

## CƠ CHẾ CHUNG SỐNG CỦA CÁC LOÀI CÂY GỖ TRONG RỪNG TỰ NHIÊN Ở KHU BẢO TỒN THIÊN NHIÊN VĂN HÓA ĐỒNG NAI

Nguyễn Văn Quý<sup>1</sup>, Nguyễn Hồng Hải<sup>2\*</sup>, Nguyễn Thanh Tuấn<sup>1</sup>,  
Nguyễn Văn Hợp<sup>1</sup>, Phạm Văn Định<sup>3</sup>, Phạm Thanh Hà<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Trường Đại học Lâm nghiệp – Phân hiệu Đồng Nai

<sup>2</sup>Trường Đại học Lâm nghiệp

<sup>3</sup>Phân viện Điều tra và Quy hoạch rừng Nam Bộ

<https://doi.org/10.55250/jo.vnuf.2023.2.044-053>

### TÓM TẮT

Thực vật là sinh vật di chuyển kém linh hoạt, số phận của chúng phụ thuộc rất nhiều vào các quá trình sinh thái và tiến hóa. Do đó, sự hiểu biết đầy đủ về các quá trình cơ bản đã duy trì tính đa dạng thực vật rừng nhiệt đới là vô cùng cần thiết. Nghiên cứu này đã sử dụng mô hình quan hệ loài theo diện tích và sáu mô hình phân bố độ phong phú loài để làm rõ các cơ chế thúc đẩy sự chung sống của các loài cây gỗ trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở Khu Bảo tồn Thiên nhiên - Văn hóa Đồng Nai, tỉnh Đồng Nai. Để thu thập dữ liệu, 01 ô tiêu chuẩn 4 ha (200 m × 200 m) đã được thiết lập trong lâm phần tự nhiên thuộc khu vực nghiên cứu. Kết quả cho thấy, các loài thúc đẩy đa dạng và các loài trung tính đều ảnh hưởng đáng kể đến sự đa dạng loài của quần xã nhưng tầm quan trọng của chúng là không giống nhau ở các quy mô không gian khác nhau. Mô hình thích hợp Niche-preemption là phù hợp nhất để giải thích cơ chế chung sống của các loài ở các quy mô không gian nhỏ (10 m × 10 m) trong khi ở các quy mô không gian lớn (80 m × 80 m và 100 m × 100 m) mô hình phù hợp nhất là mô hình trung tính Volkov. Sự chung sống của các loài được thúc đẩy bởi các quá trình sinh thái ở các quy mô không gian nhỏ như sự tương tác giữa cây-cây, hạn chế về mật độ và tính không đồng nhất của môi trường sống. Các quá trình ngẫu nhiên như sự phát tán và trôi dạt sinh thái được dự đoán là cơ chế duy trì sự chung sống của các loài ở các quy mô không gian lớn.

**Từ khóa:** độ phong phú, loài thúc đẩy đa dạng, lý thuyết trung lập, mô hình đa dạng, quy mô không gian.

### 1. ĐẶT VẤN ĐỀ

Trong việc giải thích các quá trình sinh thái và tiến hóa của các loài, chúng ta cũng chỉ giống như những người mù đang cố gắng mô tả về một con voi khổng lồ, nhiều hình dạng [13]. Thật vậy, kể từ khi Darwin đưa ra nhận định trong công trình về nguồn gốc muôn loài: “các loài trong quần xã dường như chung sống với nhau một cách tình cờ hoặc do một nguyên nhân sâu xa nào đó” [3], đến nay đã có hơn 100 lý thuyết và giả thuyết được đề xuất nhằm trả lời câu hỏi: tại sao một số loài trong quần xã có thể chung sống cùng nhau trong khi loài khác lại không thể? Trong số các lý thuyết và giả thuyết được đề xuất, hai lý thuyết ổ sinh thái - niche theory và trung lập - neutral theory thu hút được sự quan tâm đông đảo của các nhà sinh thái học [7, 15].

Thuyết ổ sinh thái nhấn mạnh sự khác biệt về môi trường sống của các loài. Cụ thể, thuyết này cho rằng mỗi loài đều có một môi trường sống thuận lợi cho sự sinh trưởng và phát triển, không

gian nơi có các điều kiện môi trường sống thích hợp đó được gọi là ổ hoặc tổ sinh thái trong quần xã. Thuyết ổ sinh thái cũng cho biết thêm, một loài có khả năng cạnh tranh mạnh ở ổ sinh thái này nhưng chưa chắc sẽ là như thế khi ở ổ sinh thái khác, do đó rất nhiều loài có thể cùng chung sống trong những sinh cảnh không đồng nhất với vô số các ổ sinh thái khác nhau. Với những luận điểm nêu trên, thuyết ổ sinh thái tin rằng đã giải thích được sự đa dạng sinh học của các quần xã sinh vật. Những năm đầu thập niên 70 của thế kỷ trước, các nghiên cứu đều thừa nhận sự không đồng nhất về môi trường sống quyết định sự phân bố của các loài, những công bố trong giai đoạn này đã hỗ trợ mạnh mẽ cho lý thuyết ổ sinh thái [17]. Tuy nhiên, nhiều nghiên cứu ở giai đoạn sau đó lại cho thấy, thuyết ổ sinh thái không có cách nào giải thích được sự chung sống của các loài trong các quần xã có tính đa dạng sinh học cao nhưng ở đó sự khác biệt về điều kiện môi trường sống giữa các ổ sinh thái là không đáng kể, ví dụ các quần xã sinh vật phù

\*Corresponding author: [hainh@vnuf.edu.vn](mailto:hainh@vnuf.edu.vn)

du, đồng cỏ ôn đới [8, 19]. Không giống như thuyết ổ sinh thái, thuyết trung lập đưa ra giả định ban đầu là các loài có sự tương đương về mặt sinh thái và nếu chúng có cùng bậc dinh dưỡng thì xác suất sinh sản, tử vong, di cư và nhập cư là như nhau. Thuyết trung lập cho rằng, thành phần loài trong quần xã rừng nhiệt đới chủ yếu do cơ chế phát tán và các quá trình ngẫu nhiên quyết định. Sự ra đời của thuyết trung lập đã thách thức thuyết ổ sinh thái trong việc giải thích sự chung sống của các loài, các cuộc tranh luận về chúng đã kéo dài trong nhiều thập kỷ nhưng vẫn chưa có dấu hiệu dừng lại. Khoảng 10 năm trở lại đây, một số nhà sinh thái học phát hiện, hai lý thuyết ổ sinh thái và trung lập chẳng những không hề đối lập nhau mà thậm chí còn bổ sung cho nhau và đều đóng những vai trò nhất định trong việc giải thích sự hình thành của các quần xã sinh vật [1, 5]. Các nỗ lực tích hợp hai lý thuyết nêu trên vẫn đang được thực hiện nhưng cũng gặp phải rất nhiều khó khăn trong việc gỡ rối những đóng góp tương đối của mỗi lý thuyết ở các quy mô không gian và các quần xã khác nhau.

