

Tầm quan trọng của các quá trình sinh thái đối với sự chung sống  
của các loài cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh  
ở khu vực Tân Phú, tỉnh Đồng Nai

Nguyễn Hồng Hải<sup>1</sup>, Vũ Mạnh<sup>2</sup>, Lê Văn Cường<sup>3</sup>, Nguyễn Văn Hợp<sup>3</sup>, Nguyễn Văn Quý<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Trường Đại học Lâm nghiệp

<sup>2</sup>Chi nhánh phía Nam, Trung tâm nhiệt đới Việt – Nga

<sup>3</sup>Trường Đại học Lâm nghiệp – Phân hiệu Đồng Nai

The relative importance of underlying processes for the coexistence  
of woody plants in an evergreen broadleaved forest  
in Tan Phu area, Dong Nai province

Nguyen Hong Hai<sup>1</sup>, Vu Manh<sup>2</sup>, Le Van Cuong<sup>3</sup>, Nguyen Van Hop<sup>3</sup>, Nguyen Van Quy<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Vietnam National University of Forestry

<sup>2</sup>Southern Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center

<sup>3</sup>Vietnam National University of Forestry - Dongnai Campus

\*Corresponding author: quyforest@nwafu.edu.cn

<https://doi.org/10.55250/jo.vnuf.14.1.2025.044-054>

**TÓM TẮT**

Nghiên cứu này nhằm phân tích định lượng vai trò tương đối của tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và phát tán giới hạn đối với sự đa dạng loài trong quần xã rừng lá rộng thường xanh tại khu vực Tân Phú, tỉnh Đồng Nai. Dữ liệu nghiên cứu bao gồm phân bố không gian của 4.007 cây cá lẻ, đại diện cho 118 loài cây gỗ, phân bố trong ô nghiên cứu rộng 4 ha. Để so sánh các cơ chế duy trì sự đa dạng loài, nghiên cứu đã áp dụng 4 mô hình lý thuyết bao gồm Poisson đồng nhất, Poisson không đồng nhất, Thomas đồng nhất và Thomas không đồng nhất, nhằm kiểm tra ảnh hưởng của các quá trình ngẫu nhiên (phát tán giới hạn), lọc môi trường (tính không đồng nhất của môi trường sống) và sự tương tác giữa các quá trình này đối với sự thay đổi thành phần loài theo diện tích (mISAR). Kết quả cho thấy cả lọc môi trường và phát tán giới hạn đều có sự ảnh hưởng nhất định đến mISAR. Mô phỏng từ các mô hình lý thuyết chỉ ra rằng sự kết hợp của tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và phát tán giới hạn cung cấp lời giải thích tốt hơn cho mISAR so với ảnh hưởng của từng yếu tố riêng lẻ. Bên cạnh đó, kết quả mô phỏng quá trình Cox cho thấy lọc môi trường ảnh hưởng mạnh hơn so với phát tán giới hạn đến sự đa dạng loài. Tuy nhiên, cả hai yếu tố này đều đóng vai trò quan trọng trong sự chung sống của các loài cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh ở rừng phòng hộ Tân Phú, huyện Định Quán, tỉnh Đồng Nai.

**ABSTRACT**

The current study quantitatively assessed the contributions of habitat heterogeneity and dispersal limitation to species diversity within an evergreen broadleaved forest in the Tan Phu area of Dong Nai province, Southern Vietnam. We used data on the spatial distributions of 4,007 individuals representing 118 woody species within a 4-ha study plot. To investigate the ecological mechanisms influencing species diversity, we employed four null models: homogeneous Poisson, inhomogeneous Poisson, homogeneous Thomas, and inhomogeneous Thomas processes. These null models were utilized to evaluate the effects of dispersal limitation, habitat heterogeneity, and their interactions on the individual species-area relationship (mISAR). Our

**Thông tin chung:**

Ngày nhận bài: 11/10/2024

Ngày phản biện: 29/11/2024

Ngày quyết định đăng: 02/01/2025

**Từ khóa:**

Các mô hình lý thuyết, đa dạng loài, mô hình Thomas, môi trường sống không đồng nhất, phát tán giới hạn.

**Keywords:**

Dispersal limitation, habitat heterogeneity, null models, species diversity, Thomas model.

*findings indicated that both habitat heterogeneity and dispersal limitation significantly affected the mISAR models. Simulations based on the four null models suggested that the interplay between habitat heterogeneity and dispersal limitation provided a more comprehensive explanation for mISAR than either factor alone. Furthermore, Cox process simulations demonstrated that habitat heterogeneity had a more pronounced influence compared to dispersal limitation. Nonetheless, both mechanisms were essential for the coexistence of tree species within the studied evergreen broadleaved forest.*

## 1. ĐẶT VẤN ĐỀ

Đa dạng sinh học cũng có thể được hiểu là sự tương tác và chung sống của các loài, đóng vai trò then chốt trong cấu trúc của sinh quyển, đồng thời là yếu tố thiết yếu cho sự tồn tại của xã hội loài người [1]. Thật không may, tốc độ tuyệt chủng của các loài được xác nhận đã vượt quá ngưỡng an toàn, gây ra những mối đe dọa nghiêm trọng đối với sự bền vững của hành tinh [2]. Do tính chất sống còn của đa dạng sinh học, việc bảo vệ nó trở thành một yêu cầu cấp bách đối với mọi quốc gia. Đặc biệt, trước nguy cơ xảy ra cuộc đại tuyệt chủng hàng loạt lần thứ sáu, nhu cầu hiểu biết về các cơ chế duy trì đa dạng sinh học trong các quần xã sinh vật trở nên vô cùng cần thiết [3]. Nghiên cứu sự chung sống của các loài không chỉ là nền tảng mà còn là chìa khóa để tìm kiếm các giải pháp hiệu quả nhằm bảo tồn đa dạng sinh học, đồng thời phục hồi và tái thiết các hệ sinh thái tự nhiên [4].

Trong nghiên cứu đa dạng sinh học, mối quan hệ giữa loài và diện tích (Species-Area Relationship - SAR) là một mô hình sinh thái quan trọng, phản ánh sự biến đổi của đa dạng loài ở các quy mô không gian khác nhau. Mô hình SAR được coi là hữu ích trong việc dự đoán mức độ đa dạng của các khu vực chưa được khảo sát và thu thập dữ liệu, đồng thời hỗ trợ trong thiết kế và quy hoạch các khu bảo tồn, cũng như ước tính tỷ lệ tuyệt chủng cục bộ do mất môi trường sống [5].

