.913$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0.001$ )。在树洞高度 6—8 m 和大于 10 m 时, 热带季节雨林的树洞密度均显著高于热带山地常绿阔叶林,

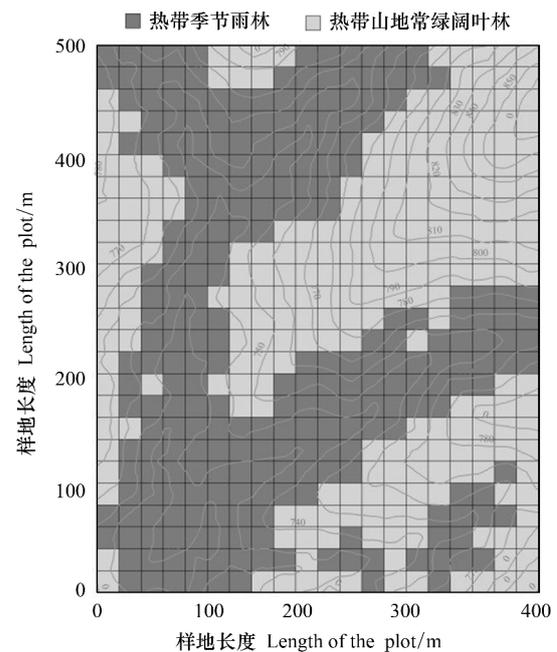


图 1 西双版纳热带森林动态监测样地内两种森林类型的空间分布  
Fig. 1 Spatial distribution of the two forest types in the 20  $\text{hm}^2$  Xishuangbanna forest dynamics plot

而在其他树洞高度下无显著差异(表 3)。

表 2 两种森林类型树洞密度、空心树密度及个体树洞数比较

Table 2 Comparison of cavity density, density of trees with cavity and the number of cavities per tree in the two forests (Mean±SE)

参数 Variables	热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	热带山地常绿阔叶林 Tropical montane evergreen broad-leaved forest	<i>P</i>
树洞密度 Cavity density/(个/hm <sup>2</sup> )	110.5±4.7	106±5.3	0.228
空心树密度 Density of trees with cavity/(株/hm <sup>2</sup> )	87.0±3.5	85.5±3.7	0.590
个体树洞数 No. of cavities/(个/株)	0.09±0.004	0.07±0.003	<0.001

表 3 两种森林类型不同树洞特征下的树洞密度比较

Table 3 Comparison of cavity density of different cavity characteristics between the two forests (Mean±SE)

参数 Variables		热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	热带山地常绿阔叶林 Tropical montane evergreen broad-leaved forest	<i>P</i>
树洞高度 <i>H</i> Cavity height	<i>H</i> < 2 m	53.3±3.0	60.7±3.6	0.206
	<i>H</i> 2—4 m	23.2±1.7	21.6±1.8	0.263
	<i>H</i> 4—6 m	12.0±1.2	10.9±1.3	0.314
	<i>H</i> 6—8 m	9.6±1.1	6.2±0.9	0.022
	<i>H</i> 8—10 m	5.0±0.9	3.3±0.6	0.300
	<i>H</i> ≥ 10 m	7.3±1.1	3.7±0.8	0.021
洞口大小 <i>D</i> Cavity size	<i>D</i> 2—5 cm	45.7±2.5	46.6±3.1	0.687
	<i>D</i> 5—15 cm	53.7±3.0	47.6±3.1	0.112
	<i>D</i> 15—30 cm	8.7±1.0	9.8±1.3	0.852
	<i>D</i> 30—60 cm	2.0±0.4	1.7±0.5	0.289
	<i>D</i> ≥ 60 cm	0.4±0.2	0.4±0.2	0.945
树洞类型 Cavity type	干基部洞口	9.8±1.2	16.6±1.6	0.001
	干中部洞口	60.4±2.9	54.3±3.3	0.030
	干顶部洞口	15.4±1.5	16.7±1.6	0.509
	树干裂缝	20.1±1.7	15.0±1.4	0.043
	侧枝中部洞口	2.2±0.5	2.5±0.7	0.900
	侧枝顶部洞口	1.5±0.4	1.0±0.3	0.469
	侧枝裂缝	0.8±0.3	0.5±0.2	0.450