Độ phong phú của các loài phản ánh mức độ phổ biến, sự ưu thế hoặc tính đồng đều về thành phần loài ở một khu vực cụ thể và được định lượng bằng số cá thể của các loài trong khu vực hoặc ô mẫu điều tra. Độ phong phú loài được đánh giá là mô tả khách quan nhất về quần xã trong tự nhiên, có thể tiết lộ những nguyên tắc cơ bản của các quá trình hình thành quần xã. Việc sử dụng các phương pháp toán học kết hợp với ý nghĩa sinh thái để thiết lập các mô hình phân bố độ phong phú loài (Species Abundance Distribution - SAD) nhằm mô phỏng những thay đổi về thành phần loài của quần xã theo không gian và thời gian đã trở thành một phần quan trọng trong nghiên cứu sinh thái học hiện đại. Mỗi một loại mô hình SAD đều có những đặc điểm riêng và theo thống kê mới nhất thì hiện nay có đến hơn 30 loại mô hình SAD đã được sử dụng trong rất nhiều nghiên cứu về đa dạng sinh học [2]. Dưới góc độ sinh thái, các mô

hình SAD được chia thành ba loại, đó là mô hình thống kê, mô hình thích hợp và mô hình trung tính. Trong số đó, các mô hình thống kê sử dụng các lý thuyết toán học để thiết lập các mô hình SAD nhằm mô tả thành phần loài của quần xã (ví dụ: mô hình Log-normal, Log-series, Weibull). Các mô hình thích hợp dựa trên cơ sở của lý thuyết ổ sinh thái, có thể giải thích tốt mối quan hệ giữa sự phong phú của các loài và các quá trình hình thành nên quần xã (ví dụ: mô hình Broken-stick, Niche-preemption). Ở trường hợp còn lại, các mô hình trung tính với nền tảng là lý thuyết trung lập, nhấn mạnh sự ảnh hưởng của các quá trình ngẫu nhiên đến sự phong phú của các loài trong quần xã (ví dụ: mô hình Zero-sum polynomials, Volkov). Tính đến thời điểm hiện tại, ở Việt Nam vẫn chưa có một công bố nào sử dụng đồng thời các mô hình SAD và mô hình quan hệ loài theo diện tích trong nghiên cứu đa dạng sinh học rừng. Vì thế, nghiên cứu này nhằm mục đích góp phần làm phong phú thêm các phương pháp nghiên cứu đa dạng sinh học rừng ở trong nước, đồng thời cung cấp cơ sở lý thuyết tin cậy, giúp cho công tác bảo tồn đa dạng sinh học ở khu vực nghiên cứu đạt được hiệu quả cao hơn.

Dựa trên 01 ô tiêu chuẩn 4 ha được thiết lập trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở Khu Bảo tồn Thiên nhiên - Văn hóa (BTTNVH) Đồng Nai, sự ảnh hưởng của quy mô không gian đến tính đa dạng của các loài thực vật thân gỗ được phân tích bằng mô hình mối quan hệ loài theo diện tích (Individual Species Area Relationship - ISAR) và các mô hình SAD ở các quy mô không gian khác nhau. Các câu hỏi nghiên cứu được đặt ra: (i) mô hình SAD tối ưu ở các phạm vi không gian khác nhau? (ii) các quá trình cơ sở nào đã duy trì sự chung sống của các loài thực vật thân gỗ trong quần xã rừng lá rộng thường xanh ở khu vực nghiên cứu?

## **2. PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU**

### **2.1. Khu vực nghiên cứu**

Điều tra thực địa được thực hiện từ tháng 10/2021 đến 5/2022 tại Khu BTTNVH Đồng

Nai, tỉnh Đồng Nai. Khu bảo tồn này có tọa độ địa lý từ 11°05'10"-11°22'31" vĩ độ Bắc và 106°54'19"-107°09'03" kinh độ Đông, tổng diện tích tự nhiên là 100.572 ha gồm 68.052 ha đất rừng và đất lâm nghiệp, 32.520 ha mặt nước. Khu vực nghiên cứu nằm trong vùng có khí hậu nhiệt đới gió mùa cận xích đạo, có hai mùa tương phản nhau là mùa khô và mùa mưa. Địa hình khu vực nghiên cứu tương đối bằng phẳng, độ cao trung bình 105 m so với mực nước biển và độ dốc từ 5-20°.

## 2.2. Thu thập dữ liệu

Ô nghiên cứu 4 ha (200 m × 200 m), có tọa độ 13°33'17,62" vĩ độ Bắc và 107°43'25,19" kinh độ Đông, được thiết lập trong lâm phần tự nhiên thuộc kiểu rừng lá rộng thường xanh. Thảm thực vật của khu vực nghiên cứu gồm một số loài ưu thế thuộc họ Dầu (Dipterocarpaceae), Bò hòn (Sapindaceae), Sim (Myrtaceae) và Thi

(Ebenaceae).

Ô nghiên cứu được chia thành 400 ô thứ cấp 100 m<sup>2</sup> (10 m × 10 m) để thuận tiện cho việc điều tra và thu thập dữ liệu nghiên cứu. Tất cả các cây có đường kính ngang ngực (dbh) ≥ 2,5 cm trong ô nghiên cứu được xác định tên loài, đo đếm các chỉ tiêu dbh và vị trí cây trong ô.

