Lý thuyết ổ sinh thái và ứng dụng trong nghiên cứu sinh thái thực vật rừng

Nguyễn Văn Quý[1], Nguyễn Văn Hợp[2], Lê Văn Cường[2], Nguyễn Văn Lâm[2], Nguyễn Hồng Hải[3*]
[1]Chi nhánh phía Nam, Trung tâm Nhiệt đới Việt – Nga
[2]Trường Đại học Lâm nghiệp – Phân hiệu Đồng Nai
[3]Trường Đại học Lâm nghiệp

Ecological niche theory and its application in forest plant ecology research

Nguyen Van Quy[1], Nguyen Van Hop[2], Le Van Cuong[2], Nguyen Van Lam[2], Nguyen Hong Hai[3*]
[1]Southern Branch of Joint Vietnam – Russia Tropical Science and Technology Research Center
[2]Vietnam National University of Forestry – Dong Nai Campus
[3]Vietnam National University of Forestry
**Corresponding author: hainh@vnuf.edu.vn*

https://doi.org/10.55250/jo.vnuf.14.4.2025.060-070

Thông tin chung:
Ngày nhận bài: 25/02/2025
Ngày phản biện: 28/03/2025
Ngày quyết định đăng: 29/04/2025

Từ khóa:
Cấu trúc quần xã, đa dạng loài, sinh thái lý thuyết, sự thích nghi, tương tác loài.

Keywords:
Adaptation, community structure, species diversity, species interactions, theoretical ecology.

TÓM TẮT
Lý thuyết ổ sinh thái được xem là một trong những khung lý thuyết quan trọng nhất trong sinh thái học, cung cấp sự hiểu biết sâu sắc về tương tác cạnh tranh, đa dạng loài và động thái quần xã. Bài báo này trình bày một cách có hệ thống quá trình phát triển của lý thuyết ổ sinh thái, từ những khái niệm ban đầu đến các chỉ số đo lường như độ rộng ổ sinh thái, sự chồng chéo và các chiều không gian, đồng thời khám phá mối quan hệ phức tạp giữa sự thích nghi và phân chia ổ sinh thái. Hệ sinh thái rừng tự nhiên được sử dụng làm ví dụ minh họa, cho thấy cấu trúc đa tầng phức tạp tạo ra vô số các ổ sinh thái, thúc đẩy tính đa dạng sinh học và tăng cường khả năng phục hồi của hệ sinh thái này. Ngược lại, rừng trồng thường thiếu sự đa dạng về cấu trúc, dẫn đến giảm hiệu quả sinh thái. Bài báo cũng phân tích các ứng dụng cụ thể của lý thuyết ổ sinh thái trong nghiên cứu sinh thái thực vật rừng, nhấn mạnh vai trò của nó trong việc giải thích các mô hình phân bố loài và động thái của quần xã. Cuối cùng, những thách thức chính trong lĩnh vực sinh thái rừng cũng được thảo luận, bao gồm hạn chế về phương pháp luận và quy mô lấy mẫu. Bài báo tổng quan này khẳng định tầm quan trọng của lý thuyết ổ sinh thái trong sinh thái học và tiềm năng của nó trong việc cung cấp sự hiểu biết đầy đủ về tương tác loài và môi trường.

ABSTRACT
Ecological niche theory is one of ecology's most pivotal theoretical frameworks, providing profound insights into competitive interactions, species diversity, and community dynamics. This article systematically traces the evolution of ecological niche theory, from its foundational concepts to niche metrics such as niche breadth, niche overlap, and the multidimensionality of ecological niches, while elucidating the intricate interplay between adaptation and niche differentiation. Natural forest ecosystems serve as a compelling case study, illustrating how their complex, multi-layered structures foster the creation of diverse ecological niches, thereby enhancing biodiversity and bolstering ecosystem resilience. In contrast, plantation forests, often characterized by limited structural diversity, exhibit reduced ecological efficiency and lower niche availability. Furthermore, this article critically examines the application of ecological niche theory in forest plant ecology research, emphasizing its instrumental role in deciphering species distribution patterns and the underlying mechanisms driving community dynamics. The article also addresses key challenges in the field, including methodological constraints and issues related to sampling scale. By synthesizing and analyzing relevant literature, this article reinforces the importance of ecological niche theory in ecology, highlighting its potential to provide a deeper understanding of species interactions and their relationships with habitats.

1. ĐẶT VẤN ĐỀ

Các lý thuyết sinh thái đóng vai trò quyết định trong việc định hướng và hệ thống hóa nhận thức của con người về các hệ thống tự nhiên [1]. Không có chúng, sự hiểu biết của chúng ta về thế giới tự nhiên sẽ trở nên rời rạc và thiếu tính liên kết [2]. Trong số hơn 100 lý thuyết sinh thái đã được đề xuất, lý thuyết ổ sinh thái (Ecological niche theory), được giới thiệu gần một thế kỷ trước, vẫn giữ vị trí quan trọng trong việc giải thích các cơ chế hình thành và duy trì đa dạng sinh học trong các quần xã sinh vật [3]. Khái niệm ổ sinh thái, trọng tâm của lý thuyết này, đã phát triển thành một chủ đề được nghiên cứu chuyên sâu trong lĩnh vực sinh thái học. Kể từ những năm đầu thập niên 1990, lý thuyết ổ sinh thái đã trải qua một giai đoạn phát triển, đánh dấu sự quan tâm trở lại sau giai đoạn nổi bật ban đầu vào những năm 1960 [4]. Sự tập trung mới này nhấn mạnh vai trò quan trọng của nó trong việc giải quyết các câu hỏi sinh thái cơ bản, từ cạnh tranh loài đến cấu trúc quần xã.

Cùng với lý thuyết trung lập (Neutral theory) do Hubbell đề xuất năm 2001, lý thuyết ổ sinh thái được coi là nền tảng trong việc giải thích nhiều hiện tượng sinh thái quan trọng, bao gồm đa dạng loài, cạnh tranh giữa các loài, cấu trúc và chức năng của quần xã, diễn thế sinh thái, tiến hóa quần thể và các cơ chế duy trì sự chung sống của các loài trong các hệ sinh thái [1, 5]. Nhờ đó, nó đã trở thành một trong những khung lý thuyết quan trọng nhất trong sinh thái học, thu hút sự quan tâm đáng kể từ cộng đồng nghiên cứu sinh thái [3]. Tuy nhiên, mặc dù được đề cập rộng rãi, một hệ thống lý thuyết toàn diện và được chấp nhận thống nhất về khái niệm ổ sinh thái vẫn chưa được thiết lập [6]. Các nhà sinh thái học tiếp tục tranh luận về định nghĩa và cách diễn giải khái niệm này, dẫn đến sự đa dạng trong các quan điểm và phương pháp tiếp cận. Sự thiếu đồng thuận này không chỉ phản ánh tính phức tạp của khái niệm ổ sinh thái mà còn nhấn mạnh sự cần thiết phải tiếp tục nghiên cứu để hoàn thiện và tích hợp lý thuyết.