由图 2 可见,两种森林类型的树洞数量及其占比均随着洞口径级的增加而减少。在洞口径级 5—15 cm 和 30—60 cm 下,热带季节雨林的树洞密度高于热带山地常绿阔叶林。然而,在其他洞口径级下(2—5 cm 和 15—30 cm),热带季节雨林的树洞密度则低于热带山地常绿阔叶林。卡方检验表明各洞口径级在两森林类型之间的分布差异不显著( $\chi^2=3.741$ ,  $df=4$ ,  $P=0.445$ )。同时,经非参数 Mann-Whitney U 检验,结果显示两森林类型的树洞密度在各洞口径级下均无显著差异(表 3)。

总体上来看,热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林的干中部洞口占比最大,分别为 54.6% 和 51.1%,其次是树干裂缝、干顶部洞口、干基部洞口、侧枝中部洞口和侧枝顶部洞口,占比最少的是侧枝裂缝(0.7% 和 0.5%) (图 2)。卡方检验表明树洞类型在两种森林之间的分布存在显著差异( $\chi^2=29.927$ ,  $df=6$ ,  $P<0.001$ )。从表 3 可以看出,热带季节雨林的干中部洞口和树干裂缝的树洞密度均明显高于热带山地常绿阔叶林,而其干基部洞口的树洞密度显著低于热带山地常绿阔叶林,其余几种树洞类型的树洞密度较为接近。

此外,各树洞洞口方位的分布在两森林之间也存在显著差异( $\chi^2=13.396$ ,  $df=4$ ,  $P=0.009$ )。除去树洞方位朝上的 418 个树洞,热带山地常绿阔叶林的树洞洞口方位明显主要集中在东北方向,而热带季节雨林的

树洞平均方位虽然朝东北方向,但不显著(表4)。

表4 两种森林类型的树洞平均方位的瑞利检验

Table 4 Rayleigh test of the mean orientation of cavities in each forest

森林类型 Forest type	树洞数量/(个) No. of cavities	平均方位/(°) Mean orientation	Z	P	95% 置信区间 95% confidence intervals
热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	938	83.2	0.147	0.863	—
热带山地常绿阔叶林 Tropical montane evergreen broad-leaved forest	812	31.9	6.837	0.001	31.9±32.2°