## 2.3. Phân tích dữ liệu

### 2.3.1. Mô hình quan hệ loài theo diện tích

Mô hình quan hệ loài theo diện tích được sử dụng để ước tính số lượng loài xuất hiện trong vòng tròn bán kính  $r$  của một cá thể ngẫu nhiên loài mục tiêu (loài được chọn để phân tích ISAR) làm tâm vòng tròn. Mô hình ISAR có thể định lượng cấu trúc đa dạng loài cây lân cận loài mục tiêu dựa trên sự tương tác của các loài ở các phạm vi khác nhau. Giá trị của ISAR được tính theo công thức của Wiegand và cộng sự (2007) [18]:

$$ISAR(r) = \sum_{j=1}^N [1 - P_{ij}(0, r)] \quad (i \neq j) \quad (1)$$

Trong đó:

$i$  là loài mục tiêu;

$j$  là các loài lân cận loài mục tiêu  $i$ ;

$N$  là tổng số loài trong ô nghiên cứu;

$P_{ij}(0, r)$  là xác suất mà loài  $j$  không xuất hiện trong vòng tròn bán kính  $r$  với tâm là một cá thể của loài  $i$ . Nếu  $\alpha = \pi r^2$ , hàm ISAR ( $\alpha$ ) chính là hàm quan hệ giữa loài theo diện tích truyền thống SAR - Species Area Relationship.

Trong phân tích ISAR, mô hình lý thuyết (null model) được sử dụng để đánh giá sự khác biệt giữa giá trị quan sát và giá trị mô phỏng. Mô hình lý thuyết đã được sử dụng trong nghiên cứu này là quy trình hoàn toàn ngẫu nhiên trong không gian (Complete Spatial Randomness - CSR). Khi giá trị ISAR quan sát lớn hơn giá trị mô phỏng, các loài lân cận của loài mục tiêu có sự đa dạng cao hơn so với kỳ vọng và loài mục tiêu được gọi là loài thúc đẩy đa dạng (diversity accumulator); trong trường hợp giá trị ISAR quan sát nhỏ hơn giá trị mô phỏng thì các loài lân cận của loài mục tiêu có sự đa dạng thấp hơn

so với kỳ vọng và loài mục tiêu được gọi là loài kìm hãm đa dạng (diversity repeller); ngược lại, nếu giá trị ISAR quan sát không có sự khác biệt đáng kể so với giá trị mô phỏng thì loài mục tiêu được gọi là loài trung tính (neutral species). Các phân tích mô hình ISAR được thực hiện bằng cách sử dụng gói "idar" trên phần mềm R phiên bản 4.2.0 với 499 lượt mô phỏng Monte Carlo và mức ý nghĩa 0,05.

### 2.3.2. Các mô hình độ phong phú của loài

Để định lượng các quá trình ảnh hưởng đến sự chung sống của các loài ở các phạm vi khác nhau, nghiên cứu sử dụng phương pháp ô chồng xếp [21] khi lấy mẫu độ phong phú của các loài trong sáu quy mô (10 m × 10 m, 20 m × 20 m, 40 m × 40 m, 60 m × 60 m, 80 m × 80 m và 100 m × 100 m). Dữ liệu về độ phong phú của các loài thu được từ các ô xếp chồng được sắp xếp theo độ phong phú từ cao đến thấp và tính toán cho từng cỡ mẫu. Số lượng các loài có cùng độ phong phú được biểu thị trên trục Y, trong khi thứ hạng về độ phong phú tương đối của chúng

được biểu thị trên trục X của biểu đồ SAD. Sáu mô hình SAD được sử dụng để mô phỏng về độ phong phú loài của quần xã ở các quy mô không gian khác nhau, bao gồm các mô hình thống kê Log-normal và Zipf-Mandelbrot, các mô hình thích hợp Break stick và Niche preemption, các

mô hình trung tính Zero-sum polynomials và Volkov.

*Mô hình Log-normal (LNM):* được sử dụng bởi Preston (1948) [14], tác giả cho rằng logarit của số lượng cá thể các loài trong quần xã tuân theo phân phối chuẩn. Công thức tính như sau:

$$A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta) * N} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (2)$$

*Trong đó:*

$A_i$  đại diện cho sự phong phú của loài thứ  $i$ ;  $\mu$  và  $\delta$  là giá trị trung bình và phương sai của phân phối chuẩn;

$N$  là độ lệch chuẩn.

*Mô hình Zipf-Mandelbrot (ZMDM):* được giới thiệu bởi Frontier (1985) [4]. Tác giả cho rằng sự tồn tại của một loài trong quần xã có liên quan chặt chẽ với các loài khác và môi trường

vật chất xung quanh. Các loài tiên phong dễ dàng tồn tại và có ít đòi hỏi về điều kiện môi trường sống. Trong khi đó, các loài du nhập vào quần xã muộn hơn thì thường có những đòi hỏi nhất định về điều kiện môi trường sống, vì vậy số lượng cá thể của chúng tương đối ít, chúng được gọi là “loài hiếm” - Rare species. Công thức tính như sau:

$$A_i = J * c(i + \beta)^{-\lambda} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (3)$$

*Trong đó:*

$J$  là số lượng cá thể của loài ở điểm lấy mẫu;  $c$  và  $\beta$  là các tham số đại diện cho sự đa dạng tiềm ẩn của môi trường sinh thái;

$\lambda$  là hằng số đại diện cho xác suất xuất hiện trung bình của loài;

$A_i$  đại diện cho sự phong phú của loài thứ  $i$ .

*Mô hình Broken-stick (BRSM):* được đề xuất bởi MacArthur (1957) [11]. Tác giả giả định rằng các nguồn tài nguyên hữu hạn được sử

dụng bởi các sinh vật trong quần xã là một cây gậy có độ dài là 1. Khi ta đặt ngẫu nhiên  $S-1$  điểm trên cây gậy đó thì nó sẽ được chia thành  $S$  phần, chiều dài của mỗi phần trên cây gậy thể hiện sự phong phú của một loài. Đồng thời khi đó sẽ có  $S$  ổ sinh thái xuất hiện trong quần xã với  $s$  loài có cùng khả năng cạnh tranh nhau; độ phong phú trung bình của các loài trong quần xã được biểu thị bằng tỉ số  $J/S$ , sau đó mức độ phong phú thứ  $i$  của loài  $A_i$  sẽ được tính như sau:

$$A_i = J/S \sum_{x=i}^S \frac{1}{x} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, s) \quad (4)$$

*Trong đó:*

$J$  là số lượng cá thể của loài ở điểm lấy mẫu;  $S$  là số lượng ổ sinh thái;

$x = i$ .

