

## Chương 1

# MÔI TRƯỜNG VÀ CÁC YẾU TỐ SINH THÁI

Nguyên lý cơ bản của sinh thái học hiện đại là những khái niệm về sự thống nhất và đối lập một cách biện chứng giữa cơ thể và môi trường. Mỗi cá thể, quần thể loài sinh vật bất kỳ nào, kể cả con người đều sống dựa vào môi trường đặc trưng của mình, ngoài môi trường tác đó sinh vật không thể tồn tại được. Môi trường ổn định, sinh vật sống ổn định và phát triển hưng thịnh. Chất lượng môi trường suy thoái thì sinh vật cũng bị suy giảm cả về số lượng và chất lượng. Nếu môi trường bị phá hủy thì sinh vật cũng chịu chung số phận.

## I. Khái niệm và chức năng của môi trường

### 1. Khái niệm

Khái niệm về môi trường đã được thảo luận rất nhiều và từ lâu. Nhìn chung có những quan niệm về môi trường như sau:

- Môi trường bao gồm các vật chất hữu cơ và vô cơ quanh sinh vật. Theo định nghĩa này thì không thể nào xác định được môi trường một cách cụ thể, vì mỗi cá thể, mỗi loài, mỗi chi vẫn có một môi trường và một quần thể, một quần xã lại có một môi trường rộng lớn hơn.

- Môi trường là những gì cần thiết cho điều kiện sinh tồn của sinh vật. Theo định nghĩa này thì rất hẹp, bởi vì trong thực tế có yếu tố này là cần thiết cho loài này nhưng không cần thiết cho loài kia dù cùng sống chung một nơi, hơn nữa cũng có những yếu tố có hại hoặc không có lợi vẫn tồn tại và tác động lên cơ thể và ta không thể loại trừ nó ra khỏi môi trường tự nhiên.

- Môi trường bao gồm các yếu tố tự nhiên và yếu tố vật chất nhân tạo có quan hệ mật thiết với nhau, bao quanh con người, có ảnh hưởng tới đời sống, sản xuất, sự tồn tại, phát triển của con người và thiên nhiên (Điều 1, Luật Bảo Vệ Môi Trường của Việt Nam, 1993)

- Môi trường là một phần của ngoại cảnh, bao gồm các hiện tượng và các thực thể của tự nhiên...mà ở đó, cá thể, quần thể, loài...có quan hệ trực tiếp hoặc gián tiếp bằng các phản ứng thích nghi của mình (Vũ Trung Tạng, 2000). Từ định nghĩa này ta có thể phân biệt được đâu là môi trường của loài này mà không phải là môi trường của loài khác. Chẳng hạn như mặt biển là môi trường của sinh vật màng nước (Pleiston và Neiston), song không phải là môi trường của những loài sống ở đáy sâu hàng ngàn mét và ngược lại.

Đối với con người, môi trường chứa đựng nội dung rộng hơn. Theo định nghĩa của UNESCO (1981) thì môi trường của con người bao gồm toàn bộ các hệ thống tự nhiên và các hệ thống do con người tạo ra, những cái hữu hình (đô thị, hồ chứa...) và những cái vô hình (tập quán, niềm tin, nghệ thuật...), trong đó con người sống bằng lao động của mình, họ khai thác các tài nguyên thiên nhiên và nhân tạo nhằm thoả mãn những nhu cầu của mình. Như vậy, môi trường sống đối với con người không chỉ là nơi tồn tại, sinh trưởng và phát triển cho một thực thể sinh vật là con người mà còn là “khung cảnh của cuộc sống, của lao động và sự nghỉ ngơi của con người”.

Thuật ngữ Trung Quốc gọi môi trường là “hoàn cảnh” đó là từ chính xác chỉ điều kiện sống của cá thể hoặc quần thể sinh vật. Sinh vật và con người không thể tách rời khỏi môi trường của mình. Môi trường nhân văn (Human environment - môi trường sống của con người) bao gồm các yếu tố vật lý, hóa học của đất, nước, không khí, các yếu tố sinh học và điều kiện kinh tế - xã hội tác động hàng ngày đến sự sống của con người.

Cấu trúc môi trường tự nhiên gồm 4 thành phần cơ bản (4 môi trường chính) như sau :

- Thạch quyển hoặc địa quyển hoặc môi trường đất (Lithosphere): bao gồm lớp vỏ trái đất có độ dày 60 - 70km trên phần lục địa và từ 2-8km dưới đáy đại dương và trên đó có các quần xã sinh vật.

- Thủy quyển (Hydrosphere) hay còn được gọi là môi trường nước (Aquatic environment): là phần nước của trái đất bao gồm nước đại dương, sông, hồ, suối, nước ngầm, băng tuyết, hơi nước trong đất và không khí.

- Khí quyển (Atmosphere) hay môi trường không khí: là lớp không khí bao quanh trái đất.

- Sinh quyển (Biosphere) hay môi trường sinh vật: gồm động vật, thực vật và con người, là nơi sống của các sinh vật khác (Sinh vật ký sinh, cộng sinh, biểu sinh ...)

## *2. Các chức năng cơ bản của môi trường*

Đối với sinh vật nói chung và con người nói riêng thì môi trường sống có các chức năng cơ bản sau:

### *2.1. Môi trường là không gian sống cho con người và thế giới sinh vật (habitat)*

Trong cuộc sống hàng ngày, mỗi một người đều cần một không gian nhất định để phục vụ cho các hoạt động sống như: nhà ở, nơi nghỉ, nơi để sản xuất...Như vậy chức năng này đòi hỏi môi trường phải có một phạm vi không gian thích hợp cho mỗi con người. Không gian này lại đòi

hỏi phải đạt đủ những tiêu chuẩn nhất định về các yếu tố vật lý, hoá học, sinh học, cảnh quan và xã hội.

Yêu cầu về không gian sống của con người thay đổi tùy theo trình độ khoa học và công nghệ. Tuy nhiên, trong việc sử dụng không gian sống và quan hệ với thể giới tự nhiên, có 2 tính chất mà con người cần chú ý là tính chất tự cân bằng (homestasis), nghĩa là khả năng của các hệ sinh thái có thể gánh chịu trong điều kiện khó khăn nhất và tính bền vững của hệ sinh thái.

3.2. Môi trường là nơi chứa đựng các nguồn tài nguyên cần thiết cho đời sống và sản xuất của con người.

Trong lịch sử phát triển, loài người đã trải qua nhiều giai đoạn. Bắt đầu từ khi con người biết canh tác cách đây khoảng 14-15 nghìn năm, vào thời kỳ đồ đá giữa cho đến khi phát minh ra máy hơi nước vào thế kỷ thứ XVII, đánh dấu sự khởi đầu của công cuộc cách mạng khoa học kỹ thuật trong mọi lĩnh vực.

Nhu cầu của con người về các nguồn tài nguyên không ngừng tăng lên về cả số lượng, chất lượng và mức độ phức tạp theo trình độ phát triển của xã hội. Chức năng này của môi trường còn gọi là nhóm chức năng sản xuất tự nhiên gồm:

- Rừng tự nhiên: có chức năng cung cấp nước, bảo tồn tính đa dạng sinh học và độ phì nhiêu của đất, nguồn gỗ củi, dược liệu và cải thiện điều kiện sinh thái.

- Các thủy vực: có chức năng cung cấp nước, dinh dưỡng, nơi vui chơi giải trí và các nguồn thủy hải sản.

- Động - thực vật: cung cấp lương thực, thực phẩm và các nguồn gen quý hiếm.

- Không khí, nhiệt độ, năng lượng mặt trời, nước, gió: có chức năng duy trì các hoạt động trao đổi chất.

- Các loại quặng, dầu mỏ: cung cấp năng lượng và nguyên liệu cho các hoạt động sản xuất...

3.3. Môi trường là nơi chứa đựng các chất phế thải do con người tạo ra trong quá trình sống

Trong quá trình sống, con người luôn đào thải ra các chất thải vào môi trường. Tại đây các chất thải dưới tác động của vi sinh vật và các yếu tố môi trường khác sẽ bị phân hủy, biến đổi từ phức tạp thành đơn giản và tham gia vào hàng loạt các quá trình sinh địa hoá phức tạp. Trong thời kỳ sơ khai, khi dân số của nhân loại còn ít, chủ yếu do các quá trình phân hủy tự nhiên làm cho chất thải sau một thời gian biến đổi nhất định lại trở lại trạng thái nguyên liệu của tự nhiên. Sự gia tăng dân số thế giới nhanh chóng, quá trình công nghiệp hoá, đô thị hoá làm số lượng chất thải tăng

lên không ngừng dẫn đến chức năng này nhiều nơi, nhiều chỗ trở nên quá tải, gây ô nhiễm môi trường. Khả năng tiếp nhận và phân huỷ chất thải trong một khu vực nhất định gọi là khả năng đệm (buffer capacity) của khu vực đó. Khi lượng chất thải lớn hơn khả năng đệm, hoặc thành phần chất thải có nhiều chất độc, vì sinh vật gặp nhiều khó khăn trong quá trình phân huỷ thì chất lượng môi trường sẽ giảm và môi trường có thể bị ô nhiễm. Chức năng này có thể phân loại chi tiết như sau:

- Chức năng biến đổi lý - hoá học (phân huỷ hoá học nhờ ánh sáng, hấp thụ, tách chiết các vật thải và độc tố)

- Chức năng biến đổi sinh hoá (sự hấp thụ các chất dư thừa, chu trình ni tơ và cacbon, khử các chất độc bằng con đường sinh hoá)

- Chức năng biến đổi sinh học (khoáng hoá các chất thải hữu cơ, mùn hoá, amôn hoá, nitrat hoá và phản nitrat hoá).

### 3.4. Chức năng lưu trữ và cung cấp thông tin cho con người

Môi trường trái đất được xem là nơi lưu trữ và cung cấp thông tin cho con người. Bởi vì chính môi trường trái đất là nơi:

- Cung cấp sự ghi chép và lưu trữ lịch sử trái đất, lịch sử tiến hoá của vật chất và sinh vật, lịch sử xuất hiện và phát triển văn hoá của loài người.

- Cung cấp các chỉ thị không gian và tạm thời mang tín chất tín hiệu và báo động sớm các hiểm hoạ đối với con người và sinh vật sống trên trái đất như phản ứng sinh lý của cơ thể sống trước khi xảy ra các tai biến tự nhiên và các hiện tượng tai biến tự nhiên, đặc biệt như bão, động đất, núi lửa...

- Cung cấp và lưu giữ cho con người các nguồn gen, các loài động thực vật, các hệ sinh thái tự nhiên và nhân tạo, các vẻ đẹp, cảnh quan có giá trị thẩm mỹ để thưởng ngoạn, tôn giáo và văn hoá khác.

### 3.5. Bảo vệ con người và sinh vật khỏi những tác động từ bên ngoài.

Các thành phần trong môi trường còn có vai trò trong việc bảo vệ cho đời sống của con người và sinh vật tránh khỏi những tác động từ bên ngoài như: tầng Ozon trong khí quyển có nhiệm vụ hấp thụ và phản xạ trở lại các tia cực tím từ năng lượng mặt trời.

## II. Các yếu tố môi trường và nhân tố sinh thái.

### 1. Tổng quát về các yếu tố môi trường

Các yếu tố môi trường như: ánh sáng, nhiệt độ, các chất khí, nước,... là các thực thể hay hiện tượng tự nhiên cấu trúc nên môi trường. Các yếu tố môi trường tác động lên cơ thể sống không như nhau. Một số yếu tố không thể hiện ảnh hưởng rõ rệt lên đời sống của sinh vật, ví dụ như một số khí trơ chứa trong vũ trụ. Ngược lại có những yếu tố ảnh

hưởng quyết định lên đời sống sinh vật. Những yếu tố môi trường khi chúng tác động lên đời sống sinh vật mà sinh vật phản ứng lại một cách thích nghi thì chúng được gọi là các yếu tố sinh thái (Ví dụ như ánh sáng, nước, nhiệt độ, các chất khoáng ...)

## *2. Phân loại các yếu tố sinh thái*

Theo nguồn gốc và đặc trưng tác động của các yếu tố sinh thái, người ta chia các nhân tố sinh thái thành 3 nhóm:

2.1. Nhóm các yếu tố sinh thái vô sinh: bao gồm các yếu tố khí hậu (ánh sáng, nhiệt độ, độ ẩm, không khí), địa hình và đất.

2.2. Nhóm các yếu tố sinh thái hữu sinh: gồm các sinh vật.

2.3. Yếu tố con người: nhiều tác giả trong khi phân loại yếu tố sinh thái đã kết hợp yếu tố động vật, thực vật và con người vào nhóm các yếu tố hữu sinh. Mặc dù trong đời sống con người vẫn phải chịu tác động của các qui luật tự nhiên, tuy nhiên việc kết hợp các yếu tố này không thật thỏa đáng vì :

- Thứ nhất là con người tác động vào tự nhiên được xác định bởi nhân tố xã hội mà trước hết là chế độ xã hội, còn đặc trưng tác động của động thực vật mang đặc điểm sinh vật. Thứ hai là con người tác động vào tự nhiên có ý thức và thứ ba là quy mô tác động của động vật và thực vật không thể so sánh được với quy mô tác động của con người nhất là trong điều kiện tiến bộ của khoa học - kỹ thuật.

Về đặc trưng tác động của các yếu tố sinh thái, nhiều tác giả chia ra các nhóm yếu tố sinh thái tác động trực tiếp, nhóm yếu tố sinh thái tác động gián tiếp. Thực tế thì việc phân chia này không thỏa đáng, vì nhiều yếu tố sinh thái vừa tác động trực tiếp vừa tác động gián tiếp, ví dụ như địa hình vừa tác động cơ học trực tiếp lên sự bám trụ của cây vừa gián tiếp thay đổi môi trường sống, hoặc như gió mạnh, trực tiếp làm cây gãy đổ và cùng một lúc gián tiếp ảnh hưởng lên chế độ nhiệt, độ ẩm không khí và đất,... Vì vậy, ở đây chỉ có thể nói đến các dạng tác động trực tiếp hay gián tiếp của các yếu tố sinh thái lên các sinh vật.

Ngoài ra theo ảnh hưởng của tác động thì các yếu tố sinh thái được chia thành các yếu tố phụ thuộc và không phụ thuộc mật độ.

- Yếu tố không phụ thuộc mật độ là yếu tố khi tác động lên sinh vật, ảnh hưởng của nó không phụ thuộc vào mật độ của quần thể bị tác động. Phần lớn các yếu tố sinh thái vô sinh là những yếu tố không phụ thuộc mật độ.

- Yếu tố phụ thuộc mật độ là yếu tố khi tác động lên sinh vật thì ảnh hưởng tác động của nó phụ thuộc vào mật độ quần thể chịu tác động, chẳng hạn bệnh dịch đối với nơi thưa dân ảnh hưởng kém hơn so với nơi đông dân. Hiệu suất bắt mồi của vật dữ kém hiệu quả khi mật độ con mồi

quá thấp...Phần lớn các yếu tố hữu sinh thường là những yếu tố phụ thuộc mật độ.

### III. Một số qui luật cơ bản của sinh thái học

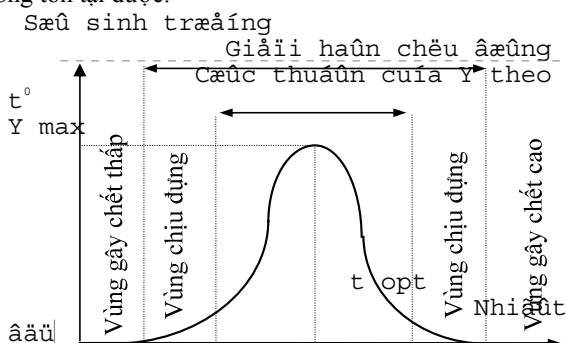
#### 1. Quy luật tác động tổng hợp.

Môi trường bao gồm nhiều yếu tố có tác động qua lại, sự biến đổi các nhân tố này có thể dẫn đến sự thay đổi về lượng, có khi về chất của các yếu tố khác và sinh vật chịu ảnh hưởng sự biến đổi đó. Tất cả các yếu tố đều gắn bó chặt chẽ với nhau tạo thành một tổ hợp sinh thái. Ví dụ như chế độ chiếu sáng trong rừng thay đổi thì nhiệt độ, độ ẩm không khí và đất sẽ thay đổi và sẽ ảnh hưởng đến hệ động vật không xương sống và vi sinh vật đất, từ đó ảnh hưởng đến chế độ dinh dưỡng khoáng của thực vật.

- Mỗi nhân tố sinh thái chỉ có thể biểu hiện hoàn toàn tác động khi các nhân tố khác đang hoạt động đầy đủ. Ví dụ như trong đất có đủ muối khoáng nhưng cây không sử dụng được khi độ ẩm không thích hợp; nước và ánh sáng không thể có ảnh hưởng tốt đến thực vật khi trong đất thiếu muối khoáng.

#### 2. Quy luật giới hạn sinh thái Shelford (1911, 1972)

Ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái lên sinh vật rất đa dạng, không chỉ phụ thuộc vào tính chất của các yếu tố sinh thái mà cả vào cường độ của chúng. Đối với mỗi yếu tố, sinh vật chỉ thích ứng với một giới hạn tác động nhất định, đặc biệt là các yếu tố sinh thái vô sinh. Sự tăng hay giảm cường độ tác động của yếu tố ra ngoài giới hạn thích hợp của cơ thể sẽ làm giảm khả năng sống hoặc hoạt động. Khi cường độ tác động tới ngưỡng cao nhất hoặc thấp nhất so với khả năng chịu đựng của cơ thể thì sinh vật không tồn tại được.



Comment [none1]:

Hình 1. Sơ đồ mô tả sự giới hạn của nhiệt độ theo quy luật giới hạn Shelford

Giới hạn chịu đựng của cơ thể đối với một yếu tố sinh thái nhất định đó là giới hạn sinh thái hay trị số sinh thái (hoặc biên độ sinh thái). Còn mức độ tác động có lợi nhất đối với cơ thể gọi là điểm cực thuận (Optimum). Những loài sinh vật khác nhau có giới hạn sinh thái và điểm cực thuận khác nhau, có loài giới hạn sinh thái rộng gọi là loài rộng sinh thái, có loài giới hạn sinh thái hẹp gọi là loài hẹp sinh thái. Như vậy mỗi một loài có một giá trị sinh thái riêng. Trị sinh thái của một sinh vật là khả năng thích ứng của sinh vật đối với các điều kiện môi trường khác nhau.

Nếu một loài sinh vật có giới hạn sinh thái rộng đối với một yếu tố nào đó thì ta nói sinh vật đó rộng với yếu tố đó, chẳng hạn “rộng nhiệt”, “rộng muối”, còn nếu có giới hạn sinh thái hẹp ta nói sinh vật đó hẹp với yếu tố đó, như “hẹp nhiệt”, “hẹp muối”... Trong sinh thái học người ta thường sử dụng các tiếp đầu ngữ: hẹp (Cteno-), rộng (Eury-), ít (Oligo-), nhiều (Poly-) đặt kèm với tên yếu tố đó để chỉ một cách định tính về mức thích nghi sinh thái của sinh vật đối với các yếu tố môi trường.

Ví dụ: loài chuột cát đài nguyên chịu đựng được sự dao động nhiệt độ không khí tới 80°C (từ -50°C đến +30°C), đó là loài chịu nhiệt rộng hay là loài rộng nhiệt (Eurythermic), hoặc như loài thông đuôi ngựa không thể sống được ở nơi có nồng độ NaCl trên 4‰, đó là loài chịu muối thấp hay loài hẹp muối (Stenohalin).

### 3. *Quy luật tác động không đồng đều của yếu tố sinh thái lên chức phận sống của cơ thể.*

Các yếu tố sinh thái có ảnh hưởng khác nhau lên các chức phận sống của cơ thể, nó cực thuận đối với quá trình này nhưng có hại hoặc nguy hiểm cho quá trình khác. Ví dụ như nhiệt độ không khí tăng đến 40°C - 50°C sẽ làm tăng các quá trình trao đổi chất ở động vật máu lạnh nhưng lại kìm hãm sự di động của con vật.

Có nhiều loài sinh vật trong chu kỳ sống của mình, các giai đoạn sống khác nhau có những yêu cầu sinh thái khác nhau, nếu không được thỏa mãn thì chúng sẽ chết hoặc khó có khả năng phát triển. Ví dụ loài tôm he (*Penaeus merguensis*) ở giai đoạn thành thực sinh sản chúng sống ở biển khơi và sinh sản ở đó, giai đoạn đẻ trứng và trứng nở ở nơi có nồng độ muối cao (32 - 36‰), độ pH = 8, ấu trùng cũng sống ở biển, nhưng sang giai đoạn sau ấu trùng (post-larvae) thì chúng chỉ sống ở những nơi có nồng độ muối thấp (10 - 25‰) (nước lợ) cho đến khi đạt kích thước trưởng thành mới di chuyển đến nơi có nồng độ muối cao.