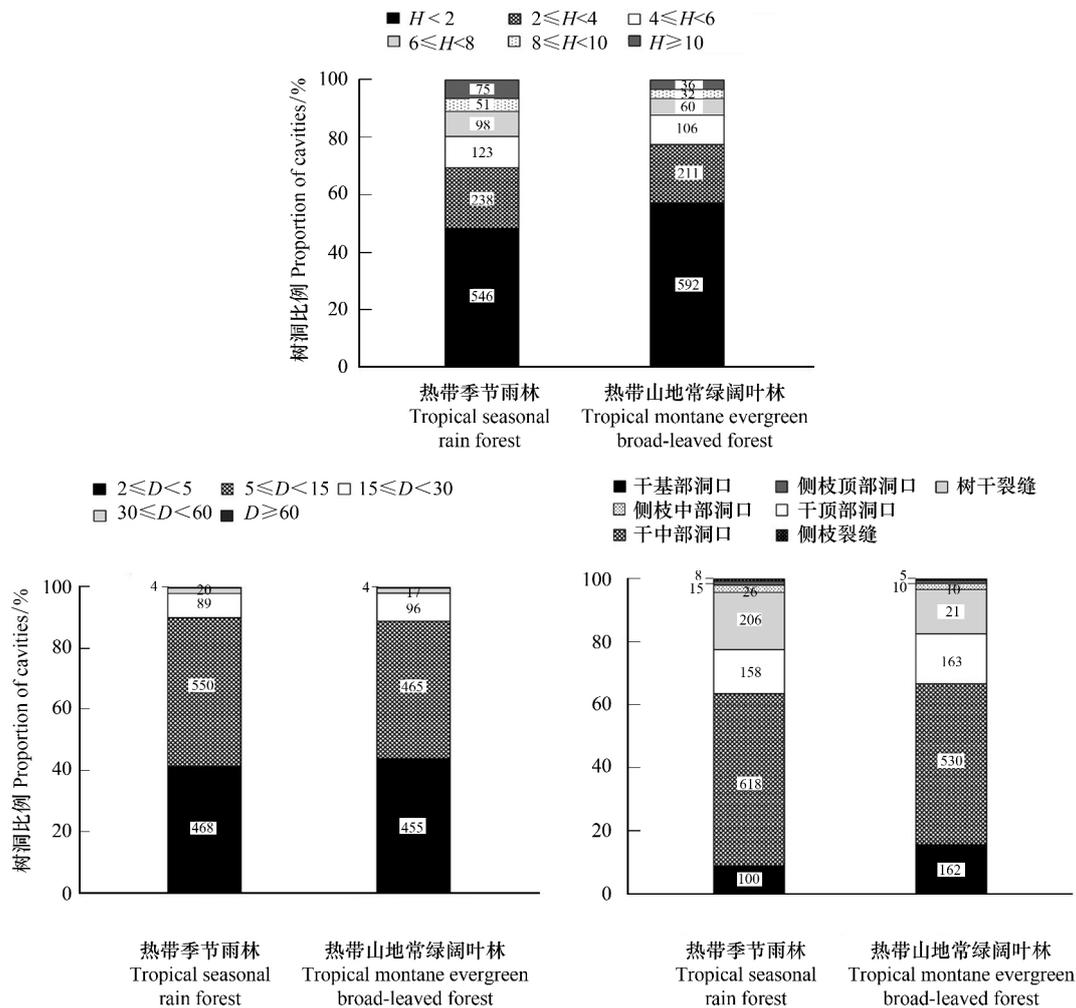


图2 两种森林类型的树洞在树洞高度、洞口大小和树洞类型上的分布

Fig.2 Proportion of cavities with cavity height, cavity size, cavity type in the two forests

H: 树洞高度, Cavity height; D: 洞口大小, Cavity size

## 4 讨论

### 4.1 树洞密度与森林类型

本研究发现热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林的树洞密度差异不显著,这与其他的 research 结果不一致<sup>[8-9,10]</sup>。这可能是由几方面的因素共同影响导致。一方面是由于树木密度。热带山地常绿阔叶林的树木密度明显高于热带季节雨林,较高的树木密度往往导致较高的树洞密度<sup>[24-27]</sup>。然而,另一方面是由于树木年

龄。热带山地常绿阔叶林的树木平均胸径却明显低于热带季节雨林, 基于树木胸径与年龄的正相关关系<sup>[28]</sup>, 胸径越大的树木经历干扰的几率就越大, 树木分解的时间越长, 往往容易形成更多的树洞<sup>[23-24, 29]</sup>。此外, 地形因素也会影响树洞的形成<sup>[30-32]</sup>。热带季节雨林主要分布于低海拔的沟谷地带, 而热带山地常绿阔叶林分布在海拔较高的山脊部分<sup>[21]</sup>, 从而热带山地常绿阔叶林的树木更容易长期暴露在强风下, 造成枝条断裂, 树干遭受到损伤后, 分解生物(如真菌、白蚁等)对木质部的分解作用会导致树洞的形成<sup>[3, 33]</sup>。上述这些因素可能共同作用导致了该地区两种森林类型间的树洞密度差异不显著。