Trong những năm gần đây, dữ liệu không gian về các loài cây đã được cập nhật và bổ sung đáng kể, tạo điều kiện thuận lợi cho việc áp dụng các kỹ thuật thống kê không gian trong nghiên cứu sinh thái rừng, từ đó hình thành một lĩnh vực mới với tên gọi là Sinh thái không gian (Spatial Ecology) [6]. Dựa trên nền tảng này, Wiegand và cộng sự (2007) đã đề xuất mô hình mối quan hệ giữa loài và diện tích cải tiến

(Individual Species-Area Relationship - ISAR), bản chất là sự kết hợp giữa mô hình SAR với hàm K của Ripley [7]. Trong phân tích mô hình ISAR, một loài cây có thể được xác định là loài thúc đẩy hoặc kìm hãm sự đa dạng loài lân cận của nó, tùy thuộc vào khả năng làm tăng hoặc giảm mức độ đa dạng của các loài khác xung quanh các cá thể của chúng thông qua sự tương tác khác loài. Ngược lại, nếu một loài cây không ảnh hưởng đến sự đa dạng của các loài lân cận, nó sẽ được coi là loài trung tính (không ảnh hưởng đến sự đa dạng loài lân cận) [8].

Theo lý thuyết về sự cạnh tranh không tương xứng (Asymmetric competition), các cá thể có kích thước lớn thường chiếm ưu thế trong việc chiếm dụng tài nguyên và không gian dinh dưỡng so với các cá thể nhỏ hơn [9]. Nhiều nghiên cứu đã chỉ ra rằng, sự ưu thế về kích thước của một cá thể có ảnh hưởng đáng kể đến sự sinh trưởng, phát triển và khả năng hiện diện của các cá thể sống gần chúng [10]. Tuy nhiên, mô hình ISAR không xem xét yếu tố này trong việc định lượng mối quan hệ tương tác giữa các loài thực vật, dẫn đến độ tin cậy của các kết quả phân tích không cao. Để khắc phục hạn chế này, Zhang và cộng sự (2014) đã tích hợp yếu tố "sự ưu thế về kích thước" vào mô hình ISAR và phát triển thành mô hình ISAR sửa đổi (mISAR) [11]. Mô hình mISAR được đánh giá là chính xác hơn trong việc mô tả sự ảnh hưởng của một loài cây đối với tính đa dạng loài của các loài đồng hành. Hơn nữa, khi kết hợp với các mô hình lý thuyết về sàng lọc môi trường sống (được hiểu là yếu tố môi trường đóng vai trò như một bộ "máy lọc") và phát tán hạt giống, mô hình mISAR giúp xác định các quy mô không gian mà tại đó các quá trình sinh thái này đóng vai trò chủ đạo trong việc định hình cấu trúc đa dạng loài của quần xã [12].

Mặc dù nghiên cứu về đa dạng sinh học rừng

ở Việt Nam có một lịch sử dài và đã đạt được nhiều thành tựu nổi bật, nhưng thuộc tính không gian của các loài trong các nghiên cứu trước đây thường bị bỏ qua. Mặt khác, việc ứng dụng các kỹ thuật phân tích thống kê không gian trong nghiên cứu rừng ở Việt Nam vẫn còn khá hạn chế. Cụ thể, chưa có nghiên cứu nào tiếp cận theo mô hình mISAR. Do đó, việc áp dụng các kỹ thuật thống kê không gian hiện đại là hết sức cần thiết để nâng cao độ chính xác và tin cậy trong các nghiên cứu về đa dạng sinh học rừng ở nước ta.

Nghiên cứu này tập trung vào các loài cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh thuộc Ban Quản lý Rừng phòng hộ (QLRPH) Tân Phú, tỉnh Đồng Nai. Mục tiêu của nghiên cứu là xác định vai trò của các quá trình xác định (deterministic processes) và ngẫu nhiên (stochastic processes), được lý thuyết ổ sinh thái (niche theory) và lý thuyết trung lập (neutral theory) nhấn mạnh, trong việc duy trì sự đa dạng loài của quần xã cây gỗ. Đồng thời, nghiên cứu cũng cung cấp thông tin khoa học và cơ sở lý thuyết cho công tác bảo tồn đa dạng thực vật rừng lá rộng thường xanh ở Việt Nam nói chung, cũng như tại khu vực nghiên cứu nói riêng.

## 2. PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU

### 2.1. Đặc điểm khu vực nghiên cứu

Nghiên cứu được thực hiện từ tháng 12 năm 2021 đến tháng 4 năm 2022, bao gồm bốn đợt khảo sát thực địa tại rừng phòng hộ Tân Phú. Khu vực nghiên cứu nằm trong địa giới hành chính huyện Định Quán, tỉnh Đồng Nai, với tọa độ địa lý từ 11°08'55" đến 11°51'30" vĩ độ Bắc và từ 106°90'73" đến 107°27'74" kinh độ Đông. Tổng diện tích rừng và đất lâm nghiệp do Ban QLRPH Tân Phú quản lý là 13.591,11 ha. Chế độ khí hậu đặc trưng với hai mùa rõ rệt: mùa mưa từ tháng 5 đến tháng 10 và mùa khô từ tháng 11 đến tháng 4 năm sau. Nhiệt độ trung bình hàng năm đạt 27,1°C, với nhiệt độ cao nhất ghi nhận là 35,3°C và thấp nhất là 21,5°C. Lượng mưa trung bình hàng năm là 2.140 mm, trong khi độ ẩm không khí trung bình đạt 82%. Địa hình khu vực nghiên cứu được hình thành từ các đồi lượn sóng, bị chia cắt bởi những khe suối nhỏ, với độ dốc trung bình từ 10 đến 12° [13].

Ô nghiên cứu được thiết lập tại vị trí có tọa độ

11°5'21,80" vĩ độ Bắc và 107°22'29,06" kinh độ Đông thuộc trạng thái rừng tự nhiên trung bình. Quần xã thực vật khu vực nghiên cứu có một số ưu hợp điển hình là Sến mù (*Shorea roxburghii*), Trâm vỏ đỏ (*Syzygium cinereum*), Táo trắng (*Vatica odorata*), Cám (*Parinari annamensis*) và Săng đen (*Diospyros lanceifolia*) [14].

### 2.2. Phương pháp nghiên cứu

#### 2.2.1. Phương pháp điều tra và thu thập dữ liệu

Cuối năm 2021, một ô nghiên cứu có diện tích 4 ha (200 m × 200 m) đã được thiết lập trong rừng lá rộng thường xanh thuộc Ban QLRPH Tân Phú, huyện Định Quán, tỉnh Đồng Nai. Phương pháp lưới ô vuông được áp dụng để chia ô nghiên cứu thành 100 ô thứ cấp, mỗi ô có diện tích 400 m<sup>2</sup> (20 m × 20 m). Tất cả các cây có đường kính ngang ngực (dbh) ≥ 2,5 cm trong các ô thứ cấp đều được xác định tên loài, đo đếm dbh và lập bản đồ vị trí cây.

#### 2.2.2. Phương pháp phân tích dữ liệu

Hàm ISAR được áp dụng để ước tính số lượng các loài cây trong một cửa sổ hình tròn (vòng tròn) có bán kính  $r$ , với tâm của vòng tròn là cá thể của một loài mục tiêu [7]. Nghiên cứu này xem xét cả sự ưu thế về kích thước; do đó, chỉ những cá thể khác loài có dbh nhỏ hơn dbh của cá thể loài mục tiêu mới được tính vào giá trị của hàm ISAR. Điều này đồng nghĩa với việc hàm mISAR được sử dụng trong các phân tích thống kê không gian ở các quy mô từ 0-50 m [11].