Hiểu biết được các quy luật này, con người có thể biết các thời kỳ trong chu kỳ sống của một số sinh vật để nuôi, trồng, bảo vệ hoặc đánh bắt vào lúc thích hợp.

#### 4. Quy luật tác động qua lại giữa sinh vật và môi trường

Trong mỗi quan hệ tương hỗ giữa quần thể, quần xã sinh vật với môi trường, không những các yếu tố sinh thái của môi trường tác động lên chúng, mà các sinh vật cũng có ảnh hưởng đến các yếu tố sinh thái của môi trường và có thể làm thay đổi tính chất của các yếu tố sinh thái đó.

#### 5. Quy luật tối thiểu

Quy luật này được nhà hoá học người Đức Justus Von Liebig đề xuất năm 1840 trong công trình “Hoá học hữu cơ và sử dụng nó trong sinh lý học và nông nghiệp”. Ông lưu ý rằng năng suất mùa màng giảm hoặc tăng tỷ lệ thuận với sự giảm hay tăng các chất khoáng bón cho cây ở đồng ruộng. Như vậy, sự sinh sản của thực vật bị giới hạn bởi số lượng của muối khoáng. Liebig chỉ ra rằng “Mỗi một loài thực vật đòi hỏi một loại và một lượng muối dinh dưỡng xác định, nếu lượng muối là tối thiểu thì sự tăng trưởng của thực vật cũng chỉ đạt mức tối thiểu”.

Khi ra đời, quy luật Liebig thường áp dụng đối với các loại muối vô cơ. Theo thời gian, ứng dụng này được mở rộng, bao gồm một phổ rộng các yếu tố vật lý, mà trong đó nhiệt độ và lượng mưa thể hiện rõ nhất. Tuy vậy quy luật này cũng có những hạn chế vì nó chỉ áp dụng đúng trong trạng thái ổn định và có thể còn bỏ qua mối quan hệ khác nữa. Chẳng hạn, trong ví dụ về photpho (phosphor) và năng suất, Liebig cho rằng photpho là nguyên nhân trực tiếp làm thay đổi năng suất. Sau này người ta thấy rằng sự có mặt của muối nitơ (nitrogen) không chỉ ảnh hưởng lên nhu cầu nước của thực vật mà còn góp phần làm cho thực vật lấy được photpho ở dưới dạng không thể đồng hoá được. Như vậy, muối nitơ là yếu tố thứ 3 phối hợp tạo ra hiệu quả.

### IV. Phản ứng của sinh vật lên các tác động của các yếu tố môi trường

Sinh vật phản ứng lên những tác động của điều kiện môi trường xảy ra bằng hai phương thức: hoặc là chạy trốn để tránh những tai họa của môi trường ngoài (phương thức này chủ yếu ở động vật) hoặc là tạo khả năng thích nghi. Thích nghi là khả năng của các sinh hệ, các cơ thể sống phản ứng hợp lý lên những tác động thay đổi của các yếu tố môi trường bên ngoài để tồn tại và phát triển.

Sự thích nghi của các cơ thể sinh vật đến tác động của các yếu tố môi trường có thể có hai khả năng: thích nghi hình thái và thích nghi sinh lý.

Phản ứng thích nghi xảy ra trong suốt thời gian sống của cơ thể sinh vật dưới tác động thay đổi của các yếu tố môi trường như ánh sáng, nhiệt độ ... Ví dụ như sự di chuyển của lục lạp trong tế bào thực vật ra thành tế bào khi có tác động của sự chiếu **sáng mạnh**, hay tăng quá trình thoát hơi nước bằng cách tăng số lượng và hoạt động của khe khí khổng



dưới tác động của nhiệt độ cao. Cá thồn bơn có màu sắc bên ngoài như màu sắc của đất nơi chúng cư trú, đất trắng chúng có màu trắng, sang chỗ đất lồi lõm bởi những hòn đá cuội đen, trắng thì cá thồn bơn thay đổi màu sắc thành lồi lõm. Sự thay đổi màu da là một phản ứng phản xạ phức tạp, bắt đầu bằng thị giác của cá và sau cùng sự phân phối lại các hạt màu trong tế bào da. Những con cá thồn bơn mù không có khả năng này. Như vậy thích nghi hình thái xảy ra do sự thay đổi của các yếu tố môi trường tác động, các sinh vật phải phản ứng một cách nhanh chóng lên các tác động đó.

Sự thích nghi di truyền, ngược lại được xuất hiện trong quá trình phát triển cá thể của các cơ thể không phụ thuộc vào sự có mặt hay vắng mặt của các trạng thái môi trường mà trong môi trường đó có thể có ích cho chúng. Những thích nghi đó được củng cố di truyền, vì thế gọi là thích nghi di truyền. Màu sắc của động vật cố định, không thay đổi phụ thuộc vào sự thay đổi của môi trường xung quanh. Chúng thích hợp trong trường hợp khi màu sắc nơi ở phù hợp với màu sắc bản thân.

## **V. Các mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường**

Ra đời và tiến hoá trong sinh quyển, mỗi cơ thể, quần thể, quần xã... có quan hệ mật chặt chẽ và thống nhất với các yếu tố sinh thái của môi trường để tồn tại và phát triển một cách ổn định. Trong khuôn khổ của giáo trình, chúng ta sẽ tập trung đề cập đến mối quan hệ của sinh vật với một số các yếu tố sinh thái chính như sau.

### *1. Ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái vô sinh đối với sinh vật*

Trong nhóm các yếu tố sinh thái vô sinh của môi trường thì nhóm yếu tố khí hậu là quan trọng nhất.

Trên bề mặt trái đất, khí hậu đa dạng phụ thuộc vào hai yếu tố chủ đạo: **vĩ độ địa lý và độ lục địa**. Vĩ độ địa lý liên quan chặt chẽ với chế độ nhiệt. Các vùng ở gần xích đạo nóng hơn các vùng ở xa xích đạo. Những vùng ở quanh hai cực là những vùng lạnh nhất. Độ lục địa xác định chế độ nước (chế độ ẩm), các vùng gần biển ẩm hơn, càng sâu vào trong lục địa càng khô hơn. Tuy nhiên đặc trưng nhiệt độ và phân bố lượng mưa trong năm còn được xác định bởi một loạt các yếu tố khác.

Chế độ nhiệt và chế độ mưa ẩm làm phân hóa một loạt các kiểu khí hậu:

- Khí hậu bao trùm một vùng không gian rộng lớn gọi là khí hậu vùng. Ví dụ có thể nói khí hậu vùng Hà Nội, vùng Khu IV cũ, vùng Tây Nguyên ... hay còn gọi là đại khí hậu. Trong giới hạn của vùng có thể phân biệt các chế độ khí hậu khác nhau, chủ yếu liên quan với điều kiện địa hình. Khí hậu này gọi là khí hậu địa phương hay còn gọi là trung khí hậu.

Ví dụ trên cùng một độ cao, khí hậu của sườn bắc khác với khí hậu sườn nam. Ở sườn bắc thường lạnh và ẩm hơn, còn ở sườn nam khô và nóng hơn. Cuối cùng khí hậu ở mức độ là môi trường sinh sống của các cơ thể sinh vật gọi là tiểu khí hậu (vi khí hậu) hay gọi là khí hậu sinh thái.

Các yếu tố khí hậu có ý nghĩa sinh thái quan trọng nhất là ánh sáng, nhiệt độ và độ ẩm.

#### 1.1. Ảnh hưởng của ánh sáng lên sinh vật

##### - Ý nghĩa của ánh sáng

Ánh sáng là một yếu tố sinh thái, ánh sáng có vai trò quan trọng đối với các cơ thể sống. Ánh sáng là nguồn cung cấp năng lượng cho thực vật tiến hành quang hợp. Một số vi sinh vật dị dưỡng (nấm, vi khuẩn) trong quá trình sinh trưởng và phát triển cũng sử dụng một phần ánh sáng. Ánh sáng điều khiển chu kỳ sống của sinh vật.

Tùy theo cường độ và chất lượng của ánh sáng mà nó ảnh hưởng nhiều hay ít đến quá trình trao đổi chất và năng lượng cùng nhiều quá trình sinh lý của các cơ thể sống. Ngoài ra ánh sáng còn ảnh hưởng nhiều đến nhân tố sinh thái khác như nhiệt độ, độ ẩm, không khí đất và địa hình.

##### - Sự phân bố và thành phần quang phổ của ánh sáng.

Tất cả sự sống trên bề mặt Trái Đất tồn tại được là nhờ năng lượng chiếu sáng của Mặt Trời và sinh quyển.

Bức xạ mặt trời là một dạng phóng xạ điện từ với một biên độ các bước sóng rộng lớn. Bước xạ mặt trời khi xuyên qua khí quyển đã bị các chất trong khí quyển như  $O_2$ ,  $O_3$ ,  $CO_2$ , hơi nước ... hấp thụ một phần (khoảng 19% toàn bộ bức xạ) ; 34% phản xạ vào khoảng không vũ trụ và 49% lên bề mặt trái đất.

Phần ánh sáng chiếu thẳng xuống mặt đất gọi là ánh sáng trực xạ (ánh sáng mặt trời), còn phần bị bụi, hơi nước ... khúc xạ gọi là ánh sáng tán xạ. Có khoảng 63% ánh sáng trực xạ và 37% ánh sáng tán xạ. ánh sáng phân bố không đồng đều trên bề mặt trái đất do độ cong của bề mặt trái đất và độ lệch trục trái đất so với mặt phẳng quỹ đạo của nó quay quanh mặt trời. Do vậy ở các vùng nhiệt đới nguồn năng lượng bức xạ nhận được lớn gấp 5 lần so với vùng cực. Càng lên cao cường độ ánh sáng càng mạnh hơn vùng thấp. Ánh sáng còn thay đổi theo thời gian trong năm, ở các cực của Trái Đất mùa đông không có ánh sáng, mùa hè ánh sáng chiếu liên tục, ở vùng ôn đới có mùa hè ngày kéo dài, mùa đông ngày ngắn. Càng đi về phía xích đạo thì độ dài ngày càng giảm dần.

##### - Ảnh hưởng của ánh sáng lên thực vật

Độ dài bước sóng có ý nghĩa sinh thái vô cùng quan trọng đối với sinh vật nói chung và đối với động vật, thực vật nói riêng.

Ánh sáng có ảnh hưởng đến toàn bộ đời sống của thực vật từ khi hạt nảy mầm, sinh trưởng, phát triển cho đến khi cây ra hoa kết trái rồi chết.

Ánh sáng có ảnh hưởng khác nhau đến sự nảy mầm của các loại hạt. Có nhiều loại hạt nảy mầm trong đất không cần ánh sáng, nếu các hạt này bị bỏ ra ngoài ánh sáng thì sự nảy mầm bị ức chế, hoặc không nảy mầm, như hạt cà độc dược, hoặc hạt của một số loài trong họ Hành (Liliaceae). Trái lại có một số hạt giống ở chỗ tối không nảy mầm được tốt như hạt cây phi lao, thuốc lá, cà rốt và phần lớn các cây thuộc họ Lúa (Poaceae).

Ánh sáng có ảnh hưởng nhất định đến hình thái và cấu tạo của cây. Những cây mọc riêng lẻ ngoài rừng hay những cây mọc trong rừng có thân phát triển đều, thẳng, có tán cân đối. Những cây mọc ở bìa rừng hoặc trên đường phố có tường nhà cao tầng, do có tác dụng không đồng đều của ánh sáng ở 4 phía nên tán cây lệch về phía có nhiều ánh sáng. Đặc tính này gọi là tính hướng ánh sáng của cây.

Ánh sáng còn ảnh hưởng đến hệ rễ của cây. Đối với một số loài cây có rễ trong không khí (rễ khí sinh) thì ánh sáng giúp cho quá trình tạo diệp lục trong rễ nên rễ có thể quang hợp như một số loài phong lan trong họ Lan (Orchidaceae). Còn hệ rễ ở dưới đất chịu sự tác động của ánh sáng, rễ của các cây ưa sáng phát triển hơn rễ của cây ưa bóng.

Lá là cơ quan trực tiếp hấp thụ ánh sáng nên chịu ảnh hưởng nhiều đối với sự thay đổi cường độ ánh sáng. Do sự phân bố ánh sáng không đồng đều trên tán cây nên cách sắp xếp lá không giống nhau ở tầng dưới, lá thường nằm ngang để có thể tiếp nhận được nhiều nhất ánh sáng tán xạ; các lá ở tầng trên tiếp xúc trực tiếp với ánh sáng nên xếp nghiêng nhằm hạn chế bớt diện tích tiếp xúc với cường độ ánh sáng cao.

Ngoài ra cây sinh trưởng trong điều kiện chiếu sáng khác nhau có đặc điểm hình thái, giải phẫu khác nhau. Trên cùng một cây, lá ở ngọn thường dày, nhỏ, cứng, lá được phủ một lớp cutin dày, mô giậu phát triển, có nhiều gân và lá có màu nhạt. Còn lá ở trong tầng bị che bóng có phiến lá lớn, lá mỏng và mềm, có tầng cutin mỏng, có mô giậu kém phát triển, gân ít và lá có màu lục đậm.

Ánh sáng có ảnh hưởng đến quá trình sinh lý của thực vật, trong thành phần quang phổ của ánh sáng, diệp lục chỉ hấp thụ một số tia sáng. Bằng những thí nghiệm, Timiriadep đã chứng minh được rằng, những tia sáng bị diệp lục hấp thụ mới phát sinh quang hợp. Cường độ quang hợp lớn nhất khi chiếu tia đỏ là tia mà diệp lục hấp thụ nhiều nhất.

Khả năng quang hợp của các loài thực vật C3 và C4 khác nhau rất đáng kể. Ở thực vật C4 quá trình quang hợp tiếp tục tăng khi cường độ

bức xạ vượt ngoài cường độ bình thường trong thiên nhiên (như ở *Zea mays*, *Saccharum officinarum*, *Sorghum vulgare*...). ở thực vật C3, quá trình quang hợp tăng khi cường độ chiếu sáng thấp, nhất là các cây ưa bóng. Thực vật C3 gồm các loài *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Trifolium repens*...

Liên quan đến cường độ chiếu sáng, thực vật được chia thành các nhóm cây ưa sáng, cây ưa bóng và cây chịu bóng. Cây ưa sáng tạo nên sản phẩm quang hợp cao khi điều kiện chiếu sáng tăng lên, nhưng nói chung, sản phẩm quang hợp đạt cực đại không phải trong điều kiện chiếu sáng cực đại mà ở cường độ vừa phải (optimum). Ngược lại cây ưa bóng cho sản phẩm quang hợp cao ở cường độ chiếu sáng thấp. Trung gian giữa 2 nhóm trên là nhóm cây chịu bóng nhưng nhịp điệu quang hợp tăng khi sống ở những nơi được chiếu sáng đầy đủ. Đặc điểm cấu tạo về hình thái, giải phẫu và hoạt động sinh lý của các nhóm cây này hoàn toàn khác nhau thể hiện đặc tính thích nghi của chúng đối với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Do đặc tính này mà thực vật có hiện tượng phân tầng và ý nghĩa sinh học rất lớn.

Ánh sáng có ảnh hưởng rõ rệt đến quá trình sinh sản của thực vật. Tương quan giữa thời gian chiếu sáng và che tối trong ngày - đêm gọi là quang chu kỳ. Tương quan này không giống nhau trong các thời kỳ khác nhau trong năm cũng như trên các vĩ tuyến khác nhau. Quang chu kỳ đã được Garner và Allard phát hiện năm 1920. Liên quan đến độ dài chiếu sáng, thực vật còn được chia thành nhóm cây ngày dài và cây ngày ngắn. Cây ngày dài là cây ra hoa kết trái cần pha sáng nhiều hơn pha tối, còn ngược lại, cây ngày ngắn đòi hỏi độ dài chiếu sáng khi ra hoa kết trái ngắn hơn.

- Ảnh hưởng của ánh sáng đối với động vật

Ánh sáng rất cần thiết cho đời sống động vật. Các loài động vật khác nhau cần thành phần quang phổ, cường độ và thời gian chiếu sáng khác nhau. Tùy theo sự đáp ứng đối với yếu tố ánh sáng mà người ta chia động vật thành hai nhóm :

- Nhóm động vật ưa sáng là những loài động vật chịu được giới hạn rộng về độ dài sáng, cường độ và thời gian chiếu sáng. Nhóm này bao gồm các động vật hoạt động vào ban ngày, thường có cơ quan tiếp nhận ánh sáng. Ở động vật bậc thấp cơ quan này là các tế bào cảm quang, phân bố khắp cơ thể, còn ở động vật bậc cao chúng tập trung thành cơ quan thị giác. Thị giác rất phát triển ở một số nhóm động vật như côn trùng, chân đầu, động vật có xương sống, nhất là ở chim và thú. Do vậy, động vật thường có màu sắc, đôi khi rất sặc sỡ (côn trùng) và được xem như những tín hiệu sinh học

- Nhóm động vật ưa tối bao gồm những loài động vật chỉ có chịu được giới hạn hẹp về độ dài sáng. Nhóm này bao gồm các động vật hoạt động vào ban đêm, sống trong hang động, trong đất hay ở đáy biển sâu. Nhóm động vật này có màu sắc không phát triển và thân thường có màu xin đen. Những loài động vật ở dưới biển, nơi thiếu ánh sáng, cơ quan thị giác có khuynh hướng mở to hoặc còn dính trên các cuống thịt, xoay quanh 4 phía để mở rộng tầm nhìn, còn ở những vùng không có ánh sáng, cơ quan tiêu giảm hoàn toàn, nhường cho sự phát triển cơ quan xúc giác và cơ quan phát sáng.

Ở một số loài động vật có khả năng tiếp nhận những tia sáng khác nhau của quang phổ ánh sáng mặt trời mà mắt người không tiếp thu được. Một số loài động vật thâm mềm dưới nước sâu và Rắn mai găm có thể tiếp thu tia hồng ngoại. Ong và một số loài chim có thể phân biệt được mặt phẳng phân cực ánh sáng mà con người hoàn toàn không nhận biết, ngoài ra chúng còn có thể nhìn thấy được quang phổ vùng sóng ngắn trong đó có cả tia tử ngoại nhưng không nhận biết được tia sáng màu đỏ (**có độ dài sóng lớn**). Ong chính nhờ tiếp thu được mặt phẳng phân cực ánh sáng nên xác định được vị trí của mình mà định hướng được địa phương thậm chí cả khi Mặt Trời bị mây che lấp.

Nhiều loài động vật định hướng nhờ thị giác trong thời gian di cư. Đặc biệt nhất là chim, những loài chim trú đông bay vượt qua hàng ngàn kilômét đến nơi có khí hậu ấm hơn nhưng không bị chệch hướng.

Qua nhiều công trình nghiên cứu đã chứng minh rằng ánh sáng sau khi kích thích cơ quan thị giác, thông qua trung khu thần kinh gây nên hoạt động nội tiết ở tuyến não thùy, từ đó ảnh hưởng tới sự sinh trưởng và phát dục ở động vật.

Ví dụ: Để rút ngắn thời gian phát triển ở cá hồi (*Salvelinus fontinalles*) người ta tăng cường độ chiếu sáng. Hoặc như cá chép nuôi ở những ruộng lúa vùng Quế Lâm (Trung Quốc) do ảnh hưởng của ánh sáng mạnh, nhiệt độ cao, nên tuy cơ thể cá còn nhỏ (150-250 gam) nhưng đã thành thực sinh dục sớm (1 tuổi). Dựa vào hiện tượng đó, ngư dân vùng Quảng Đông (Trung Quốc) đã thúc đẩy cá chép đẻ sớm bằng cách hạ mực nước trong ao nuôi vào mùa xuân để tăng cường độ ánh sáng và nhiệt độ nước cho cá thành thực sinh sản sớm.

Thời gian chiếu sáng của ngày có ảnh hưởng đến hoạt động sinh sản của nhiều loài động vật. Người ta nhận thấy rằng cá hồi (*Salvelinus fontinalles*) thường đẻ trứng vào mùa thu, nhưng nếu vào mùa xuân tăng cường thời gian chiếu sáng hoặc giảm thời gian chiếu sáng về mùa hè cho giống với điều kiện chiếu sáng mùa thu thì cá vẫn đẻ trứng.

Ở nhiều loài chim vùng ôn đới, cận nhiệt đới, sự chín sinh dục xảy ra khi độ dài ngày tăng.