Trong bài báo này, quá trình phát triển, các chỉ số đo lường, mối quan hệ giữa sự thích nghi và ổ sinh thái, cũng như hiện tượng ổ sinh thái trong các quần xã thực vật rừng sẽ được phân tích và thảo luận. Đồng thời, một số ứng dụng cụ thể và các thách thức chính trong nghiên cứu sinh thái thực vật rừng cũng được đề cập. Dựa trên việc tổng hợp kiến thức hiện có và xác định những lỗ hổng nghiên cứu quan trọng, bài báo cung cấp thông tin hữu ích và có thể sẽ là tài liệu tham khảo giá trị cho các nghiên cứu sinh thái rừng trong tương lai, góp phần vào sự phát triển liên tục của lý thuyết ổ sinh thái.

2. LỊCH SỬ PHÁT TRIỂN CỦA LÝ THUYẾT Ổ SINH THÁI

Khái niệm về ổ sinh thái đã trải qua một quá trình phát triển lâu dài và phức tạp, với những đóng góp khoa học kéo dài hơn một thế kỷ [7]. Nguồn gốc của lý thuyết này có thể được truy ngược về năm 1894, khi Steere, một nhà nghiên cứu tại Đại học Michigan (Hoa Kỳ), lần đầu tiên quan sát thấy sự phân tách về mặt không gian sống của các loài chim trên các đảo của Philippines [3]. Mặc dù Steere đã ghi nhận hiện tượng này, ông không đưa ra một giải thích mang tính lý thuyết. Phải đến năm 1910, thuật ngữ "ổ sinh thái" (ecological niche) mới chính thức được giới thiệu bởi Johnson, người đề xuất rằng "các loài khác nhau trong cùng một khu vực có thể chiếm giữ các vị trí sinh thái khác nhau" [8]. Tuy nhiên, công trình của Johnson vẫn thiếu một định nghĩa chính xác hoặc một khung khái niệm toàn diện [9].

Một bước tiến quan trọng trong việc định hình khái niệm ổ sinh thái đã được thực hiện bởi Grinnell thông qua các nghiên cứu về các loài chim và thú ở California (Hoa Kỳ) vào năm 1917 [10-12]. Grinnell định nghĩa ổ sinh thái là "đơn vị phân bố cuối cùng (ultimate distributional unit) được chiếm giữ bởi một loài hoặc phân loài." Mặc dù định nghĩa này thừa nhận vai trò cấu trúc và chức năng của các loài, nó chủ yếu nhấn mạnh không gian đáp ứng các yêu cầu về môi trường để loài tồn tại, dẫn đến hình thành khái niệm "ổ sinh thái cơ bản -

fundamental niche hoặc Grinnellian niche" [13]. Năm 1927, Elton, một nhà sinh thái học động vật, đã mở rộng định nghĩa bằng cách đề xuất rằng "ổ sinh thái của một loài động vật thể hiện vị trí của nó trong môi trường sinh học và mối quan hệ của nó với các nguồn thức ăn và kẻ thù" [14]. Elton cũng nhấn mạnh rằng "ổ sinh thái của một loài động vật phần lớn được xác định bởi kích thước ổ và tập tính kiếm ăn của loài," từ đó giới thiệu khái niệm "ổ sinh thái dinh dưỡng - trophic niche hoặc Eltonian niche" tập trung vào vai trò của loài trong lưới thức ăn của quần xã.

Nghiên cứu về ổ sinh thái trải qua giai đoạn chững lại trong những năm 1930-1940 nhưng đã lấy lại đà phát triển vào những năm 1950. Cụ thể, năm 1952, Odum đã đóng góp vào sự hồi sinh này bằng cách đề xuất rằng ổ sinh thái không chỉ bao gồm môi trường sống và điều kiện vật lý của sinh vật mà còn cả các tương tác của nó với các thành phần khác trong hệ sinh thái, bao gồm cả vai trò của nó trong động thái quần xã [15]. Một dấu mốc quan trọng được ghi nhận vào năm 1957 khi Hutchinson áp dụng lý thuyết tập hợp toán học vào sinh thái học, định nghĩa ổ sinh thái là "tập hợp các điều kiện mà một đơn vị sinh học (cá thể, quần thể hoặc loài) có thể tồn tại" [16]. Bằng cách xem xét các yếu tố như không gian và sử dụng tài nguyên (cách thức một loài khai thác và tận dụng các yếu tố trong môi trường để sinh tồn và phát triển), Hutchinson đã trừu tượng hóa khái niệm ổ sinh thái thành mô hình siêu thể tích đa chiều (ổ sinh thái đa chiều - multifactor niche hoặc hypervolume niche) [17]. Ổ sinh thái đa chiều bao gồm không chỉ không gian phân bố vật lý mà còn cả các yếu tố môi trường như nhiệt độ, độ ẩm và độ pH. Hutchinson cũng phân biệt giữa "ổ sinh thái cơ bản - fundamental niche" (ổ sinh thái mà một loài có thể chiếm giữ khi không có đối thủ cạnh tranh) và "ổ sinh thái thực tế - realized niche" (ổ sinh thái mà loài thực sự chiếm giữ trong điều kiện có các tương tác sinh học), đặt nền móng cho lý thuyết ổ sinh thái hiện đại.

Năm 1959, Odum đã sửa đổi khái niệm của ổ sinh thái là "vị trí (position) và chức năng sinh thái (profession) của một loài trong quần xã và hệ sinh thái" [18]. Odum nhấn mạnh rằng "ổ sinh thái của một sinh vật không chỉ được xác định bởi nơi nó sống mà còn bởi những biểu hiện hoặc hành vi của nó" tích hợp cả hai khía cạnh chức năng sinh thái và môi trường sống. Quan điểm kép này của Odum bao gồm vai trò của loài trong quần xã (chức năng sinh thái) và sự phân bố không gian của loài (vị trí trong không gian), từ đó thống nhất các khái niệm về chức năng sinh thái và sử dụng tài nguyên. Năm 1976, May đã tóm tắt khái niệm ổ sinh thái, cho rằng nó là "cách một loài sống trong các yếu tố sinh thái khác nhau trên Trái đất" trong khi Pianka định nghĩa là tổng thể các đặc điểm thích nghi của một đơn vị sinh học [18, 19]. Năm 1984, Wang đã mở rộng khung lý thuyết của Hutchinson bằng cách mô tả ổ sinh thái như một mối quan hệ phản ánh bởi các thuộc tính môi trường và các giá trị thuộc tính loài [20]. Hai năm sau đó (1986), Colinvaux lại tin rằng ổ sinh thái của loài là "những khả năng đặc biệt mà loài sở hữu để đáp ứng nhu cầu tài nguyên, cơ hội sinh tồn và khả năng cạnh tranh" [21].