Để xác định ảnh hưởng của môi trường sống không đồng nhất (lọc môi trường) và sự phát tán bị hạn chế về không gian (phát tán giới hạn), cũng như kiểm tra ảnh hưởng của các loài mục tiêu đối với sự đa dạng loài trong khu vực lân cận, nghiên cứu áp dụng bốn mô hình lý thuyết khác nhau: mô hình Poisson đồng nhất (mô hình hóa tính ngẫu nhiên trong không gian), Poisson không đồng nhất (mô hình hóa tính không đồng nhất của môi trường sống), Thomas đồng nhất (mô hình hóa sự phát tán giới hạn) và Thomas không đồng nhất (mô hình hóa các tương tác giữa phát tán giới hạn và môi trường sống không đồng nhất). Các bước tính toán cụ thể được thực hiện như sau [11]:

(i) Đối với các cá thể cây của loài mục tiêu được chọn làm tâm của vòng tròn, việc lựa

chọn tất cả các cá thể cây của các loài lân cận được thực hiện dựa trên điều kiện  $d_i > d_j$ , trong đó  $d_j$  là dbh của cá thể loài lân cận  $j$  và  $d_i$  là dbh của cá thể loài mục tiêu  $i$ .

(ii) Giá trị của hàm mISAR được tính theo công thức sau:

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

Trong đó:

$P_{ij}(0, r)$  là xác suất loài  $j$  không xuất hiện trong vòng tròn bán kính  $r$  với tâm là một cá thể loài mục tiêu  $i$ .

(iii) Các mô hình lý thuyết:

(1) Mô hình Poisson đồng nhất (HPP) là một mô hình không phản ánh các quá trình sinh học ảnh hưởng đến sự phân bố không gian của các loài cây. Mô hình này giả định rằng không có sự tương tác giữa các cây, dẫn đến sự phân bố của chúng là hoàn toàn ngẫu nhiên trong không gian. Do đó, mô hình Poisson đồng nhất còn được biết đến với tên gọi là mô hình không gian hoàn toàn ngẫu nhiên. Nghiên cứu này áp dụng mô hình HPP để kiểm tra giả thuyết về tính ngẫu nhiên trong sự phân bố không gian của các cây trong ô nghiên cứu đối với các loài được lựa chọn để phân tích. Cụ thể, trong không gian hai chiều  $S$ , một mô hình quan sát được coi là HPP nếu thỏa mãn hai điều kiện: thứ nhất, trong bất kỳ tiểu vùng  $B$  nào thuộc  $S$ , tập hợp các điểm  $N(B)$  tuân theo phân phối Poisson với tham số  $\mu(B)$ ; thứ hai, các điểm  $N(B)$  là độc lập và tuân theo hàm mật độ  $\rho(u)$  [15]:

$$\rho(u) = \alpha * e^{z(u)\beta^T} \quad (2)$$

Trong đó:

$u \in B$ ,  $\alpha > 0$  là tham số của mô hình;

$z(u)$  là vector các yếu tố môi trường;

$B^T$  là vector chuyển vị của các hệ số hồi quy tương ứng. Nếu giá trị  $\rho(u)$  không thay đổi với mọi  $u \in B$ , thì mô hình nghiên cứu có thể được xác nhận là mô hình HPP.

(2) Mô hình Poisson không đồng nhất (IPP) có sự khác biệt rõ rệt so với mô hình HPP. Cụ thể, trong công thức 2, khi giá trị  $\rho(u)$  thay đổi theo các tiểu vùng  $B$ , mô hình lý thuyết này chính là mô hình IPP. Mặc dù mô hình IPP không xem xét sự tương tác giữa các cây, nhưng mật độ cây vẫn bị ảnh hưởng bởi các điều kiện môi trường. Do đó, mô hình IPP cung cấp một cái nhìn sâu sắc về mối quan hệ giữa

tính không đồng nhất của môi trường và sự phân bố không gian của cây [16].

(3) Mô hình Thomas đồng nhất (HTM) mô tả quá trình phát tán giới hạn, một trong những biểu hiện rõ nhất là sự phân bố của cây con bị hạn chế về mặt không gian, dẫn đến việc chúng tập trung xung quanh các cây trưởng thành (bố mẹ). Mô hình này do đó cung cấp một cách tiếp cận để mô phỏng ảnh hưởng của việc phát tán hạt giống bị hạn chế đối với sự phân bố không gian của các loài cây. Hàm mật độ của mô hình HTM được biểu diễn như sau [15].

$$\rho(u) = \alpha * k * e^{z(u)\beta^T} \quad (3)$$

Trong đó:

$k$  là mật độ phân bố của cây thành thực. Nếu giá trị  $e^{z(u)\beta^T}$  không thay đổi với bất kỳ  $u \in B$  thì đây là mô hình HTM.

(4) Mô hình Thomas không đồng nhất (ITM) là một phiên bản khác so với mô hình HTM. Cụ thể, trong công thức 3, nếu giá trị  $e^{z(u)\beta^T}$  thay đổi theo các tiểu vùng  $B$  thì khi đó mô hình lý thuyết là mô hình ITM. Bởi vì mô hình ITM xem xét đồng thời cả hai yếu tố môi trường và sự tương tác giữa cây-cây nên nó được sử dụng để mô hình hóa sự ảnh hưởng của tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và sự phát tán giới hạn đối với sự phân bố không gian của các loài cây [10].

Trong nghiên cứu này, các loài mục tiêu được xác định là những loài cây trong ô nghiên cứu có số lượng cây cá lẻ từ 30 trở lên. Để phân loại các loài cây mục tiêu thành loài thúc đẩy đa dạng, loài kìm hãm đa dạng hoặc loài trung tính, nghiên cứu sử dụng khoảng tin cậy 95% thông qua 499 lượt mô phỏng Monte Carlo trong phân tích mô hình mISAR, dựa trên bốn mô hình lý thuyết khác nhau: HPP, IPP, HTM và ITM. Cụ thể, nếu giá trị tính toán mISAR( $r$ ) của loài mục tiêu lớn hơn giá trị mô phỏng trong khoảng tin cậy 95%, thì loài đó có sự đa dạng loài lân cận cao hơn kỳ vọng tại quy mô tham chiếu  $r$  với mức ý nghĩa thống kê  $\alpha = 0,05$  và được phân loại là loài thúc đẩy đa dạng. Ngược lại, nếu giá trị mISAR( $r$ ) tính toán nhỏ hơn giá trị mô phỏng, loài mục tiêu sẽ có sự đa dạng loài lân cận thấp hơn kỳ vọng và được phân loại là loài kìm hãm đa dạng. Trong trường hợp giá trị mISAR( $r$ ) nằm trong khoảng tin cậy 95% của mô hình mô

phông, loài mục tiêu sẽ được gọi là loài trung tính, tức là sự đa dạng lân cận không có sự khác biệt so với kỳ vọng [11]. Ngoài ra, nghiên cứu còn áp dụng phép kiểm tra GoF (Goodness-of-fit) cho các mô hình mô phỏng theo phương pháp của Miser nhằm giảm thiểu sai sót thống kê loại I và độ lệch tối thiểu trong ước tính giá trị hàm mISAR(r) [4].