#### 4.2 树洞特征与森林类型

本研究发现树洞特征(高度、类型和洞口方位)在两种森林间的分布差异显著, 而洞口大小不存在显著差异。树洞特征的差异变化表明不同类型的树洞能适应不同的树洞巢居动物的需求。例如, 相比热带山地常绿阔叶林, 热带季节雨林具有更多高度较低( $H: 6-8\text{ m}$ )、小径级( $5\text{ cm} \leq D < 15\text{ cm}$ )的树洞, 这表明热带季节雨林能为更多体型较小的树洞巢居动物特别是次级洞巢鸟类提供巢穴。同样的, 不同树洞类型也会影响其利用的树洞动物的种类。热带山地常绿阔叶林相比热带季节雨林具有更多的干基部洞口, 这表明热带山地常绿阔叶林能为一些小型啮齿动物等提供更多的筑巢栖息地。此外, 树洞方位也会影响树洞巢居动物的选择, 这可能与温度有关。本研究发现两种森林的树洞方位大体上都朝向东北方向, 导致洞口日照时间较长, 这样次级洞巢鸟维持洞内孵化和育雏时的温度就不需要消耗更多的能量, 表明两森林类型的树洞方位都符合次级洞巢鸟类的筑巢选择。

树洞特征在两森林类型的差异可能是由一些生物和环境因素造成的。其中, 树种组成差异可能是影响树洞高度的主要因素。以望天树、毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)等为主要优势种的热带季节雨林, 林冠上层高达 50—60 m; 而以短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、披针叶楠(*Phoebe lanceolata*)等壳斗科、樟科植物为主要优势种的热带山地常绿阔叶林, 其乔木上层高度约 20 m<sup>[19, 34]</sup>。树种组成差异导致了热带季节雨林的树高大于山地常绿阔叶林, 因而前者形成的树洞高度也大于后者。此外, 地形也是影响树洞高度的一个原因。由于样地内土壤水分和营养成分从沟谷到山脊呈逐渐减少的趋势<sup>[35]</sup>, 而树木在土壤条件(养分或水分)不好的地方通常生长得更慢从而具有更低的树高<sup>[36-37]</sup>, 导致形成的树洞高度也普遍偏低。

树种差异不仅影响树洞的高度, 还会影响树洞的类型。相比于热带季节雨林的树种, 热带山地常绿阔叶林的主要优势树种短刺锥、红锥和长柄油丹(*Alseodaphne petiolaris*)更易形成干基部洞口。然而, 热带季节雨林的主要优势种木奶果(*Baccaurea ramiflora*)和蚁花(*Mezzettiopsis creaghii*)则更易形成干中部洞口和树干裂缝。这就导致了树洞类型在两森林间的分布存在明显差异。

本研究发现热带季节雨林和热带山地常绿阔叶林的树洞方位均主要集中在东北方向, 这可能是由于西双版纳盛行西南季风, 因此西南面的树木更容易造成枝条折断, 从而形成东北朝向的树洞, 这种推测在其他地方的研究中已得到证实, 即树洞方位主要受该地区的主导风向影响<sup>[23, 38]</sup>。然而, 沿沟箐处分布的热带季节雨林由于地形的原因, 受盛行风的影响没有热带山地常绿阔叶林明显, 因而导致该森林的树洞方向虽然朝东北方向, 但不显著。

洞口大小在两森林间的分布差异不显著, 这可能是一些小尺度因子的影响。由于本研究中大多数树洞是由树枝折断形成, 因而断裂处枝条的大小是影响洞口大小的主要原因<sup>[22]</sup>。此外, 一些随机事件比如火烧、啄木鸟钻啄、动物啃食也会影响形成的树洞大小。这些因子的共同作用可能导致了洞口大小在两森林间的分布差异不显著。

#### 4.3 对树洞巢居动物保护的启示及建议

树洞特征是影响树洞巢居动物分布和物种多样性的主要限制因子, 这是因为不同的树洞巢居动物对树洞特征的需求不同<sup>[6, 39]</sup>。尽管本研究发现树洞密度在两森林类型间差异不显著, 但树洞特征(高度、类型和洞口方位)在两种森林间的分布存在明显差异, 这将极大的限制树洞巢居动物特别是次级洞巢鸟的分布<sup>[40-41]</sup>。因