*Mô hình Niche-preemption (NPM):* được đề xuất bởi Motomura (1932) [12]. Tác giả giả

định rằng có  $s$  loài trong quần xã, trong đó loài thứ nhất chiếm  $k$  phần tài nguyên thì loài thứ hai sẽ chiếm  $k*(1-k)$  phần tài nguyên. Tương tự, loài thứ ba sẽ chiếm  $k*(1-k)^2$  phần tài nguyên và cứ thế cho đến loài thứ  $s$ . Do đó, độ phong phú của loài  $A_i$  được tính như sau:

$$A_i = A_1 * k^{i-1} \quad (i = 1, 2, 3, \dots, s) \quad (5)$$

*Mô hình Zero-sum polynomials (ZSPM):* cho rằng sự phân bố độ phong phú của các loài là

kết quả của quá trình trôi dạt sinh thái ngẫu nhiên của quần xã đa dạng loài trung lập [7]. Mô

hình này chứa hai thông số là số lượng cá thể (J) của loài ở điểm lấy mẫu và chỉ số đa dạng sinh học cơ bản theta ( $\theta$ ). Do đó, trong một quần xã

với số loài là s, độ phong phú là n ở bất kỳ điểm lấy mẫu nào thì mô hình ZSPM được tính như sau:

$$S(n) = \frac{\theta}{n} \int_0^J f_{n,1}(\gamma) (1 - \frac{n}{\gamma})^{\theta-1} d\gamma \tag{6}$$

$$f_{n,\delta}(\gamma) = \frac{1}{\Gamma(n)\delta^n} \exp(-\frac{\gamma}{\delta}) \gamma^{n-1}; \quad \Gamma(z) = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt$$

**Mô hình Volkov (VOLK):** được phát triển dựa trên mô hình ZSPM, trong đó m là hệ số di cư được thêm vào mô hình nhằm phù hợp với sự phân bố của độ phong phú loài trong quần xã. Mô hình VOLK giả định rằng hệ số di cư m sẽ

là không thay đổi trong quá trình di cư của một loài trong quần xã ở một khu vực cụ thể. Do đó, một quần xã với số lượng loài S và độ phong phú là n thì mô hình VOLK có thể được biểu thị như sau [16]:

$$S(n) = \theta \frac{J!}{n!(J-n)!} - \frac{\Gamma(\gamma)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^\gamma \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} - \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp(-\frac{y^\theta}{\lambda}) dy \tag{7}$$

$$\Gamma(z) = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt; \quad \gamma = \frac{m(J-1)}{1-m}$$

**Kiểm tra sự phù hợp của mô hình SAD:** Để kiểm tra mức độ phù hợp của các mô hình SAD, phương pháp kiểm định Kolmogorov – Smirnov (K-S) và tiêu chuẩn thông tin AIC của Akaike được sử dụng đồng thời trong nghiên cứu. Giá trị AIC của mô hình được mô phỏng càng nhỏ thì mức độ phù hợp của mô hình sẽ càng cao. Kiểm định K-S được sử dụng nhằm đánh giá sự khác biệt giữa mô hình mô phỏng và mô hình quan sát thực tế. Trong kiểm định K-S, mô phỏng Bootstrap được thực hiện 999 lượt lặp lại, khi mức ý nghĩa  $p < 0,05$  thì mô hình mô phỏng không phù hợp. Tất cả các mô hình SAD được thực hiện trên phần mềm R phiên bản 4.2.0 với các gói ‘vegan’ và ‘sads’ dùng để mô phỏng các mô hình SAD và gói ‘dgoF’ được sử dụng để thực hiện kiểm định K-S [20].

**3. KẾT QUẢ NGHIÊN CỨU**

**3.1. Đặc điểm cơ bản của ô nghiên cứu**

Tổng số 4583 cá thể thuộc 101 loài của 59 họ thực vật đã được xác định trong ô nghiên cứu 4 ha. Trong số 101 loài đã ghi nhận, có 27 loài (Chò núi, Chôm chôm hậu giang, Thị gân, Xăng mã chẻ, Trâm vỏ đỏ, Trâm đỏ, Bứa mũ vàng, Táo trắng, Côm nhật, Bình linh nghệ, Máu lá to, Dầu rái, Bò an, Cò ke, Cù đèn bạc, Tai ghé,