Để kiểm tra tính đồng nhất của điều kiện môi trường trên ô nghiên cứu, kiểm định Chi bình phương dựa trên mật độ của các cây trưởng thành (dbh ≥ 15 cm) trong các ô thứ cấp đã được áp dụng. Nếu giá trị p của kiểm định chi bình phương > 0,05, điều này chỉ ra rằng cây trưởng thành phân bố một cách tương đối đồng đều, đồng nghĩa với việc điều kiện môi trường trên ô nghiên cứu là đồng nhất. Ngược lại, khi giá trị p < 0,05, điều kiện môi trường trên ô nghiên cứu được coi là không đồng nhất [17]. Bên cạnh đó, để so sánh số lượng loài có hiệu ứng thúc đẩy đa dạng, tìm hãm đa dạng và các loài trung tính theo tỷ lệ phần trăm ở các mô hình lý thuyết khác nhau, nghiên cứu sử dụng kiểm định t theo cặp. Ngoài ra, tiêu chí Akaike (AIC) trong đánh giá mô hình cũng được áp dụng để so sánh mức độ phù hợp của các mô hình lý thuyết [12].

Để định lượng sự đóng góp tương đối của hai yếu tố: tính không đồng nhất của điều kiện môi trường và sự phát tán giới hạn đối với việc hình thành mô hình đa dạng của các loài mục tiêu, nghiên cứu này áp dụng mô hình Cox. Mô hình Cox bản chất là sự mở rộng của mô hình Poisson, có khả năng mô phỏng các thông tin

tổng hợp chưa được biết từ các mô hình lý thuyết. Tỷ lệ đóng góp của từng yếu tố sẽ được tính toán theo phương pháp sau [18].

$$U1 = \frac{\sigma_z^2}{\sigma_z^2 + \sigma_t^2}; \quad U2 = \frac{\sigma_t^2}{\sigma_z^2 + \sigma_t^2} \quad (4)$$

Trong đó:

U1 và U2 lần lượt đại diện cho tỉ lệ đóng góp (%) của sự không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và sự phát tán bị giới hạn trong mô hình Cox. Hai tham số của mô hình Cox, được ký hiệu là  $\sigma_z$  và  $\sigma_t$ , được xác định thông qua phương pháp ước lượng phương sai.

Tất cả các mô hình nghiên cứu đã được phát triển bằng ngôn ngữ R phiên bản 4.4.1, với sự hỗ trợ của gói "sce" [15].

### 3. KẾT QUẢ VÀ THẢO LUẬN

#### 3.1. Đặc trưng cơ bản của ô nghiên cứu

Tổng cộng 4.007 cây cá lẻ với dbh ≥ 2,5 cm thuộc 118 loài của 45 họ thực vật đã được ghi nhận trong ô nghiên cứu 4 ha (Bảng 1). Trong số 118 loài cây, 29 loài có số lượng cây cá lẻ từ 30 trở lên, chúng được coi là nhóm loài cây ưu thế trong ô nghiên cứu. Nhóm 29 loài cây ưu thế này mặc dù chỉ chiếm tỉ lệ nhỏ về số lượng loài (24,6%) so với 89 loài cây khác (75,4%) nhưng lại chiếm tỉ lệ lớn về số lượng cây cá lẻ (82,4%). Các loài trong nhóm loài ưu thế được chọn làm loài mục tiêu để tính toán các giá trị cho hàm mISAR nhằm đánh giá sự đa dạng loài trong phạm vi lân cận của chúng từ 0-50 m. Kết quả tổng hợp các đặc trưng cơ bản của các loài ưu thế trong ô nghiên cứu và giá trị AIC của các mô hình lý thuyết tính theo loài được tổng hợp trong Bảng 1.

**Bảng 1. Đặc trưng cơ bản của các loài cây ưu thế trong ô nghiên cứu<sup>1</sup>**

TT	Loài cây	Tên khoa học	N	dbh	Giá trị AIC của các mô hình lý thuyết			
					HTM	IPP	ITM	HPP
1	Sến mù	<i>Shorea roxburghii</i>	870	17,8±13,2	8403,0	8357,6	8357,6	8358,5
2	Máu lá lớn	<i>Knema pierrei</i>	286	14,4±10,6	1364,3	1366,6	1370,2	1365,8
3	Trâm vỏ đỏ	<i>Syzygium zeylanicum</i>	185	15,8±12,8	1267,2	1268,9	1262,1	1260,2
4	Tai ghé	<i>Hymenodictyon orixense</i>	166	6,6±3,7	1242,7	1246,0	1234,8	1238,6
5	Tấu trắng	<i>Vatica odorata</i>	160	9,6±5,6	1106,4	1106,8	1099,9	1107,7
6	Vên vên	<i>Anisoptera costata</i>	152	19,2±14,1	1005,3	1008,9	1011,0	1007,3
7	Cám	<i>Parinari annamensis</i>	137	22±14,8	941,1	929,5	907,3	927,0
8	Săng đen	<i>Diospyros lanceifolia</i>	134	7,2±3,1	902,3	905,3	898,0	898,0
9	Trâm trắng	<i>Syzygium wightianum</i>	110	14,9±9,8	889,3	887,0	891,5	892,4

TT	Loài cây	Tên khoa học	N	dbh	Giá trị AIC của các mô hình lý thuyết			
					HTM	IPP	ITM	HPP
10	Kơ nia	<i>Irvingia malayana</i>	97	21,2±20,4	797,1	764,9	769,6	769,6
11	Giềnn đỏ	<i>Xylopiya vielana</i>	89	12,4±9,1	730,2	695,4	718,6	697,0
12	Cò ke	<i>Microcos paniculata</i>	87	11,1±5,4	3269,1	3235,8	3234,1	3243,7
13	Cồng tía	<i>Calophyllum dryobalanooides</i>	76	14,6±9,3	716,7	711,9	717,3	716,7
14	Keo giậu	<i>Leucaena leucocephala</i>	68	15,4±8,7	684,0	674,1	674,1	679,0
15	Vàng nghệ	<i>Garcinia hanburyi</i>	63	7,2±5,9	689,5	691,7	692,0	692,0
16	Lành ngạnh đẹp	<i>Cratoxylum formosum</i>	60	9,4±4,8	675,8	674,7	667,6	667,7
17	Trắc	<i>Dalbergia cochinchinensis</i>	59	15,7±8	660,2	644,1	643,7	655,5
18	Thị đen	<i>Diospyros rhodocalyx</i>	52	7,2±2,9	648,4	639,0	622,1	622,1
19	Trường vải	<i>Nephelium melliferum</i>	47	15,3±12,4	634,6	637,4	624,8	637,4
20	Rỏi mật	<i>Garcinia ferrea</i>	46	7,8±4	606,9	608,3	604,8	607,0
21	Giác để	<i>Goniothalamus yunnanensis</i>	45	11,3±7,4	522,4	524,5	526,0	527,4
22	Săng mã	<i>Carallia brachiata</i>	44	12,2±10,4	522,4	495,4	478,0	494,4
23	Bưởi bung	<i>Glycosmis cochinchinensis</i>	43	10,5±5,4	2361,2	2358,9	2349,9	2354,9
24	Bời lời vàng	<i>Litsea pierrei</i>	42	13±10,3	2154,9	2069,7	2043,1	2117,8
25	Ba khía	<i>Lophopetalum wightianum</i>	41	10,2±4,7	2088,9	2069,5	2034,5	2062,5
26	Vừng	<i>Careya arborea</i>	40	22,8±9,4	2000,1	1996,5	1945,7	1945,7
27	Sao đen	<i>Hopea odorata</i>	38	21,1±13,8	1749,6	1747,6	1809,3	1831,4
28	Sầm lá lớn	<i>Memexylon caeruleum</i>	32	7,1±4	1797,3	1763,7	1753,7	1762,1
29	Dầu song nàng	<i>Dipterocarpus dyeri</i>	32	18,8±14,7	1519,2	1471,0	1434,8	1434,8
30	29 loài ưu thế	---	3301	14,7±11,9	---	---	---	---
31	89 loài khác	---	706	11,8±9,5	---	---	---	---
32	118 loài	---	4007	14,2±11,6	---	---	---	---