Một số loài thú như cáo, một số loài thú ăn thịt nhỏ; một số loài gặm nhấm sinh sản vào thời kỳ có ngày dài, ngược lại nhiều loài nhai lại có thời kỳ sinh sản ứng với ngày ngắn.

Ở một số loài côn trùng (một số sâu bọ) khi thời gian chiếu sáng không thích hợp sẽ xuất hiện hiện tượng đình dục (diapause) tức là có thể tạm ngừng hoạt động và phát triển.

## 2. Ảnh hưởng của nhiệt độ đối với sinh vật

- Ý nghĩa của nhiệt độ. Nhiệt độ trên trái đất phụ thuộc vào năng lượng mặt trời và thay đổi theo vĩ độ (theo vùng địa lý và theo chu kỳ trong năm).

Nhiệt độ là nhân tố khí hậu có ảnh hưởng rất lớn đến sinh vật, nhiệt độ tác động trực tiếp hoặc gián tiếp đến quá trình sống của sinh vật (sự sinh trưởng, phát triển, sinh sản...), đến sự phân bố của các cá thể, quần thể và quần xã.

Sự khác nhau về nhiệt độ trong không gian và thời gian đã tạo ra những nhóm sinh thái có khả năng thích nghi khác nhau. Nhiệt độ còn ảnh hưởng đến các yếu tố khác của môi trường như độ ẩm không khí, độ ẩm đất ...

Trong khí hậu nông nghiệp và sinh thái học hiện đại, theo mức độ đáp ứng nhiệt của sinh vật, mà người ta chia ra 4 đới nhiệt cơ bản :

2.1. Nhiệt đới: Nhiệt độ không thấp hơn  $0^{\circ}\text{C}$  (ngoại trừ những vùng núi cao). Nhiệt độ trung bình tháng lạnh nhất  $15 - 20^{\circ}\text{C}$ . Nhiệt độ phân bố đều trong năm, dao động không quá  $5^{\circ}\text{C}$ .

2.2. Cận nhiệt đới (á nhiệt đới): Nhiệt độ tháng lạnh nhất không quá  $4^{\circ}\text{C}$ , tháng nóng nhất cao hơn  $20^{\circ}\text{C}$ . Nhiệt độ tối thiểu có khi xuống dưới  $0^{\circ}\text{C}$  nhưng không phải hàng năm.

2.3. Ôn đới : Thực vật sinh trưởng vào mùa hè, mùa đông nghỉ. Thời gian không có tuyết khoảng 70 - 80 ngày. Mùa đông có tuyết dày.

2.4. Hàn đới (đới lạnh) : Mùa sinh trưởng của thực vật chỉ 1,5 - 2 tháng, hầu như lúc nào cũng lạnh.

- Tác động của nhiệt độ lên sinh vật. Ở sinh vật có hai hình thức trao đổi nhiệt :

+ Các sinh vật tiền nhân (vi khuẩn, vi khuẩn lam), Protista, nấm, thực vật, động vật không xương sống, cá, lưỡng thể, bò sát không có khả năng điều hòa nhiệt độ cơ thể, do đó nhiệt độ cơ thể phụ thuộc vào nhiệt độ môi trường và luôn biến động. Người ta gọi nhóm sinh vật này là sinh vật biến nhiệt (*Poikilotherm*) hay nhóm ngoại nhiệt (*Ectotherm*).

+ Các sinh vật có tổ chức cao như các loài động vật chim, thú nhỏ sự phát triển hoàn chỉnh cơ chế điều hòa nhiệt độ và sự hình thành trung tâm điều hòa nhiệt ở não đã giúp chúng duy trì được nhiệt độ cực thuận thường xuyên của cơ thể, không phụ thuộc vào nhiệt độ của môi trường ngoài. Người ta gọi nhóm động vật này là động vật đẳng nhiệt (động vật máu nóng) (*Homeotherm*) hay nhóm nội nhiệt (*Endotherm*), chúng điều hoà nhiệt nhờ sự sản sinh nhiệt từ bên trong cơ thể của mình.

Trung gian giữa hai nhóm này có nhóm thứ ba, các loài sinh vật thuộc nhóm này vào thời kỳ không thuận lợi chúng ngủ hoặc ngừng hoạt động, nhiệt độ cơ thể hạ thấp nhưng không bao giờ xuống dưới  $10 - 13^{\circ}\text{C}$ . Nhóm này gồm một số loài gặm nhấm như sóc đất, sóc mạc môt, nhím, chuột sóc, chim én, dơi, chim hút mật.

Khoảng dao động nhiệt độ trên bề mặt hành tinh đạt trên  $1000^{\circ}\text{C}$ , nhưng sự sống chỉ có thể tồn tại trong giới hạn từ  $-200^{\circ}\text{C} - 100^{\circ}\text{C}$ . Phần lớn các loài sinh vật sống trong phạm vi nhiệt độ  $0 - 50^{\circ}\text{C}$  hay còn thấp hơn. Trong các suối nước nóng, một số vi khuẩn có thể sống ở  $88^{\circ}\text{C}$ , vi khuẩn lam ở  $80^{\circ}\text{C}$ . Cá sóc (*Cyprinodon macularis*) sống ở nhiệt độ  $52^{\circ}\text{C}$ . Trong khi đó có loài lại sống ở nhiệt độ rất thấp. Ấu trùng sâu ngô (*Pyrausta nubilalis*) chuẩn bị qua đông chịu được nhiệt độ  $-27,2^{\circ}\text{C}$ , cá tuyết (*Boregonus saida*) hoạt động tích cực ở nhiệt độ  $-2^{\circ}\text{C}$ . Hoặc một số loài sinh vật có giới hạn nhiệt độ rất lớn, như loài chân bụng (*Hydrobia apionensis*) từ  $-1 - +60^{\circ}\text{C}$ , còn đĩa phiến (*Planuria gonocephala*) từ  $0,5 - 24^{\circ}\text{C}$ .

Những loài sinh vật trao đổi nhiệt ngoài (hay cơ thể biến nhiệt) có thể thích nghi với nhiệt độ cao, nhưng ở nhiệt độ thấp, chẳng hạn ở nhiệt độ  $-1^{\circ}\text{C}$  lại rất nguy hiểm và có thể bị chết, do dịch tế bào bị đóng băng. Tuy nhiên, một số loài có thể sống ở nhiệt độ thấp hơn giá trị trên vì dịch tế bào có độ hạ băng điểm thấp. Độ hạ băng điểm thấp liên quan với sự gia tăng hàm lượng các muối khoáng và hợp chất hữu cơ khác chứa trong dịch tế bào và dịch thể xoang.

- Ảnh hưởng của nhiệt độ đối với thực vật

Đối với thực vật, nhiệt độ có ảnh hưởng đến hình thái, chức năng sinh lý và khả năng sinh sản. Nhiệt độ thấp có ảnh hưởng đến hình thái của cây. G.I Parlovscaya (1948) đã làm thí nghiệm với cây Cúc-xa-gi (*Taraxacum koksaghyz*) thấy rằng trong điều kiện ánh sáng và độ ẩm giống nhau, nếu để cây ở nhiệt độ  $6^{\circ}\text{C}$  thì lá xê thủy sâu, ở nhiệt độ  $15 - 18^{\circ}\text{C}$  lá không xê thủy sâu nhưng mép lá có răng cưa nhỏ. Những thí nghiệm đối với một số cây ăn quả vùng ôn đới như táo, lê cho thấy khi nhiệt độ xuống thấp thì rễ cây có màu trắng, ít hóa gỗ, mô sơ cấp phân hóa chậm, ở nhiệt độ cực thích rễ có màu, tăng phát sinh hoạt động mạnh tạo

hiều gỗ, bó mạch dài, ở nhiệt độ cực hạn cao thì rễ có màu, gỗ dày cứng và cây chết dần.

Tùy theo nơi sống có nhiệt độ cao hay thấp mà cây hình thành nên những bộ phận bảo vệ. Cây mọc ở nơi trống trải, cường độ ánh sáng mạnh, nhiệt độ cao thì cây có vỏ dày, màu nhạt, tầng bản phát triển nhiều lớp có tác dụng cách nhiệt, lá nhỏ, có tầng cutin dày hạn chế sự bốc hơi nước. Những cây có thân ngầm dưới đất, khi các phần trên mặt đất bị tổn thương, bị chết, từ thân ngầm mọc lên những chồi mới và cây phục hồi. Hoặc ở những vùng ôn đới về mùa đông cây có hiện tượng rụng lá nhờ đó hạn chế diện tích tiếp xúc với không khí lạnh; cây hình thành lên các vảy bảo vệ chồi, các lớp bản phát triển để cách nhiệt.

Thực vật là cơ thể biến nhiệt, vì thế các hoạt động sinh lý của nó đều chịu ảnh hưởng của nhiệt độ môi trường. Cây quang hợp tốt ở nhiệt độ 20 - 30°C, nhiệt độ quá thấp hay quá cao đều ảnh hưởng đến quá trình này. Ở nhiệt độ 0°C cây nhiệt đới ngừng quang hợp vì diệp lục bị biến dạng, ở nhiệt độ từ 40°C trở lên sự hô hấp bị ngừng trệ. Các cây ôn đới có khả năng hoạt động trong điều kiện nhiệt độ thấp hơn 0°C, ví dụ như một số loài tùng, bách mằm cây vẫn hô hấp khi nhiệt độ xuống -22°C. Quá trình thoát hơi nước của thực vật cũng chịu ảnh hưởng của nhiệt độ. Khi nhiệt độ không khí càng cao, độ ẩm không khí càng xa độ bão hòa; cây thoát hơi nước mạnh. Khi nhiệt độ thấp, độ nhớt của nguyên sinh chất tăng lên, áp suất thẩm lọc giảm nên rễ hút nước khó khăn không đủ cung cấp cho cây, dễ thích nghi trong điều kiện này cây tiến hành rụng lá.

Nhiệt độ có ảnh hưởng của đến quá trình sống thực vật. Trong những giai đoạn phát triển cá thể khác nhau, nhu cầu nhiệt độ cũng khác nhau. Chẳng hạn như ở giai đoạn nảy mầm, hạt cần nhiệt độ thấp hơn thời kỳ nở hoa, vào thời kỳ quả chín đòi hỏi nhiệt độ cao hơn cả. Khả năng chịu đựng nhiệt độ bất lợi ở các bộ phận của thực vật không giống nhau. Lá là cơ quan tiếp xúc nhiều và trực tiếp với không khí, do đó chịu đựng được sự thay đổi về nhiệt độ thấp.

- Ảnh hưởng của nhiệt độ đối với đời sống động vật.

Nhiệt độ được xem là yếu tố sinh thái có ảnh hưởng lớn nhất đối với động vật. Nhiệt độ đã ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp đến sự sống, sự sinh trưởng, phát triển, tình trạng sinh lý, sự sinh sản, do đó có ảnh hưởng đến sự biến động số lượng và sự phân bố của động vật.

- Ảnh hưởng trực tiếp của nhiệt độ môi trường đến sự chuyển hóa năng lượng của cơ thể. Khi nhiệt độ môi trường thay đổi ở một chừng mực nào đó, sẽ ảnh hưởng đến nhiệt độ cơ thể. Khi nhiệt độ cơ thể vượt ra khỏi giới hạn thích hợp sẽ làm tăng hay giảm cường độ chuyển hóa và gây rối loạn trong quá trình sinh lý bình thường của cơ thể. Khi nhiệt độ hạ thấp



xuống tới một mức độ nào đó, đầu tiên là làm ngưng trệ chức năng tiêu hóa, sau đó đến chức năng vận động, rồi đến tuần hoàn và sau cùng là hô hấp. Tuy nhiên ở một số loài động vật, nhất là động vật biến nhiệt có khả năng sống tiềm sinh khi nhiệt độ xuống quá thấp hoặc lên quá cao, tuy vậy khi chế độ nhiệt trở lại bình thường thì các quá trình sinh lý cơ bản của các loài động vật nói trên sớm trở lại trạng thái hoạt động bình thường.

- Ảnh hưởng gián tiếp là nhiệt độ có thể tác động lên động vật như một loại tín hiệu, tín hiệu nhiệt độ có thể làm thay đổi điều kiện phát triển, sinh sản và sự hoạt động của động vật.

Khi nghiên cứu động vật trên các vùng khác nhau của trái đất người ta nhận thấy động vật cũng có đặc trưng thích nghi hình thái để bảo vệ khỏi sự tác động của nhiệt độ không thích hợp. Bằng phương pháp thống kê sinh học, người ta đưa đến một số qui luật quan hệ giữa nhiệt độ và thích nghi hình thái ở các loài động vật có xương sống hằng nhiệt (đẳng nhiệt) gần gũi về quan hệ phân loại.

- Quy luật Bergman: Trong giới hạn của loài hay nhóm các loài gần gũi đồng nhất thì những cá thể có kích thước lớn hơn thường gặp ở những vùng lạnh hơn (hay những cá thể phân bố ở miền bắc có kích thước lớn hơn ở miền nam), các loài động vật biến nhiệt (cá, lưỡng thể, bò sát ...) thì ở miền nam có kích thước lớn hơn ở miền bắc. Quy luật này phù hợp với quy luật nhiệt động học: Bề mặt cơ thể động vật bình phương với kích thước của nó. Trong lúc đó khối lượng tỉ lệ với lập phương kích thước. Sự mất nhiệt tỉ lệ với bề mặt cơ thể và như vậy tỉ lệ đó càng cao, tỉ lệ bề mặt với khối lượng càng lớn, có nghĩa là cơ thể động vật càng nhỏ. Động vật càng lớn và hình dạng cơ thể càng thon gọn thì càng dễ giữ cho nhiệt độ cơ thể ổn định, động vật càng nhỏ quá trình trao đổi chất càng cao. Chẳng hạn, chim cánh cụt (*Aptenodytes forsteri*) ở Nam Cực có chiều dài thân 100 - 120cm, nặng 34,4 kg, trong khi một loài khác gần với nó (*Spheniscus mendiculus*) ở xích đạo chỉ có chiều dài thân 44,5 cm, nặng 4,5 - 5,0 kg. Hoặc như chiều dài trung bình của đầu thỏ (*Lepus timidus*) ở Hà Lan dài 70 - 73 cm, ở bắc Liên xô cũ dài 77,8 cm, ở bắc Siberi dài 87,5 cm. Nhiều loài lưỡng cư, bò sát...có kích thước lớn thường gặp ở vĩ độ thấp hơn so với các nơi ở vĩ độ cao.

- Quy luật Allen: Quy luật này thường gặp hơn quy luật trên. D.Allen (1977) cho rằng càng lên phía bắc các cơ quan phụ của cơ thể (các bộ phận thò ra ngoài : Tai - chân - đuôi - mỏ) càng thu nhỏ lại. Một ví dụ điển hình là cáo Sahara có chân dài, tai to, cáo Châu Âu thấp hơn và tai ngắn hơn, còn cáo sống ở Bắc Cực tai rất nhỏ và mõm rất ngắn.

- Quy luật phủ lông: động vật có vú ở vùng lạnh có bộ lông dày hơn so với đại diện cùng lớp đó sống ở vùng ấm. Ví dụ hổ Siberi so với hổ

Ấn Độ hay Malaysia có lông dày và lớn hơn nhiều. Điều này cũng phù hợp với quy luật Bergman. Sự thích nghi này cũng một phần nào phù hợp với động vật có vú sống ở những vùng rất khô hạn. Bộ lông dày làm giảm sự mất nước của cơ thể bằng con đường bốc hơi.

Nhiệt độ ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý của động vật. Chẳng hạn như đối với tốc độ tiêu hóa: Nhiệt độ có ảnh hưởng đến lượng thức ăn và tốc độ tiêu hóa của ấu trùng một bọ lớn (*Tenebrio molitor*) ở giai đoạn 4, ở nhiệt độ cao (36°C) ăn hết 638mm<sup>2</sup> lá khoai tây nhưng nếu ở nhiệt độ hạ thấp xuống (16°C) thì chỉ ăn hết 215mm<sup>2</sup> lá khoai tây. Ở nhiệt độ 25°C một trường thành ăn nhiều nhất và ở nhiệt độ 18°C một ngừng ăn.

Nhiệt độ ảnh hưởng đến sự phát triển của động vật.

- Động vật biến nhiệt. Tốc độ phát triển và số thế hệ trong một năm phụ thuộc vào nhiệt độ. Khi nhiệt độ xuống thấp dưới một mức nào đó thì động vật không phát triển được. Nhưng trên nhiệt độ đó sự trao đổi chất của cơ thể được hồi phục và bắt đầu phát triển. Người ta gọi ngưỡng nhiệt phát triển (hay nhiệt độ thêm phát triển) là nhiệt độ mà ở dưới nhiệt độ này tốc độ phát triển của cơ thể là 0.

Bằng các thực nghiệm mối quan hệ giữa nhiệt độ và thời gian phát triển của động vật biến nhiệt được thể hiện bằng công thức sau:

$$T = (x - k)n$$

Trong đó: T là tổng nhiệt ngày; x: nhiệt độ môi trường; k: nhiệt độ ngưỡng của sự phát triển mà bắt đầu từ đó sự phát triển mới xảy ra; n: thời gian cần để hoàn thành một giai đoạn hay cả đời sống của sinh vật; (x-k): nhiệt độ phát triển hữu hiệu.

Từ công thức trên ta cũng có:

$$x - k = T/n \rightarrow n = T / (x - k)$$

$$\text{hay } k = x - T/n \text{ và } x = T/n + k$$

Tốc độ phát triển (y) là số nghịch đảo của thời gian phát triển (n) hay:

$$y = \frac{x - k}{T}$$

Mỗi một loài động vật có một ngưỡng nhiệt nhất định. Ví dụ ngưỡng nhiệt phát triển của sâu khoang cổ (*Prodenia litura*) phá hại rau cải, su hào, bông lạc là 10°C, của cóc (*Bufo lentiginosus*) là 6°C.

Biết được tổng nhiệt hữu hiệu của một thế hệ và nhiệt độ nơi loài đó sống ta có thể tính được số thế hệ trung bình của nó trong một năm.

Nhìn chung các loài động vật ở vùng nhiệt đới có tốc độ tăng trưởng nhanh hơn và có số thế hệ hằng năm nhiều hơn so với những loài có quan hệ họ hàng gần gũi với chúng ở vùng ôn đới.

Ở động vật nội nhiệt. Ảnh hưởng của nhiệt độ lên sự phát triển của động vật nội nhiệt phức tạp hơn nhiều so với động vật biến nhiệt. Nhiệt độ thấp tuy làm chậm sự tăng trưởng, nên sự trưởng thành sinh dục cũng bị chậm lại và vì thế kích thước cơ thể của con vật tăng lên. Chuột nhắt và chuột cống sống trong tủ lạnh thí nghiệm có kích thước lớn hơn ở trong nhà hay ngoài đồng và có cường độ sinh sản cao, cụ thể trong tủ lạnh ở nhiệt độ  $-5^{\circ}\text{C}$ , chuột cống (*Rattus novagicus*) có kích thước lớn hơn (chiều dài trung bình 219mm), nặng hơn (333g) và có tốc độ sinh sản cao hơn (trung bình số phôi ở cá thể cái là 8,5). Còn chuột cống trong điều kiện nhiệt độ  $10 - 15^{\circ}\text{C}$  có chiều dài trung bình 214mm, nặng 262g và số phôi trung bình ở cá thể cái là 8,1.

Khi nhiệt độ môi trường lên quá cao hoặc xuống quá thấp sẽ gây trạng thái ngủ hè, ngủ đông. Các động vật biến nhiệt tiến hành ngủ hè khi nhiệt độ môi trường quá cao và độ ẩm xuống thấp, phổ biến ở một số côn trùng và thú. Trạng thái ngủ đông xuất hiện khi nhiệt độ của môi trường hạ thấp tương đối, đình chỉ sự phát triển của động vật biến nhiệt. Nhiệt độ ngủ đông của một số loài động vật nhiệt đới tương đối cao, ví dụ như một bông là  $13^{\circ}\text{C}$ . Sự ngủ đông có thể xảy ra ở tất cả các cá thể và các giai đoạn phát triển cá thể, phổ biến ở chồn sóc, sóc bay, gấu ...

Ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự sinh sản của động vật: Sự sinh sản của nhiều loài động vật chỉ tiến hành trong một phạm vi nhiệt độ thích hợp nhất định. Nếu nhiệt độ môi trường không thích hợp (cao hoặc thấp) so với nhiệt độ cần thiết sẽ làm giảm cường độ sinh sản hoặc làm cho quá trình sinh sản đình trệ, là vì nhiệt độ môi trường đã ảnh hưởng đến chức năng của cơ quan sinh sản. Nhiệt độ môi trường lạnh quá hoặc nóng quá có thể làm giảm quá trình sinh tinh và sinh trứng ở động vật.