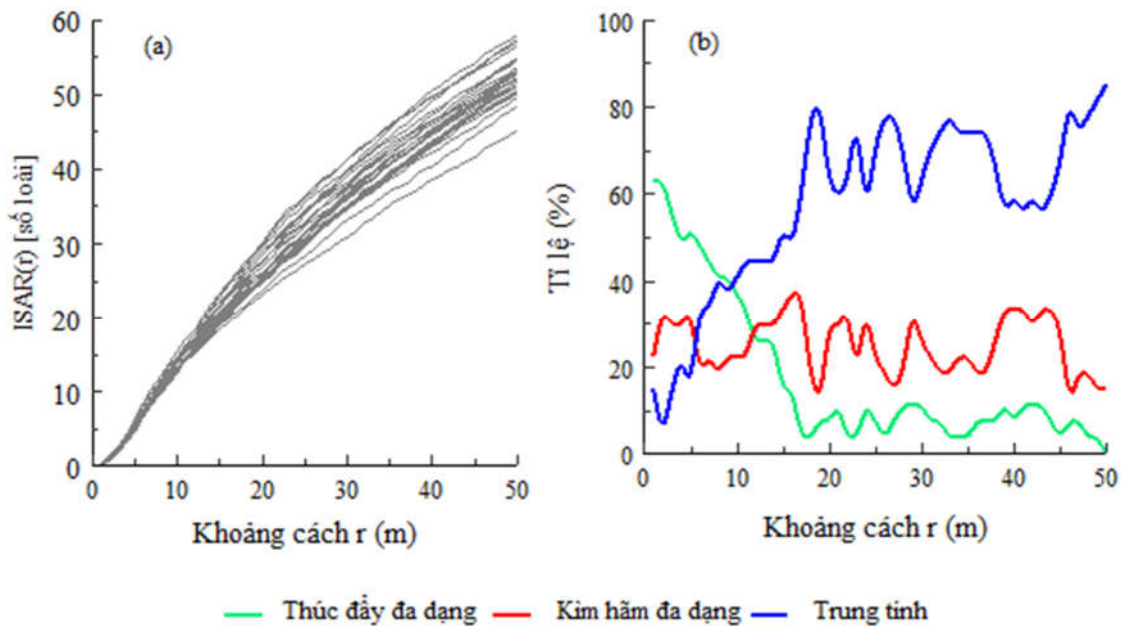
Chiêu liêu nước, Sầm sì, Noi, Chua khét, Nhọ nôi, Chè cám, Săng ớt nam bộ, Cẩm thị, Thị rừng, Đồng đơ và Gội nếp) có số lượng cá thể từ 30 cây trở lên, chúng đóng góp tới 86,95% tổng số cây trong ô nghiên cứu và được lựa chọn làm các loài mục tiêu để phân tích ISAR. Trong nhóm 27 loài mục tiêu, Chò núi là loài có số cá thể nhiều nhất với 880 cây và Gội nếp là loài có số cá thể ít nhất với 30 cây. Mặc dù 74 loài khác chỉ chiếm tỉ lệ 13,05% tổng số cây trong ô nghiên cứu, 74 loài này là những loài hiếm nhưng sự có mặt của chúng tạo nên sự đa dạng loài của quần xã thực vật rừng trong khu vực điều tra.

**3.2. Mối quan hệ loài theo diện tích**

Mô hình ISAR của các loài mục tiêu cho thấy, sự đa dạng loài bị ảnh hưởng mạnh bởi quy mô không gian (Hình 1a). Số lượng loài lân cận của các loài mục tiêu ít biến động ở các quy mô không gian nhỏ (0-10 m) nhưng có xu hướng tăng nhanh biểu thị bằng độ dốc của các đường cong ISAR. Ngược lại, ở các quy mô không gian lớn (10-50 m), số lượng loài lân cận của các loài mục tiêu có sự khác biệt rất rõ ràng, biểu thị bằng khoảng cách giữa các đường cong ISAR là lớn hơn so với ở các quy mô không gian nhỏ (0-

10 m), đồng thời số lượng loài có xu hướng tăng chậm lại. Cũng ở quy mô không gian nhỏ (0-10 m), các loài thúc đẩy đa dạng chiếm ưu thế so với các loài kim hãm đa dạng và các loài trung tính (Hình 1b). Khi quy mô không gian gia tăng, tỉ lệ các loài thúc đẩy đa dạng giảm xuống trong khi tỉ lệ các loài trung tính tăng lên. Ở các quy

mô không gian lớn (10–50 m), các loài trung tính chiếm ưu thế nhưng các loài kim hãm đa dạng cũng chiếm một tỉ lệ đáng kể. Các loài thúc đẩy đa dạng và các loài trung tính ảnh hưởng rất lớn đến sự đa dạng loài của quần xã thực vật trong khu vực nghiên cứu và tầm quan trọng của chúng là khác nhau ở các quy mô không gian.



Hình 1. Mô hình ISAR của 27 loài mục tiêu được phân tích bởi mô hình lý thuyết CSR (a) và tỉ lệ các loài thúc đẩy đa dạng, kim hãm đa dạng và loài trung tính (b)

**3.3. Sự phân bố độ phong phú của các loài**

Sáu mô hình SAD ở sáu quy mô không gian khác nhau được thể hiện trong Hình 2 và Bảng 1. Kết quả cho thấy, chỉ số đa dạng sinh học cơ bản  $\theta$  của các mô hình trung tính có sự khác biệt ở các quy mô không gian khác nhau nhưng không có quy luật rõ ràng, trong khi hệ số di cư  $m$  tăng lên theo quy mô không gian (Bảng 1). Mặc dù sáu mô hình SAD ở tất cả các quy mô lấy mẫu  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ ,  $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ ,  $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ ,  $60\text{ m} \times 60\text{ m}$ ,  $80\text{ m} \times 80\text{ m}$  và  $100\text{ m} \times 100\text{ m}$  đều nằm trong phạm vi chấp nhận của kiểm định K-S với mức ý nghĩa  $p > 0,05$  nhưng dựa trên đánh giá tiêu chuẩn AIC thì mô hình NPM là mô hình phù hợp nhất ở quy mô  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$  với  $AIC = 15,2$ . Ở quy mô không gian  $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ ,  $40\text{ m} \times 40\text{ m}$  và  $60\text{ m} \times 60\text{ m}$ , mô hình phù hợp nhất là mô hình thống kê ZMDM ( $AIC = 24,7; 35,9$  và

