

DOI:10.22144/ctu.jvn.2022.075

PHÂN BỐ VÀ QUAN HỆ KHÔNG GIAN CỦA CÁC LOÀI CÂY GỖ TRONG RỪNG LÁ RỘNG THƯỜNG XANH Ở VƯỜN QUỐC GIA KON KA KINH, TỈNH GIA LAI

Nguyễn Văn Quý^{1*}, Phạm Thanh Hà², Nguyễn Thanh Tuấn¹ và Nguyễn Văn Hợp¹

¹Khoa quản lý Tài nguyên và Môi trường, Trường Đại học Lâm nghiệp - Phân hiệu Đồng Nai

²Khoa quản lý Tài nguyên và Môi trường, Trường Đại học Lâm nghiệp

*Người chịu trách nhiệm về bài viết: Nguyễn Văn Quý (email: quyforest@vnuf2.edu.vn)

Thông tin chung:

Ngày nhận bài: 26/11/2021

Ngày nhận bài sửa: 26/12/2021

Ngày duyệt đăng: 14/02/2022

Title:

Spatial distribution and association patterns of woody species in the broadleaved evergreen of Kon Ka Kinh National Park, Gia Lai province

Từ khóa:

Kon Ka Kinh, mô hình không gian, môi trường không đồng nhất, rừng lá rộng, thực vật thân gỗ

Keywords:

Broadleaved forest, environmental heterogeneity, Kon Ka Kinh, spatial pattern, woody plant

ABSTRACT

This study was conducted to elucidate the coexistence mechanism of woody species in the broadleaved evergreen forest at Kon Ka Kinh National Park, Gia Lai province. All trees of three 1 ha-standard squares (100×100 m) with DBH (diameter at breast height) ≥ 2.5 cm were mapped and their characteristics (DBH and species name) were recorded. The study used the spatial point pattern analysis method to analyze the spatial distribution and association patterns of the main 20 species in three standard squares. Data were analyzed by using Programita Noviembre version 2018 and R version 4.1.1 software. The results showed that the spatial patterns of 12 species out of 20 analyzed species were aggregation patterns at small scales of < 15 m, random and regular patterns tended to increase at large scales of > 15 m. Independent associations accounted for a high proportion (75-90%), while attractions and repulsions accounted for a low proportion (10-25%), the spatial association structure of species pairs was mainly independence or segregation patterns at scales of > 15 m. Dispersal limitation, environmental heterogeneity, and density dependence are three underlying mechanisms that control the spatial distribution, association patterns, and spatial association structure of woody species in the study area.

TÓM TẮT

Nghiên cứu này được thực hiện để làm sáng tỏ cơ chế cùng chung sống của các loài cây gỗ rừng lá rộng thường xanh tại Vườn Quốc gia Kon Ka Kinh, tỉnh Gia Lai. Tất cả các cây có đường kính ngang ngực (DBH) $\geq 2,5$ cm trong 3 ô tiêu chuẩn 1 ha đã được lập bản đồ, xác định DBH và tên loài. Kết quả cho thấy mô hình không gian của 12/20 loài được phân tích là phân bố cụm ở quy mô nhỏ < 15 m, phân bố ngẫu nhiên và đều có xu hướng tăng lên ở quy mô lớn > 15 m. Quan hệ độc lập chiếm tỉ lệ cao (75-90%), quan hệ cạnh tranh và tương hỗ chiếm tỉ lệ thấp (10-25%), sự liên kết không gian của các loài chủ yếu là độc lập hoặc tách biệt ở quy mô lớn. Phát tán giới hạn, tính không đồng nhất của môi trường và tỷ lệ tử vong phụ thuộc vào mật độ là ba cơ chế điều chỉnh mô hình phân bố, quan hệ và các kiểu liên kết không gian của các loài cây gỗ tại khu vực nghiên cứu.

1. GIỚI THIỆU

Tìm hiểu các quy luật và cơ chế cùng chung sống của các loài là một trong những nội dung chính trong nghiên cứu sinh thái học. Nghiên cứu mô hình phân bố không gian của các loài có thể giải thích được sự hình thành cấu trúc quần xã thực vật rừng và các quá trình sinh thái tiềm ẩn bên trong quần xã như phát tán giới hạn, tính không đồng nhất của môi trường và cạnh tranh loài (Ripley, 1977; Barot et al., 1999). Trong đó, mô hình phân bố không gian của các quần thể cây rừng có thể phản ánh rõ nhất sự tương tác của các cơ chế duy trì đa dạng sinh học (Greig-Smith, 1983); hướng nghiên cứu động thái rừng bằng phương pháp lấy không gian thay thế thời gian này không chỉ giúp biết được đặc điểm phân bố không gian của các quần thể ở hiện tại mà quan trọng hơn là dự đoán được xu hướng phát triển của quần xã thực vật rừng ở tương lai, từ đó có thể điều chỉnh kịp thời những tác động bất lợi trong mối quan hệ giữa con người, sinh vật và môi trường (Condit et al., 1994; He & Duncan, 2000; Plotkin et al., 2000). Mặt khác, nghiên cứu mô hình phân bố và quan hệ không gian của cây rừng có thể cung cấp các thông tin trực tiếp và toàn diện về mối quan hệ cũng như sự khác biệt về đặc điểm phân bố không gian của các loài ở các điều kiện môi trường sống khác nhau (Wiegand et al., 2007); những thông tin này rất có giá trị trong chọn loài, khoảng cách hô trồng hợp lý khi trồng mới hoặc phục hồi rừng, đồng thời là tài liệu tham khảo thực tế về động thái rừng.

Vườn quốc gia (VQG) Kon Ka Kinh thuộc địa giới hành chính 3 huyện của tỉnh Gia Lai là Mang Yang, K'Bang và Đăk Đoa; tọa độ địa lý từ 14°09'22" đến 14°29'52" vĩ độ Bắc, 108°15'26" đến 108°27'25" kinh độ Đông với tổng diện tích tự nhiên là 41.780 ha, trong đó có 33.146 ha đất có rừng. Hệ sinh thái rừng Kon Ka Kinh đã bị ảnh hưởng nặng nề bởi các hoạt động khai thác từ quân đội Mỹ và Lâm trường Man Yang, đặc biệt trong giai đoạn 1960-1990. Rừng lá rộng thường xanh là kiểu rừng có diện tích lớn nhất ở VQG Kon Ka Kinh với 11.837 ha (chiếm tỉ lệ 28,9% diện tích có rừng), phân bố ở đai cao từ 900-1000 m so với mực nước biển, thành phần thực vật khá phong phú và đa dạng (Long và ctv., 2014). Trước đây, đã có rất nhiều nghiên cứu đề cập tới cấu trúc và đa dạng sinh học của kiểu rừng lá rộng thường xanh, nhưng ứng dụng phương pháp phân tích mô hình điểm không gian để nghiên cứu phân bố không gian của cây rừng ít được quan tâm ở nước ta (Hải và ctv., 2015). Hơn nữa, VQG Kon Ka Kinh mới chỉ có khoảng ba nghiên cứu lớn được thực hiện kể từ sau khi thành lập Vườn

(Hung & Đại, 2018) và tính đến hiện tại vẫn chưa có một công bố nào về phân bố và quan hệ không gian của các loài cây rừng được thực hiện ở nơi đây; vì thế, rất thiếu các cơ sở khoa học có tính thuyết phục cao cho công tác quản lý rừng tại khu vực này.

Nhằm góp phần thúc đẩy hướng nghiên cứu nêu trên, bài báo này trình bày kết quả nghiên cứu về phân bố và quan hệ không gian của các loài cây gỗ trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở VQG Kon Ka Kinh. Hai giả thuyết nghiên cứu đã được đặt ra. Giả thuyết 1: sự hình thành các kiểu phân bố không gian của các quần thể cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh bị ảnh hưởng bởi phát tán giới hạn, tỷ lệ từ vong phụ thuộc vào mật độ và tính không đồng nhất của môi trường sống. Nếu kết quả nghiên cứu cho thấy mô hình phân bố không gian của các quần thể ở quy mô nhỏ chủ yếu là phân bố cụm, trong khi ở các quy mô lớn, chúng có xu hướng chuyển sang phân bố ngẫu nhiên hoặc đều thì giả thuyết 1 được chấp nhận, ngược lại giả thuyết 1 sẽ bị bác bỏ. Giả thuyết 2: phân bố không gian của các loài có liên quan chặt chẽ đến môi trường sống và các loài khác nhau thì có nhu cầu về môi trường sống là khác nhau. Nếu kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng, trong mối quan hệ không gian giữa các loài, quan hệ độc lập chiếm đa số và kiểu liên kết không gian ở quy mô lớn chủ yếu là độc lập hoặc tách biệt thì điều đó có nghĩa giả thuyết 2 được chấp nhận, ngược lại giả thuyết 2 sẽ bị bác bỏ.