此,本研究为树洞巢居动物的保护提供了一定的理论基础。根据具体某种树洞巢居动物对树洞特定的需求,可以加强对特定森林类型的保护。当然,进一步的研究需要探讨该地区树洞特征与动物利用的直接关系,为当地物种多样性保护提供建议。同时,为维持热带森林生态系统较高的物种多样性,有必要制定合理的森林保护措施,加强对森林生境异质性的保护以便维持不同树洞巢居动物的需要,从而促进森林生态系统生物多样性的保育。

#### 参考文献(References):

- [1] 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. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38(2): 425-438.
- [2] Goldingay R L. Characteristics of tree hollows used by Australian birds and bats. *Wildlife Research*, 2009, 36(5): 394-409.
- [3] Remm J, Löhms A. Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(4): 579-585.
- [4] Wang H T, Gao W, Wan D M, Liu D, Deng W H. Nest-site characteristics and reproductive success of five species of birds breeding in natural cavities. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1377-1385.
- [5] Cockle K L, Martin K, Drever M C. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation*, 2010, 143(11): 2851-2857.
- [6] Davis A, Major R E, Taylor C E. Housing shortages in urban regions: Aggressive interactions at tree hollows in forest remnants. *PLoS One*, 2013, 8(3): e59332.
- [7] 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. *Conservation Biology*, 2006, 20(4): 1005-1015.
- [8] Gibbons P, Lindenmayer D. *Tree Hollows and Wildlife Conservation in Australia*. Collingwood, VIC: CSIRO Publishing, 2002.
- [9] Koch A J, Munks S A, Driscoll D, Kirkpatrick J B. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(12): 3938-3951.
- [10] Vázquez L, Renton K. High density of tree-cavities and snags in tropical dry forest of western Mexico raises questions for a latitudinal gradient. *PLoS One*, 2015, 10(1): e0116745.
- [11] Fan Z F, Shifley S R, Spetch M A, Thompson III F R, Larsen D R. Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(8): 1481-1494.
- [12] Gruebler M U, Schaller S, Keil H, Naef-Daenzer B. The occurrence of cavities in fruit trees: effects of tree age and management on biodiversity in traditional European orchards. *Biodiversity and Conservation*, 2013, 22(13/14): 3233-3246.
- [13] McLean C M, Bradstock R, Price O, Kavanagh R P. Tree hollows and forest stand structure in Australian warm temperate *Eucalyptus* forests are adversely affected by logging more than wildfire. *Forest Ecology and Management*, 2015, 341: 37-44.
- [14] Altamirano T A, Ibarra J T, Martin K, Bonacic C. The conservation value of tree decay processes as a key driver structuring tree cavity nest webs in South American temperate rainforests. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(10): 2453-2472.
- [15] 朱华,王洪,李保贵,许再富. 西双版纳热带季节雨林的生态学研究. *广西植物*, 1998, 18(4): 370-383.
- [16] 杨清,韩蕾,陈进,白志林. 西双版纳热带雨林的生态价值、保护现状及其对策. *广西农业生物科学*, 2006, 25(4): 341-348.
- [17] 朱华. 论滇南西双版纳的森林植被分类. *云南植物研究*, 2007, 29(4): 377-387.
- [18] 刘俊雁,郑征,牛燕芬,董廷发. 西双版纳热带森林空心树形成概率及其影响因素. *生态学报*, 2016, 35(10): 2621-2626.
- [19] 兰国玉. 西双版纳热带季节雨林 20 公顷样地树种多样性研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2009.
- [20] Zhu H, Cao M, Hu H B. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, Southern Yunnan, China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 310-317.
- [21] 张容,董廷发,邓晓保,刘俊雁. 西双版纳 20 公顷样地热带森林植被数量分类与排序. *生态学报*, 2018, 37(2): 347-352.
- [22] Lindenmayer D B, Cunningham R B, Pope M L, Gibbons P, Donnelly C F. 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. *Forest Ecology and Management*, 2000, 137(1/3): 139-150.
- [23] Harper M J, McCarthy M A, van der Ree R. The abundance of hollow-bearing trees in urban dry sclerophyll forest and the effect of wind on hollow development. *Biological Conservation*, 2005, 122(2): 181-192.
- [24] Zheng Z, Zhang S B, Yang G P, Tang Y, Baskin J, Baskin C, Yang L Y. Abundance and distribution of cavity trees in an old-growth subtropical montane evergreen broad-leaved forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(11): 2234-2245.