Ví dụ : cá chép chỉ đẻ khi nhiệt độ nước không thấp hơn  $15^{\circ}\text{C}$ . Chuột nhắt trắng (*Mus musculus*) nuôi trong phòng thí nghiệm sinh sản mạnh ở nhiệt độ  $18^{\circ}\text{C}$ , khi nhiệt độ tăng quá  $30^{\circ}\text{C}$  mức sinh sản giảm xuống thậm chí dừng hẳn lại.

Ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự phân bố và sự thích nghi của động vật. Trong tự nhiên có nhiều loài động vật sống được trong một biên độ nhiệt rộng tức là có khả năng chịu đựng được sự thay đổi lớn về nhiệt theo chu kỳ ngày, mùa là những loài động vật chịu nhiệt rộng. Ví dụ như nhuyên thể chân bụng (*Hydrobia apionensis*), hay ruồi nhà (*Muca domestica*), phân bố hầu như khắp thế giới và đến độ cao 2.200m. Các loài động vật chịu nhiệt rộng chủ yếu là các loài động vật có xương sống đẳng nhiệt. Chẳng hạn như hổ có thể sống được cả những vùng Sibiri lạnh lẽo, cũng như vùng nhiệt đới nóng bức Ấn Độ, Mã Lai, Việt Nam ...

Ngược lại cũng có nhiều loài động vật chỉ phân bố hay chỉ sống được ở những vùng nhiệt đới hoặc trong nước và nơi mà sự chênh lệch nhiệt độ giữa ngày và đêm, giữa các mùa không lớn. Đó là những loài động vật chịu nhiệt hẹp hay là những loài động vật hẹp nhiệt. Ví dụ như cá hồi (*Salmo*) chỉ chịu được nhiệt độ 18 - 20°C. Nhiều loài động vật không xương sống ở biển là các động vật hẹp nhiệt.

Để thích nghi với sự thay đổi nhiệt độ của môi trường, ở động vật có những hình thức điều hòa nhiệt.

- Sự điều hòa nhiệt hóa học đó là quá trình tăng mức sản ra nhiệt của cơ thể do tăng quá trình chuyển hóa các chất để đáp ứng lại sự thay đổi nhiệt độ của môi trường.

- Sự điều hòa nhiệt vật lý đó là sự thay đổi mức tỏa nhiệt, khả năng giữ nhiệt hoặc ngược lại phát tán nhiệt dư thừa. Sự điều hòa nhiệt vật lý thực hiện nhờ các đặc điểm về hình thái, giải phẫu của cơ thể như có lông mao, lông vũ, hệ mạch máu, lớp mỡ dự trữ dưới da ...

- Hình thành các tập tính để giữ thăng bằng nhiệt. Trong quá trình sống, động vật đã hình thành những tập tính giữ cân bằng nhiệt có hiệu quả nhất để thích nghi với nhiệt độ của môi trường. Các động vật biến nhiệt tìm kiếm những môi trường thích hợp bằng cách đào hang, xây tổ ... để tạo ra nơi ở có khí hậu thuận lợi cho chúng hoặc tránh các điều kiện khắc nghiệt của môi trường như độ chiếu sáng, nhiệt độ, độ ẩm ... Hoặc nhờ thay đổi tư thế, động vật có thể làm tăng hoặc giảm sự đốt nóng cơ thể do bức xạ mặt trời, đó chính là những đặc tính của chúng. Hiện tượng này gặp rất nhiều ở một số sâu bọ, bò sát, cá ... Ngoài ra tập tính của một số loài côn trùng sống thành xã hội như kiến, mối, ong phức tạp hơn. Chúng xây dựng tổ và có các hoạt động để điều hòa nhiệt trong tổ. Ví dụ như ong, khi nhiệt độ trong tổ thấp hơn nhiệt độ môi trường ngoài, để cân bằng nhiệt chúng cùng loạt cùng đập cánh trong một thời gian.

Ở động vật đẳng nhiệt, nhờ sự phát triển và hoàn chỉnh cơ chế điều hòa nhiệt và sự hình thành trung tâm điều khiển nhiệt ở não bộ và giữ cho nhiệt độ cơ thể ổn định, ít phụ thuộc vào môi trường ngoài. Đó là đặc điểm tiến hóa của động vật. Ngoài ra, một đặc điểm thích nghi khá độc đáo để điều hòa nhiệt độ ở động vật đẳng nhiệt là tập tính tụ hợp lại thành đám. Ví dụ chim cánh cụt ở vùng gió và bão tuyết đã biết tập trung lại thành một khối dày đặc. Những con chim đứng ở vòng ngoài cùng sau một thời gian chịu rét đã chui vào giữa đám và cả đàn chuyển động chậm chạp vòng quanh, do đó ở ngoài môi trường nhiệt độ rất thấp nhưng nhiệt độ bên trong đám đông vẫn giữ được 37°C.

Nhờ sự kết hợp các phương thức điều hòa nhiệt (hóa học, vật lý và tập tính) mà động vật có khả năng thích nghi với sự thay đổi nhiệt độ ở các vùng trên trái đất.

### 3. Nước và độ ẩm đối với đời sống sinh vật

- Ý nghĩa của nước đối với sinh vật: Sau nhân tố nhiệt độ, nước (độ ẩm) là một nhân tố sinh thái vô cùng quan trọng. Trong lịch sử phát triển của sinh giới trên bề mặt trái đất luôn luôn gắn liền với môi trường nước. Các sinh vật đầu tiên xuất hiện trong môi trường nước. Quá trình đấu tranh lên sống ở cạn, chúng cũng không tách khỏi môi trường nước; nước cần thiết cho quá trình sinh sản. Sự kết hợp của các giao tử hầu hết được thực hiện trong môi trường nước, nước cần thiết cho quá trình trao đổi chất. Nước chứa trong cơ thể sinh vật một hàm lượng rất cao, từ 50 - 90% khối lượng cơ thể sinh vật là nước, có trường hợp nước chiếm tỷ lệ cao hơn, tới 98% như ở một số cây mọng nước, ở ruột khoang (ví dụ: thủy tức).

Nước là nguyên liệu cho cây trong quá trình quang hợp tạo ra các chất hữu cơ. Nước là môi trường hoà tan chất vô cơ và phương tiện vận chuyển chất vô cơ và hữu cơ trong cây, vận chuyển máu và các chất dinh dưỡng ở động vật.

Nước tham gia vào quá trình trao đổi năng lượng và điều hòa nhiệt độ cơ thể.

Cuối cùng nước giữ vai trò tích cực trong việc phát tán nòi giống của các sinh vật, nước còn là môi trường sống của nhiều loài sinh vật.

Các dạng nước trong khí quyển và tác dụng của chúng đối với sinh vật

Không khí luôn chứa đựng một lượng nước dưới dạng hơi nước. Khi nhiệt độ hạ thấp đến một giới hạn nào đó thì không khí không giữ được nước ở dạng hơi nước, khi đó một phần nước đó sẽ tách khỏi khí quyển thành các dạng mù, sương, sương muối, mưa (mưa phùn, mưa rào, mưa đá), độ ẩm không khí, tuyết, băng...

- Mù (sương mù): gồm những giọt nước nhỏ li ti xuất hiện vào lúc sáng sớm trong điều kiện trời trong, gió lặng thành một tấm màn trắng trải dài trên mặt đất và sẽ tan đi khi mặt trời mọc. Ở những nơi có thảm thực vật dày đặc (rừng, đồng cỏ, savan) có nhiều mù. Mù có tác dụng làm tăng độ ẩm không khí, thuận lợi cho sự sinh trưởng của thực vật và sâu bọ.

- Sương: sương thường được hình thành vào ban đêm. Đối với thực vật sương có tác động tốt vì đó là nguồn bổ sung độ ẩm cho cây khi trời khô nóng, cây thường bị héo. Đối với những vùng khô hạn như núi đá vôi, sa mạc, sương là nguồn cung cấp nước chủ yếu cho sinh vật trong vùng.

- Sương muối: được hình thành trong điều kiện thời tiết khô lạnh vào ban đêm, thành những tinh thể trắng như muối. Sương muối gây tổn hại lớn cho thực vật nhất là các loài cây trồng.

- Mưa. Đóng vai trò quan trọng nhất trong việc cung cấp nước cho các cơ thể sống. Có các dạng như sau :

+ Mưa rào : thường xuất hiện ở các vùng nhiệt đới, thời gian mưa không kéo dài nhưng lượng nước lớn. Tuy cung cấp rất nhiều nước nhưng mưa rào cũng gây nhiều thiệt hại như các chồi non của cây bị hư thối, ngăn chặn sự nảy mầm của hạt giống và các chồi mầm dưới đất do mưa lớn làm lớp đất mặt bị nén chặt. Hoạt động của hệ động vật và sinh vật ở trong đất bị xáo trộn; nơi ở của nhiều loài động vật bị phá hủy (hang, ổ). Ngoài ra mưa lớn còn gây ra nạn xói mòn và rửa trôi lớp đất mặt và đất bị thoái hóa thành đất lateritic.

+ Mưa đá: thường xuất hiện vào mùa nóng, gây tác hại đối với thực vật, nhất là cây trồng và động vật.

+ Mưa phùn: cung cấp một lượng nước ít cho cây nhưng kéo dài nhiều ngày nên duy trì được độ ẩm, hạn chế được sự thoát hơi nước của thực vật.

- Tuyết: ở vùng ôn đới, lớp tuyết phủ trên mặt đất có tác dụng nhiều mặt, đó là tấm thảm xốp cách nhiệt, bảo vệ cho các chồi cây trên mặt đất và động vật nhỏ.

- Độ ẩm không khí: một trong những dạng nước có tác dụng đến đời sống sinh vật. Độ ẩm không khí được đặc trưng bằng những đại lượng sau:

+ Độ ẩm tuyệt đối (HA): là lượng hơi nước chứa trong 1m<sup>3</sup> không khí tính bằng gam ở một thời điểm nhất định và tính theo công thức sau :

$$HA = \frac{0,623 \times 1293 \times e}{760(1 + \alpha)} = \frac{1,062}{1 + \alpha} \text{ g/m}^3$$

Trong đó 0,623 là tỷ trọng hơi nước so với không khí, 1293 là trọng lượng khô của không khí ở nhiệt độ 0°C và áp lực 760 mm Hg, ( $\alpha$  là hệ số nở của các chất khí bằng 1/273, t là nhiệt độ của không khí, e là áp suất của hơi nước chứa trong không khí tính bằng mmHg.

+ Độ ẩm tương đối: là tỷ số phần trăm áp suất hơi nước thực tế (a) trên áp suất hơi nước bão hòa A trong cùng một nhiệt độ. Ví dụ: ở 15°C - áp suất hơi nước bão hòa A = 12,73mmHg, áp suất hơi nước thực tế là 9,56 mmHg. Độ ẩm tương đối của không khí :

$$d = \frac{9,56}{12,73} = 0,75 \text{ hay } d = 75\%$$

Độ ẩm tương đối của không khí thay đổi tùy theo nhiệt độ, cho nên cùng một lượng nước trong không khí mà nhiệt độ khác nhau thì độ ẩm tương đối khác nhau.

Độ hụt bão hoà là hiệu số giữa áp suất hơi nước trong điều kiện bão hoà và áp suất hơi nước trong thực tế. Độ hụt bão hoà có ý nghĩa sinh thái rất quan trọng bởi sự bốc hơi nước thường tỷ lệ thuận với độ hụt bão hoà chứ không phụ thuộc vào độ ẩm tương đối.

Độ ẩm không khí có ảnh hưởng nhiều đến các sinh vật, nhất là các sinh vật ở trên cạn. Một số loài sinh vật để đảm bảo cho hoạt động sống bình thường cần độ ẩm tương đối. Đối với thực vật, khi độ ẩm thấp, cường độ thoát hơi nước tăng, cây bị héo. Còn nếu độ ẩm cao quá mức thì thời gian ra hoa, kết quả của cây bị chậm lại. Yêu cầu về độ ẩm của các loài thực vật không giống nhau, ví dụ như cây samu sinh trưởng tốt ở nơi có độ ẩm cao, cây phi lao chịu được độ ẩm tương đối thấp. Ngoài ra độ ẩm còn ảnh hưởng đến sự phân bố của thực vật, ví dụ cây mỡ đòi hỏi không khí ẩm hơn cây chè, nên sự phân bố tự nhiên của cây mỡ thu hẹp trong một khu vực nhất định. Tuy vậy, khi nghiên cứu sự phân bố của sinh vật không nên dựa vào chỉ số độ ẩm mà phải dựa vào chỉ số khô hạn.

Đối với động vật, khi độ ẩm tương đối thấp làm chậm sự trao đổi chất, ngoài ra độ ẩm còn ảnh hưởng đến hoạt động chung của động vật. Muỗi *Culex fatigans* chỉ hút máu khi độ ẩm tương đối trên 40%. Loài cánh cứng ăn gỗ *Passalus cornutus* sống thành từng nhóm nhỏ dưới vỏ cây khô, khi độ ẩm tăng hoạt động của chúng giảm đi, khi độ ẩm giảm hoạt động của chúng tăng lên.

Trên quan điểm trị sinh thái thì các loài ẩm sinh đều thuộc nhóm hẹp ẩm.

Độ ẩm ảnh hưởng rất mạnh lên chức năng sống của cơ thể. Gamintor đã nghiên cứu ảnh hưởng đó ở loài châu chấu *Locusta migratoria*, một loài côn trùng gây tổn hại kinh tế cho nhiều nước. Ông đã chỉ ra rằng ở độ ẩm tương đối 70% tốc độ chín sinh dục và sinh sản của loài này đạt tối đa.

Ở trên cạn, sự phân bố nước không đồng đều trong các môi trường có các điều kiện sinh thái khác nhau, đòi hỏi các cơ thể sống phải có phương thức duy trì sự cân bằng nước.

Sự cân bằng nước được xác định bằng hiệu số giữa sự hút nước với sự mất nước. Các nhóm thực vật khác nhau thì quá trình hút nước cũng như mất nước không giống nhau.

Thực vật bậc thấp lấy nước qua toàn bộ bề mặt cơ thể, còn thực vật bậc cao, ngành Rêu lấy nước trong đất bằng rễ giả, các ngành còn lại có rễ thật, là cơ quan chuyên hóa để lấy nước trong đất. Ngoài ra ở thực vật bậc

cao có một số loài sống bì sinh trong rừng nhiệt đới, có khả năng hấp thụ nước qua bề mặt lá và các rễ khí sinh. Ở các loài phong lan thuộc họ Lan (Orchidaceae) có rễ khí sinh được bao bọc bởi một màng biểu bì nhiều lớp xếp, màng này khi trời mưa hút nước, khi trời khô ráo thì chứa đầy không khí. Ngoài ra ở nhiều loài sống bì sinh còn phát triển các mô chứa nước chuyên hóa.

Có những dẫn liệu cho rằng gai của một số cây mọng nước (như cây xương rồng: *Cactus*) có khả năng hút nước dạng giọt như những mao quản nhờ cấu trúc hiển vi đặc biệt. Người ta dùng những giọt nước có chứa các nguyên tố đánh dấu nhỏ trên gai của xương rồng, sau đó thấy trong mô của chúng có chứa nguyên tố này.

Sự mất nước ở thực vật chủ yếu là bằng con đường thoát hơi nước. Tốc độ mất nước được biểu thị bằng cường độ thoát hơi nước. Số lượng nước thoát ra trong một giờ trên một đơn vị khối lượng lá của thực vật (biểu thị bằng gam / đơn vị diện tích lá / thời gian). Nước trong cơ thể thực vật thường thoát ra ngoài dưới dạng hơi nước qua lỗ khí là chủ yếu.

Giá trị sinh thái của quá trình thoát hơi nước không chỉ về cường độ mà còn đặc trưng thay đổi theo thời gian - ngày đêm và theo mùa.

Tương ứng với sự điều chỉnh chế độ nước, tất cả các thực vật trên cạn được chia ra làm hai nhóm cơ bản : thực vật vững bền về nước (thực vật hằng cân bằng nước) và thực vật linh động về nước (thực vật thân nước).

- Thực vật vững bền về nước (thực vật hằng cân bằng nước): là nhóm thực vật duy trì sự cân bằng nước trong suốt cả ngày. Lỗ khí của chúng phản ứng rất nhạy đối với sự thiếu nước, nên hạn chế được lượng hơi nước thoát ra ngoài. Hệ rễ cũng có khả năng lấy nước tốt. Chúng dự trữ nước trong tất cả các bộ phận (rễ, vỏ thân, gỗ và lá) và ổn định được sự cân bằng nước. Nhóm này gồm nhiều loại cây gỗ, các loài cỏ thuộc họ Lúa (Poaceae), họ Đậu (Fabaceae), các cây sống trong bóng và cây mọng nước.

- Thực vật linh động về nước (thực vật thân nước) là nhóm thực vật không thể điều hòa sự vận chuyển nước, hay đúng hơn là không có khả năng điều chỉnh tích cực chế độ nước của mình, lượng nước trong mô phụ thuộc nhiều vào độ ẩm của môi trường xung quanh. Chúng hút nước ở dạng sương, sương mù, nước mưa dễ dàng và chúng cũng sử dụng phóng khoáng các loại nước đó. Trong thời kỳ khô ráo, chúng có thể mất hết nước và sống tiềm sinh. Thuộc nhóm này có các loài tảo lục sống trên vỏ cây; đất ẩm trong rừng, rêu, dương xỉ và cả một vài loài thực vật có hoa.

Các nhóm thực vật liên quan đến chế độ nước: theo độ tập trung đến các nơi ở có chế độ nước khác nhau mà người ta chia thực vật trên cạn



ra 4 nhóm sinh thái cơ bản : nhóm cây ngập nước định kỳ, nhóm cây ưa ẩm, nhóm cây chịu hạn và nhóm cây trung sinh.

- Nhóm cây ngập nước định kỳ. Bao gồm những loài thực vật sống trên đất bùn dọc bờ sông, cửa sông, cửa biển chịu tác động định kỳ của thủy triều. Đây là môi trường không thuận lợi đối với nhiều loài thực vật trên cạn. Chỉ có một số loài có khả năng thích nghi. Đặc biệt là ở các bãi lầy ven biển, cửa sông vùng nhiệt đới có những loài cây gỗ, cây bụi hình thành nên quần xã rừng ngập nước mặn, nước lợ định kỳ - gọi là rừng ngập mặn. Các loài cây này có nhiều đặc điểm thích nghi về cấu trúc và chức năng để sống trong môi trường lầy, mặn, thiếu oxy. Cụ thể là chúng có rễ hô hấp hoặc các lỗ vỏ, có rễ chống hoặc rễ bạnh, có tuyến tiết muối và về sinh sản có hiện tượng thai sinh (cây con sinh ra trên cây mẹ, các cây thuộc họ Đước - Rhizophoraceae).

- Nhóm cây ẩm sinh: bao gồm những cây sống trên đất ẩm (bờ ruộng, bờ ao, bờ suối, trong rừng ẩm). Môi trường sống của chúng bão hòa hơi nước, do vậy chúng không có những bộ phận bảo vệ sự bay thoát hơi nước.

Nhóm cây này phân biệt hai nhóm nhỏ: nhóm cây ưa ẩm chịu bóng và nhóm cây ưa ẩm ưa sáng. Ở hai nhóm cây này có các đặc điểm hình thái giải phẫu và nơi sống khác nhau.

+ Nhóm cây ưa ẩm chịu bóng bao gồm phần lớn là những cây sống ở dưới tán rừng ẩm, ven suối. Ở 2 mặt lá có lỗ khí nhưng ít, lỗ khí luôn luôn mở, nhiều khi có các lỗ nước (thủy khổng) ở mép lá, lá rộng; mỏng, màu lục đậm do có hạt diệp lục lớn, bề mặt lá có tầng cutin mỏng, mô giậu kém hoặc không phát triển. Khi mất nước cây bị héo rất nhanh.

+ Nhóm cây ưa ẩm ưa sáng, các loài cây này có một số tính chất của cây ưa sáng như có lá nhỏ, cứng; dày, ít diệp lục nhưng không chịu được hạn. Chúng thường phân bố ven hồ, ven bờ ruộng (như cây rau bợ nước (*Marsilea quadrifolia*), một số loài thuộc họ Cói (*Cyperaceae*).

- Nhóm cây hạn sinh: là những loài thực vật sống được trong những điều kiện khô hạn nghiêm trọng và kéo dài, lúc đó quá trình trao đổi chất của chúng yếu nhưng không đình chỉ. Chúng phân bố ở sa mạc và bán sa mạc, thảo nguyên, savan và vùng đất cát ven biển.