Dựa trên những tiến bộ của các nhà nghiên cứu đi trước, vào năm 1990, Liu và cộng sự đã đề xuất "lý thuyết ổ sinh thái mở rộng - Expanded niche theory," trong đó phân loại ổ sinh thái thành hai nhóm: "ổ sinh thái hiện hữu - existing niche" (bao gồm cả ổ sinh thái cơ bản và thực tế) và "ổ sinh thái không tồn tại - non-existing niche" dựa trên sự xuất hiện và khả năng sử dụng của chúng [22]. Theo các tác giả này, ổ sinh thái được hiểu là phạm vi các yếu tố sinh thái có thể được các đơn vị sinh học chiếm giữ, sử dụng hoặc thích nghi, qua đó mở rộng phạm vi nghiên cứu về lý thuyết ổ sinh thái. Dưới góc độ nhu cầu sinh học và tác động môi trường, năm 1995, Leibold đã giới thiệu các khái niệm "ổ sinh thái nhu cầu - requirement niche" và "ổ sinh thái ảnh hưởng - impact niche," cùng nhau tạo thành khái niệm "ổ sinh thái tổng thể - total niche" [23, 24]. Whittaker

được xác định là người đầu tiên áp dụng lý thuyết ổ sinh thái trong nghiên cứu sinh thái rừng vào năm 1956, chứng minh tính hữu ích của nó trong việc tìm hiểu các hệ sinh thái phức tạp như rừng tự nhiên [25, 26].

Quá trình phát triển của lý thuyết ổ sinh thái đã làm nổi bật tính chất động và liên ngành của nó, vốn đã phát triển từ những quan sát mô tả ban đầu đến một khung lý thuyết tích hợp các chiều không gian, chức năng và toán học. Sự điều chỉnh liên tục các khái niệm về ổ sinh thái nhấn mạnh vai trò của lý thuyết này trong việc hiểu sự tương tác giữa các loài, động thái quần xã và chức năng của hệ sinh thái. Những tiến bộ không ngừng, đặc biệt là sự tham gia của toán học trong việc mô hình hóa và phân tích các mối quan hệ giữa các yếu tố sinh thái, không chỉ làm sâu sắc thêm sự hiểu biết về sinh thái học mà còn cung cấp các cơ sở lý thuyết quan trọng để giải quyết các vấn đề sinh thái phức tạp.

3. CÁC CHỈ SỐ ĐỊNH LƯỢNG Ổ SINH THÁI

Khái niệm về ổ sinh thái, mặc dù là nền tảng trong sinh thái học, vẫn mang tính trừu tượng và đa chiều (không gian, thời gian và sự tương tác). Để mô tả rõ ràng hơn khái niệm này, các nhà sinh thái học đã phát triển các chỉ số định lượng, được gọi chung là chỉ số ổ sinh thái (niche metrics), nhằm cung cấp một cách hiểu toàn diện và có thể đo lường được các đặc điểm của ổ sinh thái. Các chỉ số chính bao gồm độ rộng ổ sinh thái, sự chồng chéo ổ sinh thái, thể tích ổ sinh thái và chiều của ổ sinh thái. Trong đó, độ rộng và sự chồng chéo của ổ sinh thái đặc biệt quan trọng vì chúng mô tả định lượng mối quan hệ giữa ổ sinh thái của một loài với các loài khác. Các nghiên cứu gần đây chủ yếu tập trung vào việc ước tính và phân tích hai chỉ số này, được xem là thước đo quan trọng để hiểu về sự tương tác giữa các loài và việc sử dụng tài nguyên của mỗi loài trong các quần xã sinh thái [27, 28].

3.1. Độ rộng của ổ sinh thái

Độ rộng của ổ sinh thái (niche breadth), còn được gọi là chiều rộng (niche width) hoặc kích thước của ổ sinh thái (niche size) đã được định nghĩa theo nhiều cách khác nhau bởi các nhà sinh thái học. Ví dụ, Levins và MacArthur mô tả nó như "khoảng cách" dọc theo một quỹ đạo cụ thể trong không gian ổ sinh thái của một loài [29, 30]. Hudbert định nghĩa độ rộng ổ sinh thái là mức độ mà một loài sử dụng hoặc có xu hướng sử dụng tất cả các tài nguyên sẵn có trong khi giảm thiểu sự cạnh tranh loài [31]. Kohn xem độ rộng ổ sinh thái là giá trị tính bằng nghịch đảo của sự chuyên môn hóa sinh thái (ecological specialization - mức độ phụ thuộc của một loài vào các điều kiện môi trường cụ thể), cho rằng ổ sinh thái rộng hơn tương ứng với mức độ chuyên môn hóa thấp hơn[31] . Năm 1965, Valen đưa ra một định nghĩa chi tiết hơn, mô tả độ rộng ổ sinh thái là "tỷ lệ sử dụng tài nguyên hạn chế của một loài hoặc một phần quần xã trong không gian đa chiều" [32]. Phát triển từ ý tưởng này, Zhao đề xuất rằng độ rộng ổ sinh thái phản ánh mức độ phù hợp giữa sự phân bố của một loài trong các ngăn của một không gian n chiều và phân bố tần số của các cá thể trong các ngăn đó [15]. Wang tiếp tục sửa đổi khái niệm này, định nghĩa độ rộng ổ sinh thái là phạm vi thích nghi (hoặc phạm vi sử dụng tài nguyên) của một loài đối với n yếu tố sinh thái [20]. Levins sau đó đã mô tả độ rộng ổ sinh thái là "chiều dài của trục ổ sinh thái bao gồm tất cả các giá trị quan sát có thể xác định được cho một yếu tố môi trường cụ thể" [29]. Các định nghĩa này nhấn mạnh, độ rộng ổ sinh thái là tiêu chuẩn định lượng khả năng sử dụng tài nguyên và tính linh hoạt về mặt sinh thái của một loài.

3.2. Sự chồng chéo giữa các ổ sinh thái

Sự chồng chéo của các ổ sinh thái (niche overlap), một chỉ số quan trọng khác trong đo lường ổ sinh thái, cũng được định nghĩa đa dạng trong các tài liệu sinh thái học. Nhiều nhà sinh thái coi nó là mức độ mà hai loài chia sẻ việc sử dụng một số nguồn tài nguyên cụ thể, được định nghĩa là một điểm hoặc thể tích nhỏ giao nhau trong không gian giữa các ổ sinh thái n-chiều [33]. Hurlbert mô tả sự chồng chéo của ổ sinh thái là tần suất mà hai loài gặp nhau

trong cùng một trạng thái tài nguyên (các điều kiện môi trường hoặc nguồn tài nguyên mà các loài cần để tồn tại và phát triển, chẳng hạn như thức ăn, nước, không gian sống hoặc các yếu tố sinh thái khác), nhấn mạnh xác suất trong việc chia sẻ trạng thái tài nguyên của chúng [34]. Năm 1972, Pielou đã giới thiệu khái niệm sự chồng chéo trung bình giữa các ổ sinh thái trong một trạng thái tài nguyên, sử dụng nó như một thước đo mức độ đa dạng loài trong trạng thái tài nguyên đó [35]. Sau đó, Wang đã trình bày một cách hiểu rộng hơn, định nghĩa sự chồng chéo giữa các ổ sinh thái là sự tương đồng về mặt sinh thái trong mối quan hệ giữa các loài và các yếu tố môi trường mà chúng sử dụng [6]. Các định nghĩa này có đặc điểm chung, nhấn mạnh rằng sự chồng chéo giữa các ổ sinh thái là thước đo sự phân chia tài nguyên và tương tác cạnh tranh giữa các loài cùng chung sống.