<sup>1</sup>N – số cây cá lẻ của loài; dbh – đường kính ngang ngực ± độ lệch chuẩn (cm); Các mô hình lý thuyết: HTM – mô hình Thomas đồng nhất, ITM – mô hình Thomas không đồng nhất, HPP – mô hình Poisson đồng nhất, IPP – mô hình Poisson không đồng nhất.

### 3.2. Tính không đồng nhất của điều kiện môi trường trên ô nghiên cứu

Kết quả phân tích mật độ của các cây thành thực trong các ô thứ cấp của ô nghiên cứu cho thấy rằng điều kiện môi trường sống không đồng nhất, với giá trị chi bình phương là 327,44 và  $p = 0,001$  ( $p < 0,05$ ). Kết quả này tương đồng với các nghiên cứu trước đây. Chẳng hạn, Shi và cộng sự cho rằng sự không đồng nhất về điều

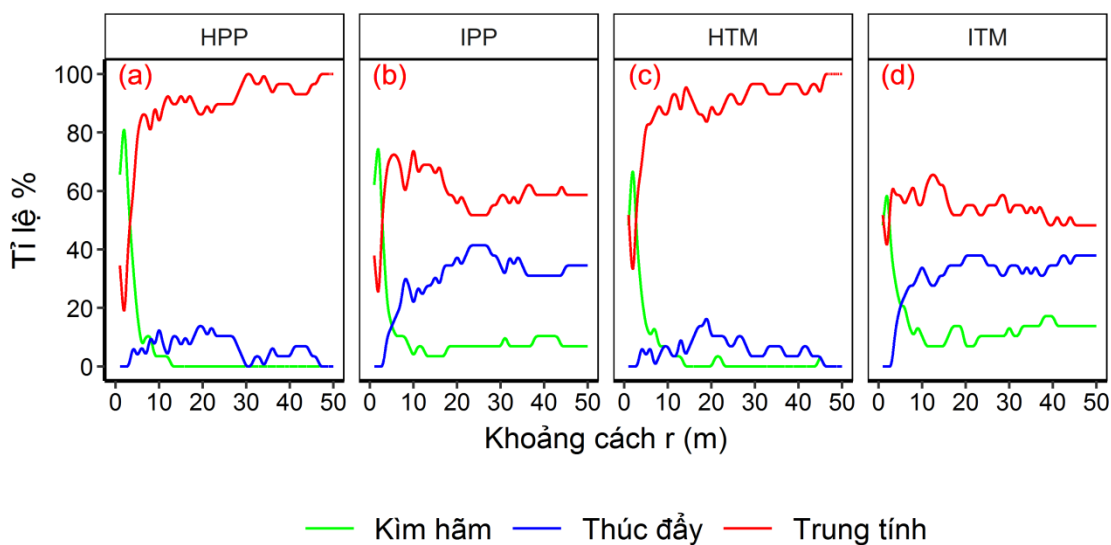
kiện môi trường của các sinh cảnh là một đặc điểm chung của các hệ sinh thái, đồng thời cũng là thuộc tính cơ bản của môi trường sống xung quanh các sinh vật [12]. Tính không đồng nhất này không chỉ diễn ra ở quy mô lớn, như môi trường của quần xã sinh vật và hệ sinh thái, mà còn có thể được quan sát ở quy mô không gian nhỏ hơn, chẳng hạn như môi trường sống của từng cá thể [19]. Ở quy mô nhỏ, các nguồn

tài nguyên cần thiết cho sự sinh trưởng và phát triển của thực vật thường phân bố không đồng đều [4]. Nhiều nghiên cứu trước đây đã chỉ ra rằng sự phân bố của các loài thực vật phụ thuộc một phần vào sự phân bố không gian và thời gian của các nguồn tài nguyên môi trường [11]. Các quá trình như sự xáo trộn thường tác động đến sự phân bố của các loài thông qua việc thay đổi hiện trạng của các nguồn tài nguyên [20]. Bagchi và cộng sự đã phát hiện rằng các kiểu phân bố của thực vật ở quy mô nhỏ chủ yếu bị chi phối bởi độ dốc của địa hình [21]. Trong khi đó, Shen và cộng sự cho rằng các yếu tố môi trường như thổ nhưỡng, ánh sáng và độ cao góp phần tạo nên sự không đồng nhất của các dạng sinh cảnh và chúng là các yếu tố chủ đạo trong việc hình thành thảm thực vật [15]. Trong cùng một điều kiện khí hậu, sự không đồng

nhất về điều kiện môi trường sống được xác định ảnh hưởng đến sự phân bố của các loài ở quy mô nhỏ và khi quy mô không gian gia tăng, hiệu ứng này có xu hướng giảm. Hiện tượng không đồng nhất trong điều kiện môi trường sống ở cùng một ô nghiên cứu trong các khu rừng mưa nhiệt đới đã được nhiều nghiên cứu thừa nhận là một hiện tượng phổ biến [7].