Ở vùng nhiệt đới, điều kiện khô hạn thường gắn liền với cường độ chiếu sáng mạnh, nhiệt độ cao nên những cây chịu hạn cũng là những cây ưa sáng và chịu nóng.

Cây chịu hạn được chia làm hai dạng chủ yếu: dạng cây mọng nước và dạng cây lá cứng.

+ Dạng cây mọng nước bao gồm các cây thân thảo, cây nhỏ trong các họ Thầu dầu (*Euphorbiaceae*), họ Xương rồng (*Cactaceae*), họ Rau

muối (Chenopodiaceae), họ Dứa (Bromeliaceae), họ Thuốc bỏng (Crassulaceae), họ Hành (Liliaceae) ... Chúng sống ở các vùng sa mạc và những nơi khô hạn kéo dài. Lá cây mọng nước có đặc điểm lá dày, có tầng cutin dày, trên mặt lá có một lớp sáp hoặc được phủ lông dày, lỗ khí nằm sát biểu bì, có nhiều tế bào lớn chứa nước trong phần thịt lá. Ngoài ra nhiều cây có lá tiêu giảm thành dạng vảy nhỏ, hoặc biến thành gai như cây xương rồng, lúc đó thân làm nhiệm vụ quang hợp vì có chứa nhiều diệp lục, hệ rễ ăn nông và rộng.

Hoạt động sinh lý của cây mọng nước yếu và do trao đổi chất với môi trường ngoài ít nên sinh trưởng rất chậm. Cây mọng nước chịu đựng được nhiệt độ cao rất tốt, chúng có thể chịu được nhiệt độ 60 - 65°C, đó là do chúng giữ được lượng nước liên kết lớn, lượng nước liên kết trong cơ thể chúng có thể đạt tới 60 - 65% tổng lượng nước trong cơ thể (cây mọng nước chứa từ 90-98% nước so với khối lượng cơ thể)

+ Cây lá cứng: bao gồm phần lớn thuộc họ Lúa (Poaceae), họ Cói (Cyperaceae), một số loài cây gỗ thuộc họ Thông (Pinaceae), họ Phi lao (Casuarinaceae), họ Sô (Dilleniaceae) ... chúng thường sống ở những vùng có khí hậu khô theo mùa, savan, thảo nguyên, ...

Cây lá cứng có lá hẹp, nhỏ. Lá được phủ nhiều lông trắng bạc có tác dụng cách nhiệt. Tế bào biểu bì có thành dày, tầng cutin dày, gân lá phát triển. Ở một số loài cây, mặt trên lá có tế bào cơ có tác dụng làm cho lá có thể cuộn lại để hạn chế sự tiếp xúc của lỗ khí với khí hậu nóng. Một số loài có lá biến thành gai hoặc thùy lá biến thành gai ... Cây lá cứng có chất nguyên sinh có khả năng chịu hạn cao, lực hút của rễ mạnh; nhờ vậy mà khi gặp khô hạn chúng có thể hút được nước. Cường độ thoát hơi nước cao có tác dụng chống nóng cho cây.

- Nhóm cây trung sinh: nhóm cây này có những tính chất trung gian giữa cây hạn sinh và cây ẩm sinh. Chúng phân bố rất rộng từ vùng ôn đới đến vùng nhiệt đới chẳng hạn như những loài cây gỗ thường xanh ở vùng nhiệt đới, rừng thường xanh ẩm á nhiệt đới, cây lá rộng xanh mùa hè ở rừng ôn đới ... Phần lớn cây nông nghiệp là cây trung sinh.

Lá của cây trung sinh có kích thước trung bình, mỏng, lớp biểu bì và cutin mỏng, mô dẫn và mô cơ phát triển vừa, lỗ khí thường chỉ có ở mặt dưới lá. Bộ rễ không phát triển. Cường độ thoát hơi nước không cao, lỗ khí có khả năng điều tiết sự mất nước nhưng vì tầng cutin mỏng nên lượng nước thoát ra ngoài tương đối lớn.

Các nhóm động vật có liên quan đến chế độ nước trên cạn. Tùy theo sự đáp ứng của động vật với chế độ nước (nhu cầu về nước), có thể chia động vật thành các nhóm sau :

- Động vật ẩm sinh (ưa ẩm): gồm những động vật có yêu cầu về độ ẩm hay lượng nước trong thức ăn cao, các loài động vật chỉ sống được ở môi trường cạn có độ ẩm cao hoặc không khí bão hòa hay gần bão hòa hơi nước. Khi độ ẩm quá thấp, chúng không thể sống được vì trong cơ thể của chúng thiếu cơ chế dự trữ và giữ nước. Hầu hết ếch, nhái trưởng thành, giun ít tơ, một số động vật ở đất, ở hang ... thuộc nhóm này.

- Động vật hạn sinh (ưa khô): các động vật sống trong môi trường thiếu nước như sa mạc, núi đá vôi, đất cát ven biển ... chúng có khả năng chịu độ ẩm thấp, thiếu nước lâu dài. Khả năng thích nghi của động vật đối với điều kiện khô hạn rất đa dạng, nhất là những tập tính sinh lý sinh thái. Các động vật này nhờ có cơ chế tích trữ nước và bảo vệ nước chống bốc hơi, sử dụng thức ăn khô. Hoặc ở chúng có vỏ bọc không thấm nước, nhiều loài (gặm nhấm, sơn dương...) sống ở hoang mạc có các tuyến mồ hôi kém phát triển. Chúng có nhu cầu nước thấp, lấy nước từ thức ăn, thải phân khô, bài tiết ít nước tiểu, một số (lạc đà) sử dụng cả nước nội bào (ô xy hoá mỡ dự trữ). Ngoài ra còn có nhiều loài động vật tránh khô nóng bằng cách ngủ hè hay đào hang trong đất. Sên (*Helix desertorum*) có thể sống 4 năm liên tiếp bằng cách ngủ hè khi khí hậu quá khô. Các động vật sa mạc như các loài bò sát đất cát; sâu bọ cánh cứng, châu chấu sa mạc thuộc nhóm này.

- Động vật trung sinh: bao gồm các loài động vật trung gian giữa hai nhóm trên, có yêu cầu vừa phải về nước hoặc độ ẩm. Nhóm này có đặc tính là chịu được sự thay đổi luân phiên của độ ẩm giữa mùa mưa và mùa khô. Phần lớn các loài động vật ở vùng ôn đới và nhiệt đới gió mùa thuộc nhóm này.

Các đặc điểm cơ bản của môi trường nước và sự thích nghi của sinh vật. Các phần trước, chúng ta đã tìm hiểu đặc điểm của môi trường trên cạn cũng như những đặc điểm của sinh vật sống trong môi trường này. Phần này nhằm giới thiệu về một số đặc điểm sinh thái cơ bản của môi trường nước và đặc điểm của sinh vật ở nước (sinh vật thủy sinh).

Nước có nhiệt dung lớn (bảng 1) nên khả năng dẫn nhiệt kém, tính ổn định nhiệt cao, nước nguyên chất sôi ở  $100^{\circ}\text{C}$ , đóng băng ở  $0^{\circ}\text{C}$ , trọng lượng riêng lớn nhất ở  $4^{\circ}\text{C}$ , khi đóng băng hoặc khi tan băng nước thải ra hoặc hấp thụ một năng lượng tương ứng là 80 cal/gam, khi bốc hơi nước cần 540 cal/gam, còn khi thăng hoa cần 679 calo/gam.

- Độ đậm đặc của nước: Nước có độ đậm đặc lớn hơn không khí nhiều lần, vì thế có tác dụng nâng đỡ cho các cơ thể sống. Do tính phân cực cao, nước đã tạo ra độ nhớt, sức căng bề mặt và khả năng hoà tan các chất và khí rất cao.

Nước không ngừng vận động theo chiều ngang và chiều thẳng đứng do nhiều nguyên nhân.

Các sinh vật sông trôi nổi trong tầng nước (Plankton) thường có trọng lượng riêng xấp xỉ bằng trọng lượng riêng của nước, như các tảo đơn bào, động vật nguyên sinh, một số giáp xác, ấu trùng động vật đáy ... có những đặc điểm thích nghi gần giống nhau, có tác dụng nâng cao khả năng di chuyển trên mặt nước và chống lại sự chìm xuống. Các thích nghi đó có thể là :

- + Cơ thể có hình dạng đặc biệt như có dạng dẹp, kéo dài cơ thể, hình thành nhiều mấu và sợi gai có tác dụng tăng diện tích cơ thể tiếp xúc với nước.

- + Giảm tỷ trọng cơ thể bằng cách tích lũy lipid và hình thành túi bơi.

- + Nhiều loài động vật nhờ có hệ cơ phát triển, cơ thể thuôn hình thoi nhọn nên bơi nhanh trong nước (một số các loài cá).

Những thực vật sống trong nước có đặc điểm sinh thái là có thân dài, mảnh, lá mỏng hoặc chia nhiều thùy; nhiều sợi, có tác dụng làm giảm tác động cơ học của dòng chảy. Mô cơ kém phát triển, các yếu tố cơ tập trung ở phần trung tâm, đặc điểm này giúp cho cây có khoảng gian bào phát triển có tác dụng chứa khí và nâng đỡ cây.

Nhờ tác dụng nâng đỡ tốt của nước mà nhiều động thực vật thủy sinh có kích thước và khối lượng rất lớn. Ví dụ tảo khổng lồ (*Macrocystis pyrifera*) ở vùng biển Thái Bình Dương có thể dài tới trăm mét, nặng 40 - 60kg.

- Lượng oxy (oxygen -  $O_2$ ) trong nước :

Hệ số khuếch tán oxy ở trong nước nhỏ hơn trong không khí 320.000 lần, thường hàm lượng  $O_2$  không quá 10ml/lít nước, ít hơn không khí 21 lần.  $O_2$  xâm nhập vào nước chủ yếu nhờ hoạt động quang hợp của tảo và do khuếch tán từ không khí, vì thế lớp nước trên có hàm lượng oxy hòa tan nhiều hơn lớp nước dưới. Hàm lượng  $O_2$  hòa tan trong nước phụ thuộc vào nhiệt độ và sự vận động của nước. Hàm lượng khí  $O_2$  đã trở thành yếu tố sinh thái giới hạn trong môi trường nước.

Ở biển, tầng đáy sâu thiếu  $O_2$ , nguyên nhân là khí  $O_2$  được các vi sinh vật sống ở đây sử dụng trong các phản ứng oxy - hóa khử.

Tùy theo yêu cầu về hàm lượng  $O_2$  hòa tan trong nước, ta chia sinh vật ra các nhóm sinh thái : Nhóm ưa hàm lượng  $O_2$  cao (trên 7cm<sup>3</sup>/lít), nhóm ưa hàm lượng  $O_2$  vừa (trên 5 - 7cm<sup>3</sup>/lít) Nhóm ưa hàm lượng  $O_2$  thấp ( 4cm<sup>3</sup>/lít).

Loài *Daphnia obtusa* sống trong môi trường nước nghèo  $O_2$  nên hàm lượng hemoglobine trong máu tăng lên gấp 10 lần bình thường.

Ngoài khí O<sub>2</sub>, còn phải kể đến khí CO<sub>2</sub> hòa tan trong nước. Ở trong môi trường nước, hàm lượng khí CO<sub>2</sub> hòa tan cao hơn nhiều so với không khí. Khí CO<sub>2</sub> trong nước ở dạng tự do hoặc ở dạng kết hợp với các muối carbonat và bicarbonat. Trong nước biển hàm lượng khí CO<sub>2</sub> hòa tan là 40 - 50cm<sup>3</sup>/lít. Nước biển được xem là kho chứa khí CO<sub>2</sub> quan trọng trong thiên nhiên. Khí CO<sub>2</sub> trong nước đóng vai trò qua trọng trong quang hợp của thực vật ở nước, hàm lượng khí CO<sub>2</sub> tham gia gián tiếp việc tạo thành các vỏ bọc, xương, mai ... của các động vật sống trong nước.

- Các muối hòa tan trong nước :

Nước tự nhiên có một hàm lượng muối hòa tan thay đổi. Tùy theo hàm lượng muối NaCl (Natri clorua) mà ta phân biệt ba loại nước: nước ngọt, nước lợ, nước biển.

Nước ngọt chứa một hàm lượng các muối khoáng 0,5g/lít, nước biển hàm lượng muối đạt 55g/lít. Nước lợ có đặc trưng là giao động lớn qua lại các mùa trong năm và hàm lượng muối là 8 - 16g/lít.

Phần lớn các sinh vật ở nước có áp suất thẩm thấu phụ thuộc vào nồng độ muối của môi trường nước xung quanh (biến thẩm thấu - poikiliosmotic). Để giữ cân bằng muối chúng tránh những nơi có nồng độ muối không thích hợp. Ngoài ra có những động vật mà áp suất thẩm thấu trong cơ thể không phụ thuộc vào nồng độ muối của môi trường ngoài (đẳng thẩm thấu - homoiosmotic) như cá, giáp xác cao, sâu bọ ở nước.

Trong nước có ion Ca (Calcium) đóng vai trò quan trọng đối với sinh vật sống trong môi trường này. Ta phân biệt nước cứng là nước giàu Ca (trên 25mg/lít) và nước mềm là nước nghèo Ca (dưới 9mg/lít). Hàm lượng Ca ở trong nước ảnh hưởng lớn đến đời sống động vật thân mềm, giáp xác, cá ... Hàm lượng Ca trong nước cũng có ảnh hưởng đến đời sống thực vật.

Tùy theo khả năng chịu đựng được sự biến đổi của nồng độ muối và người ta chia sinh vật ở nước thành hai nhóm: nhóm rộng muối (Euryhaline) và nhóm hẹp muối (Stenohaline). Ở các vùng cửa sông nơi có hàm lượng muối giao động lớn, những sinh vật sống ở vùng này là những loài chịu muối rộng.

Độ muối và độ pH của nước đã ảnh hưởng đến hình thái, sinh lý, tập tính sinh hoạt và sự phân bố địa lý của sinh vật. Giáp xác *Artemia salina* nuôi trong các môi trường có nồng độ muối (độ mặn) khác nhau có kích thước khác nhau

Trong số các muối có trong nước đáng lưu ý là các muối dinh dưỡng, đó là các muối photphat và nitrat. Chúng có vai trò quan trọng trong việc tổng hợp các protein của sinh vật. Chúng được xem là nhân tố

giới hạn đối với sự quang hợp của thực vật (tảo, rong...) ở nước và năng suất ở các vực nước. Hàm lượng hai loại muối này giao động rất rõ theo mùa ở môi trường nước biển.

- Chế độ nhiệt ở trong nước ít thay đổi hơn trên cạn, tính chất này có liên quan đến tính chất vật lý của nước. Biên độ giao động nhiệt ở các lớp nước không quá  $10 - 15^{\circ}\text{C}$ , ở các vực nước nội địa dưới  $30^{\circ}\text{C}$ . Nhiệt độ ổn định ở các lớp nước sâu.

Do sống trong môi trường có nhiệt độ tương đối ổn định nên các sinh vật thủy sinh là những sinh vật chịu nhiệt hẹp, chỉ gặp các loài chịu nhiệt rộng ở các vực nước nhỏ nội địa...

- Chế độ ánh sáng trong nước: Năng lượng ánh sáng đi vào nước sẽ yếu đi nhiều vì các tia sáng bị phản chiếu. Những tia sáng có độ dài sóng khác nhau được nước hấp thụ không như nhau. Tia sáng đỏ bị hấp thụ ngay tầng nước trên cùng rồi đến các tia sáng da cam, vàng, lục, lam ... và xuống sâu nhất là tia xanh tím. Chính sự phân bố không đồng đều của các tia sáng là nguyên nhân gây ra sự phân bố khác nhau theo chiều sâu của các loài thực vật ở nước. Phần lớn thực vật có hoa và tảo lục phân bố rất nông vì chúng hấp thụ tia đỏ.

Tảo nâu phân bố sâu (từ độ sâu 10-40m) nhờ chúng có sắc tố phụ màu nâu (phytoxanthine), tảo đỏ phân bố sâu hơn (có thể từ 60 - 100m) vì chúng có sắc tố màu đỏ (phycoerythrine) và màu lam (phycocyanine) hấp thụ được các tia sáng xuống sâu.

Do ánh sáng trong nước yếu là nguyên nhân sự phân hóa yếu của các đặc điểm giải phẫu của lá cây sống chìm trong nước (lá không có mô giậu hay mô giậu gồm một lớp tế bào rất ngắn, diệp lục có trong lớp tế bào biểu bì nhờ đó tăng cường khả năng hấp thụ ánh sáng).

Đối với động vật, màu sắc của chúng thay đổi theo sự phân bố của ánh sáng, các loài động vật ở vùng triều có màu sắc sặc sỡ nhất, còn các động vật ở các lớp nước sâu hoặc trong hang có màu tối.

Khả năng định hướng của động vật thủy sinh kém hơn động vật trên cạn vì trong nước có thời gian chiếu sáng ngắn.

Để thích nghi trong điều kiện ánh sáng không đủ, nhiều loài động vật đã sử dụng âm thanh làm phương tiện định hướng như sứa, cá, thân mềm, giáp xác, cua, tôm. Tín hiệu âm thanh trước hết dùng để liên hệ trong quần thể như định hướng trong đàn, thu hút giới tính ... Ngoài ra, động vật ở nước còn có một khả năng định hướng khác như là cảm ứng bằng mùi vị, nhiều loài động vật tìm nơi đẻ trứng hoặc sinh trưởng một cách chính xác bằng cách này.

Ngoài các đặc điểm cơ bản nêu trên, thì các nhân tố vật lý của môi trường nước như tỷ trọng, áp suất, tỷ nhiệt, dòng chảy và các chất lơ lửng

trong nước cũng một phần nào ảnh hưởng đến sinh vật ở nước và các loài sinh vật này có một thích nghi nhất định. Ví dụ như đối với yếu tố áp suất: các sinh vật sống ở các lớp nước sâu nơi có áp suất lớn nên các loài sinh vật này có các thích nghi như cơ thể của chúng thường dẹp, ống tiêu hóa rất lớn hoặc như đối với dòng chảy khác nhau, lát cắt ngang thân của các loài cá sống ở sông cùng thay đổi, có hình tròn ở nơi có nước chảy và dẹp nơi nước đứng ...

- Tác động phối hợp giữa nhiệt độ và độ ẩm lên đời sống sinh vật, cách thành lập thủy nhiệt độ và khí hậu đồ:

Nhiệt độ và độ ẩm hay lượng mưa là hai nhân tố sinh thái quan trọng của khí hậu, có tác động liên quan chặt chẽ với nhau, cùng ảnh hưởng lên đời sống và sự phân bố của các loài sinh vật cũng như những tổ chức cao hơn như quần thể, quần xã sinh vật và hệ sinh thái. Trong mỗi tác động tương hỗ giữa chúng lên đời sống thì ảnh hưởng của chúng không chỉ phụ thuộc vào những giá trị tương đối mà cả vào những giá trị tuyệt đối của mỗi yếu tố. Chẳng hạn, nhiệt độ có thể trở thành yếu tố giới hạn đối với cơ thể nếu độ ẩm lại gần với các cực trị của nó, nghĩa là cực cao hoặc cực thấp. Cũng đúng như vậy, độ ẩm tác động mạnh lên cơ thể khi nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp.

Sự tác động phối hợp của hai nhân tố này quyết định đến chế độ khí hậu của một vùng địa lý xác định và do đó, quy định giới hạn tồn tại của các quần xã sinh vật, trước hết đối với thảm thực vật. Sự phân bố của các khu sinh học (đồng rêu, rừng lá rộng, rừng lá kim, hoang mạc...) là dẫn xuất chính của hai yếu tố nhiệt độ - lượng mưa của các vùng trên trái đất.

Đối với mỗi loài sinh vật ta có thể tìm được giới hạn thích hợp đồng thời của hai nhân tố đó. Khi xác định được nhiệt độ và độ ẩm cực thuận sẽ tăng tuổi thọ, làm tăng tốc độ phát triển và sức sinh sản cao nhất đồng thời hạn chế mức độ tử vong cho cây trồng và vật nuôi, mặt khác có thể nắm vững được điều kiện thích hợp nhất đối với sự phát triển của sâu bọ để tìm biện pháp diệt trừ.