3.3. Chiều và trục của ổ sinh thái

Mặc dù ổ sinh thái đa chiều cung cấp một khung lý thuyết hữu ích, việc áp dụng thực tế thường bị hạn chế bởi tính trừu tượng của nó. Để xây dựng một mô hình đa chiều như vậy, cần có kiến thức toàn diện về hầu hết các khía cạnh sinh học ảnh hưởng đến một loài, điều này hiếm khi đạt được. Trong thực tế, sự cạnh tranh giữa các loài thường được giảm thiểu thông qua sự khác biệt trong việc sử dụng vi môi trường sống, tiêu thụ thức ăn và thời gian hoạt động, từ đó làm giảm chiều của ổ sinh thái xuống ba trục chính bao gồm vị trí trong không gian, thức ăn và thời gian (environmental axes, food axes và time axes) [36]. Trong khuôn khổ đơn giản hóa này, một quần xã có thể được hình dung là chiếm một thể tích xác định trong không gian ba chiều. Về mặt lịch sử, hầu hết các khái niệm về ổ sinh thái đều tập trung vào ổ sinh thái một chiều, nơi mỗi loài chỉ phải cạnh tranh với các loài lân cận trong không gian ổ sinh thái của nó [31]. Tuy nhiên, khi xem xét nhiều chiều hoặc trục, sự chồng chéo giữa các ổ sinh thái của các loài thường giảm, dẫn đến các mối quan hệ bổ sung giữa các chiều của ổ sinh thái. Khi số chiều tăng lên, các ổ sinh thái có thể chồng chéo trong một chiều nhưng lại hoàn toàn tách biệt hoặc gần nhau trong một chiều khác. Sự gia tăng số chiều của ổ sinh thái làm phân tán sự cạnh tranh bằng cách cung cấp nhiều đối thủ cạnh tranh lân cận hơn cho mỗi loài, từ đó giảm áp lực cạnh tranh trực tiếp giữa chúng. Năm 1974, Schoener, trong một đánh giá về sự phân chia tài nguyên trên 80 quần xã tự nhiên, kết luận rằng các trục môi trường sống quan trọng hơn đối với sự phân chia ổ sinh thái so với các trục thức ăn, trong khi trục thời gian có ảnh hưởng ít nhất [37]. Phát hiện này nhấn mạnh tầm quan trọng thứ bậc của các chiều/trục ổ sinh thái khác nhau trong việc định hình cấu trúc của các quần xã sinh thái.

4. MỐI QUAN HỆ GIỮA SỰ THÍCH NGHI VÀ Ổ SINH THÁI

Sự thích nghi là một đặc tính cơ bản của sự sống, đóng vai trò thiết yếu trong việc duy trì sự tồn tại và khả năng sinh sản của các sinh vật trong môi trường biến đổi không ngừng. Sự tồn tại của bất kỳ sinh vật nào cũng đều bị chi phối bởi các yếu tố môi trường, bao gồm cả yếu tố sinh học và phi sinh học, những yếu tố này cùng nhau thiết lập các ranh giới sinh thái mà trong đó sinh vật có thể phát triển và sinh sản [31]. Những giới hạn này được biểu hiện thông qua ổ sinh thái, một không gian đa chiều bao gồm các yếu tố như thời gian, không gian, nguồn dinh dưỡng và áp lực từ các tác nhân sinh học (ví dụ: kẻ thù, đối thủ cạnh tranh) [20]. Trong quá trình tiến hóa, các sinh vật đã phát triển nhiều đặc điểm cấu trúc và chức năng giúp tối ưu hóa khả năng thích nghi, cho phép chúng giảm thiểu tác động tiêu cực từ môi trường và tăng cường hiệu quả khai thác các nguồn tài nguyên thiết yếu [38]. Những đặc điểm này, được gọi chung là sự thích nghi sinh thái, đóng vai trò quyết định trong việc đảm bảo sự phát triển, tăng trưởng và thành công sinh sản của các cá thể [31]. Do đó, ổ sinh thái không chỉ phản ánh phạm vi sinh tồn của sinh vật mà còn thể hiện sự tương tác phức tạp giữa các yếu tố môi trường và đặc điểm thích nghi của loài. Sự

thích nghi, ngược lại, đại diện cho các cơ chế sinh học và đặc điểm tiến hóa, hỗ trợ khả năng tồn tại và sinh sản của loài trong điều kiện môi trường cụ thể. Mối quan hệ tương hỗ giữa ổ sinh thái và sự thích nghi minh họa cho sự tương tác qua lại giữa sinh vật và môi trường, đồng thời nhấn mạnh vai trò kép của các yếu tố giới hạn môi trường và đặc điểm loài trong việc định hình cấu trúc và chức năng của các quần xã sinh thái.

5. HIỆN TƯỢNG Ổ SINH THÁI TRONG CÁC QUẦN XÃ THỰC VẬT RỪNG

Lý thuyết tiến hóa của Darwin thường được tóm tắt qua cụm từ "chọn lọc tự nhiên, sự sống còn của những loài khỏe nhất." Tuy nhiên, khái niệm "sự khỏe mạnh" của một cây cá lẻ không chỉ được xác định bởi khả năng thích nghi của nó với các môi trường rộng lớn như rừng hay đồng cỏ, mà chính xác hơn, là khả năng phát triển mạnh mẽ trong một môi trường vi mô, cụ thể. Môi trường cục bộ này, được gọi là ổ sinh thái, là nơi mà khái niệm "sự sống còn của những loài khỏe nhất" thực sự được thể hiện. Trong một ổ sinh thái như vậy, nếu hai loài cây cạnh tranh, loài có khả năng thích nghi cao hơn với các điều kiện đặc thù của môi trường vi mô đó sẽ có lợi thế trong việc phát triển và sinh sản. Rừng tự nhiên, với cấu trúc phức tạp và đa dạng, là mô hình điển hình của sự kết hợp giữa vô số các ổ sinh thái khác nhau, phản ánh cơ chế thích nghi và tương tác sinh thái trong tự nhiên [39]. Quá trình diễn thế sinh thái của rừng giúp hình thành các cấu trúc quần xã thực vật đặc thù, với sự phân tầng rõ rệt cả trên và dưới mặt đất [40]. Sự phân tầng này tối ưu hóa việc khai thác tài nguyên như ánh sáng, nước, chất dinh dưỡng và không gian, đồng thời tạo ra các vi môi trường đa dạng, thúc đẩy sự hình thành các chuỗi thức ăn phức tạp. Các tương tác này duy trì tính ổn định, khả năng tự điều chỉnh và chống chịu của hệ sinh thái rừng, đồng thời thúc đẩy các mối quan hệ cộng sinh và đồng tiến hóa giữa các loài. Nhờ đó, rừng tự nhiên đóng vai trò quan trọng trong việc bảo tồn đa dạng sinh học [41].