Kết quả của nghiên cứu này sẽ giúp hiểu thêm về cấu trúc không gian, động thái rừng và các cơ chế duy trì đa dạng sinh học trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở Việt Nam nói chung và ở VQG Kon Ka Kinh nói riêng, đồng thời tạo cơ sở giúp nhà quản lý xây dựng các phương án phục vụ cho công tác bảo tồn đa dạng sinh học và phát triển rừng bền vững tại khu vực nghiên cứu.

2. PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU

2.1. Đối tượng nghiên cứu

Đối tượng nghiên cứu được đề cập trong bài báo là sự phân bố và quan hệ không gian của các loài cây gỗ có số lượng cá thể đạt từ 50 cây/ha trở lên trong các lâm phần.

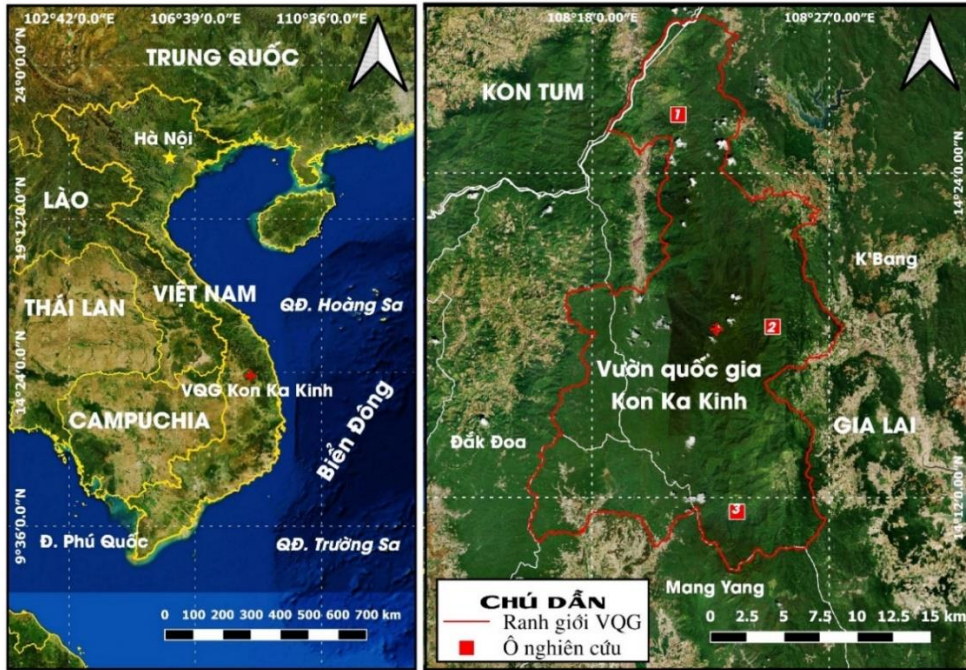
2.2. Vị trí của các ô nghiên cứu

Dựa trên phương pháp phân tích mô hình điểm không gian (Diggle, 2003) và chọn mẫu điển hình (Tuất và ctv., 2011), tham khảo kích thước ô mẫu thường được sử dụng trong nghiên cứu mô hình không gian của cây rừng (Ben-Said, 2021), 3 ô tiêu chuẩn (OTC) được thiết lập trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở VQG Kon Ka Kinh. Các OTC được

đặt tại các vị trí có tọa độ tương ứng, OTC 1: 14°26'0.01" vĩ độ Bắc, 108°21'14.58" kinh độ Đông; OTC 2: 14°18'6.19" vĩ độ Bắc, 108°24'47.17" kinh độ Đông; OTC 3: 14°11'29.11" vĩ độ Bắc, 108°23'25.79" kinh độ Đông (Hình 1). Quần xã thực vật rừng của khu vực nghiên cứu có một số ưu hợp điển hình là các loài thuộc họ Sim (Myrtaceae),

Long não (Lauraceae), Mộc lan (Magnoliaceae), Dẻ (Fagaceae),... (Vườn quốc gia Kon Ka Kinh, 2019).

Nghiên cứu được thực hiện từ tháng 6/2021 đến 9/2021 với 3 đợt điều tra thực địa, mỗi đợt thu thập dữ liệu điều tra của một OTC.



Hình 1. Địa điểm nghiên cứu và vị trí của các ô tiêu chuẩn

2.3. Phương pháp nghiên cứu

2.3.1. Phương pháp điều tra và thu thập dữ liệu

Tại địa điểm nghiên cứu, 3 OTC được thiết lập với diện tích mỗi ô là 1 ha (100×100 m). OTC thu thập thông tin của các cây gỗ có đường kính ngang ngực tại vị trí 1,3 m (DBH) ≥ 2,5 cm, bao gồm: tên loài cây, DBH được xác định bằng thước kẹp kính; lấy điểm giao giữa 2 cạnh của OTC theo hướng Tây - Bắc và Tây - Nam làm gốc tọa độ theo hệ quy chiếu, xác định tọa độ tương đối của từng cây trong OTC bằng thước đo khoảng cách laser (Leica Disto D2) và la bàn.

Tất cả các cây riêng lẻ trong OTC sau khi tổng hợp sẽ được chia vào 1 trong 3 giai đoạn sống: cây non (DBH < 10 cm), cây sào (10 cm ≤ DBH ≤ 30 cm) và cây thành thực (DBH > 30 cm).

2.3.2. Phương pháp xử lý số liệu

Xác định loài cây

Tên loài cây gỗ được xác định bằng phương pháp so sánh hình thái của Hộ (1999-2003) dựa trên các

tài liệu bao gồm: cây cỏ Việt Nam (Hộ, 1999-2003), cây gỗ Việt Nam (Hợp, 2002), tên khoa học được hiệu chỉnh bởi Kew Science (<http://www.plantsoftheworldonline.org>), World flora online (<http://104.198.148.243>).

Xác định mật độ, tiết diện ngang và các loài ưu thế

Mật độ của loài được xác định theo công thức sau:

$$N_i = \frac{n_i}{S} \quad (1)$$

Trong đó: N_i là mật độ của loài i (số cây/ha), n_i là tổng số cây của loài i (cây) và S là diện tích ô nghiên cứu (ha) (Curtis & Macintosh, 1951).

Tiết diện ngang được tính theo công thức sau:

$$G = \frac{3,142 \times DBH^2}{200^2} \quad (2)$$

Trong đó: G là tiết diện ngang thân cây (m^2), DBH là đường kính ngang ngực (cm) (Curtis & Macintosh, 1951)

Loài ưu thế được xác định dựa trên chỉ số giá trị quan trọng (IVI%) thông qua số cây và tiết diện ngang của loài. Chỉ số IVI% được tính theo công thức sau (Marmillod, 1982):

$$IVI\% = \frac{N_i\% + G_i\%}{2} \quad (3)$$

Trong đó: IVI% là chỉ số giá trị quan trọng của loài i , $N_i\%$ là mật độ tương đối của loài i (mật độ của loài i so với mật độ cây trong ô nghiên cứu, đơn vị tính theo %) và $G_i\%$ là tổng tiết diện ngang thân cây tương đối của loài i (tổng tiết diện ngang thân cây của loài i so với tổng tiết diện ngang thân cây của tất cả các loài trong ô nghiên cứu, đơn vị tính theo %).

Theo Marmillod (1982), những loài cây có IVI% > 5% thì loài đó mới thực sự có ý nghĩa về mặt sinh thái trong lâm phần. Mặt khác, theo Trùng (1978), trong một lâm phần, nhóm loài cây nào có trị số IVI% ≥ 50% tổng số cá thể của tầng cây cao thì nhóm loài đó được coi là ưu thế.

Phân tích tính đồng nhất của điều kiện môi trường trên các ô nghiên cứu

Tính đồng nhất của điều kiện môi trường trên các OTC được kiểm tra thông qua mô hình phân bố không gian của toàn bộ cây có DBH ≥ 15 cm trong OTC bằng việc so sánh kết quả của hàm tương quan cặp một biến số $g_{11}(r)$ và hàm $L_{11}(r)$ (Điền & Hải, 2016). Lựa chọn các cây có DBH ≥ 15 cm vì chúng có khả năng sống phủ kín các diện tích có thể và đã trải qua quá trình chọn lọc tự nhiên, điều kiện môi trường sống nếu không đồng nhất sẽ phản ánh thông qua phân bố không đồng nhất của cây thành thực (Getzin et al., 2008; Hai et al., 2014).