Để mô tả mối quan hệ nhiệt - ẩm quy định đời sống của một loài hay ở mức tổ chức cao hơn người ta thiết lập bản đồ nhiệt ẩm hay còn gọi là khí hậu đồ. Trên các trục của hệ tọa độ thường, ta đặt các điểm tương quan giữa nhiệt độ và độ ẩm (hay lượng mưa) theo giá trị trung bình của chúng theo thời gian rồi nối chúng lại với nhau, ta sẽ có 1 hình đa giác. Đó là khí hậu đồ của 1 vùng sinh thái xác định trong năm. Khí hậu đồ được ứng dụng trong nhiều mục đích như để so sánh khí hậu của các vùng với nhau giúp cho việc thuần hoá, di giống các đối tượng giống cây trồng - vật nuôi, hoặc so sánh điều kiện khí hậu thuộc nhiều năm khác nhau để dự báo sự biến động số lượng của động vật, nhất là tình hình sâu bệnh.

Ngoài ra, người ta còn thành lập biểu đồ của các cặp yếu tố khác như “nhiệt độ - muối” ở môi trường biển. Do vậy, biểu đồ của các cặp yếu tố còn có tên chung là “Sinh thái đồ”.

#### 4. Đất với đời sống sinh vật

##### 4.1. Khái niệm

Đất là lớp vỏ ngoài rất mỏng của thạch quyển (lithosphere) và có thể tách thành quyển riêng gọi là địa quyển (pedosphere). Cũng như các quyển khác, những đặc trưng của đất được quy định bởi các phản ứng sinh thái và môi trường tác của sinh vật cũng như của cả hệ sinh thái với các chu trình vật chất và năng lượng.

Theo Dacutraev (1879): “Đất là vật thể thiên nhiên được hình thành qua một thời gian dài do kết quả tác động tổng hợp của 5 yếu tố: đá mẹ, sinh vật, khí hậu, địa hình và thời gian”.

Đất là môi trường sống của sinh vật trên cạn, đặc biệt là thực vật và các loài động vật sống trong đất. Đất là tổ hợp của giá thể khoáng được nghiền vụn cùng với các sinh vật trong đất và những sản phẩm hoạt động sống của chúng. Đất được xem là một trong những hệ sinh thái quan trọng cấu trúc nên sinh quyển.

##### 4.2 Thành phần của đất

Các vật liệu khoáng, chất hữu cơ, không khí và nước là 4 thành phần chính của đất.

-Vật liệu khoáng: Chất khoáng của đất nhận được từ sự phong hoá của đá mẹ và các chất hoà tan được đem đến từ các lớp đất phía trên. Cấu trúc của nó được xác định bởi kích thước và số lượng của các cấu tử có kích thước khác nhau.

- Vật chất hữu cơ: Vật liệu này có được từ các mảnh vụn và sự phân huỷ các chất hữu cơ trong lớp “rác hữu cơ từ sản phẩm rơi rụng của thực vật” (lớp O). Tuỳ thuộc vào điều kiện môi trường, rác rưởi và mảnh vụn của lớp O có thể bị bẻ vụn hoàn toàn trong vòng 1 năm, trong hoàn cảnh khác có thể lâu hơn. Những thành viên tham gia phân huỷ chúng là giun đất. Chúng ăn các chất hữu cơ và khoáng, rồi thải ra “phân”. Các nghiên cứu ở Sudan cho thấy trong mùa nóng và vừa khô, giun đất thải ra  $475\text{g/m}^2$  (khối lượng khô), còn trong mùa mưa đạt đến  $24000\text{g/m}^2$ . Tiếp đến các động vật sống hang chuyển và xáo trộn đất. Hơn nữa cùng với nấm, mốc phân huỷ các chất hữu cơ từ động thực vật ở lớp O và lớp A1 (lớp giàu humic) lại còn có mặt những quần xã sinh vật với các sinh vật quang hợp nhỏ bé, tạo nên các vi hệ thực vật (Microflora). Chúng là rêu, địa y,...

(Lớp O, A1,...là tên gọi các lớp đất từ trên xuống dưới theo phẩu diện tổng quát của đất)



- Không khí và nước: không khí và nước chiếm các khoảng trống giữa các cấu tử đất. Không khí nhiều khi nước ít, còn khi nước nhiều thì không khí giảm. Thành phần khí của đất tương tự như thành phần khí trong khí quyển. Chúng được khuếch tán vào từ khí quyển, tuy nhiên hàm lượng  $O_2$  thường thấp, còn  $CO_2$  lại cao do các chất hữu cơ bị phân giải bởi nấm vi khuẩn,... Nhiều trường hợp đất trở nên yếm khí. Nước được lưu trong đất phụ thuộc vào cấp hạt của đất. Nước chứa các chất vô cơ và hữu cơ hoà tan tạo nên “dung dịch đất” thuận lợi cho sự sử dụng của sinh vật, đặc biệt là rễ của thực vật

- Phức keo: phức keo (colloidal complex), một liên kết chặt chẽ của mùn đã được cắt nhỏ và đất khoáng, nhất là sét được xem là trái tim và linh hồn của đất (Kormondy, 1996). Nó gây ảnh hưởng lên khả năng giữ nước của đất và nhịp điệu luân chuyển các chất qua đất đồng thời là nguồn dinh dưỡng của thực vật.

#### 4.3. Tính chất của đất

Đất có những tính chất vật lý, hoá học và sinh học đặc trưng.

- Cấu trúc của đất được thể hiện qua tỷ lệ thành phần kích thước của các hạt đất, từ nhỏ đến lớn. Sỏi có đường kính trên 2mm, cát thô: 0,2 - 2,0mm, cát mịn 20 $\mu$ m, limon: 2 - 20 $\mu$ m và các hạt keo đất nhỏ hơn 2 $\mu$ m. Đất thường có sự pha trộn các dạng hạt với những tỷ lệ khác nhau để cho các dạng đất như đất sét, đất thịt nhẹ, đất thịt nặng, đất cát, cát pha...

Cấu trúc của đất, do đó có quan hệ với độ thoáng và khả năng trữ nước. Đất cát rất thoáng, nhưng khả năng giữ nước kém; đất quá mịn có khả năng giữ nước tốt nhưng lại yếm khí. Đất chặt có các khe đất hẹp hơn 0,2 - 0,8mm thì lông hút của rễ không có khả năng xâm nhập vào để lấy nước và muối khoáng, nhiều loài động vật đất có kích thước lớn hơn không thể cư trú được

- Nước trong đất tồn tại dưới hai dạng: nước liên kết với các phân tử đất và nước tự do. Nước tự do có giá trị thực tế đối với đời sống sinh vật, nó không chỉ cung cấp nước cho sinh vật mà còn là dung môi hoà tan các muối dinh dưỡng cung cấp cho thực vật, động vật và vi sinh vật.

- Do chứa các muối có gốc acid hay baze mà đất có dạng chua (pH < 7) hoặc kiềm (pH > 7), tuy nhiên nhờ sự có mặt phong phú của muối cacbonat, giá trị pH trong đất thường khá ổn định và dạng trung tính.. Độ pH có ảnh hưởng đến sự phân bố của các loài sinh vật sống trong đất. Dung dịch đất chứa nhiều muối dinh dưỡng quan trọng làm nền tảng để thực vật tạo ra năng suất và đáp ứng được nhu cầu sống đối với các loài động vật đất.

Đất mặn chứa hàm lượng muối clorua cao. Trong thiên nhiên còn có các dạng đất đặc biệt, độc lập đối với đời sống động vật như đất giàu

lưu huỳnh (đất gypseux), giàu magiê (đất dolômit), đất giàu kẽm (calamine)...Ở những loại đất này các loài động vật rất hiếm hoặc hầu như không gặp.

- Sinh vật sống trong đất vô cùng đa dạng và phong phú, từ những vi sinh vật, tảo đơn bào, động vật nguyên sinh đến những động vật khác như giun, chân khớp, các loài thú nhỏ sống trong hang. Chúng không những là thành viên của hệ sinh thái đất mà còn tham gia vào quá trình hình thành đất.

Sự phân bố của các nhóm loài sinh vật phụ thuộc vào đặc tính của các nhóm đất, nước và nguồn dinh dưỡng chứa trong đất. Chẳng hạn, các loài giun đất thường sống ở nơi đất có độ ẩm cao, giàu mùn; các loài môi cần độ ẩm của không khí trong đất trên 50%, loài giun biển *Arenicola marina* sống trong các bãi cát bùn chứa tới 24% nước. Trong những điều kiện hay lượng nước thấp, các loài sinh vật buộc phải di chuyển đến những nơi thích hợp, bằng không nhiều loài phải chuyển sang dạng “ngủ” hay sống tiềm sinh trong kén.

#### 4.4. Ảnh hưởng của đất đối với thực vật.

Chế độ ẩm, độ thoáng khí, nhiệt độ cùng với cấu trúc của đất (nhất là đất tầng mặt) đã ảnh hưởng đến sự phân bố các loài thực vật (đất nào cây đó) và hệ rễ của chúng.

Hệ rễ của thực vật phân bố khác nhau tùy theo dạng sống của cây và tùy theo loại đất. Chẳng hạn như đối với cây gỗ ở những vùng đóng băng chúng phân bố nông và rộng, ở nơi không có băng rễ phân bố sâu để hút nước đồng thời có rễ phân bố ở lớp mặt để lấy các chất khoáng. Đặc biệt ở các núi đá vôi do thiếu chất dinh dưỡng và giá thể cứng (đá) nên rễ của cây gỗ phân bố len lỏi vào các khe hở, có khi chúng bao quanh ôm lấy những tảng đá lớn, để lấy một phần chất khoáng, rễ tiết ra acid hòa tan đá vôi, hoặc như những cây có thân có mọng nước thì phạm vi phân bố rễ trong các hốc đá do nước mưa bào mòn.

Hoặc ở những vùng sa mạc có nhiều loài cây có rễ phân bố rộng trên mặt đất để hút sương đêm, nhưng cũng có loài có rễ phân bố sâu xuống đất để lấy nước ngầm.

Dựa vào nhu cầu dinh dưỡng khoáng của thực vật mà người ta chia ra các dạng :

- Thực vật nghèo dinh dưỡng: Sinh trưởng bình thường trên đất mỏng, nghèo chất dinh dưỡng như thông, bạch đàn.

- Thực vật giàu dinh dưỡng: Sinh trưởng tốt ở đất sâu, có nhiều chất dinh dưỡng như các loài thực vật ở rừng nhiệt đới.

- Thực vật trung dinh dưỡng: sống và sinh trưởng ở vùng đất có độ màu mỡ trung bình.

- Đối với các vi sinh vật:

Trong môi trường đất có một quần xã vi sinh vật đất gồm vi khuẩn, xạ khuẩn và các nấm hiển vi (vi nấm).

- Vi khuẩn có số lượng lớn nhất trong đất và chúng có hoạt động đa dạng. Mật độ của chúng thay đổi từ một đến vài tỷ cá thể trong một gam đất. Các vi khuẩn này có thể là vi khuẩn tự dưỡng và vi khuẩn dị dưỡng chiếm phần lớn. ở từng loại đất cụ thể, tỉ lệ các nhóm vi khuẩn này không đổi. Phần lớn các vi khuẩn đều ưa khí, các vi khuẩn kỵ khí chiếm một tỷ lệ nhỏ.

- Xạ khuẩn là những sinh vật dị dưỡng, mật độ của chúng trong đất khoảng 100.000 cá thể có khi đến hàng triệu cá thể trong một gam đất. Xạ khuẩn có thể chịu được môi trường khô hạn. Ở các vùng đất khô chúng có thể chiếm 25% tổng số hệ vi sinh vật đất. Trong xạ khuẩn, chủng *Streptomyces* chiếm tỷ lệ lớn, đây là chủng có khả năng phân hủy cellulose mạnh và là nhóm sinh vật amôn hóa (biến các sản phẩm chết của động thực vật thành  $NH_3$ ) bên cạnh đó chúng còn tiết kháng sinh vào môi trường đất.

- Nấm ở trong đất có mật độ ít hơn hai nhóm trên. Ở đất chua (pH= 4,5- 5,5) nấm chiếm ưu thế vì môi trường không phù hợp với hai nhóm trên. Nấm có nhiều vai trò khác nhau trong môi trường đất, ngoài việc phân hủy cellulose, lignin. Một số loài nấm là thức ăn của động vật đất. Một số loài nấm có khả năng cộng sinh với rễ của một số loài cây làm thành dạng rễ nấm giúp cho cây có khả năng thuận lợi ở các loại đất mùn thô, đất thiếu nước ... Nấm có thể lấy các chất hữu cơ và chất kích thích sinh trưởng từ mùn.

#### 4.5. Ảnh hưởng của đất đối với động vật.

- Đối với động vật đất: Động vật đất hay động vật sống trong đất rất đa dạng và phong phú, gồm chủ yếu là động vật không xương sống. Các loài động vật này có kích thước khác nhau từ vài mm đến vài chục mm.

- Các động vật hiển vi bao gồm các động vật nguyên sinh, trùng bánh xe và giun tròn với một số lượng rất lớn. Chúng sống trong nước mao dẫn hoặc ở các màng nước.

- Các động vật mà mắt thường nhìn thấy được gồm các động vật chân đốt, ve, sâu bọ không cánh và có cánh nhỏ, động vật nhiều chân. Chúng di chuyển theo các khe đất nhờ phân phụ hoặc uốn mình theo kiểu giun. Ngoài ra có những loài động vật có kích thước lớn như một số ấu trùng sâu bọ, động vật nhiều chân, giun đốt ... Đối với chúng đất là môi trường chật hẹp, cản trở việc di chuyển. Đối với nhóm động vật này chúng có những thích nghi đặc biệt đối với điều kiện môi trường.

- Đối với động vật lớn ở hang :

Gồm chủ yếu là thú, có nhiều loài sống suốt đời trong hang như chuột sóc xạ (*Spalax*), chuột hốc thảo nguyên (*Ellobius*), chuột chũi Á, Âu ... những loài này có nhiều đặc điểm thích nghi với điều kiện sống trong hang tối : Mắt kém phát triển, hình dạng cơ thể tròn; chắc, cổ ngắn, lông rậm và chi trước khỏe....

Ngoài nhóm này, trong số động vật lớn ở hang có những loài kiếm ăn trên mặt đất nhưng sinh sản, ngủ đông và tránh điều kiện bất lợi (khí hậu, kẻ thù) ở trong đất. Ví dụ như chuột vàng (*Citellus*), chuột nhảy (*Allactaga saltator*), thỏ, chồn (*Meles*). Ngoài những đặc điểm thích nghi với lối sống trên mặt đất (màu sắc lông, chân khỏe ...) chúng còn những đặc điểm thích nghi với lối sống đào hang như có vuốt dài, đầu dẹp và chi trước khỏe (chồn)...

##### 5. Ảnh hưởng của muối khoáng lên đời sống sinh vật

Muối tham gia vào thành phần cấu trúc của chất sống và các thành phần khác của cơ thể. Đến nay người ta đã biết khoảng 40 nguyên tố hoá học có trong thành phần chất sống. Trong số các nguyên tố trên, 15 nguyên tố đóng vai trò thiết yếu đối với sinh vật. Hai nguyên tố natri và clo rất quan trọng đối với động vật và 8 nguyên tố khác (Bo, crom, coban, fluo, iot, selen, silic, vanadi) cần thiết cho một số nhóm. Những nguyên tố chủ yếu tham gia vào thành phần cấu tạo của protein, glucit, lipit gồm oxy (oxygen), hydro (Hydrogen), cacbon, nitơ (Nitrogen), silic, photpho (Phosphor)...thành phần trung bình của các hợp chất trên rất phức tạp, có thể biểu diễn bằng một công thức tổng quát:  $H_{2060}O_{1480}C_{1480}N_{16}P_{18}S$ .

Các muối dinh dưỡng được sinh vật lấy từ đất hay từ môi trường nước xung quanh mình (đối với sinh vật sống trong nước) để cấu tạo nên cơ thể và tham gia vào các quá trình trao đổi chất của sinh vật, qua đó, cũng như khi sinh vật chết đi, chúng lại được trả lại cho môi trường.

Trong môi trường nước, muối không chỉ là nguồn thức ăn mà còn có vai trò điều hoà áp suất thẩm thấu và ion của cơ thể, duy trì sự ổn định của đời sống trong môi trường mà hàm lượng muối và ion (nhất là các cation) thường xuyên biến động.

Nước và muối đều là nguồn vật chất cung cấp cho đời sống của sinh vật, song nước còn là dung môi hoà tan các loại muối, giúp cho thực vật có khả năng tiếp nhận nguồn muối. Ở môi trường trên cạn, có những nơi giàu muối nhưng khô hạn, thực vật cũng không thể khai thác được nguồn muối để tồn tại và phát triển. Mối quan hệ giữa các loại muối trong môi trường cũng tương tự như muối và nước, Chẳng hạn một cây bị đói muối nitơ thì bộ rễ không sinh trưởng được, và như vậy cây cũng rơi vào

tình trạng không hấp thụ được muối photpho, mặc dù trong vùng muối photpho không hiếm..

Trong “dung dịch đất” thành phần và tỷ lệ các muối, tỷ lệ các anion và cation bị biến động do sự biến động của pH hay sự có mặt nhiều hoặc ít các ion  $H^+$  và  $OH^-$ . Trong đất có pH thấp (acid) thì nhôm, sắt, mangan, đồng, kẽm... ở trạng thái hoà tan nhiều trong dung dịch, đôi khi gây độc cho thực vật. Đất có pH = 6,5 - 7,0 thì sắt, nhôm kết tủa hoàn toàn. Phản ứng của dung dịch đất còn ảnh hưởng tới hoạt động của hệ sinh vật đất, qua đó ảnh hưởng đến nguồn muối dinh dưỡng trong đất và cuối cùng đối với đời sống thực vật.

Trong quang hợp của thực vật và trao đổi chất của động vật nhờ các enzym, các enzym này được sử dụng cho sự tăng trưởng và phát triển với những hàm lượng khác nhau. Những nguyên tố cần với số lượng tương đối lớn gọi là những nguyên tố đại lượng, trung bình mỗi loại đạt 0,2% hoặc nhiều hơn theo khối lượng khô của chất hữu cơ. Những nguyên tố vi lượng là những nguyên tố cần với số lượng rất ít hay dạng vết, thường nhỏ hơn 0,2% theo khối lượng khô của chất hữu cơ.

Những nguyên tố đại lượng gồm hai nhóm: Nhóm 1 là các nguyên tố chứa 1% theo khối lượng khô của chất hữu cơ như C, H, O, N, và P; nhóm 2 chỉ chiếm từ 0,2 - 1,0% như S, Cl, K, Na, Ca, Mg, Fe và Cu. Chúng đóng vai trò rất quan trọng như thành phần cấu trúc chất nguyên sinh, duy trì sự ổn định acid - baz trong dịch tế bào, xoang cơ thể...

Những nguyên tố vi lượng đã biết As, Bo, Cr, Co, Fl, I, Mn, Mo, Ni, Se, Si, Zn,... Thực tế một số nguyên tố là đại lượng đối với một số loài này, ngược lại một số nguyên tố đại lượng thuộc nhóm thứ 2 lại là vi lượng đối với loài khác, chẳng hạn như Na và Cl là vi lượng đối với một số cây trồng.

Muối là nguồn dinh dưỡng, nơi nào giàu muối nơi đó sinh vật phát triển phong phú, nơi nào thiếu muối sự sống trở nên nghèo nàn. Tuy nhiên muối vừa là yếu tố điều chỉnh vừa là yếu tố giới hạn cả trong trường hợp thiếu muối hoặc thừa muối, nhiều loại muối trong những điều kiện xác định còn gây độc đối với đời sống.

Trong môi trường nước, tỷ lệ các loại muối cũng khá ổn định, duy trì sự sống bình thường của các sinh vật thủy sinh theo 2 khía cạnh: Chất dinh dưỡng và điều hoà áp suất thẩm thấu và tỷ lệ các ion trong cơ thể. Ở nước ngọt, muối chính là cacbonat, còn ở biển là natri clorua. Natri clorua được xem là yếu tố giới hạn của sự phân bố đối với 2 nhóm sinh vật nước ngọt và nước mặn.

Liên quan với nồng độ muối hay áp suất thẩm thấu gây ra bởi sự chênh lệch nồng độ muối giữa cơ thể với nồng độ muối của nước, sinh vật biến được chia thành 3 nhóm:

- Sinh vật biến thẩm thấu (poikiloiosmotic)
- Sinh vật đồng thẩm thấu (homoiosmotic)
- Sinh vật giả đồng thẩm thấu (pseudohomoiosmotic)

Nhóm đầu gồm những sinh vật mà áp suất thẩm thấu của cơ thể biến thiên theo sự biến thiên của áp suất thẩm thấu môi trường. Nhóm thứ 2 gồm những sinh vật có áp suất thẩm thấu của cơ thể ổn định độc lập với sự biến động của áp suất môi trường và chúng có cơ chế điều hoà riêng. Nhóm cuối cùng là những sinh vật biến thẩm thấu, nhưng sống trong điều kiện độ muối của môi trường ổn định.