- [25] 杨廉雁, 郑征, 张树斌. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林树洞数量的初步研究. 云南大学学报: 自然科学版, 2010, 32( S1): 399-404.
- [26] 刘俊雁, 郑征. 西双版纳热带森林树洞丰富度及其分配特点. 生态学杂志, 2012, 31( 2): 271-275.
- [27] Temesgen H, Barrett T M, Latta G. Estimating cavity tree abundance using nearest neighbor imputation methods for western Oregon and Washington forests. *Silva Fennica*, 2008, 42( 3): 241.
- [28] Wormington K R, Lamb D, McCallum H I, Moloney D J. 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. *Forest Ecology and Management*, 2003, 182( 1/3): 75-92.
- [29] Inions G B, Tanton M T, Davey S M. Effect 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. *Australian Wildlife Research*, 1989, 16( 4): 449-458.
- [30] Lindenmayer D B, Cunningham R B, Donnelly C F, Tanton M T, Nix H A. The abundance and development of cavities in *Eucalyptus* trees: A case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 1993, 60( 1/2): 77-104.
- [31] Lindenmayer D B, Welsh A, Donnelly C, Crane M, Michael D, Macgregor C, McBurney L, Montague-Drake R, Gibbons P. Are nest boxes a viable alternative source of cavities for hollow-dependent animals? Long-term monitoring of nest box occupancy, pest use and attrition. *Biological Conservation*, 2009, 142( 1): 33-42.
- [32] Goldingay R L, Stevens J R. Use of artificial tree hollows by Australian birds and bats. *Wildlife Research*, 2009, 36( 2): 81-97.
- [33] 王顺忠, 谷会岩, 桑卫国. 粗木质残体贮量和分解进展. 生态学杂志, 2014, 33( 8): 2266-2273.
- [34] 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才. 西双版纳热带森林动态监测样地—树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 2008, 32( 2): 287-298.
- [35] Liu J J, Tan Y H, Slik J W F. Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330: 75-81.
- [36] Dong T F, Li J Y, Zhang Y B, Korpelainen H, Niinemets Ü, Li C Y. Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen- and water-use efficiencies in the conifer *Cunninghamia lanceolata* growing in a warm monsoon climate. *Tree Physiology*, 2015, 35( 6): 632-643.
- [37] Dong T F, Li J Y, Liao Y M, Chen B J W, Xu X. Root-mediated sex recognition in a dioecious tree. *Scientific Reports*, 2017, 7( 1): 801.
- [38] Murphy S A, Legge S M. The gradual loss and episodic creation of palm cockatoo (*Probosciger aterrimus*) nest-trees in a fire- and cyclone-prone habitat. *Emu-Austral Ornithology*, 2007, 107( 1): 1-6.
- [39] Cockle K L, Martin K, Robledo G. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management*, 2012, 264: 210-219.
- [40] Eberhard J R. Cavity adoption and the evolution of coloniality in cavity-nesting birds. *Condor*, 2002, 104( 2): 240-247.
- [41] Sverdrup-Thygeson A, Skarpaas O, Ødegaard F. Hollow oaks and beetle conservation: the significance of the surroundings. *Biodiversity and Conservation*, 2010, 19( 3): 837-852.