Phân tích mô hình phân bố không gian của các loài

Dựa trên dữ liệu tọa độ của các cá thể từng loài nghiên cứu trong các OTC, hàm tương quan theo cặp một biến số $g_{11}(r)$ được sử dụng để phân tích mô hình phân bố không gian của các loài. Trong đó, hàm tương quan theo cặp $g(r)$ là đạo hàm của hàm Ripley K với $g(r) = K'(r)/(2\pi r)$, cho biết mật độ kỳ vọng của các điểm tại khoảng cách r từ một điểm bất kỳ (Ripley, 1976). Đối với hàm tương quan theo cặp một biến số (cùng 1 loài cây hoặc một nhóm loài cây), nếu $g_{11}(r) = 1$ thì các điểm phân bố hoàn toàn ngẫu nhiên, nếu $g_{11}(r) > 1$ thì các điểm phân bố cụm và ngược lại, nếu $g_{11}(r) < 1$ thì các điểm phân bố đều tại khoảng cách r giữa các điểm của mô hình.

Một trong ba yếu tố rất quan trọng trong phân tích mô hình điểm không gian là đánh giá tính đồng nhất về sự phân bố của các điểm, trong đó các mô

hình lý thuyết (Null models) được dùng để phán đoán cấu trúc không gian dựa trên các giả thuyết sinh học được đặt ra ban đầu (Szmyt, 2014). Các mô hình lý thuyết được sử dụng trong nghiên cứu này bao gồm: (1) mô hình không gian hoàn toàn ngẫu nhiên (CSR) cho hàm tương quan theo cặp một biến số $g_{11}(r)$ và hàm $L_{11}(r)$ đối với toàn bộ cây có DBH ≥ 15 cm trong các OTC, giả thuyết là cây rừng phân bố hoàn toàn ngẫu nhiên. (2) mô hình Poisson không đồng nhất (IHP) được dùng để phân tích phân bố không gian của các loài cây khi điều kiện môi trường trên OTC là không đồng nhất; ngược lại, nếu điều kiện môi trường trên OTC là đồng nhất thì sử dụng mô hình CSR.

Phân tích quan hệ và các kiểu liên kết không gian của các loài

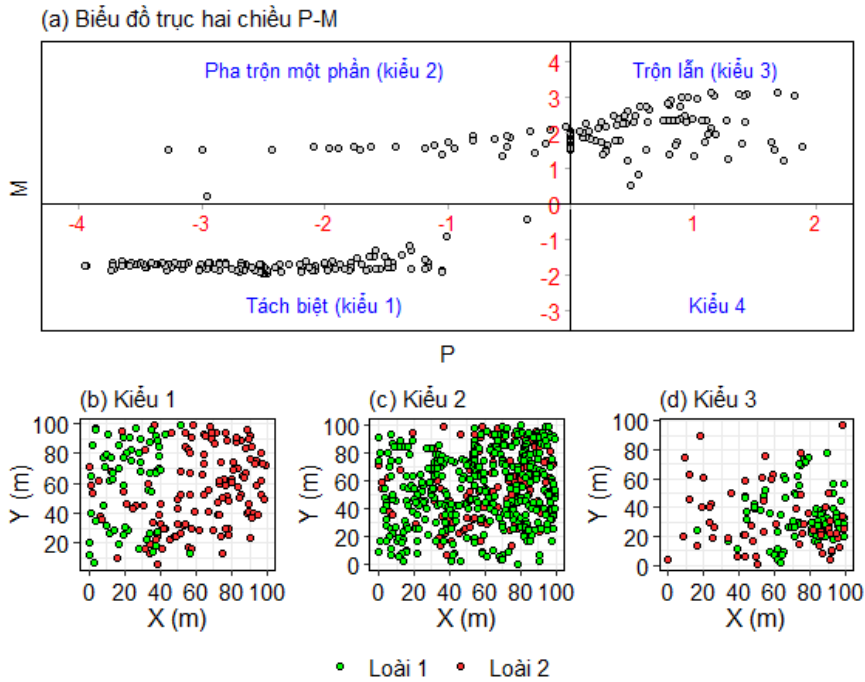
Hàm tương quan theo cặp hai biến số $g_{12}(r)$ với mô hình lý thuyết là tương tác độc lập (IDP) được sử dụng để phân tích mối quan hệ không gian của cặp loài, trong đó vị trí của loài 1 được cố định không thay đổi và vị trí của loài 2 được di chuyển một cách ngẫu nhiên xung quanh loài 1 để ước tính giá trị mô phỏng (Wiegand et al., 2007). Thông qua so sánh giá trị $g_{12}(r)$ tính toán và giá trị mô phỏng, phân bố không gian của loài 2 xung quanh loài 1 sẽ được kiểm tra. Trong trường hợp giá trị $g_{12}(r)$ tính toán lớn hơn giá trị mô phỏng, điều đó cho thấy 2 loài có mối quan hệ tương quan thuận về mặt không gian (quan hệ tương hỗ). Nếu giá trị $g_{12}(r)$ tính toán không có sự khác biệt đáng kể so với giá trị mô phỏng, có nghĩa là 2 loài không có mối tương quan về mặt không gian (quan hệ độc lập). Ngược lại, giá trị $g_{12}(r)$ tính toán nếu nhỏ hơn giá trị mô phỏng thì quan hệ của cặp loài là tương quan nghịch (quan hệ cạnh tranh).

Bên cạnh đó, biểu đồ trục hai chiều P-M (hình 2a) được sử dụng để phân loại các kiểu liên kết không gian của các cặp loài. Công thức tính P và M như sau (Wiegand et al., 2007):

$$\begin{cases} P = -\hat{P}_0(r) + P_0^h(r) \\ M = \ln(\hat{K}_{12}(r)) - \ln(K_{12}^h(r)) \end{cases} \quad (4)$$

Trong đó: $P_0(r)$ là xác suất để một cá thể của loài 2 không xuất hiện trong vòng tròn bán kính r chứa một cá thể của loài 1 (Diggle, 2003).

$P_0(r) = 1 - D_{12}(r)$ với $D_{12}(r)$ là hàm khoảng cách láng giềng gần nhất hai biến số, $K_{12}(r)$ là hàm K hai biến số của Ripley. $P_0^h(r) = \exp(-\lambda_2\pi r^2)$ và $K_{12}^h(r) = \pi r^2$ là các giá trị kỳ vọng của $P_0(r)$ và $K_{12}(r)$. Giá trị $\hat{P}_0(r)$ và $\hat{K}_{12}(r)$ là giá trị thực tế tính toán được của $P_0(r)$ và $K_{12}(r)$.



Hình 2. Mô tả biểu đồ trục hai chiều P-M và các kiểu liên kết không gian của cặp loài

Biểu đồ trục hai chiều P-M cho phép xác định 4 kiểu liên kết về mặt không gian của 2 loài cây như sau: (1) $P < 0, M < 0$ cho biết 2 loài tách biệt (tách biệt - kiểu 1), các cá thể của loài 2 xuất hiện xung quanh các cá thể của loài 1 ít hơn so với kỳ vọng trong các vùng lân cận bán kính r . (2) $P < 0, M \geq 0$ cho biết có sự trộn lẫn một phần của các cá thể loài 2 với loài 1 (pha trộn một phần - kiểu 2), một số vùng lân cận của loài 1 chứa nhiều cá thể của loài 2 hơn và những vùng khác thì ít hơn. (3) $P \geq 0, M \geq 0$ cho biết có sự trộn lẫn cá thể của 2 loài (trộn lẫn - kiểu 3), các cá thể của loài 2 xuất hiện thường xuyên hơn ở các khu vực lân cận của loài 1 trong bán kính r , hay nói cách khác các cá thể của 2 loài đan xen ở mức độ cao trên một quy mô nhất định. (4) $P \geq 0, M < 0$ cho biết các cá thể của loài 1 chủ yếu phân bố kiểu cụm và một số ít cá thể của loài 2 phân bố gần với các cụm của loài 1 (kiểu 4), điều này chỉ xảy ra khi có hiệu ứng cấp hai (sự cạnh tranh giữa 2 loài cây là rất mạnh) và kiểu liên kết này thường rất hiếm khi gặp trong các khu rừng tự nhiên (Wiegand et al., 2007). Ngoài ra, hai loài sẽ không có sự liên kết về mặt không gian (độc lập) khi các giá trị $K_{12}(r)$ và $P_0(r)$ không có sự khác biệt đáng kể so với mô hình lý thuyết (Wiegand et al., 2007; Martínez et al., 2010; Wang et al., 2010; Hai & Hien, 2019). Kiểm tra sự khác biệt giữa mô hình thực nghiệm và mô hình lý thuyết được thực hiện thông qua thứ hạng (rank) của hàm thống kê $L(r)$ và $D(r)$, nếu thứ hạng > 195 thì

sự liên kết không gian của 2 loài mới thực sự có ý nghĩa, ngược lại thứ hạng < 195 thì cặp loài không có sự liên kết về mặt không gian (Wiegand, 2018).