Những sinh vật sống ở nước ngọt và nước mặn đều là những loài hẹp muối so với sinh vật ở nước lợ, rộng muối.

Giữa nước ngọt và nước mặn, còn gặp những loài di cư hoặc từ sông ra biển (Katadromy) hoặc từ biển vào sông (Anadromy). Chúng có cơ chế riêng điều chỉnh áp suất cả 2 chiều, khi tiến hành di cư từ môi trường này đến môi trường khác.

#### 6. Các chất khí và ảnh hưởng đối với sinh vật.

Thành phần các khí của khí quyển từ lâu đã ổn định một cách tuyệt vời, ngoại trừ con người đang huỷ hoại sự cân bằng đó bằng các hoạt động của mình.

Trong khí quyển (atmosphere), trữ lượng khí chính (khoảng 70%) nằm trong một lớp mỏng gần mặt đất gọi là tầng đối lưu (troposphere) với bề dày 16-18 km ở xích đạo và 9 km ở hai cực. Trong tầng này luôn luôn có chuyển động đối lưu của khối không khí bị nung nóng từ mặt đất nên thành phần khí khá đồng nhất. Tầng đối lưu gồm 2 lớp:

- Lớp dưới: dày 3 km, chịu tác động của các yếu tố địa lý (vĩ độ, địa hình, đại dương...) và chứa chủ yếu là hơi nước, bụi và các hiện tượng thời tiết chính như mây, mưa, mưa đá, tuyết, bão...

- Lớp trên là khí quyển tự do (tropopause).

Sự chu chuyển của khí tầng đối lưu có tác động điều chỉnh thời tiết và những biến đổi của nó.

Phía trên tầng đối lưu là tầng bình lưu (stratosphere). Ở tầng này sự phân bố của khí phụ thuộc vào mật độ của chúng. Độ cao của tầng này lên đến 80 km với nhiệt độ tăng dần. Đáy của tầng bình lưu là lớp ozôn ( $O_3$ ) rất mỏng với hàm lượng khoảng 7-8ppm, nhưng hấp thụ tới 90% lượng bức xạ tử ngoại, chỉ cho qua 10%, đủ thuận lợi cho sự sống của các loài sinh vật. Tầng ozôn hiện tại đang bị huỷ hoại và bị thủng thành lỗ lớn do hoạt động của con người.

Phía trên tầng bình lưu là tầng trung lưu (mesosphere), ở tầng này nhiệt độ lại giảm theo chiều cao. Tiếp theo tầng trung lưu là tầng nhiệt quyển (thermosphere), nơi nhiệt độ bắt đầu tăng theo độ cao. Cuối cùng là tầng ngoại quyển (exosphere) bắt đầu từ độ cao 500 km trở lên.

Không khí nhờ sự chuyển động không ngừng mà đảm bảo cho nó có phần ổn định. Không khí là hỗn hợp các chất có dạng khí, có thành phần là 78% nitơ ( $N_2$ ), 21% oxy ( $O_2$ ), 0,03% carbonic ( $CO_2$ ), 0,93% argon (Ar), 0,005% helium (He).... Ngoài ra, không khí còn chứa một hàm lượng hơi nước nhất định, các hợp chất bản ở thể rắn hay thể khí, trước hết là  $SO_2$ , các chất chứa nitơ dễ bay hơi, các chất galogen, bụi.

Những khí đóng vai trò quan trọng trong khí quyển là oxy ( $O_2$ ), cacbon dioxyt ( $CO_2$ ), nitơ ( $N_2$ )... chỉ phối đến mọi hoạt động của sinh giới.

6.1 oxy ( $O_2$ ) :  $O_2$  cần thiết cho sinh vật trong quá trình hô hấp, tham gia vào quá trình oxy hoá hoá học và oxy hoá sinh học. Khí quyển rất giàu  $O_2$ , chiếm gần 21% thể tích.

Đối với khí quyển,  $O_2$  ít trở thành yếu tố giới hạn, nhưng trong môi trường nước, ở nhiều trường hợp lại trở thành rất thiếu (yếu tố giới hạn), đe dọa đến cuộc sống nhiều loài, nhất là trong các thủy vực nông hoặc trong các thủy vực phú dưỡng (Eutrophication). Hàm lượng  $O_2$  trong nước rất biến động do hô hấp của sinh vật, do sự phân huỷ hiếu khí các chất hữu cơ bởi vi sinh vật và do các quá trình oxy hoá hay yếu tố vật lý khác như khi nhiệt độ nước và hàm lượng muối tăng thì hàm lượng  $O_2$  giảm, nhiều trường hợp bằng 0, nhất là khi mặt nước bị phủ váng dầu, trong khối nước chứa nhiều hợp chất hữu cơ đang bị phân huỷ...

Các loài sinh vật sống trong nước có nhiều hình thức thích nghi với những biến đổi của hàm lượng  $O_2$  như có vỏ mỏng, dễ thấm  $O_2$ , có các cơ quan hô hấp phụ bên cạnh các cơ quan hô hấp chính, mở rộng lá mang, tăng bề mặt tiếp xúc với môi trường nước, tăng lượng hemoglobin trong huyết tương khi hàm lượng  $O_2$  giảm, có quá trình hô hấp nội bào hoặc sống tiềm sinh khi thiếu  $O_2$ , nhiều loài còn có khả năng tiếp nhận  $O_2$  tự do từ khí quyển qua da (các đại diện của Periophthalmidae, Amphibia...) hay qua ống ruột hay qua các cơ quan trên mang (cá thuộc họ Claridae, Ophiocephalidae, Anabantidae...), một số cây ngập mặn vùng ngập triều còn phát triển hệ thống rễ thở như các loài thuộc họ Mắm (Avicenniaceae), họ Bần (Sonneratiaceae), họ Đước (Rhizophoraceae).

## 6.2. Khí dioxit cacbon ( $CO_2$ )

Khí  $CO_2$  chiếm một lượng nhỏ trong khí quyển, khoảng 0,03% về thể tích, hàm lượng này thay đổi ở các môi trường khác nhau. Ở môi trường đất, trong các lớp đất sâu, khi hàm lượng  $CO_2$  tăng còn  $O_2$  giảm

thì quá trình phân huỷ các chất bởi vi sinh vật sẽ chậm lại hoặc sản phẩm cuối cùng của sự phân huỷ sẽ khác đi so với điều kiện thoáng khí.

Mặc dầu hàm lượng  $\text{CO}_2$  trong khí quyển thấp, song  $\text{CO}_2$  hoà tan cao trong nước, ngoài ra trong nước còn được bổ sung  $\text{CO}_2$  từ hoạt động hô hấp của sinh vật và từ sự phân huỷ các chất hữu cơ từ nền đáy...do vậy mà giới hạn cuối cùng của  $\text{CO}_2$  không có giá trị gì so với  $\text{O}_2$ . Hơn nữa  $\text{CO}_2$  trong nước đã tạo nên 1 hệ đệm, duy trì sự ổn định của giá trị pH ở mức trung bình, thuận lợi cho đời sống của sinh vật thủy sinh.

Nguồn dự trữ  $\text{CO}_2$  quan trọng trong nước hay trong khí quyển nói chung rất lớn, tồn tại dưới các dạng  $\text{CaCO}_3$  và các hợp chất hữu cơ có chứa C (các nhiên liệu hoá thạch (than đá), dầu mỏ và khí đốt)

Hiện tại, hàm lượng  $\text{CO}_2$  trong khí quyển đang ngày một gia tăng do hoạt động của con người. Hậu quả môi trường của hiện tượng đó rất lớn

### 6.3. Khí Nito (Nitrogen - $\text{N}_2$ )

Khí  $\text{N}_2$  là một khí trơ, không có hoạt tính sinh học đối với phần lớn các loài sinh vật. Khí này chiếm tỷ lệ lớn trong khí quyển, tham gia vào thành phần cấu tạo của protein qua sự hấp thụ  $\text{NO}_3^-$  và  $\text{NH}_4^+$  của thực vật. Qua các nghiên cứu cho biết rằng do sự cố định sinh học, hằng năm trong khí quyển hình thành 92 triệu tấn  $\text{N}_2$  liên kết và cũng mất đi do các phản ứng phản nitrat 93 triệu tấn (C.C. Delwiche, 1970).

Quá trình điện hoá và quang hoá hàng năm cũng tạo thành cho sinh quyển khoảng 40 triệu tấn  $\text{N}_2$  liên kết.

Hiện nay, từ sự phát triển của công nghiệp, con người đã phát thải vào khí quyển một lượng nitơ oxyt ( $\text{NO}_x$ ) khá lớn, trên 70 triệu tấn mỗi năm. Nitơ dioxyt ( $\text{NO}_2$ ) cũng có thể làm tăng quá trình tổng hợp protein thông qua dãy khử  $\text{NO}_2^-$  đến amôn và axit amin, song nitơ dioxyt nói chung rất nguy hiểm, chúng là chất tiền sinh của peroxyacetyl nitrat (PAN), rất độc đối với đời sống của thực vật. PAN xâm nhập vào lá qua lỗ khí, có tác dụng hạn chế cường độ quang hợp do lục lạp bị tổn thương, kìm hãm việc chuyển các điện tử và làm nhiễu loạn hệ enzym có liên quan đến quá trình quang hợp.



## 2. Các yếu tố sinh học

Các yếu tố sinh học rất đa dạng, tạo nên sự gắn bó mật thiết giữa sinh vật với sinh vật, đưa đến sự chu chuyển của vật chất và sự phân tán năng lượng trong các hệ sinh thái. Chúng được xếp trong tám nhóm chính sau đây (bảng 1)

**Bảng 1. Các mối quan hệ chính giữa sinh vật với sinh vật**

tt	Các mối tương tác	Các loại		Đặc trưng của mối tương tác	Ví dụ	
		1	2		Loài 1	Loài 2
1	Trung tính (Neutralism)	0	0	Hai loài không gây ảnh hưởng cho nhau	Khỉ, Hồ	Chồn, Bướm
2	Hãm sinh (Amensalism)	0	-	Loài 1 gây ảnh hưởng lên loài 2, loài 1 không bị ảnh hưởng	Vi khuẩn lam	Động vật nổi
3	Cạnh tranh (Competition)	-	-	Hai loài gây ảnh hưởng lẫn nhau	Lúa, Bão	Cỏ dại, Linh cẩu
4	Con mồi - vật dữ (Predation)	-	+	Con mồi bị vật dữ ăn thịt, con mồi có kích thước nhỏ; số lượng đông, vật dữ có kích thước lớn, số lượng ít	Chuột, Nai	Mèo, Hồ
5	Vật chủ - ký sinh (Parasitism)	-	+	Vật chủ có kích thước lớn, số lượng ít, vật ký sinh có kích thước nhỏ, số lượng đông	Gia cầm, Gia súc	Giun, Sán
6	Hội sinh (Commensalism)	+	0	Loài sống hội sinh có lợi,, loài được hội sinh không có hại và chẳng có lợi	Cua, Cá bống	Giun, Erechis
7	Tiền hợp tác (Pro-Tocooperation)	+	+	Cả hai loài có lợi nhưng không bắt buộc	Sáo	Trâu
8	Cộng sinh hay hỗ sinh (Symbiose, Mutualism)	+	+	Cả hai đều có lợi, nhưng bắt buộc phải sống với nhau	Nấm, San hô, Vi sinh vật	Tảo, Tảo, Trâu, bò

Trong 8 mối quan hệ trên ta có thể gộp lại thành 3 nhóm lớn: Mối quan hệ bằng quan (hay trung tính), các mối tương tác âm (hãm sinh, cạnh tranh, vật dữ - con mồi, ký sinh - vật chủ) và các mối tương tác dương (hội

sinh, tiền hợp tác và cộng sinh). Những mối tương tác trên sẽ được trình bày chi tiết ở chương quần thể và quần xã sinh vật.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

### I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Trần Kiên, Phan Nguyên Hồng. 1990. Sinh thái học đại cương. NXB Giáo dục, Hà Nội.
2. Odum, E.P. 1971. Cơ sở Sinh thái học (Sách dịch). NXB Đại học và Trung học chuyên nghiệp, Hà Nội.
3. Vũ Trung Tạng. 2000. Cơ sở Sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội.
4. Dương Hữu Thời. 1998. Cơ sở Sinh thái học. NXB Đại Học Quốc Gia Hà Nội, Hà Nội.
5. Mai Đình Yên. 1990. Cơ sở Sinh thái học. Tủ sách Trường Đại học Tổng Hợp Hà Nội.

### II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

6. Crawley M. J. 1997. Plant Ecology. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Publishing.
7. Ian Deshmukh. 1986. Ecology and Tropical Biology. Oxford London

### III. TÀI LIỆU TIẾNG PHÁP

8. Roger Dajoz. 1972. Précis d'écologie. Dunos Paris.

## Chương 2

# QUẦN THỂ SINH VẬT

### I. Định nghĩa

Quần thể là nhóm cá thể cùng một loài hoặc dưới loài, khác nhau về giới tính; về tuổi và về kích thước, phân bố trong vùng phân bố của loài, chúng có khả năng giao phối tự do với nhau (trừ dạng sinh sản vô tính) để sinh ra các thế hệ mới hữu thụ. Ví dụ: quần thể cá mè cờ hoa (*Clupanodon thrissa* L.) di cư vào sông Hồng để sinh sản, quần thể cây mua (*Melastoma candidum* L.) sống ở các vùng đồi trung du.

Quần thể là một tổ chức sinh học ở mức cao, được đặc trưng bởi những tính chất mà cá thể không bao giờ có như cấu trúc về giới tính, về tuổi, mức sinh sản, mức tử vong - sống sót và sự dao động số lượng cá thể của quần thể...

Do là một nhóm cá thể của loài nên những loài nào có vùng phân bố hẹp, điều kiện môi trường khá đồng nhất thường hình thành một quần thể. Đó là những loài đơn hình (*Monomorphis*). Ngược lại, những loài có vùng phân bố rộng, điều kiện môi trường không đồng nhất ở những vùng khác nhau của vùng phân bố thì thường tạo nên nhiều quần thể thích nghi với các điều kiện đặc thù của từng địa phương. Đó là loài đa hình (*Polymorphis*). Trong những trường hợp như thế, ở những quần thể, nhất là những quần thể sống xa với quần thể ban đầu, nhất là bị cách li bởi các chướng ngại không gian (núi, sông, biển...) và thời gian sẽ xuất hiện những khác biệt lớn, trước hết là những khác biệt về đặc tính sinh thái, sinh lý....sau nữa là sự khác biệt về di truyền, tạo nên các chủng sinh thái, chủng sinh lý, chủng di truyền. Chướng ngại trở nên đáng kể, tạo nên sự cách li của quần thể về mặt di truyền thì một loài mới được hình thành. Đây là một trong những cơ chế quan trọng trong sự phân hoá và tiến hoá của các loài. Tính đa hình càng lớn, loài càng dễ dàng thích nghi với sự biến động có tính chu kỳ hay bất thường của các yếu tố môi trường trong vùng phân bố rộng của mình.

Ý nghĩa sinh học quan trọng của quần thể chính là khả năng khai thác nguồn sống, trước hết là năng lượng một cách hợp lý nhất. Chiến lược năng lượng tối ưu là khuynh hướng chủ đạo để xác lập và phát triển cấu trúc của quần thể. Môi trường, như N.P. Naumov (1961) đã chỉ ra, là trường tập trung và truyền đạt thông tin trong các mối quan hệ, nghĩa là trường của các tín hiệu sinh học có khả năng tạo nên sự hợp tác của các thành viên cấu trúc nên quần thể.

Đối với con người, ý nghĩa quan trọng nhất của quần thể là khả năng hình thành sinh khối của nó hay khả năng tạo nên chất hữu cơ dưới

dạng các cơ thể sinh vật mà con người có thể lựa chọn cho mục đích sử dụng của mình (những sản phẩm có lợi, không có lợi, có hại). Tất nhiên, nhịp điệu, hiệu suất và đặc tính của chất hữu cơ được tạo ra phụ thuộc vào đặc tính của quần thể và vào các điều kiện môi trường mà quần thể đó sống.

## **II. Cấu trúc của quần thể**

Các quần thể sinh vật không đồng nhất về các thành phần và sự phân bố của các cá thể trong không gian. Đặc tính cấu trúc của quần thể được thể hiện trên nhiều khía cạnh khác nhau như kích thước và mật độ, cấu trúc tuổi, cấu trúc giới tính và sinh sản...

### **1. Kích thước và mật độ của quần thể**

#### **1.1. Kích thước**

Kích thước của quần thể là số lượng (số cá thể) hay khối lượng (g, kg, tạ ...) hay năng lượng (kcal hay calo) tuyệt đối của quần thể, phù hợp với nguồn sống và không gian mà quần thể chiếm cứ. Những quần thể phân bố trong không gian rộng, nguồn sống dồi dào có số lượng đông hơn so với những quần thể có vùng phân bố hẹp và nguồn sống bị hạn chế.

Trong điều kiện nguồn sống bị giới hạn, những loài có kích thước cá thể nhỏ thường tồn tại trong quần thể đông, nhưng sinh khối (khối lượng sinh vật hay sinh vật lượng) lại thấp, ví dụ: vi khuẩn, các vi tảo..., ngược lại những loài có kích thước cá thể lớn hơn lại có kích thước quần thể nhỏ nhưng sinh khối lại cao, ví dụ như thân mềm, cá, chim, các loài cây gỗ.... Mỗi quan hệ thuận nghịch giữa số lượng quần thể và kích thước của các cá thể được kiểm soát chủ yếu bởi nguồn nuôi dưỡng của môi trường và đặc tính thích nghi của từng loài, đặc biệt là khả năng tái sản xuất của nó.

Trong một loài, số lượng cá thể của quần thể càng đông thì trường di truyền càng lớn, trị sinh thái đối với các yếu tố môi trường càng được mở rộng. Do vậy, trong điều kiện môi trường càng biến động mạnh thì ở những quần thể lớn, khả năng sống sót của các cá thể cao hơn và quần thể dễ dàng vượt được những thử thách, duy trì được sự tồn tại của mình so với những quần thể có kích thước nhỏ.

Ở vùng vĩ độ thấp, điều kiện môi trường khá ổn định, quần thể thường có kích thước nhỏ hơn so với vùng ôn đới nơi điều kiện môi trường biến động mạnh. Cũng nhờ số lượng ít, nhiều quần thể sinh vật biến của vùng vĩ độ thấp dễ dàng xâm nhập vào các thủy vực nội địa, tham gia vào việc hình thành các khu hệ động, thực vật nước ngọt..

Kích thước của quần thể trong một không gian và một thời gian nào đó được diễn tả theo công thức tổng quát sau:

$$N_t = N_0 + B - D + I - E$$

Trong đó:  $N_t$  : Số lượng cá thể của quần thể ở thời điểm  $t$   
 $N_0$  : Số lượng cá thể của quần thể ban đầu,  $t = 0$   
 $B$ : Số cá thể do quần thể sinh ra trong khoảng thời gian từ  $t_0$  đến  $t$   
 $D$ : Số cá thể của quần thể bị chết trong khoảng thời gian từ  $t_0$  đến  $t$   
 $I$ : Số cá thể nhập cư vào quần thể trong khoảng thời gian từ  $t_0$  đến  $t$   
 $E$ : Số cá thể di cư khỏi quần thể trong khoảng thời gian từ  $t_0$  đến  $t$ .

Trong công thức trên, bản thân mỗi một số hạng cũng mang những thuộc tính riêng, đặc trưng cho loài và biến đổi một cách thích nghi với sự biến động của các yếu tố môi trường.

**Ở một số quần thể sinh vật cố định như thực vật bậc cao, trong quá trình khảo sát kích thước quần thể người ta thường bỏ qua hai thông số nhập cư và di cư.**

## 1.2. Mật độ của quần thể

Mật độ của quần thể là số lượng cá thể hay sinh khối, năng lượng của quần thể tính trên một đơn vị diện tích hay thể tích mà quần thể đó sinh sống.

Ví dụ, mật độ của một loài sâu hại lúa được dự báo là 8 con/m<sup>2</sup>, mật độ dân số ở Tây Nguyên là 52 người/km<sup>2</sup>, mật độ tảo *Skeletonema costatum* là 96.000 tế bào/lít. Mật độ được biểu diễn bằng số lượng cá thể chỉ ra khoảng cách trung bình giữa các cá thể với nhau, khối lượng chỉ ra mức độ tập trung của chất sống; còn năng lượng chỉ ra đặc tính nhiệt động học của quần thể. Như vậy, tùy theo mục đích nghiên cứu mà người ta sử dụng các đơn vị đo lường mật độ khác nhau.