### 3.3. Mô hình đa dạng thực vật thân gỗ

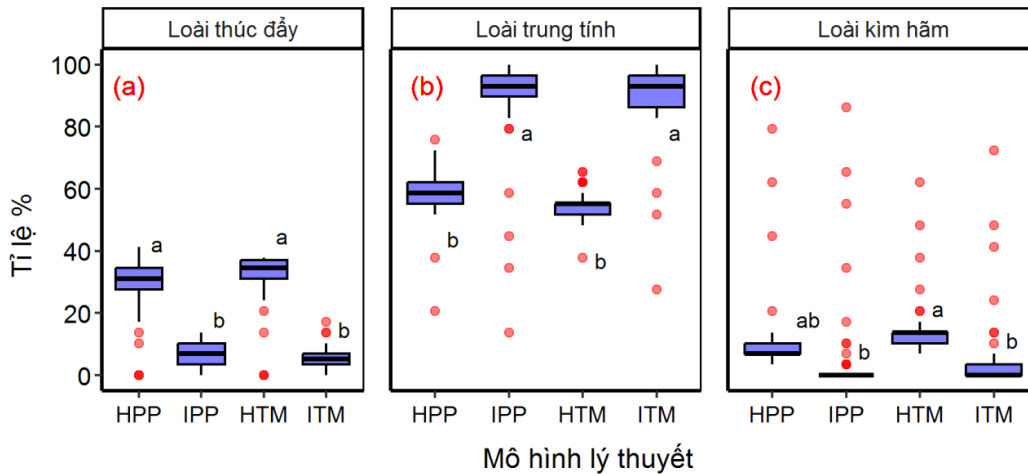
Hình 1 thể hiện số lượng các loài thúc đẩy đa dạng, kim hãm đa dạng và loài trung tính theo tỷ lệ phần trăm trong các mô hình lý thuyết và theo các quy mô không gian khác nhau. Kết quả phân tích cho thấy, ở cả bốn mô hình lý thuyết, tính đa dạng của các loài lân cận đối với loài mục tiêu có sự biến đổi đồng nhất khi quy mô không gian tăng lên (Hình 1a-c).



**Hình 1. Tỷ lệ phần trăm số lượng các loài thúc đẩy đa dạng, kim hãm đa dạng và loài trung tính trong các mô hình lý thuyết và quy mô không gian khác nhau**

Kiểm định t theo cặp cho thấy tỷ lệ các loài trung tính trong mô hình IPP cao hơn so với mô hình HPP (Hình 2b). Ngược lại, tỷ lệ các loài thúc đẩy và kim hãm đa dạng lại thấp hơn trong mô hình IPP so với mô hình HPP (Hình 2a, c), với những sự khác biệt này đều có ý nghĩa thống kê ( $p < 0,05$ ). Kết quả này chỉ ra rằng điều kiện môi trường không đồng nhất có ảnh hưởng đáng kể đến tính đa dạng loài của quần

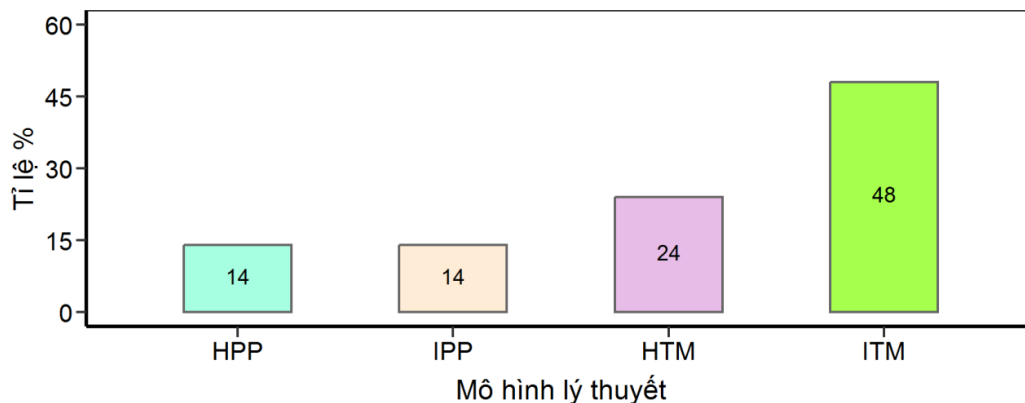
xã. Khi so sánh, số lượng các loài thúc đẩy và kim hãm đa dạng trong mô hình IPP thấp hơn đáng kể so với mô hình HTM, trong khi so với mô hình ITM lại không có sự khác biệt. Điều này chứng tỏ rằng sự phát tán giới hạn có tác động lớn hơn đến tính đa dạng loài của quần xã so với ảnh hưởng của điều kiện môi trường sống không đồng nhất.



**Hình 2. So sánh tỷ lệ phần trăm số lượng các loài thúc đẩy đa dạng, kim hãm đa dạng và loài trung tính trong các mô hình lý thuyết khác nhau dựa trên kết quả kiểm định t (Các chữ cái a, b biểu thị sự khác biệt giữa các loài về số lượng với mức ý nghĩa  $p < 0,05$ )**

Kết quả so sánh mức độ phù hợp của các mô hình lý thuyết cho 29 loài mục tiêu dựa trên giá trị AIC được trình bày trong Hình 2. Cụ thể, mô hình ITM cho thấy sự phù hợp cao nhất, chiếm tỷ lệ 48% (14/29 loài có giá trị AIC thấp nhất).

Mô hình HTM xếp thứ hai với tỷ lệ 24% (7/29 loài có giá trị AIC thấp nhất). Trong khi đó, hai mô hình HPP và IPP cùng xếp thứ ba với tỷ lệ 14% (4/29 loài có giá trị AIC thấp nhất) (Bảng 1).



**Hình 3. Kết quả đánh giá mức độ phù hợp của các mô hình lý thuyết dựa trên giá trị AIC**

Sự đóng góp tương đối của yếu tố môi trường sống không đồng nhất và phát tán giới hạn, theo mô hình Cox, được thể hiện trong Hình 3. Phân tích cho thấy 15 trong số 29 loài mục tiêu (51,7%) chịu ảnh hưởng đồng thời bởi cả hai yếu tố này. Cụ thể, 19/29 loài (65,5%) bị ảnh hưởng bởi yếu tố môi trường sống không đồng nhất, trong khi đó, có tới 26/29 loài (89,7%) bị ảnh hưởng bởi yếu tố phát tán giới hạn. Khi so sánh, ảnh hưởng tổng hợp của cả hai yếu tố (51,7%) cao hơn so với tác động của yếu tố môi trường sống không đồng nhất (13,8%) và phát tán giới hạn khi được xem xét

riêng lẻ (38%). Kết quả này nhấn mạnh rằng cả sự không đồng nhất của môi trường sống và phát tán giới hạn đều đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì sự đa dạng loài của quần xã rừng trong khu vực nghiên cứu. Hơn nữa, kết quả cũng cho thấy rằng phát tán giới hạn (38%) có tác động mạnh mẽ hơn đến đa dạng loài so với tính không đồng nhất của môi trường (13,8%). Điều này đồng nghĩa rằng sự ảnh hưởng của các quá trình ngẫu nhiên (theo lý thuyết trung lập) mạnh hơn so với các quá trình xác định (theo lý thuyết ổ sinh thái).