Trong phân tích mô hình phân bố, quan hệ và các kiểu liên kết không gian của các loài cây, ước lượng không có tham số Epanechnikov được sử dụng cho hàm mật độ với bán kính cửa sổ di động $R = 50$ m và độ phân giải không gian là 1 m. Tất cả các mô hình không gian được phân tích trên phần mềm Programita 2018 với 199 lần mô phỏng Monte Carlo, sử dụng 5 giá trị lớn nhất và 5 giá trị nhỏ nhất để xây dựng khoảng tin cậy xấp xỉ 95% (<http://programita.org>); sơ đồ phân bố của các loài cây rừng được xây dựng thông qua Package 'spatstat' và Package 'ggplot2' trên phần mềm R phiên bản 4.1.1 (R Development Core Team, 2021).

3. KẾT QUẢ VÀ THẢO LUẬN

3.1. Một số đặc trưng cơ bản của các ô nghiên cứu

Nghiên cứu đã xác định được 53 loài cây thuộc 31 họ trên OTC 1, trong khi đó ở OTC 2 đã ghi nhận 64 loài thuộc 34 họ và ở OTC 3 là 58 loài thuộc 27 họ. Mật độ (N), đường kính ngang ngực trung bình (\bar{DBH}), tổng tiết diện ngang (G) và chỉ số giá trị quan trọng (IVI%) của các loài có số cá thể từ 50 cây/ha trở lên trong các OTC được thể hiện trong Bảng 1. Trong số các loài xuất hiện trên các OTC,

có 6 loài của OTC 1, 7 loài của OTC 2 và 7 loài của OTC 3 là các loài có số lượng cá thể > 50 cây/ha, vì vậy chúng là những loài cây chủ yếu của các lâm phân và được lựa chọn để nghiên cứu sâu về đặc điểm phân bố, quan hệ và các kiểu liên kết không gian. Trong 6 loài cây chủ yếu trên OTC 1, chỉ có 5 loài có ý nghĩa về mặt sinh thái (IVI% > 5%) là Chẹo tía (*Engelhardtia roxburghiana*), Ôi rừng (*Tristaniopsis burmanica*), Chò xót (*Schima superba*), Bò đê vô đỏ (*Styrax suberifolium*) và Chây xiêm (*Buchanania siamensis*). Ở OTC 2, có 3 loài có ý nghĩa về mặt sinh thái là Bời lời vàng (*Litsea pierrei*), Chò xót (*S. superba*) và Trâm trắng

(*Syzygium wightianum*). Trên OTC 3 thì 7 loài cây chủ yếu bao gồm Chò xót (*S. superba*), Dê đỏ (*Lithocarpus ducampii*), Côm trâu (*Elaeocarpus floribundus*), Mạ sưa nam bộ (*Helicia cochinchinensis*), Dê trắng (*Lithocarpus dealbatus*), Bưởi bung (*Acronychia pedunculata*) và Bời lời vàng (*L. pierrei*) đều là các loài có ý nghĩa về mặt sinh thái. Mặc dù sự chênh lệch về số loài giữa 3 OTC là không quá lớn (5-11 loài) nhưng mật độ cây trên mỗi OTC có sự khác biệt rất rõ ràng, cao nhất là OTC 1 với 1.839 cây/ha và thấp nhất là OTC 3 với 997 cây/ha.

Bảng 1. Đặc trưng cơ bản của các ô nghiên cứu

OTC	TT	Loài cây	N (cây/ha)	DBH (cm)	G (m ²)	IVI (%)
1	1	Chẹo tía	395	11,2 ± 4,2	4,463	20,6
	2	Ôi rừng	370	9,8 ± 3,1	3,060	16,8
	3	Chò xót	193	14,4 ± 5,8	3,700	13,4
	4	Bò đê vô đỏ	201	10,6 ± 4,4	2,089	10,1
	5	Chây xiêm	215	9,9 ± 3,6	1,884	10,0
	6	Bứa rừng	74	12,1 ± 4,1	0,951	4,1
		Cộng 6 loài	1.448	11 ± 4,4	16,146	74,9
		Loài khác	391	12,8 ± 6,9	6,545	25,1
	Tổng cộng	1.839	11,4 ± 5,1	22,692	100	
2	1	Bời lời vàng	381	14,6 ± 9,4	9,073	27,3
	2	Chò xót	155	25,1 ± 11,3	9,234	19,0
	3	Trâm trắng	126	11,4 ± 8,7	2,062	7,7
	4	Dê trắng	62	13,9 ± 11,1	1,548	4,5
	5	Trâm vô đỏ	86	10,2 ± 4,5	0,856	4,5
	6	Xương trăn	59	14 ± 8,7	1,268	4,0
	7	Trường vải	59	11 ± 4,5	0,665	3,2
		Cộng 7 loài	928	15,2 ± 10,3	24,705	70,2
	Các loài khác	394	15,3 ± 10,2	10,498	29,8	
	Tổng cộng	1.322	15,2 ± 10,3	35,203	100	
3	1	Chò xót	129	25,3 ± 12,9	8,191	18,7
	2	Dê đỏ	124	22,1 ± 10,7	5,886	15,0
	3	Côm trâu	58	27,9 ± 13,8	4,432	9,5
	4	Mạ sưa nam bộ	80	14,5 ± 7,3	1,664	6,5
	5	Dê trắng	73	13,6 ± 8,2	1,453	5,8
	6	Bưởi bung	85	9,4 ± 4,9	0,753	5,4
	7	Bời lời vàng	79	10,9 ± 4	0,842	5,2
		Cộng 7 loài	628	18,2 ± 11,7	23,222	66,2
	Loài khác	369	15,5 ± 10,5	10,201	33,8	
	Tổng cộng	997	17,2 ± 11,3	33,423	100	

Tên khoa học của các loài trong các OTC: Bò đê vô đỏ (*Styrax suberifolium*), Bời lời vàng (*Litsea pierrei*), Bứa rừng (*Garcinia oliveri*), Bưởi bung (*Acronychia pedunculata*), Chây xiêm (*Buchanania siamensis*), Chẹo tía (*Engelhardtia roxburghiana*), Chò xót (*Schima superba*), Côm trâu (*Elaeocarpus floribundus*), Dê đỏ (*Lithocarpus ducampii*), Dê trắng (*Lithocarpus dealbatus*), Mạ sưa nam bộ (*Helicia cochinchinensis*), Ôi rừng (*Tristaniopsis burmanica*), Trâm trắng (*Syzygium wightianum*), Trâm vô đỏ (*Syzygium zeylanicum*), Trường vải (*Nephelium melliferum*), Xương trăn (*Platea latifolia*).