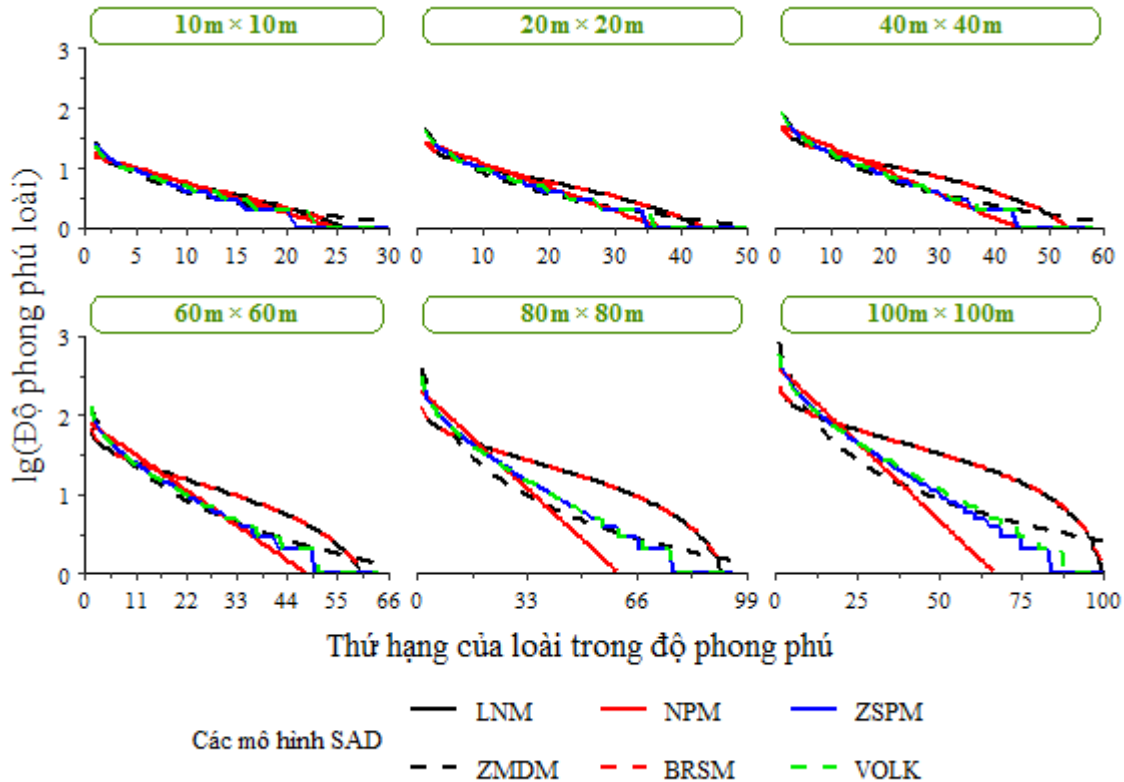
$30,1$ ). Đối với các quy mô không gian  $80\text{ m} \times 80\text{ m}$  và  $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ , mô hình trung tính VOLK là phù hợp nhất ( $AIC = 73,1$  và  $61,7$ ).

**4. THẢO LUẬN**

Mối quan hệ giữa thành phần loài và các quá trình duy trì sự chung sống của các loài trong quần xã rất phức tạp. Các mô hình đa dạng loài trong đó bao gồm cả mô hình ISAR và SAD đều là kết quả của các quá trình sinh thái trong quá khứ [20]. Việc sử dụng các mô hình đa dạng loài được xem là công cụ hữu hiệu trong nghiên cứu sinh thái quần xã hiện nay. Tuy nhiên, mối quan hệ giữa các mô hình đa dạng loài và các quá trình tạo ra các mô hình đó rất hiếm khi là quan hệ 1:1 (một mô hình do một quá trình tạo ra). Các quá trình khác nhau tạo ra các mô hình đa dạng loài khác nhau hoặc cũng có thể giống nhau, thậm chí cùng một quá trình cũng có thể

tạo ra các mô hình đa dạng loài hoàn toàn khác biệt [10]. Vì vậy, việc sử dụng các mô hình SAD đơn lẻ sẽ là không đầy đủ để phản ánh toàn diện các quá trình hình thành quần xã. Việc kết hợp nhiều mô hình SAD trong cùng một nghiên cứu là rất cần thiết để có thể đánh giá chính xác sự đóng góp tương đối của các quá trình đối với việc duy trì tính đa dạng loài trong quần xã [16].

Trong nghiên cứu này, ngoài sử dụng đồng thời sáu mô hình SAD đại diện cho 3 loại mô hình phân bố độ phong phú loài khác nhau, mô hình ISAR cũng được đưa vào trong nghiên cứu để so sánh và làm rõ hơn những đóng góp tương đối của các quá trình sinh thái và ngẫu nhiên ở các quy mô không gian khác nhau, vì vậy kết quả sẽ đảm bảo độ tin cậy hơn.



**Hình 2. Sáu mô hình SAD ở sáu quy mô lấy mẫu khác nhau**

Kết quả phân tích mô hình ISAR chỉ ra rằng, các loài thúc đẩy đa dạng và các loài trung tính đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì sự đa dạng loài của quần xã, tuy nhiên tầm quan trọng tương đối của chúng ở mỗi quy mô không gian khác nhau là không giống nhau. Ở quy mô không gian nhỏ (0-10 m), các loài thúc đẩy đa dạng chiếm tỉ lệ cao hơn so với các loài kìm hãm đa dạng và các loài trung tính. Phát hiện này phù hợp với lý thuyết ổ sinh thái, thuyết này cho rằng các loài có nhu cầu sinh thái giống nhau thường xuất hiện cùng nhau trong các ổ sinh thái tương tự nhau và điều đó sẽ cải thiện đáng kể tính đa

dạng loài [6]. Sự chiếm ưu thế về số lượng của các loài trung tính ở quy mô lớn (10-50 m) phù hợp với lý thuyết trung lập bởi thuyết này nhấn mạnh rằng sự đa dạng sinh học của quần xã là kết quả của các quá trình ngẫu nhiên như quá trình phát tán và trôi dạt sinh thái – ecological drift [7]. Mặt khác, kết quả phân tích sáu mô hình SAD không hề mâu thuẫn với kết quả phân tích mô hình ISAR. Ở quy mô nhỏ 10 m x 10 m, các mô hình thích hợp (đại diện cho lý thuyết ổ sinh thái) có mức độ phù hợp nhất so với các mô hình thống kê và mô hình trung tính. Ngược lại, ở các quy mô lớn 80 m x 80 m và 100 m x 100 m thì các

mô hình trung tính (đại diện cho lý thuyết trung lập) là phù hợp nhất. Đối với các quy mô không gian 20 m × 20 m, 40 m × 40 m và 60 m × 60 m, mô hình phù hợp nhất là mô hình thống kê ZMDM, được giải thích bởi ở quy mô chuyển

tiếp giữa hai quy mô không gian nhỏ và quy mô không gian lớn có thể đã xảy ra hiệu ứng trung hòa các quá trình sinh thái và các quá trình ngẫu nhiên giống như phát hiện của Wang và cộng sự (2016) [17].