Ngoài ra, rừng tự nhiên cung cấp nhiều dịch vụ sinh thái thiết yếu như điều tiết dòng chảy, giảm thiểu thiên tai, cải thiện độ phì nhiêu của đất, ngăn ngừa xói mòn và sa mạc hóa, đồng thời điều hòa khí hậu thông qua việc hấp thụ và lưu trữ carbon trong rừng. Rừng tự nhiên cũng đóng góp vào việc giảm ô nhiễm môi trường và cung cấp các nguồn tài nguyên có thể tái tạo. Mỗi sinh vật trong rừng tự nhiên chiếm giữ một ổ sinh thái và sự kết hợp của các ổ này giúp tối ưu hóa việc sử dụng tài nguyên, bảo đảm sự phát triển bền vững của hệ sinh thái rừng [3].

Ngược lại, rừng trồng thường thiếu sự đa dạng loài và cấu trúc phân tầng phức tạp như rừng tự nhiên, dẫn đến sự đa dạng về ổ sinh thái không cao. Hệ sinh thái trong rừng trồng dễ bị tổn thương và cần sự can thiệp liên tục để duy trì sự ổn định về mặt cấu trúc. Chi phí duy trì rừng trồng cao hơn và lợi ích sinh thái thấp hơn so với rừng tự nhiên. Để nâng cao chức năng sinh thái của các khu rừng trồng, cần bổ sung các loài cây gỗ, cây bụi và thảm tươi phù hợp với điều kiện địa phương, từ đó thúc đẩy quá trình diễn thế và phát triển của các khu rừng gần với tự nhiên. Điều này không chỉ cải thiện khả năng phục hồi mà còn hỗ trợ, nâng cao tính đa dạng sinh học và bảo tồn các giá trị sinh thái bền vững [42].

6. ỨNG DỤNG TRONG NGHIÊN CỨU SINH THÁI THỰC VẬT RỪNG

6.1. Ý nghĩa của lý thuyết ổ sinh thái trong nghiên cứu sự cạnh tranh giữa các loài thực vật

Lý thuyết ổ sinh thái giải thích cơ chế cạnh tranh giữa các loài thực vật, cả trong cùng loài và khác loài [31]. Khi nhiều loài cạnh tranh cùng một nguồn tài nguyên, hiện tượng chồng chéo ổ sinh thái xảy ra. Trong môi trường đạt sức chứa tối đa, sự chồng chéo ổ sinh thái có thể dẫn đến cạnh tranh loại trừ, nơi các loài có ổ sinh thái tương đồng phải đối mặt với tỷ lệ tử vong cao hoặc phải thay đổi đặc điểm sinh thái để tồn tại [43]. Hiện tượng này phổ biến trong các hệ sinh thái rừng tự nhiên, biểu hiện là quá trình tự tỉa thưa. Sự chồng chéo ổ sinh thái phản ánh cả mức độ khai thác tài nguyên và

phân bố không gian giữa các loài. Các loài có đặc điểm sinh thái tương đồng thường có ổ sinh thái với sự chồng chéo cao hơn trong cùng một quần xã [44].

Các loài có ổ sinh thái rộng, khả năng khai thác tài nguyên vượt trội và phạm vi phân bố rộng thường có mức độ chồng chéo ổ sinh thái cao [45]. Tuy nhiên, sự chồng chéo này không phải lúc nào cũng tỷ lệ thuận với độ rộng của ổ sinh thái [46]. Mối quan hệ này có thể phụ thuộc vào cơ chế cạnh tranh khai thác (exploitative competition) hoặc cạnh tranh can thiệp (interference competition), tùy thuộc vào bối cảnh sinh thái [31]. Một số nghiên cứu cho rằng độ chồng chéo ổ sinh thái chỉ phản ánh cạnh tranh khai thác, nhưng mối quan hệ này có thể khác nhau giữa các loại rừng, như rừng nhiệt đới và rừng ôn đới [45, 47]. Trong nghiên cứu về ổ sinh thái của các loài cây gỗ trong rừng Cà ổi quả to (*Castanopsis kawakamii*) tại Khu bảo tồn Geshikao ở Trung Quốc, Liu và cộng sự đã đề xuất hai kịch bản cho các loài có mức độ chồng chéo ổ sinh thái cao: (i) chia sẻ tài nguyên nhưng vẫn cạnh tranh hoặc (ii) sử dụng tài nguyên giống nhau trong khi tạo thuận lợi cho nhau [48]. Xi chỉ ra rằng sự chồng chéo ổ sinh thái có thể ảnh hưởng đến mức độ cạnh tranh loài, với mối quan hệ nghịch đảo, trong đó mức độ chồng chéo cao có thể giảm cường độ cạnh tranh [49]. Một số nhà sinh thái học khẳng định rằng sự chồng chéo ổ sinh thái mang lại lợi ích hỗ trợ lẫn nhau giữa các loài là không tồn tại, trong khi những người khác cho rằng mối quan hệ tích cực sẽ làm tăng mức độ chồng chéo [50]. Lin và cộng sự đã phân loại mối quan hệ giữa sự chồng chéo ổ sinh thái và cạnh tranh loài thành ba dạng: (i) tương quan thuận, (ii) tương quan nghịch và (iii) không có sự tương quan [3]. Họ kết luận rằng bản chất mối quan hệ này phụ thuộc vào đặc điểm sinh học của các loài tham gia tương tác.

Xi cũng chỉ ra rằng các loài có ổ sinh thái rộng có khả năng thích nghi sinh thái cao hơn, cơ hội sống sót lớn hơn và phạm vi phân bố rộng hơn [49]. Ngược lại, các loài có ổ sinh thái hẹp thường có ít cơ hội sống sót hơn và phạm vi phân bố hạn chế. Tuy nhiên, Zhang cho rằng trong môi trường tài nguyên hạn chế, loài tổng quát (generalist species) có khả năng thích nghi mạnh mẽ hơn, trong khi loài chuyên biệt (specialist species) thể hiện hiệu suất sử dụng tài nguyên cao hơn trong môi trường giàu tài nguyên [47]. Những quan điểm này phản ánh sự phức tạp trong động thái ổ sinh thái và ý nghĩa của chúng trong nghiên cứu sinh thái thực vật rừng.

6.2. Ý nghĩa trong sản xuất lâm nghiệp và nâng cao tính ổn định của các quần xã thực vật

Mối quan hệ giữa sự chồng chéo ổ sinh thái và cạnh tranh loài là một chủ đề phức tạp và quan trọng trong sinh thái học [50]. Trong quản lý và sản xuất lâm nghiệp, việc bố trí loài cây khi trồng rừng mới hoặc làm giàu rừng cần dựa trên phân tích kỹ lưỡng các chỉ số ổ sinh thái, bao gồm độ rộng ổ sinh thái, tỷ lệ tương đồng và mức độ chồng chéo ổ sinh thái giữa các loài [45]. Giảm thiểu sự chồng chéo ổ sinh thái, đặc biệt trong ít nhất một chiều không gian, là yếu tố then chốt để hạn chế ảnh hưởng tiêu cực từ cạnh tranh loài [3]. Mục tiêu của trồng rừng mới là thiết kế các quần xã thực vật nhân tạo có tính ổn định cao, cân bằng trong việc sử dụng tài nguyên và động thái cạnh tranh giữa các loài [45]. Trong phục hồi các khu rừng tự nhiên bị suy thoái, việc hiểu rõ đặc điểm sinh thái của loài giúp tránh sự chồng chéo ổ sinh thái giữa loài bổ sung và loài bản địa, từ đó giảm thiểu sự cạnh tranh gay gắt giữa chúng [43]. Tối ưu hóa điều kiện sinh trưởng cho loài được đưa vào trồng bổ sung làm giàu rừng chính là nâng cao lợi thế cạnh tranh của loài, đảm bảo việc sử dụng tài nguyên hiệu quả của chúng và tăng năng suất sinh khối quần xã rừng [45].