Tuy chúng thuộc cùng một kiểu rừng nhưng do tác động của các nhân tố bên ngoài khác nhau có thể

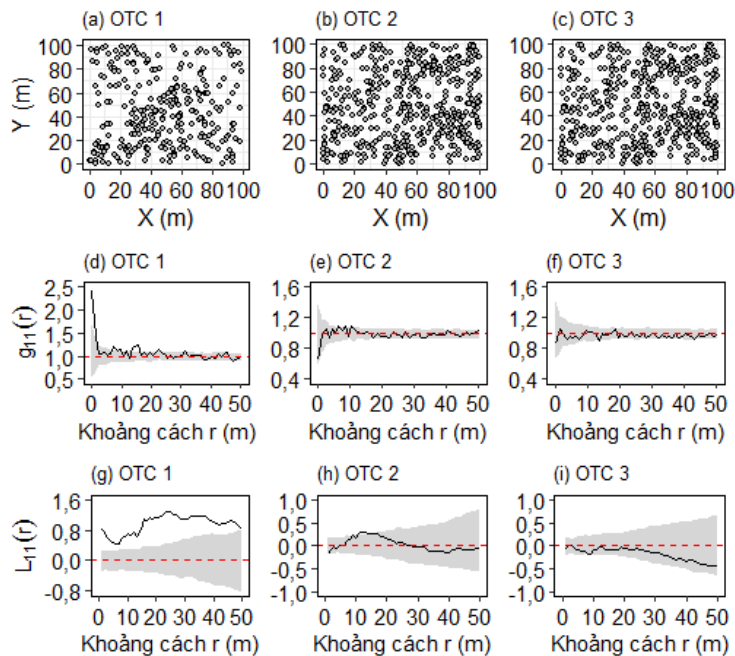
xuất hiện các quần lạc thực vật thứ sinh với thành phần loài khác nhau (Thin, 2004). Sự khác biệt về

mật độ giữa các OTC trong nghiên cứu này có thể do điều kiện môi trường trên các OTC là không giống nhau, điều này dẫn đến cùng một loài nhưng mật độ ở các OTC có sự khác biệt đáng kể, dễ nhận thấy nhất là Chò xót (*S. superba*) với sự biến động về mật độ từ 129-193 cây/ha ở 3 OTC. Các nghiên cứu trước đây đã chỉ ra rằng, các loài thực vật hấp thu dinh dưỡng từ các môi trường đất, nước và không khí; khi các yếu tố môi trường này thay đổi thì thành phần loài, số lượng cá thể của loài cũng có sự biến đổi theo (Chapin et al., 2002). Do đó, trong một quần xã rừng, sự phân bố không gian và thành phần loài cây sẽ có sự khác biệt nhất định ở các điểm điều tra thu thập dữ liệu (Tavili & Jafari, 2009).

3.2. Tính không đồng nhất của môi trường sống trên các ô nghiên cứu

Mô hình không gian của tất cả các cây thành thực (DBH ≥ 15 cm) trên các OTC được đối chiếu với mô hình CSR để kiểm tra sự khác biệt giữa mô hình thực nghiệm và mô hình lý thuyết ở các quy mô lớn. Mật độ tích lũy và không tích lũy bằng hai hàm $L_{11}(r)$ và $g_{11}(r)$ được sử dụng cho tất cả các cây thành thực trên từng OTC khi thực hiện phân tích này (Hình 3). Hàm $g_{11}(r)$ cho thấy các cá thể cây thành thực ở OTC 1 phân bố cụm ở khoảng cách 1-2 m và ở cả các

khoảng cách $r > 10$ m (Hình 3d); trong khi đó ở hai OTC 2 và 3, cây thành thực chỉ có kiểu phân bố ngẫu nhiên (Hình 3e, f). Hàm $L_{11}(r)$ cũng chỉ ra rằng có sự khác biệt về mật độ tích lũy của các cá thể cây thành thực giữa OTC 1 và hai OTC 2 và 3; trên OTC 1, các cá thể cây thành thực phân bố cụm ở tất cả các khoảng cách còn ở hai OTC 2 và 3 là phân bố ngẫu nhiên ở tất cả các khoảng cách từ 0-50 m. Mặt khác, sơ đồ phân bố của các cá thể cây thành thực cho thấy trên OTC 1 rất nhiều vị trí trong ô không có cây thành thực phân bố (Hình 3a), ngược lại ở OTC 2 và 3 thì cây thành thực phân bố dàn trải khá đều trên OTC (Hình 3b, c). Do đó, OTC 1 có sự khác biệt đáng kể giữa mô hình thực nghiệm và mô hình lý thuyết CSR, giả thuyết về tính đồng nhất của môi trường sống trên OTC 1 không được chấp nhận. Đối với hai OTC 2 và 3, do không tìm thấy sự khác biệt đáng kể giữa mô hình thực nghiệm và mô hình lý thuyết CSR ở các khoảng cách lớn nên có thể kết luận điều kiện sống trên hai OTC này là tương đối đồng nhất. Dựa trên kết quả phân tích mô hình phân bố không gian của các cây thành thực, mô hình IHP được sử dụng đối với OTC 1 và mô hình CSR đối với hai OTC 2 và 3 ở các phân tích về mô hình không gian của các loài cây được lựa chọn trên các OTC này.



Hình 3. Sơ đồ phân bố của tất cả cây có DBH ≥ 15 cm trên các OTC và mô hình phân bố không gian của chúng được phân tích bởi hàm $g_{11}(r)$ và $L_{11}(r)$ dưới mô hình lý thuyết CSR

Mô hình thực nghiệm đường màu đen, khoảng tin cậy 95% (vùng màu xám), giá trị của phân bố thực nghiệm nằm trong vùng màu xám cho biết phân bố kiểu ngẫu nhiên, nằm bên trên vùng màu xám cho biết phân bố kiểu cụm và nằm bên dưới vùng màu xám cho biết phân bố không gian là phân bố đều tại khoảng cách tham chiếu.

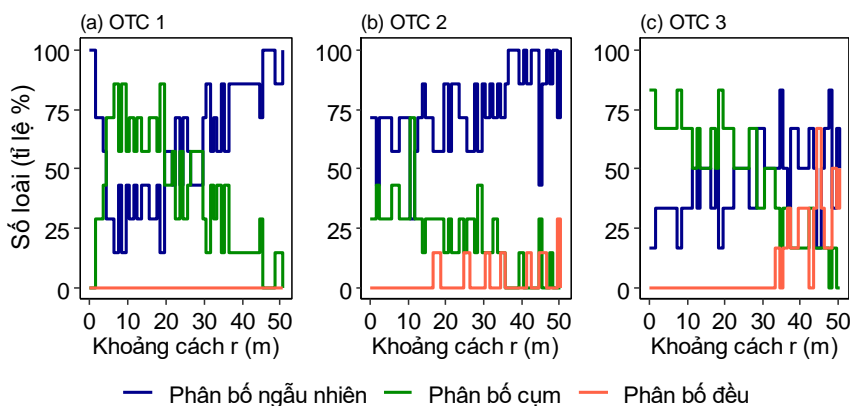
Mô hình phân bố không gian của các quần thể thực vật có thể bị ảnh hưởng bởi tính không đồng nhất của môi trường sống như đá lộ đầu, độ dốc, độ tàn che, chất dinh dưỡng trong đất và khi đó quần thể sẽ biểu hiện các kiểu phân bố không gian là không giống nhau ở các môi trường sống khác nhau như phân bố kiểu cụm, đều hoặc ngẫu nhiên (Hu et al., 2019). Getzin et al. (2008) cho rằng ở các khoảng cách > 10 m nếu cây rừng phân bố kiểu cụm thì ta có thể giải thích do ảnh hưởng bởi tính không đồng nhất của môi trường sống. Tính không đồng nhất của môi trường sống trên cùng một ô nghiên cứu ở đối tượng rừng mưa nhiệt đới đã được chứng minh là hiện tượng rất phổ biến khi mật độ tích lũy của các cá thể cây thành thực có xu hướng chuyển từ phân bố kiểu ngẫu nhiên sang phân bố cụm ở các khoảng cách lớn hơn 20 m (Wiegand et al., 2007).

Kết quả phân tích tính không đồng nhất của môi trường sống trong nghiên cứu của chúng tôi cũng cho thấy điều kiện môi trường trên ô nghiên cứu ảnh hưởng đến mô hình không gian của các loài, biểu hiện rõ nhất là mật độ tích lũy của cây thành thực có sự khác biệt đáng kể so với giá trị mô phỏng ở tất cả các khoảng cách 0-50 m trên ô nghiên cứu (OTC 1); kết quả này có sự tương đồng cao so với rất nhiều nghiên cứu đã thực hiện trước đây. Trong nghiên cứu mô hình phân bố và mối quan hệ không gian của các loài cây chủ yếu trong rừng thứ sinh lá rộng thường xanh ở tỉnh Chiết Giang – Trung Quốc, Wu et al. (2018) cũng cho rằng tính không đồng nhất của môi trường sống đóng một vai trò rất quan trọng trong việc hình thành quần xã thực vật rừng. Có cùng quan điểm trên, Tuấn và ctv. (2018) khi nghiên cứu

cứu phân bố không gian và mối quan hệ tương tác của một số loài ưu thế trong trạng thái rừng chưa ổn định tại khu bảo tồn Thiên nhiên – Văn hóa Đồng Nai, các tác giả cũng phát hiện tính không đồng nhất về môi trường sống trên ô nghiên cứu là nguyên nhân chính dẫn đến sự biến động lớn giữa các đặc trưng của lâm phần (thành phần loài, mật độ,...) ở các vị trí khác nhau trong OTC, điều này tạo nên tính đa dạng về cấu trúc không gian của đối tượng nghiên cứu.