**Bảng 1. Đánh giá mức độ phù hợp của sáu mô hình SAD ở các quy mô lấy mẫu**

Quy mô (m <sup>2</sup> )	$\theta$	$m$	Phương pháp đánh giá	LNM	ZMDM	NPM	BRSM	ZSPM	VOLK
10×10	16,5	0,42	AIC	15,7	15,9	<b>15,2</b>	15,3	17,5	17,0
			D	0,19	0,19	<b>0,19</b>	0,19	0,12	0,09
			p	0,53	0,36	<b>0,54</b>	0,54	0,85	0,96
20×20	18,1	0,75	AIC	26,3	<b>24,7</b>	28,4	28,5	29,1	28,9
			D	0,18	<b>0,30</b>	0,26	0,18	0,06	0,04
			p	0,36	<b>0,05</b>	0,06	0,36	0,99	1,00
40×40	16,9	0,77	AIC	36,1	<b>35,9</b>	38,6	39,2	39,7	40,1
			D	0,24	<b>0,22</b>	0,24	0,24	0,06	0,06
			p	0,06	<b>0,09</b>	0,06	0,06	0,97	0,98
60×60	16,3	0,79	AIC	31,8	<b>30,1</b>	68,9	68,7	88,3	97,5
			D	0,28	<b>0,20</b>	0,25	0,18	0,04	0,06
			p	0,11	<b>0,13</b>	0,71	0,16	0,99	0,99
80×80	20,1	0,88	AIC	80,8	83,4	96,2	97,5	76,3	<b>73,1</b>
			D	0,35	0,21	0,36	0,32	0,07	<b>0,08</b>
			p	0,07	0,06	0,29	0,07	0,88	<b>0,78</b>
100×100	20,2	0,91	AIC	84,5	85,9	79,3	84,2	61,7	<b>59,8</b>
			D	0,21	0,34	0,53	0,08	0,07	<b>0,06</b>
			p	0,16	0,10	0,11	0,81	0,73	<b>0,79</b>

Ghi chú:  $\theta$  và  $m$  là chỉ số đa dạng sinh học cơ bản và hệ số di cư của mô hình trung tính Volkov (VOLK) và Zero-sum polynomials (ZSPM); LNM và ZMDM là tên viết tắt của mô hình thống kê Log-normal và Zipf-Mandelbrot; NPM và BRSM là tên viết tắt của mô hình thích hợp Niche-preemption và Broken-stick; AIC là tiêu chuẩn thông tin Akaike; D là giá trị của kiểm định K-S và p là xác suất ý nghĩa của kiểm định K-S.

Kết quả phân tích các mô hình SAD (Bảng 1) cho thấy, cả ba mô hình thống kê, mô hình thích hợp và mô hình trung tính đều có thể mô phỏng sự phân bố độ phong phú của các loài nhưng mức độ phù hợp của ba loại mô hình là không giống nhau ở các quy mô không gian khác nhau. Điều này có thể được lý giải do ở quy mô nhỏ sự cạnh tranh giữa các loài, tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và đặc biệt là sự phụ thuộc vào mật độ thường có ảnh hưởng lớn đến sự chung sống của các loài. Rất nhiều nghiên cứu đã chỉ ra rằng, tương tác giữa các loài cây thường xuất hiện ở quy mô nhỏ (0-10 m) [10]. Sự hạn chế về mật độ đã được chứng minh là một quá trình ảnh hưởng đáng kể đến các cá thể sống gần nhau mà nguyên nhân sâu

xa bên trong chủ yếu do sự cạnh tranh các nguồn tài nguyên môi trường như ánh sáng, chất dinh dưỡng trong đất và nguồn nước. Hạn chế về mật độ cũng được xác định là một trong những nguyên nhân chính gây chết cây ở rừng nhiệt đới [9]. Vị trí của các cây chết hình thành khoảng trống trong rừng, tạo điều kiện cho các cá thể tái sinh có không gian sinh trưởng và phát triển, thúc đẩy tính đa dạng loài ở quy mô không gian nhỏ. Do các nguyên nhân trên mà quá trình thúc đẩy sự chung sống của các loài ở quy mô không gian nhỏ được xác định là quá trình không ngẫu nhiên, vì thế ở quy mô không gian này mô hình thích hợp thường phù hợp nhất để mô phỏng sự phân bố độ phong phú của các loài. Mức độ phong phú của hầu hết các loài sẽ giảm khi quy mô không



gian tăng lên do rừng nhiệt đới là nơi có tính đa dạng loài cao nhưng mật độ mỗi loài thường thấp. Mức độ phong phú của mỗi loài thấp ở quy mô lớn nên sự ảnh hưởng của hạn chế về mật độ sẽ là như nhau đối với các loài. Mặt khác, ở các quy mô không gian lớn, sự ảnh hưởng của tính không đồng nhất về môi trường đến sự phân bố của các loài không đáng kể như ở các quy mô không gian nhỏ và lúc này quần xã có thể được coi là quần xã trung lập [7]; chính vì các nguyên nhân này mà các mô hình trung tính thường phù hợp nhất để mô phỏng sự phong phú của các loài ở quy mô không gian lớn.

## **5. KẾT LUẬN**

Các quá trình sinh thái và ngẫu nhiên duy trì sự chung sống của các loài trong lâm phần tự nhiên thuộc kiểu rừng lá rộng thường xanh ở Khu BTTNVH Đồng Nai có liên quan chặt chẽ với quy mô không gian. Ở quy mô không gian nhỏ (0-10 m), các quá trình không ngẫu nhiên như sự tương tác giữa cây-cây, hạn chế về mật độ và sự ảnh hưởng của môi trường sống được xác định ảnh hưởng đến thành phần loài trong quần xã, biểu hiện thông qua sự ưu thế về số lượng của các loài thúc đẩy đa dạng và mô hình thích hợp NPM là phù hợp nhất để mô phỏng sự phong phú của các loài. Ở các quy mô không gian lớn (10 - 50 m), các quá trình ngẫu nhiên như phát tán, trôi dạt sinh thái là phù hợp để dự đoán sự phân bố độ phong phú của các loài, điều này được thể hiện bằng sự ưu thế của các loài trung tính và mô hình trung tính VOLK phù hợp nhất khi mô phỏng sự phong phú của các loài thực vật thân gỗ trong quần xã rừng. Với những kết quả đã đạt được, nghiên cứu này khẳng định lý thuyết ổ sinh thái và lý thuyết trung lập không hề mâu thuẫn với nhau, đều đóng vai trò nhất định ở các quy mô không gian khác nhau trong việc giải thích các cơ chế chung sống của các loài thực vật thân gỗ trong rừng lá rộng thường xanh ở khu vực nghiên cứu. Do đó, khi nghiên cứu sự phân bố độ phong phú của các loài trong các quần xã rừng cần phải đặc biệt chú ý đến sự ảnh hưởng của quy mô lấy mẫu và nên sử dụng nhiều mô hình SAD mô phỏng thành phần loài trong quần xã.