Theo Quy và cộng sự, loài cây có ổ sinh thái rộng thường thể hiện khả năng phục hồi cao và thích nghi tốt với điều kiện môi trường khắc nghiệt, trong khi loài cây có ổ sinh thái hẹp phát triển mạnh ở môi trường giàu tài nguyên [51].

Do đó, trên đất trống đồi trọc hoặc khu vực bỏ hoang hóa, việc lựa chọn các loài cây có ổ sinh thái rộng là phù hợp, trong khi ở khu vực giàu tài nguyên, các loài cây có ổ sinh thái hẹp có thể thúc đẩy diễn thế và tăng tính đa dạng loài. Lin và cộng sự nhấn mạnh rằng sự biến đổi độ rộng ổ sinh thái của các loài cây ưu thế phản ánh khả năng thích nghi đặc thù, làm nổi bật tầm quan trọng của nguyên tắc cạnh tranh loại trừ và ảnh hưởng của độ rộng ổ sinh thái trong việc thiết kế các hệ thống nông lâm [3]. Tích hợp những hiểu biết này có thể giúp tối ưu hóa phương pháp lâm sinh, nâng cao tính ổn định, năng suất và khả năng phục hồi của các hệ sinh thái rừng.

6.3. Khung lý thuyết cơ sở để hiểu về diễn thế quần xã rừng

Khả năng khai thác tài nguyên của các loài cây đóng vai trò quan trọng trong việc định hình sự phân bố loài và quá trình diễn thế của quần xã thực vật [45]. Trong quá trình phát triển của quần xã, độ rộng ổ sinh thái của các loài cây thay đổi đáng kể, phản ánh sự thích nghi với điều kiện môi trường sống của chúng. Việc định lượng độ rộng ổ sinh thái ở các giai đoạn diễn thế khác nhau giúp hiểu rõ hơn về động thái của rừng [27]. Ổ sinh thái cơ bản, thể hiện khả năng sử dụng tài nguyên trong điều kiện lý tưởng, được xem là thước đo hữu ích để so sánh đặc điểm sinh thái giữa các loài hoặc cá thể. Khác với ổ sinh thái nguyên thủy (pre-competitive niche), ổ sinh thái cơ bản cung cấp nền tảng để nghiên cứu cấu trúc và động thái quần xã [17]. Trong quá trình diễn thế của rừng, khi quy mô quần thể và tài nguyên đạt trạng thái cân bằng, quần xã duy trì sự ổn định mà không gây ra sự mở rộng hoặc thu hẹp ổ sinh thái [50]. Ngược lại, khi quy mô quần thể vượt quá khả năng cung cấp tài nguyên, sự khan hiếm tài nguyên dẫn đến làm suy giảm quần thể và thu hẹp ổ sinh thái cơ bản, tạo điều kiện cho sự thiết lập của các loài mới xâm nhập vào quần xã [1].

Nghiên cứu của Wu thực hiện vào năm 2001 về đặc điểm ổ sinh thái của các loài cây gỗ trong rừng ưu thế *Phoebe bournei* tại Luoboyan, tỉnh Phúc Kiến của Trung Quốc, cho thấy các loài cây thường xanh có độ rộng ổ sinh thái lớn hơn so với các loài cây rụng lá [43]. Phát hiện này làm sáng tỏ khả năng thích nghi của các loài thực vật trong quá trình chuyển đổi từ rừng rụng lá sang rừng thường xanh cận nhiệt đới. Tương tự, Wu đã nghiên cứu động thái ổ sinh thái của các loài cây ưu thế trong rừng lá rộng thường xanh tại tỉnh Hà Nam, Trung Quốc. Các tác giả này nhận thấy sự thu hẹp độ rộng ổ sinh thái của các loài cây khi trục tài nguyên mở rộng [52]. Điều này chỉ ra rằng độ rộng ổ sinh thái của các loài thực vật sẽ giảm dần khi chúng sử dụng các trục tài nguyên đa chiều, mặc dù cơ chế của hiện tượng này vẫn cần được nghiên cứu sâu hơn.

7. KHÓ KHĂN TRONG GẮN KẾT NGHIÊN CỨU Ổ SINH THÁI VÀ CÁC NỘI DUNG LIÊN QUAN

7.1. Phân biệt trạng thái tài nguyên và ô lấy mẫu

Việc xác định chính xác các trạng thái tài nguyên là yếu tố then chốt để đo lường định lượng các đặc điểm ổ sinh thái của loài. Mặc dù các nhà nghiên cứu như Hurlbert và Colwell đã đề xuất sử dụng các ô mẫu như một đại diện cho trạng thái tài nguyên, nhưng hai khái niệm này không hoàn toàn giống nhau [34, 53]. Theo Wang, một trạng thái tài nguyên đại diện cho một điểm hoặc thể tích nhỏ trong không gian đa chiều của các yếu tố sinh thái, trong khi một ô mẫu thường bao phủ một khu vực rộng hơn và không đồng nhất [20]. Ví dụ, trong một khu rừng cây lá rộng nhiệt đới, một ô mẫu đơn lẻ có thể bao gồm cây gỗ, cây bụi, dây leo và thực vật thân thảo. Mặc dù chúng cùng hiện diện trên cùng một ô mẫu, nhưng các loài này chiếm giữ các ổ sinh thái khác nhau do sự khác biệt về điều kiện ánh sáng, chiều dài của bộ rễ và nhiều yếu tố sinh thái khác. Do đó, một ô mẫu đơn lẻ không thể đại diện cho một trạng thái tài nguyên duy nhất mà là một tập hợp các trạng thái tài nguyên không đồng nhất. Để định lượng chính xác các đặc điểm ổ sinh thái, dữ liệu cần được thu thập ở cấp độ các trạng thái tài nguyên cụ thể thay vì các ô mẫu rộng [20].

Tuy nhiên, công việc này đòi hỏi nguồn lực và công sức rất lớn, đặc biệt trong các nghiên cứu thực địa. Trong một số trường hợp, khi hai loài có dạng sống tương đồng, cùng xuất hiện trong một ô mẫu, chúng có thể được coi là chia sẻ cùng một trạng thái tài nguyên tạm thời [31].