3.3. Phân bố không gian của các loài cây trong các lâm phần

Kết quả phân tích mô hình phân bố không gian của 20 loài cây có số lượng cá thể > 50 cây trong 3 OTC (Hình 4) cho thấy ở quy mô 0-15 m đa số các loài có phân bố kiểu cụm với tỉ lệ chiếm khoảng 60% tổng số loài được phân tích (4/6 loài của OTC 1, 6/7 loài của OTC 2 và 2/7 loài của OTC 3). Khi quy mô tăng lên, mô hình phân bố không gian của các loài cây trong các OTC có xu hướng chuyển dần sang phân bố kiểu ngẫu nhiên và đều, chiếm khoảng 85% tổng số loài ở quy mô 15-50 m (5/6 loài của OTC 1, 6/7 loài của OTC 2 và 6/7 loài của OTC 3). Ngoài ra, mô hình phân bố không gian của các loài cây trong ba OTC cũng cho thấy ở OTC 1 (môi trường sống không đồng nhất) không có phân bố kiểu đều ở tất cả các khoảng cách (Hình 4a); ngược lại, đối với hai OTC còn lại (điều kiện môi trường sống đồng nhất) ở quy mô nhỏ không có phân bố kiểu đều nhưng sang đến quy mô lớn ($r > 15$ m ở OTC 2 và $r > 32$ m ở OTC 3) xuất hiện phân bố kiểu đều (Hình 4b, c).



Hình 4. Kết quả phân tích mô hình không gian của các loài nghiên cứu trên các OTC

Kết quả phân tích mô hình không gian của các loài cây trong lâm phần ở nghiên cứu này là phù hợp với quy luật phân bố không gian của các quần thể trong các quần xã rừng tự nhiên đã được chứng minh

ở rất nhiều nghiên cứu trước đây. Khi nghiên cứu về phân bố và quan hệ không gian của các loài cây rừng lá rộng thường xanh ở A Lưới, tỉnh Thừa Thiên Huế, Điền và Hải (2016) đã phát hiện có tới 16/18 loài

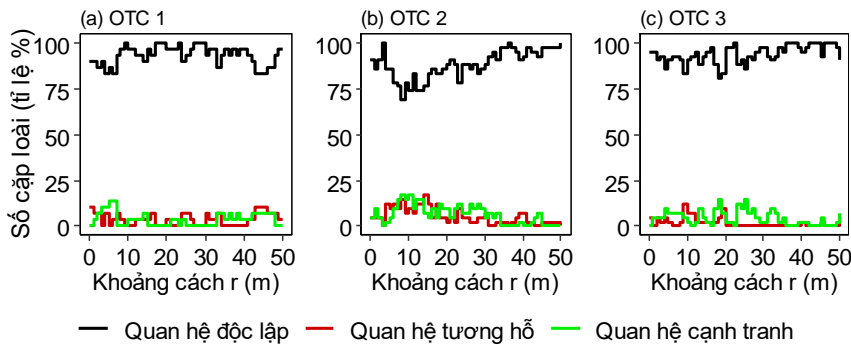
cây được lựa chọn nghiên cứu mô hình không gian có phân bố kiểu cụm ở các khoảng cách khác nhau, trong đó phân bố kiểu cụm chủ yếu bắt gặp ở các khoảng cách < 15 m. Yan et al. (2011) khi nghiên cứu về phân bố không gian của các loài cây ở rừng thứ sinh Bắc Kinh - Trung Quốc cũng tìm thấy điều tương tự, các loài cây đa phần có phân bố kiểu cụm ở quy mô nhỏ, biểu hiện là mật độ quần thể thường cao nhất ở các khoảng cách từ 1-3 m; ở các quy mô lớn hơn, cây thành thực có xu hướng phân bố ngẫu nhiên hoặc đều nhưng chúng vẫn phân bố thành cụm ở quy mô nhỏ < 15 m.

Phát tán giới hạn đã được chứng minh là một trong những yếu tố chính ảnh hưởng đến mô hình phân bố không gian của các loài cây rừng (Hubbell & Foster, 1983; He et al., 1997; Murrell et al., 2002). Phát tán hạt giống bị giới hạn về không gian làm cho hầu hết các hạt giống rơi xuống dưới đất gần gốc cây mẹ, do đó càng xa cây mẹ thì số lượng hạt giống sẽ càng ít hơn (Janzen, 1970; Connell, 1971). Mặc dù bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng hạn chế về không gian dinh dưỡng sẽ làm tăng nguy cơ tử vong của các cá thể cây tái sinh mới xung quanh cây mẹ, nhưng hầu hết các cá thể cây tái sinh mới vẫn thường phân bố

cụm xung quanh các cây thành thực do cơ chế phát tán giới hạn, điều này là nguyên nhân dẫn đến mật độ của quần thể ở quy mô nhỏ cao hơn so với ở quy mô lớn. Kết quả nghiên cứu mô hình phân bố không gian của các loài cây gỗ trong kiểu rừng lá rộng thường xanh ở VQG Kon Ka Kinh cho thấy giả thuyết 1 được chấp nhận, điều đó có nghĩa sự hình thành các kiểu phân bố không gian của các quần thể cây rừng bị ảnh hưởng bởi phát tán giới hạn, mật độ và tính không đồng nhất của môi trường sống.

3.4. Mối quan hệ và sự liên kết không gian của các loài cây

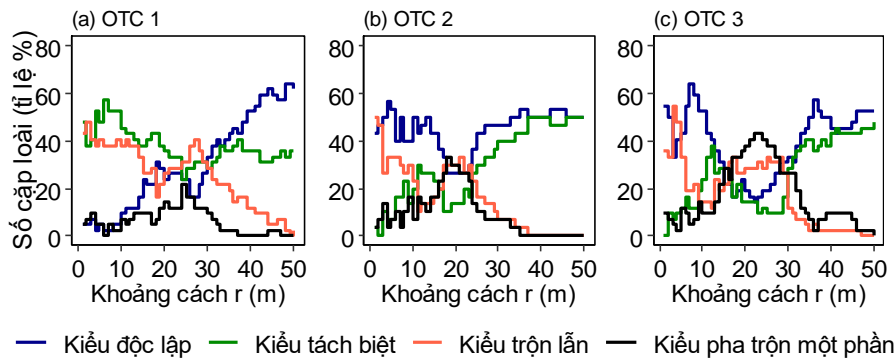
Trong nghiên cứu này, chúng tôi đã thực hiện phân tích tổng cộng 114 mô hình không gian bằng hàm tương quan theo cặp hai biến số $g_{12}(r)$ của các loài trong 3 OTC (OTC1: $6 \times 5 = 30$ cặp loài, OTC 2: $7 \times 6 = 42$ cặp loài và OTC 3: $7 \times 6 = 42$ cặp loài). Kết quả phân tích quan hệ không gian của các cặp loài theo OTC (Hình 5) cho thấy ở cả 3 OTC mối quan hệ giữa các cặp loài chủ yếu là quan hệ độc lập (chiếm từ 75-90% tổng số cặp loài). Mối quan hệ cạnh tranh và tương hỗ giữa các cặp loài chiếm tỉ lệ thấp hơn (khoảng 10-25%) và biểu hiện rõ nhất ở các khoảng cách $r < 30$ m (Hình 5a, b, c).



Hình 5. Kết quả phân tích mối quan hệ không gian của các loài trong các ô nghiên cứu

Kết quả phân tích 114 mô hình không gian theo biểu đồ trục hai chiều P-M về các kiểu liên kết không gian của các loài trong từng OTC dưới mô hình lý thuyết IDP (Hình 6) cho thấy các kiểu liên kết không gian của các loài ở điều kiện môi trường sống không đồng nhất (Hình 6a) và điều kiện môi trường sống đồng nhất (Hình 6b, c) có sự khác biệt đáng kể. Bên cạnh đó, Hình 6 cũng chỉ ra rằng ở quy mô nhỏ ($r < 15$ m) và quy mô lớn ($r > 15$ m) các kiểu liên kết không gian của các loài là không giống nhau. Trong trường hợp môi trường trên OTC không

đồng nhất, ở quy mô nhỏ các loài có kiểu liên kết chủ yếu là tách biệt (chiếm khoảng 45% tổng số cặp loài), ở quy mô lớn kiểu liên kết chủ yếu là độc lập (chiếm khoảng 50% tổng số cặp loài). Đối với trường hợp môi trường sống trên OTC là đồng nhất, kiểu liên kết không gian chủ yếu là độc lập ở cả quy mô nhỏ và quy mô lớn (số cặp loài có kiểu liên kết độc lập chiếm khoảng 40% tổng số cặp loài); tuy nhiên, kiểu liên kết không gian là tách biệt có xu hướng tăng lên khi quy mô không gian tăng lên (Hình 6b, c).