**Hình 4. Tầm quan trọng của yếu tố phát tán giới hạn (A) và tính không đồng nhất của môi trường sống (B) được thể hiện theo tỷ lệ % trong việc duy trì sự đa dạng loài cây gỗ trong ô nghiên cứu**

Cấu trúc đa dạng loài của quần xã sinh thái chịu ảnh hưởng từ nhiều cơ chế hình thành khác nhau [18]. Nghiên cứu này áp dụng các mô hình lý thuyết đại diện cho các quá trình hình thành của các mô hình điểm để mô phỏng mô hình mSAR của các loài cây mục tiêu trong ô nghiên cứu có diện tích 4 ha tại khu vực Tân Phú, tỉnh Đồng Nai. Đồng thời, bốn mô hình lý thuyết được sử dụng để so sánh ảnh hưởng của tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và phát tán giới hạn đối với sự đa dạng loài trong quần xã. Trong số bốn mô hình lý thuyết (HPP, IPP, HTM và ITM), mô hình ITM thể hiện mức độ phù hợp cao nhất. Hơn nữa, kết quả phân tích mô hình Cox xác nhận rằng sự kết hợp giữa hai yếu tố: tính không đồng nhất của môi trường sống và phát tán giới hạn, có tác động đáng kể đến mô hình mSAR. Kết quả này nhất quán với các nghiên cứu trước đây, nhấn mạnh rằng ảnh hưởng riêng lẻ của tính không đồng nhất về môi trường sống hoặc phát tán giới hạn không thể được mô hình hóa một cách hoàn hảo trong việc dự đoán sự phân bố không gian của các loài [16, 18]. Do đó, việc lựa chọn một mô hình lý thuyết phù hợp là vô cùng quan trọng trong các phân tích mô hình điểm không gian.

Trong tự nhiên, mối quan hệ giữa mô hình phân bố không gian của một loài và các quá trình hình thành mô hình đó rất phức tạp, thường không thể diễn tả theo quan hệ 1:1 (một kiểu phân bố không gian do một quá trình

hình thành) [21]. Do đó, các cơ chế duy trì sự đa dạng loài trong các quần xã thực vật khác nhau không giống nhau. Các loài trong quần xã thể hiện các kiểu phân bố không gian đa dạng, điều này phụ thuộc vào mức độ phong phú (số lượng cá thể) và kiểu phát tán hạt giống của từng loài [8]. Sự khác biệt về mức độ phong phú có thể bắt nguồn từ sự biến đổi trong khả năng sinh sản và tỷ lệ tử vong, chịu ảnh hưởng bởi các yếu tố như mật độ quần thể, tính không đồng nhất của môi trường sống và sự tương tác giữa các loài [5]. Vì vậy, việc mô phỏng mô hình phân bố không gian của các loài trong quần xã bằng cách sử dụng kết hợp nhiều mô hình lý thuyết đại diện cho các quá trình khác nhau là một phương pháp hiệu quả và đáng tin cậy, nhằm làm sáng tỏ các cơ chế duy trì sự đa dạng loài trong quần xã.

Sự đa dạng loài trong các quần xã rừng chịu ảnh hưởng đáng kể từ tác động tổng hợp của tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và sự hạn chế về khả năng phát tán hạt giống [7]. Đây là một hiện tượng phổ biến đã được nhiều nghiên cứu chứng minh. Comita và các cộng sự là những nhà khoa học đầu tiên cung cấp bằng chứng về mối liên hệ giữa phát tán giới hạn và tính không đồng nhất của môi trường sống thông qua nghiên cứu tại các khu rừng ở Panama [22]. Các nghiên cứu sau này, bao gồm các ô định vị sinh thái ở Gutianshan (Trung Quốc) và Đảo Barro Colorado (BCI), cũng xác nhận kết quả tương tự [23]. Nghiên cứu tại

rừng Lotus Pond và Kenting ở Đài Loan đã chỉ ra rằng sự tương tác giữa tính không đồng nhất về điều kiện môi trường sống và phát tán giới hạn đóng vai trò quan trọng trong việc hình thành mô hình không gian của các loài cây rừng [16]. Cùng quan điểm, Li và các cộng sự trong nghiên cứu rừng thứ sinh ở vùng ôn đới đã phát hiện rằng tương tác giữa hai quá trình phát tán và lọc môi trường là động lực chính định hình các quần xã ở quy mô địa phương, với ảnh hưởng của phát tán giới hạn mạnh hơn so với lọc môi trường sống [18].

Trong nghiên cứu này, nhóm tác giả xác nhận rằng sự tương tác giữa tính không đồng nhất của môi trường sống và phát tán giới hạn có ảnh hưởng đáng kể đến mô hình không gian của các loài cây trong quần xã rừng ở khu vực Tân Phú, tỉnh Đồng Nai. Tuy nhiên, đóng góp riêng lẻ của mỗi quá trình này nhỏ hơn so với hiệu ứng tổng hợp. Khi so sánh ảnh hưởng của tính không đồng nhất về môi trường sống và sự phát tán bị giới hạn, chúng tôi nhận thấy rằng ảnh hưởng của sự phân chia trong ổ sinh thái (tính không đồng nhất của môi trường) mạnh hơn so với phát tán giới hạn trong quần xã rừng ở khu vực nghiên cứu. So sánh với nhiều nghiên cứu từ các khu vực và kiểu rừng khác nhau, nghiên cứu này đã cho thấy rõ vai trò quan trọng của tác động tổng hợp từ tính không đồng nhất của môi trường sống và phát tán giới hạn đối với sự duy trì đa dạng loài trong các quần xã rừng [12, 16, 18]. Sự ảnh hưởng tổng hợp của hai yếu tố này là rất lớn, chẳng hạn như tại lô BCI, đóng góp tới 79,2% vào sự đa dạng loài của quần xã, trong khi tại Gutianshan, tỷ lệ này là 82,5%, cả hai đều cao hơn nhiều so với mức 51,7% trong nghiên cứu này [24]. Cả hai quá trình lọc môi trường sống và phát tán hạt giống bị giới hạn đều chịu ảnh hưởng từ các hiệu ứng quy mô không gian và đặc điểm sinh học nội tại của loài. Khi chia các đối tượng nghiên cứu thành các nhóm loài với cấp kính và quy mô khác nhau, tỷ lệ đóng góp của mỗi quá trình, cũng như sự kết hợp của chúng, sẽ thay đổi đáng kể [12]. Những đóng góp tương đối của các quá trình ngẫu nhiên (phát tán giới hạn) và xác định (lọc môi trường)

trong việc định hình quần xã cũng bị ảnh hưởng bởi các giai đoạn phát triển của quần xã, động thái này được quy định bởi chức năng riêng của chúng [16].