7.2. Lựa chọn phạm vi thu thập dữ liệu liên quan đến đặc điểm ổ sinh thái của loài

Nhiều loài thực vật có phạm vi phân bố địa lý rộng, nhưng các đặc điểm ổ sinh thái của chúng lại được đo lường dựa trên dữ liệu từ các khu vực có quy mô hạn chế. Trước đây, Wang đã chỉ ra rằng các giá trị chồng chéo ổ sinh thái tính toán từ dữ liệu cục bộ chỉ phản ánh "sự chồng chéo ổ sinh thái một phần", tức là sự tương đồng sinh thái trong một phạm vi hạn chế của các yếu tố môi trường [20]. Ngược lại, dữ liệu thu thập trên toàn bộ phạm vi phân bố của loài có thể cung cấp giá trị "chồng chéo ổ sinh thái hoàn toàn" mang lại thông tin toàn diện hơn về đặc điểm ổ sinh thái của nó. Trong các mô hình sinh thái quy mô nhỏ, giá trị chồng chéo ổ sinh thái một phần thường phù hợp hơn vì chúng phản ánh động thái quần thể trong điều kiện môi trường cụ thể [45]. Tuy nhiên, giá trị chồng chéo ổ sinh thái hoàn toàn lại cung cấp thông tin quan trọng về đặc điểm sinh thái tổng thể của loài. Nguyên tắc này cũng áp dụng cho các chỉ số ổ sinh thái khác, chẳng hạn như độ rộng ổ sinh thái. Ngoài ra, ảnh hưởng của các yếu tố gây nhiễu môi trường lên việc đo lường ổ sinh thái cũng cần được xem xét. Cụ thể, dữ liệu thu thập từ các khu vực ít bị xáo trộn thường phản ánh chính xác hơn các đặc điểm sinh thái tự nhiên của loài [22]. Ngược lại, các chỉ số ổ sinh thái được xác định từ khu vực bị xáo trộn mạnh có thể bị ảnh hưởng bởi các yếu tố nhân tạo, làm giảm độ tin cậy của kết quả nghiên cứu [3]. Do đó, việc thiết kế một kế hoạch thu thập dữ liệu phù hợp là yếu tố quan trọng nhằm đảm bảo tính chính xác và ý nghĩa sinh thái của các đặc điểm ổ sinh thái ở mỗi loài.

8. KẾT LUẬN

Kể từ khi Grinnell lần đầu tiên giới thiệu khái niệm ổ sinh thái, lý thuyết này đã trải qua một quá trình phát triển và hoàn thiện kéo dài, trở thành một trong những khung lý thuyết nền tảng và quan trọng trong sinh thái học. Các nghiên cứu hiện nay chủ yếu tập trung vào việc đánh giá định lượng hai khía cạnh quan trọng của lý thuyết ổ sinh thái là sự chồng chéo và độ rộng của ổ sinh thái. Từ những năm 1990, các nhà sinh thái học tại Trung Quốc và Việt Nam đã có những đóng góp đáng kể, làm phong phú thêm các nghiên cứu về lý thuyết ổ sinh thái [27, 28, 46, 51, 54]. Mặc dù vẫn chưa đạt được sự thống nhất về một khái niệm chung, lý thuyết ổ sinh thái đã thu hút sự quan tâm rộng rãi từ cộng đồng khoa học toàn cầu và hứa hẹn nhiều tiềm năng phát triển trong tương lai. Các nhà nghiên cứu kỳ vọng rằng lý thuyết ổ sinh thái sẽ không chỉ tích hợp với các nhánh khác nhau của sinh thái học mà còn duy trì được bản sắc riêng, trở thành một nội dung không thể thiếu trong nghiên cứu sinh thái học và ứng dụng thực tiễn.

Trong hệ sinh thái rừng, mối quan hệ giữa ổ sinh thái và quần thể thực vật được đặc trưng bởi sự tương ứng 1:1, trong đó một loài thực vật cụ thể đòi hỏi một ổ sinh thái riêng biệt và ngược lại. Nguyên lý này không chỉ nhấn mạnh tính thực tiễn của lý thuyết ổ sinh thái mà còn làm nổi bật vai trò của nó trong nghiên cứu định lượng về sinh thái thực vật rừng. Cụ thể, việc tính toán sự chồng chéo ổ sinh thái và độ rộng ổ sinh thái cung cấp những hiểu biết sâu sắc về cả cạnh tranh cùng loài và cạnh tranh khác loài ở các loài cây. Những phân tích như vậy không chỉ nâng cao sự hiểu biết về vai trò chức năng và ý nghĩa sinh thái của các loài thực vật trong quần xã rừng mà còn đóng góp quan trọng vào hoạt động quản lý và sản xuất lâm nghiệp. Tuy nhiên, việc áp dụng lý thuyết ổ sinh thái vào nghiên cứu thực tiễn vẫn đối mặt với nhiều thách thức, đặc biệt là trong việc phân biệt giữa trạng thái tài nguyên và ô lấy mẫu, cũng như lựa chọn phạm vi thu thập dữ liệu phù hợp. Những khó khăn này đòi hỏi sự phát triển của các phương pháp tiếp cận mới và sự hợp tác đa ngành để có thể vượt qua. Mặc dù vậy, lý thuyết ổ sinh thái vẫn tiếp tục khẳng

định vị trí quan trọng trong việc giúp các nhà sinh thái học hiểu rõ hơn về cấu trúc và động thái của các hệ sinh thái rừng. Với những tiến bộ trong phương pháp luận và sự hợp tác quốc tế ngày càng chặt chẽ, lý thuyết ổ sinh thái sẽ tiếp tục hoàn thiện hơn, đóng góp tích cực vào việc quản lý bền vững tài nguyên thiên nhiên và bảo tồn đa dạng sinh học trên toàn cầu.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

[1]. Wang S. P., Luo M. Y., Feng Y. H., Chu C. J. & Zhang D. Y. (2022). Theoretical advances in biodiversity research. Biodiversity Science. 30(10): 1-13.

[2]. 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(S4): 717-733.

[3]. Lin K. M. & Guo Y. S. (2001). The Research Advances on Niche Theory and its Application. Journal of Fujian College of Forestry. 21(3): 283-287.

[4]. Zhang X. B., Wu B. Z. & Wang H. P. (2008). Meaning and applying on niche theory. Forestry Science and Technology Information. 4(148): 1-2.

[5]. Hubbell S. P. (2011), "The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)", The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32), Princeton University Press.

[6]. Wang Z. Y., Wu F. F. & Tan G. J. (2000). The theory of ecological niches and its application prospects in plant disease research: A review. Journal of Anhui Agricultural University. 27(3): 250-253.

[7]. Laland K. N., Odling-Smee J. & Feldman M. W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behavioral and brain sciences. 23(1). 131-146.

[8]. Johnson R. H. (1910). Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles. ed. Carnegie Institution of Washington.

[9]. Gibson-Reinemer D. K. (2015). A vacant niche: how a central ecological concept emerged in the 19th century. Bulletin of the Ecological Society of America. 96(2): 324-335.

[10]. Grinnell J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. The Auk. 34(4): 427-433.

[11]. Grinnell J. & Storer T. I. (1924). Animal life in the Yosemite: an account of the mammals, birds, reptiles, and amphibians in a cross-section of the Sierra Nevada. ed. University of California Press.

[12]. Grinnell J. (1928). Presence and absence of animals. University of California Chronicle. 30: 429-450.