Hình 6. Kết quả phân tích các kiểu liên kết không gian của các loài cây trên các ô nghiên cứu

Sự không đồng nhất về môi trường sống, phát tán giới hạn ảnh hưởng đến mô hình phân bố không gian của các loài, chính điều này dẫn đến kiểu liên kết không gian giữa các loài thường là độc lập hoặc tách biệt trong không gian, mối quan hệ không gian giữa chúng vì thế mà phần lớn là quan hệ độc lập. Trong nghiên cứu này, các quần thể chủ yếu phân bố thành cụm ở quy mô nhỏ và phân bố ngẫu nhiên hoặc đều ở quy mô lớn, đây là bằng chứng cho thấy phân bố không gian của các loài cây có liên quan chặt chẽ đến môi trường sống và các loài khác nhau thì có nhu cầu về môi trường sống là không giống nhau. Kết quả nghiên cứu cho thấy 20 loài cây chủ yếu trên ba OTC phân lớn phân bố thành các mảng nhỏ khác nhau, điều này dẫn đến có sự tách biệt hoặc không liên kết về mặt không gian (độc lập) giữa các loài khi xem xét trên quy mô lớn; các kiểu liên kết không gian là tách biệt hoặc độc lập ở quy mô lớn chiếm tỉ lệ xấp xỉ 40% đối với mỗi kiểu. Phát hiện này cũng hoàn toàn phù hợp với kết quả nghiên cứu của Wiegand et al. (2007), Wang et al. (2010). Kết quả nghiên cứu mối quan hệ và các kiểu liên kết không gian của các loài cây gỗ trong rừng lá rộng thường xanh ở VQG Kon Ka Kinh đã chứng minh rằng giả thuyết tách biệt về môi trường sống giữa các loài khác nhau (giả thuyết 2) được chấp nhận.

Ngoài ra, kết quả phân tích các kiểu liên kết không gian trong nghiên cứu này cho thấy tỷ lệ của kiểu liên kết pha trộn một phần và trộn lẫn giữa các loài thấp hơn rất nhiều so với 2 kiểu liên kết tách biệt và độc lập ở quy mô lớn, điều đó chứng tỏ có rất ít cơ hội tương tác giữa các loài và không dễ xảy ra sự cạnh tranh hoặc đào thải giữa các loài ở các khoảng cách trên 15 m. Hơn nữa, mối quan hệ độc lập giữa các loài chiếm tỉ lệ rất lớn so với quan hệ cạnh tranh hoặc tương hỗ, vì vậy có thể thấy tính cạnh tranh giữa các loài không phải là nguyên nhân đã điều chỉnh mô hình phân bố không gian của các quần thể cây rừng lá rộng thường xanh ở khu vực

nghiên cứu. Wiegand et al. (2007) nghiên cứu mối quan hệ không gian của các loài cây rừng nhiệt đới ở Sri Lanka, các tác giả đã phân tích mối quan hệ của 2.070 cặp loài, kết quả có khoảng 50% số cặp loài có mối quan hệ độc lập và chỉ 6% số cặp loài thể hiện sự tương tác khác loài (quan hệ tương hỗ hoặc cạnh tranh), từ kết quả thu được các tác giả cũng nhận định sự tương tác khác loài là không đủ để ảnh hưởng đến cấu trúc của quần xã thực vật. Peters (2003) khi nghiên cứu ảnh hưởng của mật độ đến phân bố không gian của các loài cây rừng nhiệt đới ở Panama và Malayan phát hiện hơn 80% các loài được nghiên cứu tại mỗi điểm điều tra đều có biểu hiện từ vong phụ thuộc vào mật độ, mật độ các cá thể cùng loài ở các khu vực lân cận của cây mục tiêu cao có thể làm tăng tỷ lệ tử vong của cây mục tiêu, trong khi sự không đồng nhất về thành phần loài ở các khu vực lân cận lại làm tăng tỷ lệ sống sót của cây mục tiêu. Điều này được giải thích là do tác động của các cây lân cận khác loài lên cây mục tiêu là không giống nhau, nhưng nếu các cây lân cận là cùng loài thì sự tác động lên cây mục tiêu là ngang nhau (Stoll & Newbery, 2005). Trong nghiên cứu này, khi xem xét mối quan hệ không gian giữa các cặp loài có thể thấy được rằng mối quan hệ độc lập chiếm đa số trong ba kiểu quan hệ không gian (độc lập, tương hỗ và cạnh tranh), hiện tượng này cũng chứng minh cho giả thuyết trung lập là thích hợp để giải thích cho các mô hình phân bố không gian của cây rừng nhiệt đới.

Trong rừng tự nhiên, mức độ phân bố cụm của các loài sẽ giảm trong quá trình phát triển của các quần thể khi tuổi cây hoặc đường kính cây tăng lên, xu hướng chung là phân bố kiểu cụm ở giai đoạn cây non – phân bố ngẫu nhiên ở giai đoạn cây sào – phân bố đều ở giai đoạn cây thành thực (Wiegand et al., 2007). Sự thay đổi mô hình phân bố không gian của cây rừng trong quần xã ở các giai đoạn sinh trưởng bắt nguồn từ sự tác động của các cơ chế sinh thái cụ

thê (Gavrikov & Stoyan, 1995). Tính không đồng nhất về môi trường sống là một yếu tố quan trọng ảnh hưởng đến sự thay đổi mô hình phân bố không gian của quần thể, nhưng sau khi loại trừ yếu tố không đồng nhất về môi trường sống thì hạn chế phát tán và sự phụ thuộc vào mật độ là các cơ chế sinh thái quan trọng trong quá trình hình thành cấu trúc quần thể cây rừng (He & Duncan, 2000; Zhu et al., 2010). Tỷ lệ tử vong phụ thuộc vào mật độ thường điều chỉnh mô hình phân bố không gian của các cá thể cây lân cận cùng loài, khi tỷ lệ tử vong của các cá thể lân cận cùng loài tăng lên thì khoảng cách giữa chúng sẽ tăng lên, điều này giải thích cho hiện tượng sau một thời gian dài hoặc khi đường kính của cây rừng tăng lên thì mức độ phân bố cụm của quần thể sẽ giảm xuống (Condit et al., 1992; Barot et al., 1999; Zhu et al., 2009).

4. KẾT LUẬN

Trong rừng lá rộng thường xanh thuộc VQG Kon Ka Kinh, 3 OTC với diện tích 1 ha/ô đã được thiết lập để nghiên cứu phân bố và quan hệ không gian của các loài cây trong kiểu rừng này. Đặc trưng cơ bản của các OTC đã được xác định với thành phần loài dao động từ 53-64 loài; mật độ dao động từ 997-1.839 cây/ha; 20 loài cây với số lượng cá thể từ 50 cây/ha trở lên thuộc 3 OTC đã được lựa chọn để nghiên cứu về mô hình phân bố, mối quan hệ và các kiểu liên kết không gian.

Tính không đồng nhất của điều kiện môi trường sống trên OTC có ảnh hưởng đến mô hình phân bố không gian của các loài cây rừng, biểu hiện là có sự khác biệt rất lớn về mô hình phân bố của các loài

trong điều kiện môi trường sống không đồng nhất và môi trường sống đồng nhất. Khi môi trường sống không đồng nhất, mô hình không gian của các loài không có phân bố kiểu đều ở tất cả các khoảng cách 0-50 m; ngược lại, trong điều kiện môi trường sống đồng nhất thì ở quy mô nhỏ < 15 m không có phân bố kiểu đều nhưng sang đến quy mô lớn > 15 m đã xuất hiện phân bố kiểu đều. Ngoài ảnh hưởng của điều kiện môi trường sống không đồng nhất, sự hình thành các kiểu phân bố không gian của các loài cũng bị ảnh hưởng bởi hạn chế về phát tán hạt giống và tỷ lệ tử vong phụ thuộc vào mật độ. Mô hình không gian của các loài phần lớn có phân bố kiểu cụm (chiếm khoảng 60% tổng số loài) ở quy mô nhỏ, phân bố ngẫu nhiên và đều có xu hướng tăng lên ở quy mô lớn (chiếm khoảng 85% tổng số loài).