## **TÀI LIỆU THAM KHẢO**

- [1]. Chave J. (2004). *Neutral theory and community ecology*. Ecology Letters. 7: 241-253.
- [2]. Chen B. D., Li X. J., Xu T. J. & Xie W. (2018). *Advances in the biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi*. Acta Ecol. Sin. 38: 1167-1175.
- [3]. Darwin C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. ed. London: John Murray.
- [4]. Frontier S. (1985). *Diversity and structure in aquatic ecosystems*. Oceanography and Marine Biology an Annual Review. 23: 253-312.
- [5]. Gao J., Zhang P., Zhang X. & Liu Y.H. (2018). *Multi-scale analysis on species diversity within a 40-ha old-growth temperate forest*. Plant Diversity. 40(2): 45-49.
- [6]. He F. & Duncan R. P. (2000). *Density-dependent effects on tree survival in an old growth Douglas fir forest*. J. Ecol. 88: 676-688.
- [7]. Hubbell S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. ed. Princeton University Press.
- [8]. Huston M. (1979). *A general hypothesis of species diversity*. The American Naturalist. 113: 81-101.
- [9]. Janzen D. H. (1970). *Herbivores and number of tree species in tropical forests*. The American Naturalist. 104(940): 501-528.
- [10]. Long C., Yang X. B., Long W. X. & Li D. H. (2015). *Stand thinning based on species diversity and spatial patterns*. Chinese Journal of Ecology. 34(2): 571-581.
- [11]. MacArthur R. H. (1957). *On the relative abundance of bird species*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 43: 293-295.
- [12]. Motonura I. (1932). *On the statistical treatment of communities*. Zool Mag. 44: 379-383.
- [13]. Nanney D. L. (2004). *No trivial pursuit*. Bioscience. 54: 720-721.
- [14]. Preston F. W. (1948). *The commonness and rarity of species*. Ecology. 29: 254-283.
- [15]. Vandermeer J. H (197). *Niche Theory*. Annual Review of Ecology and Systematics. 3: 107-132.
- [16]. Volkov I., Banavar J. R., He F. L., Hubbell S. P. & Maritan A. (2005). *Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forest*. Nature. 438: 658-661.
- [17]. Wang X. G., Wiegand T., Kraft N. J. B., Swenson N. G., Davies S. J., Hao Z. Q., Howe R., Lin Y. C., Ma K. P., Mi X. C., Su S. H., Sun I. F. & Wolf A. (2016). *Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests*. Ecology. 97(2): 347-360.
- [18]. Wiegand T., Gunatilleke C. V. S., Gunatilleke I. A. U. N. & Hut A. (2007). *How individual species structure diversity in tropical forests*. PNAS. 104(48): 19029-19033.
- [19]. Yang L. M., Zhou G. S. & Wang G. H. (2001). *Investigating Realized Niches as a Mechanism of Species Diversity Maintenance in a Species-Rich Grassland Community*. Chinese Journal of Plant Ecology. 25(5): 634-638.

[20]. Zang Z., Zeng Y., Wang D., Shi F., Dong Y., Liu N. & Liang Y. (2022). *Species - Abundance Distribution Patterns of Plant Communities in the Gurbantünggüt Desert, China*. Sustainability. 14: 12957.

[21]. Nguyễn Văn Quý, Nguyễn Thanh Tuấn, Nguyễn Văn Hợp & Lê Hồng Việt (2021). *Ảnh hưởng của kích thước ô mẫu đến phân bố các chỉ số đa dạng loài cây gỗ trong rừng tự nhiên khu vực Tân Phú, Đồng Nai*. Tạp chí Khoa học và Công nghệ Lâm nghiệp. 4: 107-117.

## **COEXISTENCE MECHANISMS OF WOODY PLANT SPECIES IN A NATURAL FOREST IN DONG NAI CULTURE AND NATURE RESERVE**

**Nguyen Van Quy<sup>1</sup>, Nguyen Hong Hai<sup>2\*</sup>, Nguyen Thanh Tuan<sup>1</sup>,  
Nguyen Van Hop<sup>1</sup>, Pham Van Dinh<sup>3</sup>, Pham Thanh Ha<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Vietnam National University of Forestry - Dong Nai Campus*

<sup>2</sup>*Vietnam National University of Forestry*

<sup>3</sup>*Southern Sub-Institute of Forest Inventory and Planning*

### **ABSTRACT**

Explaining species' ecological and evolutionary processes has always been challenging for ecologists. The present study used the Individual Species-Area Relationship model and six Species Abundance Distribution models to clarify the mechanisms that drive the coexistence of woody plant species in the evergreen broadleaved forest in Dong Nai Culture and Nature Reserve, Dong Nai Province. For data collection, a 4-ha study plot (200 m × 200 m) was established in the natural stand of the study area. The results showed that accumulators and neutral species significantly influenced the species diversity of the plant community, but their relative importance differed at spatial scales. The Niche-preemption model was the best fit model to explain species' coexistence at small spatial scales (10 m × 10 m), while the Volkov model was the best fit model at large spatial scales (80 m × 80 m and 100 m × 100 m). Ecological processes maintain species coexistence at small spatial scales, including plant-plant interactions, density dependence and habitat heterogeneity. The dispersal and ecological drift are random processes that drive the woody plant species' coexistence at large spatial scales.

**Keywords:** abundance, accumulators, diversity pattern, neutral theory, spatial scale.

**Ngày nhận bài** : 05/10/2022

**Ngày phản biện** : 09/11/2022

**Ngày quyết định đăng** : 05/12/2022