[13]. Stukenholtz E. E. & Stevens R. D. (2024). The Relationship between Grinnellian and Eltonian Niche Characteristics and Passerine Distribution across a Latitudinal Gradient. Diversity. 16(6): 352.

[14]. Elton C. S. (1927). Animal ecology. ed. The Macmillan Company. New York.

[15]. Zhao Z. M. & Guo Y. Q. (1989). Principles and methods of community ecology ed. Science and Technology Literature Publishing House. Chongqing, China.

[16]. Hutchinson G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 22: 415-427.

[17]. Takola E. & Schielzeth H. (2022). Hutchinson's ecological niche for individuals. Biology & Philosophy. 37(4): 25.

[18]. Putman R. J. & Wratten S. D. (1984). The Concept of the Niche. In: Principles of Ecology. ed. Springer. Dordrecht.

[19]. Liu T. (1983). Forest plant ecology ed. Vol. 6. The Commercial Press, Ltd. Taipei, Taiwan.

[20]. Wang G., Zhao S. L., Zhang P. Y. & Chen Q. C. (1984). On the Definition of Niche and the Improved Formula for Measuring Niche Overlap. Acta Ecologica Sinica. 4(1): 81-89.

[21]. Colinvaux P. (1986). Ecology. ed. John Wiley & Sons. New York-London-Sydney-Toronto.

[22]. Zhang W. B. & Zhang Z. B. (2023). Residential spatial differentiation based on extended niche theory: A case of Lanzhou City. Arid Land Geography. 46(8): 1231-1240.

[23]. Leibold M. A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. Ecology. 76(5): 1371-1382.

[24]. Koffel T. (2017), New insights from niche theory on plant adaptation and ecosystem functioning, Montpellier SupAgro.

[25]. Whittaker R. (1956), Vegetation of the great smoky mountains ecological monographs 26: 1-80

[26]. Whittaker R. H. & Marks B. J. (1975). The Natural Communities of North America. Ecology. 56(5): 1091-1113.

[27]. Ma Y., Li Q., Pan S., Liu C., Han M. & Brancelj A. (2022). Niche and interspecific associations of Pseudoanabaena limnetica–Exploring the influencing factors of its succession stage. Ecological Indicators. 138: 108806.

[28]. Gu L., Gong Z.-w. & Li W.-z. (2017). Niches and interspecific associations of dominant populations in three changed stages of natural secondary forests on Loess Plateau, PR China. Scientific reports. 7(1): 6604.

[29]. Levins R. (1968). Evolution in changing environments: some theoretical explorations. ed. Princeton University Press.

[30]. MacArthur R. H. (1984). Geographical ecology: patterns in the distribution of species. ed. Princeton University Press.

[31]. Jin S. Y., Zhang M. & Yang C. (2009). The outline of ecological niche theory research. Inner Mongolia Environmental Science. 21(4): 12-15.

[32]. Valen E. (1965). Morphological Species and the Evolution of Community Organization. The American Naturalist. 99(905): 323-340.

[33]. Abrams P. (1980). Some comments on measuring niche overlap. Ecology. 61(1): 44-49.

[34]. Hurlbert S. H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology. 59(1). 67-77.

[35]. Pielou E. (1972). Niche width and niche overlap: a method for measuring them. Ecology. 53(4): 687-692.

[36]. Pianka E. R. (2017). Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure. ed. Princeton University Press.

[37]. Schoener T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. Science. 185(4145): 27-39.

[38]. McNab B. K. (2002). The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. ed. Cornell University Press.

[39]. Pshegusov R., Tembotova F., Chadaeva V., Sablirova Y., Mollaeva M. & Akhomgotov A. (2022). Ecological niche modeling of the main forest-forming species in the Caucasus. Forest ecosystems. 9: 100019.

[40]. Bohn F. J. & Huth A. (2017). The importance of forest structure to biodiversity–productivity relationships. Royal Society open science. 4(1). 160521.

[41]. Horn H. S. (1974). The ecology of secondary succession. Annual review of ecology and systematics. 25-37.

[42]. Sarkissian A. J. & Kutia M. (2024), Sustainable forest management under climate change conditions—A focus on biodiversity conservation and forest restoration, chủ biên, Frontiers Media SA. 1533425.

[43]. Wu D. R. (2001). Niche Study of Dominant Tree Species in the Phoebe bournei Forest of Luoboyan, Fujian. Acta Ecologica Sinica. 21(5): 851-856.

[44]. Schot J. & Geels F. W. (2007). Niches in evolutionary theories of technical change: A critical survey of the literature. Journal of evolutionary economics. 17: 605-622.

[45]. Zhu C. Q. (1993). Niche Theory and its Application in Forest Ecology. Chinese Journal of Ecology. 1(4): 41-46.

[46]. Nguyen Van Quy, Pham Van Dien, Bui The Doi & Nguyen Hong Hai (2023). Niche and interspecific association of dominant tree species in an evergreen broadleaved forest in Southern Vietnam. Moscow University Biological Sciences Bulletin. 78(2): 89-99.

[47]. Zhang G. M. & Xie S. C. (1997). Developement of Niche Concept and Its Perspectives: A Review. Chinese Journal of Ecology. 1(6): 46-51.

[48]. Liu J. F. & Hong W. (1999). A Study on the Community Ecology of Castanopsis kawakamii: Study on the Niche of the Main Tree Population in Castanopsis kawakamii Community. Acta ecologica sinica. 19(3): 347-352.

[49]. Xi W. M. (1993). Niche Research of Scrub Dominant Population in Huairou Mountainous Region of Beijing Area. Chinese Journal of Plant Ecology. 17(4): 324-331.

[50]. Yuan Z. Z. & He B. H. (2004). Niche Theory and Its Application in Plant Population Research. Journal of Fujian Forestry Science and Technology. 31(2): 123-128.

[51]. Nguyễn Văn Quý, Vũ Mạnh, Nguyễn Văn Hợp, Nguyễn Văn Lâm, Nguyễn Văn Thành, Lê Văn Cường & Nguyễn Hồng Hải (2023). Ổ sinh thái và mối quan hệ của các loài cây trong rừng lá rộng thường xanh ở Khu bảo tồn Thiên nhiên Văn hóa Đồng Nai. Tạp chí Khoa học Lâm nghiệp. 5(10): 84-101.

[52]. Wu M. Z., Liu Y. C. & Yang Y. Z. (1999). Niche breadth and overlap of the main population of Quercus variabilis forest in Henan province, China. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. 19(3): 511-518.

[53]. Colwell R. K. & Futuyma D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology. 52(4): 567-576.

[54]. Đỗ Ngọc Dương, Nguyễn Đắc Mạnh, Lê Xuân Phong, Lê Duy Cường, Lê Khắc Đông, Trương Bá Tuấn, Nguyễn Văn Tùng, Trần Thị Tú Dược & Đỗ Quốc Tuấn (2024). Ổ sinh thái không gian của các loài Mang (Muntiacus spp.) ở Khu Bảo tồn Thiên nhiên Pù Hu, tỉnh Thanh Hóa. Tạp chí Khoa học và Công nghệ Lâm nghiệp. 13(2): 68-78.
DOI: 10.55250/Jo.vnuf.13.2.2024.068-077