Trong mối quan hệ và các kiểu liên kết không gian của các loài, quan hệ độc lập chiếm tỉ lệ lớn (75-90% tổng số cặp loài), quan hệ cạnh tranh và tương hỗ của các cặp loài chiếm tỉ lệ thấp hơn (10-25%), sự liên kết không gian giữa các loài có sự tách biệt về môi trường sống và các loài khác nhau có nhu cầu về môi trường sống không giống nhau.

Những kết quả đã thu được trong nghiên cứu cho thấy ba cơ chế sinh thái duy trì sự chung sống của các loài cây gỗ rừng lá rộng thường xanh ở Kon Ka Kinh là tỷ lệ tử vong phụ thuộc vào mật độ, sự không đồng nhất về môi trường sống và phát tán giới hạn. Nếu ba cơ chế này được kết hợp thành một mô hình dự báo phân bố không gian của các quần thể sẽ giúp hiểu rõ hơn về động thái của các quần xã rừng lá rộng thường xanh ở Việt Nam.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- Barot, S., Gignoux, J., & Menaut, J. C. (1999). Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80(6), 1987–2005. <https://doi.org/10.2307/176673>
- Ben-Said, M. (2021). Spatial point-pattern analysis as a powerful tool in identifying pattern-process relationships in plant ecology: an updated review. *Ecological Processes*, 10(56), 23. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00314-4>
- Chapin, F. S., Pamela, A., M., & Mooney, H., A. (2002). *Geology and Soils. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1992). Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist*, 140(2), 261–286. <https://doi.org/10.1086/285412>
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1994). Density-dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology*, 75(3), 674–680. <https://doi.org/10.2307/1941725>
- Connell, J. H. (1971). *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Netherlands.
- Curtis, J. T., & Macintosh, R. P. (1951). An upland forest continuum in the prairie – forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476–496. <https://doi.org/10.2307/1931725>
- Điền, P. V., & Hải, N. H. (2016). Phân bố và quan hệ không gian của cây rừng lá rộng thường xanh ở A Lưới, Thừa Thiên – Huế. *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển Nông thôn*, 4, 122–128.
- Diggle, P. J. (2003). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Arnold, London.

- Gavrikov, V., & Stoyan, D. (1995). The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. *Environmental and Ecological Statistics*, 2, 331–344. <https://doi.org/10.1007/BF00569362>
- Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K., & He, F. L. (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01377.x>
- Greig-Smith, P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Hai, N. H., Wiegand, K., & Getzin, S. (2014). Spatial distributions of tropical tree species in northern Vietnam under environmentally variable site conditions. *Journal of Forestry Research*, 25(2), 257–268. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0457-y>
- Hai, N. H., & Hien, C. T. T. (2019). Spatial associations and species diversity of tropical broadleaved forest, Gia Lai province. *Journal of Forestry Science and Technology*, 8, 41–49.
- Hải, N. H., Điền, P. V., & Tuấn, Đ. A (2015). Mô hình điểm không gian dựa trên đặc trưng khoảng cách và đường kính của cây rừng. *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển nông thôn*, 2, 224–231.
- He, F. L., Legendre, P., & LaFrankie, J. V. (1997). Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8, 105–114. <https://doi.org/10.2307/3237248>
- He, F. L., & Duncan, R. P. (2000). Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676–688. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00482.x>
- Hộ, P. H. (1999-2003). *Cây cỏ Việt Nam tập 1-3* (tái bản lần thứ 2). Nhà xuất bản Trẻ, Hà Nội.
- Hợp, T. (2002). *Cây gỗ Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, Hà Nội.
- Hu, M., Zeng, S. Q., & Long, S. S. (2019). Spatial distribution patterns and associations of the main tree species in *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 39(6), 66–71. <https://doi.org/10.7717/peerj.11517>
- Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1983). *Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees*. Blackwell, Oxford.
- Hung, B. M., & Đại, V. H. (2018). Biến động đa dạng sinh học và quan hệ sinh thái loài trong rừng tự nhiên tại Vườn quốc gia Kon Ka Kinh, Gia Lai. *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển nông thôn*, 1(4), 143–149.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Long, H. T., Hoan, N. V., Tịnh, N. T., Vỹ, T. H., Tâm, N. A., Tuấn, B. V., & Tiên, N. T. (2014). *Vườn quốc gia Kon Ka Kinh vùng đa dạng sinh học quan trọng của Tây Nguyên*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, Hà Nội.
- Marmillod, D. (1982). *Methodology and results of studies on the composition and structure of a terrace forest in Amazonia*. The University of Göttingen, Göttingen.
- Martínez, I., Wiegand, T., González-Taboad, F., & Obeso, J. R. (2010). Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain. *Forest Ecology and Management*, 260(4), 456–465. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.039>
- Murrell, D., Purves, D., & Law, R. (2002). Intraspecific aggregation and species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(5), 211. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02504-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02504-1)
- Peters, H. A. (2003). Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00492.x>
- Plotkin, J. B., Potts, M. D., Leslie, N., Manokaran, N., LaFrankie, J., & Ashton, P. S. (2000). Species–area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology*, 207(1), 81–99. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2158>
- R Development Core Team. (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13(2), 255–266. <https://doi.org/10.2307/3212829>
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society*, 39(2), 172–212. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1977.tb01615.x>
- Szmyt, J. (2014). Spatial statistics in ecological analysis: from indices to functions. *Silva Fennica*, 48(1), 31. <https://doi.org/10.14214/sf.1008>
- Stoll, P., & Newbery, D. M. (2005). Evidence of species-specific neighborhood effects in the Dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology*, 86(11), 3048–3062. <https://doi.org/10.1890/04-1540>

- Tavili, A., & Jafari, M. (2009). Interrelations between Plant and Environment Variable (Southern Khorasan rangeland). *International Journal of Environment Research*, 3(2), 239 – 246. <https://doi.org/10.22059/IJER.2009.51>
- Thìn, N. N. (2004). *Hệ sinh thái rừng nhiệt đới*. Nhà xuất bản Đại học quốc gia Hà Nội.
- Tuấn, N. T., Trang, B. T. T., Bình, N. T., Duy, V. Đ., & Xuân, B. T. T. (2018). Phân bố không gian và mối quan hệ tương tác giữa một số loài ưu thế của trạng thái rừng chưa ổn định tại Khu bảo tồn Thiên nhiên Văn hóa Đồng Nai. *Tạp chí Nông nghiệp và Phát triển Nông thôn*, 1(5), 106-114.
- Tuất, N. H., Báo, T. Q., & Thịnh, V. T. (2011). *Ứng dụng một số phương pháp định lượng trong nghiên cứu sinh thái rừng*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, Hà Nội.
- Trùng, T. V. (1978). *Thảm thực vật rừng Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, Hà Nội.
- Vườn quốc gia Kon Ka Kinh. (2019). *Báo cáo công tác quản lý, bảo vệ rừng tại Vườn quốc gia Kon Ka Kinh, tỉnh Gia Lai năm 2019*.
- Wang, X., Wiegand, T., Hao, Z. Q., Li, B. H., Ye, J., & Lin, F. (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, 98(3), 674–686. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01644.x>
- Wiegand, T., Gunatilleke, S., & Gunatilleke, N. (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 170(4), 77–95. <https://doi.org/10.1086/521240>
- Wiegand, T. (2018). *User Manual for the Programita software*. Department of Ecological Modelling, Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ, Germany.
- Wu, C.P., Yuan, W. G., Sheng, W. X., Huan, Y. J., Chen, Q. B., Shen, A. H., Zhu, J. R., & Jiang, B. (20018). Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary forest communities in Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 38(2), 537-549. <https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20200586>
- Yan, Z., Fan, B., Liu, H. F., Li, W. C., Li, L., Li, G. Q., Wang, S. Z., & Sang, W. Q. (2011). Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing. *Biodiversity Science*, 19(2), 252–259. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1003.2011.08024>
- Zhu, Y., Mi, X. C. & Ma, K. P. (2009). A mechanism of plant species coexistence: negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17(6), 594–604. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1003.2009.09183>
- Zhu, Y., Mi, X. C., Ren, H. B. & Ma, K. P. (2010). Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 119(1), 109–119. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17758.x>