#### 4. KẾT LUẬN

Mô hình mISAR được phát triển dựa trên bốn mô hình lý thuyết khác nhau nhằm mô phỏng cấu trúc đa dạng loài trong ô nghiên cứu rộng 4 ha, thiết lập trong rừng lá rộng thường xanh tại khu vực Tân Phú, tỉnh Đồng Nai. Kết quả nghiên cứu cho thấy điều kiện môi trường sống trong ô nghiên cứu có sự không đồng nhất. Trong số bốn mô hình lý thuyết được áp dụng—bao gồm mô hình Poisson đồng nhất, Poisson không đồng nhất, Thomas đồng nhất và Thomas không đồng nhất—mô hình Thomas không đồng nhất thể hiện khả năng tích hợp các yếu tố như tính không đồng nhất của môi trường sống và quá trình phát tán hạt giống ngẫu nhiên. Phân tích từ mô hình Thomas không đồng nhất chỉ ra rằng mô hình này cung cấp giá trị mô phỏng phù hợp nhất với giá trị mISAR quan sát, được thể hiện qua chỉ số AIC thấp nhất so với ba mô hình lý thuyết còn lại. Kết quả này cho thấy cả tính không đồng nhất của môi trường sống và sự phát tán hạt giống có vai trò quan trọng trong việc duy trì sự đa dạng loài tại khu vực nghiên cứu. Hơn nữa, sự tương tác giữa tính không đồng nhất của môi trường sống và sự phát tán hạt giống cho thấy ảnh hưởng đáng kể hơn đến cấu trúc đa dạng loài so với các ảnh hưởng riêng lẻ của từng yếu tố. Cụ thể, ảnh hưởng của tính không đồng nhất của môi trường sống được xác định là vượt trội hơn so với sự phát tán hạt giống giới hạn. Kết quả nghiên cứu mang lại ý nghĩa lý thuyết cao, cho thấy rằng việc chỉ sử dụng một mô hình lý thuyết trong các nghiên cứu về cấu trúc đa dạng thực vật là không đủ để làm rõ các quá trình sinh thái chi phối sự chung sống của các loài cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh.

Ngoài ra, kết quả cũng nhấn mạnh rằng việc bảo vệ các khu rừng trong khu vực nghiên cứu, nhằm hạn chế tối đa ảnh hưởng của các xáo trộn do con người gây ra, là cần thiết để duy trì sự không đồng nhất tự nhiên về điều kiện môi trường sống. Hơn nữa, do cơ chế phát tán hạt

giống đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì sự đa dạng loài cây gỗ trong rừng phòng hộ Tân Phú, việc bảo vệ các loài động vật và côn trùng hữu ích, tránh các hoạt động thu hái quả của người dân địa phương cũng cần phải được quan tâm, điều này sẽ giúp ích trong việc đảm bảo quá trình tái sinh cũng như phát tán hạt giống của các loài cây không bị gián đoạn.

### **TÀI LIỆU THAM KHẢO**

- [1]. Kim D. & Ohr S. (2020). Coexistence of plant species under harsh environmental conditions: an evaluation of niche differentiation and stochasticity along salt marsh creeks. *Journal of Ecology and Environment*. 44: 1-16.
- [2]. Samper C. (2009). Planetary boundaries: rethinking biodiversity. *Nature Climate Change*. 1(910): 118-119.
- [3]. Ceballos G., Ehrlich P. R. & Raven P. H. (2020). Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 117(24): 13596-13602.
- [4]. Nguyen Van Quy, Nguyen Van Hop, Pham Mai Phuong & Nguyen Hong Hai (2023). Coexistence mechanisms of tree species in an evergreen forest on Con Dao Islands, Vietnam. *Biology Bulletin*. 50(4): 717-733.
- [5]. Wiegand T., Gunatilleke C. S., Gunatilleke I. N. & Huth A. (2007). How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(48): 19029-19033.
- [6]. Fletcher R. & Fortin M. (2018). *Spatial ecology and conservation modeling*. ed. Springer.
- [7]. Wiegand T. & Moloney K. A. (2013). *Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology*. ed. Chapman and Hall/CRC press.
- [8]. Yan M., Du X., Zhao A. & Peng M. (2015). Individual woody species-area relationship in a deciduous broad-leaved forest in Baotianman, Henan Province. *Biodiversity Science*. 23(5): 630.
- [9]. Weiner J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in ecology & evolution*. 5(11): 360-364.
- [10]. Getzin S., Worbes M., Wiegand T. & Wiegand K. (2011). Size dominance regulates tree spacing more than competition within height classes in tropical Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. 27(1): 93-102.
- [11]. Zhang C., Jin W., Gao L. & Zhao X. (2014). Scale dependent structuring of spatial diversity in two temperate forest communities. *Forest Ecology and Management*. 316: 110-116.
- [12]. Shi W., Zhang Q., Sui X., Li B., He F. & Chu C. (2018). The effects of habitat filtering and non-habitat processes on species spatial distribution vary across life stages. *American Journal of Botany*. 105(9): 1469-1476.
- [13]. Nguyen Van Quy, Khang YongXiang, Khot Chesa, Nguyen Van Hop & Nguyen Thanh Tuan (2021). Spatial distribution and interspecific association patterns between *Shorea roxburghii* G. Don and other tree species in a South Vietnam evergreen forest. *Appl. Ecol. Environ. Res*. 19(6): 4665-4681.
- [14]. Nguyen Van Hop, Tran Quang Bao & Nguyen Thi Luong (2020). Woody plant diversity and aboveground carbon stocks of (*Shorea roxburghii* G. Don) dominant forests in Tan Phu, Dong Nai province. *Journal of Forestry Science and Technology*. 10: 66-76.
- [15]. Shen G., Yu M., Hu X.-S., Mi X., Ren H., Sun I.-F. & Ma K. (2009). Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*. 90(11): 3033-3041.
- [16]. Lin Y. C., Chang L. W., Yang K. C., Wang H. H. & Sun I. F. (2011). Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*. 165: 175-184.
- [17]. Nguyen Hong Hai, Le Van Cuong & Nguyen Van Quy (2023). Structuring mechanism of tree species diversity pattern in an evergreen broadleaved forest in Con Dao National Park, Vietnam. *Journal of Forestry Science and Technology*. 8(2): 77-86. DOI: 10.55250/jo.vnuf.8.2.2023.077-086
- [18]. Li L., Wei S. G., Ma J. M., Ye W. H. & Lian J. Y. (2020). Relative effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation on species diversity maintenance in south subtropical evergreen broad-leaved forest. *Scientia Silvae Sinicae*. 56(10): 01-10.
- [19]. Cramer M. J. & Willig M. R. (2005). Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos*. 108(2): 209-218.
- [20]. Douda J., Doudová-Kochánková J., Boublík K. & Drašnarová A. (2012). Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*. 169: 523-534.
- [21]. Bagchi R., Henrys P. A., Brown P. E., Burslem D. F. P., Diggle P. J., Gunatilleke C. S., Gunatilleke I. N., Kassim A. R., Law R. & Noor S. (2011). Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*. 92(9): 1723-1729.
- [22]. Comita L. S., Condit R. & Hubbell S. P. (2007). Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*. 95(3): 482-492.
- [23]. Zhu Y., Getzin S., Wiegand T., Ren H. & Ma K. (2013). The relative importance of Janzen-Connell effects in influencing the spatial patterns at the Gutianshan subtropical forest. *PLoS one*. 8(9): e74560.
- [24]. Shen G., He F., Waagepetersen R., Sun I.-F., Hao Z., Chen Z.-S. & Yu M. (2013). Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology*. 94(11): 2436-2443.