Mật độ quần thể có ý nghĩa sinh học rất quan trọng, như một tín hiệu sinh học, thông tin cho quần thể về trạng thái số lượng của mình nhiều hay ít để tự điều chỉnh. Khi mật độ quá cao, không gian sống trở nên chật hẹp, mức ô nhiễm tăng; nguồn thức ăn, nước uống suy giảm, sự cạnh tranh trong nội bộ loài tăng. Những hiện tượng trên dẫn đến giảm mức sinh sản, nhưng mức tử vong tăng, và do đó kích thước quần thể tự điều chỉnh theo hướng thu hẹp, phù hợp với sức chịu đựng của môi trường. Nếu mật độ của quần thể lại quá thấp sẽ xuất hiện một bức tranh hoàn toàn ngược lại.

Như vậy mỗi loài, mỗi quần thể của loài trong những điều kiện sống cụ thể của mình đều có một mật độ xác định - một chỉ số đóng vai trò quan trọng trong cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể.

Để xác định mật độ của quần thể, người ta xây dựng nên nhiều phương pháp, phù hợp với những đối tượng nghiên cứu khác nhau.

- Đối với vi sinh vật, phương pháp xác định mật độ là đếm khuẩn lạc trong môi trường nuôi cấy từ một thể tích xác định của dung dịch chứa chúng.

- Đối với thực vật nổi và động vật nổi (phytoplankton và zooplankton), mật độ được xác định bằng cách đếm các cá thể của một thể tích nước xác định trong những phòng đếm đặc biệt trên kính lúp, kính hiển vi...

- Đối với thực vật, động vật đáy (loài ít di động) mật độ được xác định trong các ô tiêu chuẩn. Những ô tiêu chuẩn này được phân bố trên những điểm và tuyến (hoặc lát cắt) chia khoá trong vùng nghiên cứu.

- Đối với cá sống trong các thủy vực, nhất là trong các thủy vực nội địa, người ta sử dụng phương pháp đánh dấu, thả ra, bắt lại và sử dụng các công thức sau để từ đó suy ra mật độ:

$$N = \frac{CM}{R} \quad (\text{Petersen, 1896}) \text{ hoặc}$$

$$N = \frac{(M+1)(C+1) - (R+1)}{R+1} \quad (\text{Seber, 1982})$$

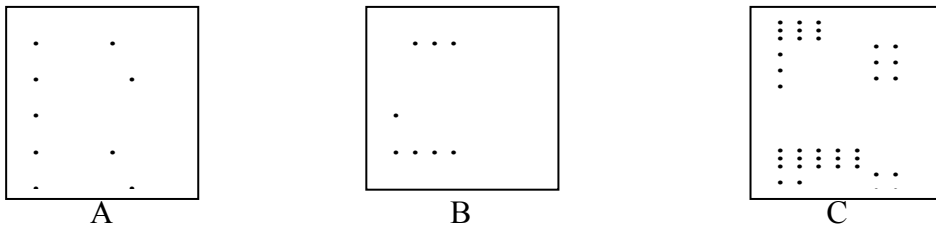
Trong đó: N: Số lượng cá thể của quần thể  
M: Số cá thể được đánh dấu ở lần thu mẫu đầu tiên  
C: Số cá thể bắt được ở lần lấy mẫu thứ 2  
R: Số cá thể có đánh dấu xuất hiện ở lần thu mẫu thứ 2

Đối với những nhóm động vật lớn (như các loài chim, thú) ngoài việc quan sát trực tiếp (nếu có thể) còn sử dụng những phương pháp gián tiếp như đếm số tổ chim (những chim định cư, biết làm tổ), dấu chân (của thú) trên đường đi kiếm ăn, số con bị mắc bẫy trong một ngày đêm... Để có được số liệu đáng tin cậy thì những quan sát, những nghiên cứu cần được tiến hành liên tục hoặc theo những chu kỳ xác định được lập đi lập lại nhiều lần và bằng sự phối hợp nhiều phương pháp trên một đối tượng cũng như ứng dụng các phương tiện kỹ thuật hiện đại (ghi âm, ghi hình, đeo các phương tiện phát tín hiệu...)

## 2. Cấu trúc không gian của quần thể

### 2.1. Các dạng phân bố của cá thể

Cấu trúc không gian của quần thể được hiểu là sự chiếm cứ không gian của các cá thể. Các cá thể của quần thể phân bố trong không gian theo 3 cách: phân bố đều, phân bố theo nhóm (hay điểm) và phân bố ngẫu nhiên.



**Hình 2. Ba dạng phân bố chủ yếu của các cá thể trong quần thể.**  
**A: Phân bố đều. B: phân bố ngẫu nhiên. C: Phân bố theo nhóm (điểm).**

**Phân bố đều:** Gặp ở những nơi môi trường đồng nhất (nguồn sống phân bố đồng đều trong vùng phân bố) và sự cạnh tranh về không gian giữa các cá thể rất mạnh hoặc tính lãnh thổ của các cá thể rất cao.

**Phân bố ngẫu nhiên:** Gặp trong trường hợp khi môi trường đồng nhất, hoặc các cá thể không có tính lãnh thổ cao, cũng không có xu hướng hợp lại với nhau thành nhóm.

**Phân bố theo nhóm** rất thường gặp trong thiên nhiên khi môi trường không đồng nhất và các cá thể có khuynh hướng tụ tập lại với nhau thành nhóm hay thành những điểm tập trung. Đây là hình thức phân bố phổ biến trong tự nhiên.

## 2.2. Sự tụ hợp, nguyên lý Allee và vùng an toàn.

Trong cấu trúc nội tại của hầu hết các quần thể ở những thời gian khác nhau thường xuất hiện những nhóm cá thể có kích thước khác nhau, tạo nên sự tụ hợp của các cá thể. Điều này có liên quan đến những nguyên nhân sau:

- + Do sự khác nhau về điều kiện môi trường cục bộ của nơi sống.
- + Do ảnh hưởng của sự biến đổi điều kiện thời tiết theo ngày đêm hay theo mùa.
- + Liên quan đến quá trình sinh sản của loài .
- + Do tập tính xã hội ở các động vật bậc cao.

**Sự tụ hợp có thể gia tăng tính cạnh tranh giữa các cá thể về chất dinh dưỡng, thức ăn hay không gian sống, song những hậu quả không thuận lợi đó lại được điều hoà cân bằng là nhờ chính sự quần tụ tạo điều kiện sống sót cho cả nhóm nói chung.**

Mức độ tụ hợp cũng như mật độ lớn mà trong đó sự tăng trưởng và sự sống sót của các cá thể đạt được tối ưu (optimum) lại thay đổi ở những loài khác nhau và trong những điều kiện khác nhau. Vì thế sự “thừa dân” (không có tụ hợp) hay “quá đông dân” đều gây ra những ảnh hưởng giới hạn. Đó chính là nguyên lý Allee.

Dạng tụ hợp đặc biệt gọi là sự “hình thành vùng cư trú an toàn”. Ở đây những nhóm động vật có tổ chức xã hội thường cư trú ở phần trung

tâm thuận lợi nhất, từ đó chúng toả ra vùng xung quanh để kiếm ăn hay để thoả mãn các nhu cầu khác rồi lại trở về trung tâm. Một số trong những loài động vật thích nghi nhất với các điều kiện sống trên mặt đất đã sử dụng chiến lược này, trong đó gồm cả sáo đá và con người (Odum, 1983).

Ở thực vật sự tụ hợp liên quan chủ yếu đến sự khác biệt về điều kiện sống, những biến đổi về thời tiết hay sinh sản. Trong điều kiện tụ hợp, thực vật chống chọi với gió to, sóng lớn, giảm sự thoát hơi nước, duy trì nguồn lá rụng làm “phân bón” khi bị phân huỷ, tuy nhiên trong sự tụ hợp các cá thể phải chia sẻ muối khoáng, ánh sáng. ở động vật, hậu quả của sự tụ hợp là nạn ô nhiễm do chất tiết, chất thải từ chúng, song mặt lợi được đền bù là sự bảo vệ, chống chọi với kẻ thù tốt hơn, nhiều loài (ví dụ như cá) sống ổn định hơn trong hoàn cảnh nước bị nhiễm độc nhờ sự trung hoà của chất tiết và chất nhầy từ cá.

Nhiều loài chim sống đàn không thể sinh sản có kết quả nếu như chúng sống thành nhóm quá nhỏ (Darling, 1983). W.C. Allee cũng chỉ ra rằng, sự hợp tác nguyên thủy (tiền hợp tác) như thế còn gặp ở nhiều loài động vật bắt đầu có tổ chức xã hội sơ khai và đạt tới mức hoàn thiện ở xã hội loài người.

### 2.3. Sự cách ly và tính lãnh thổ

Những yếu tố đưa đến sự cách ly hay sự ngăn cách của các cá thể, các cặp hay những nhóm nhỏ của một quần thể trong không gian là do:

- + Sự cạnh tranh về nguồn sống ít ỏi giữa các cá thể
- + Tính lãnh thổ, kể cả những phản ứng tập tính ở động vật bậc cao hay những cơ chế cách ly về mặt hoá học (chất kháng sinh...) ở thực vật, vi sinh vật, động vật bậc thấp.

Trong cả 2 trường hợp đều đưa đến sự phân bố ngẫu nhiên hay phân bố đều của các cá thể trong không gian. Vùng hoạt động của các cá thể, của một cặp hay một nhóm gia đình động vật có xương sống hay không xương sống bậc cao thường bị giới hạn về không gian. Không gian đó được gọi là phần “đất” của gia đình hay cá thể. Nếu phần đất này được bảo vệ nghiêm ngặt, không chồng chéo sang phần của “láng giềng” thì được gọi là lãnh thổ.

Tính lãnh thổ được bộc lộ rõ nét ở động vật có xương sống, một số chân khớp (Arthropoda) có tập tính sinh sản phức tạp, xuất hiện khi xây tổ đẻ trứng và bảo vệ con non.

Ngược với sự tụ hợp, sự cách ly của các cá thể trong quần thể có thể làm giảm cạnh tranh về nguồn sống thiết yếu hoặc đảm bảo những cái cần cho những chu kỳ sinh sản phức tạp (ở chim). Trong thiên nhiên cách sống tụ hợp và cách ly xuất hiện ngay trong các cá thể của quần thể và biến đổi phụ thuộc vào hoạt động chức năng cũng như các điều kiện khác



nhau ở từng giai đoạn của chu kỳ sống. Ví dụ, cách ly lãnh thổ trong khi sinh sản, họp đàn trong trú đông, trong săn mồi.

Ở những nhóm tuổi khác nhau hay khác nhau về giới tính, các cá thể cũng chọn cách sống khác nhau, chẳng hạn như con non thích sống tụ họp, con trưởng thành thích sống cách ly.

### 3. Thành phần tuổi

Quần thể bao gồm nhiều cá thể do vậy gồm nhiều nhóm tuổi, chúng có quan hệ mật thiết với nhau về mặt sinh học, tạo nên cấu trúc tuổi của quần thể. Tuổi là khái niệm để chỉ thời gian sống và đã sống của cá thể, tuổi được tính theo các đơn vị thời gian khác nhau, tùy thuộc vào đời sống cá thể dài hay ngắn (giờ, ngày, tuần, tháng năm hoặc số lần lột xác).

Tỷ lệ giữa các nhóm tuổi của từng thể hệ có ý nghĩa quan trọng trong nghiên cứu sinh thái học và trong thực tế sản xuất. Nếu xếp chồng số lượng các nhóm tuổi theo các thế hệ từ non đến già ta có tháp tuổi.

Cấu trúc tuổi của các quần thể khác nhau của loài hay của các loài khác nhau có thể phức tạp hay đơn giản, liên quan với tuổi thọ trung bình của quần thể hay của loài cao hay thấp. Chẳng hạn cấu trúc tuổi của quần thể cá mè còi hoa (*Clupanodon thrissa*) ở vùng cửa sông Hồng gồm 5 nhóm tuổi (Vũ Trung Tạng, 1971, 1997), đơn giản hơn so với cấu trúc tuổi của cá trích (*Clupea harengus*) sống ở các vực nước ôn đới có tuổi dao động từ 10 - 25 tuổi (Nikolski, 1974). Ngay trong loài (*Clupanodon thrissa*), quần thể cá di cư vào hạ lưu sông Hồng sinh sản cũng có cấu trúc tuổi đơn giản hơn so với quần thể cá sống ở biển (Vũ Trung Tạng, 1997).

Sự sai khác về tỷ lệ các nhóm tuổi trong quần thể, theo Nikolski (1974) không phải là hiện tượng ngẫu nhiên mà mang tính thích nghi rõ rệt.

Cấu trúc tuổi của quần thể thay đổi theo chu kỳ (chu kỳ ngày đêm, chu kỳ tuần trăng và chu kỳ mùa...) liên quan với sự hình thành những thế hệ mới theo chu kỳ.

Trong điều kiện thuận lợi, cấu trúc tuổi thay đổi theo hướng nâng cao vai trò của nhóm tuổi trẻ, còn trong điều kiện khó khăn thì sự thay đổi theo hướng ngược lại.

Trong điều kiện môi trường không ổn định, tỷ lệ các nhóm tuổi thường biến đổi khác nhau do chúng phản ứng khác nhau với cường độ tác động của các yếu tố môi trường. Khi điều kiện môi trường ổn định, tỷ lệ của các nhóm tuổi của quần thể mới được xác lập một cách ổn định vững chắc và mang đặc trưng của loài.

Trong nghiên cứu sinh thái học người ta chia đời sống của cá thể thành 3 giai đoạn tuổi:

+ giai đoạn tuổi I: trước sinh sản

- + giai đoạn tuổi II: đang sinh sản
- + giai đoạn tuổi III: sau sinh sản.

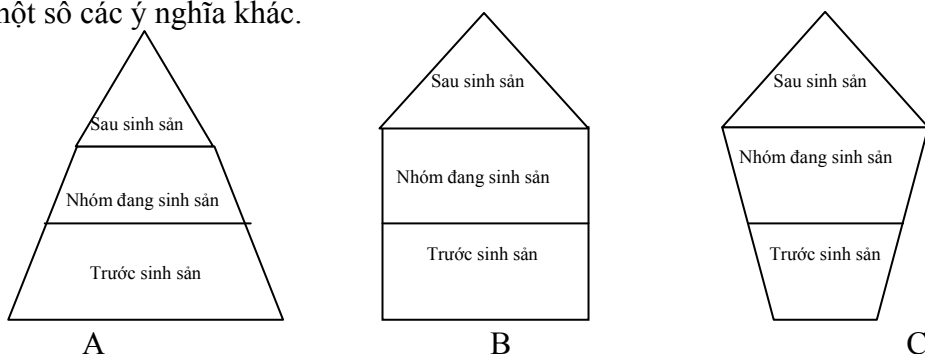
Do đó trong quần thể hình thành 3 nhóm tuổi tương ứng. Mỗi nhóm có ý nghĩa sinh thái khác nhau, tham gia vào cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể.

- Nhóm trước sinh sản là những cá thể chưa có khả năng sinh sản. Sự tăng trưởng của cá thể xảy ra chủ yếu là tăng kích thước và khối lượng. Cơ quan sinh dục và sản phẩm sinh dục đang phát triển để đạt đến trạng thái thành thục ở dạng trưởng thành. Nhóm này là lực lượng bổ sung cho nhóm sinh sản của quần thể.

- Nhóm đang sinh sản là lực lượng tái sản xuất của quần thể. Tùy từng loài mà nhóm này sinh sản 1 lần hay nhiều lần trong đời. Sức sinh sản lớn hay nhỏ phụ thuộc vào tiềm năng sinh học của mỗi loài và thích nghi với mức tử vong cao hay thấp.

- Nhóm sau sinh sản gồm những cá thể không có khả năng sinh sản nữa và chúng có thể sống đến cuối đời.

Khi xếp các nhóm tuổi này kế tiếp lên nhau từ nhóm tuổi I đến nhóm tuổi III, cũng tương tự như khi xếp các thế hệ ta có tháp tuổi, nhưng ở đây cho phép đánh giá xu thế phát triển số lượng của quần thể cũng như một số các ý nghĩa khác.



**Hình 3: Các dạng tháp tuổi đặc trưng: A: Quần thể đang phát triển;**

**B: Quần thể phát triển ổn định; C: Quần thể đang suy giảm.**

Từ hình 2 có thể thấy rằng quần thể A là quần thể trẻ, đang phát triển do nhóm tuổi trước sinh sản chiếm ưu thế, quần thể B là ổn định khi nhóm tuổi trước sinh sản và đang sinh sản có số lượng xấp xỉ nhau, quần thể C là quần thể già, tỷ lệ nhóm tuổi trước sinh sản nhỏ hơn so với nhóm đang sinh sản. Điều đó chỉ ra rằng quần thể này đang trong xu thế suy thoái.

Trong sinh giới không phải tất cả các loài đều có 3 nhóm tuổi, có loài có đầy đủ cả 3 nhóm tuổi, nhưng cũng có loài chỉ có nhóm tuổi trước sinh sản và nhóm đang sinh sản, không có nhóm tuổi sau sinh sản. Một số

loài cá chình (*Anguilla* sp.); cá hồi (*Salmo* sp); cá cháo lớn (*Megalops cyprinoides*) không có nhóm sau sinh sản vì khi đẻ trứng xong, chúng kiệt sức và chết ngay lập tức. Hơn nữa độ dài (tuổi) của mỗi nhóm sinh thái ở các loài khác nhau hoàn toàn không giống nhau và thậm chí còn thay đổi ngay trong một loài, phụ thuộc vào điều kiện sống, sự chăm sóc lứa tuổi còn non và tuổi già. Ví dụ như ở nhiều loài động vật, nhất là côn trùng, thời kỳ trước sinh sản rất dài, thời kỳ sinh sản và sau sinh sản rất ngắn như thiêu thân, ve sầu, chuồn chuồn...ở một số loài chuồn chuồn, thời kỳ trứng và ấu trùng kéo dài 2 năm, sau khi lột xác thành dạng trưởng thành chỉ sống 4 tuần và đẻ trong 1 hoặc 2 ngày. Ở một số loài chim và thú có thời gian sau sinh sản dường như rất ngắn hoặc không có. Ví dụ, nai đuôi đen sống ở đồng cỏ cứng có khả năng sinh sản cho tới khi chết ở tuổi thứ 10, có thể mô tả tháp tuổi sinh thái như sau: 42% số cá thể của quần thể thuộc nhóm trước sinh sản, 58% số cá thể của quần thể đang sinh sản; trong đó 29% thuộc tuổi 1-3 và 29% thuộc tuổi 3-10.

Ở thực vật, một số loài thông sống trên 200 năm, sinh sản trước 10 tuổi, trong khi đó phần lớn thực vật hạt kín cũng với tuổi thọ trên 200 năm, nhưng tuổi trước sinh sản kéo dài tối thiểu 20 năm. Nhìn chung, thời kỳ trước sinh sản của thực vật hạt kín so với đời sống có tỷ lệ 1:10. Những cây có thời kỳ trước sinh sản ngắn thì tuổi thọ cũng thấp, còn loài nào có thời kỳ trước sinh sản dài thì thời kỳ sinh sản và tuổi thọ dài (Kormondy, 1996)

Cấu trúc tuổi và tháp tuổi ở người cũng không sai khác với các tháp chuẩn ở trên. Ở đây cũng có các dạng tháp tuổi đặc trưng cho dân số ở những nước đang phát triển (tháp trẻ), nước phát triển (tháp ổn định) và những nước có dân số “già” (tháp suy thoái).

#### 4. Cấu trúc giới tính và cấu trúc sinh sản

Sự phân chia giới tính là hình thức cao trong sinh sản của sinh giới. Nhờ đó trong sinh sản có sự trao đổi chéo và kết hợp gen giữa các cá thể, tạo nên thế hệ con cái có sức sống cao hơn.

Cấu trúc giới tính là cơ cấu quan trọng của quần thể, mang đặc tính thích ứng đảm bảo hiệu quả sinh sản của quần thể trong những điều kiện thay đổi của môi trường.

Trong thiên nhiên, tỷ lệ chung giữa con đực và con cái là 1:1, song tỷ lệ này biến đổi khác nhau ở từng loài và khác nhau ở các giai đoạn khác nhau trong đời sống ngay trong một loài, đồng thời còn chịu sự chi phối của các yếu tố môi trường (tập tính sống).

- Cấu trúc giới tính bậc I (giống bậc I): là tỉ lệ giữa số lượng cá thể đực và cái của trứng đã thụ tinh. Tỷ lệ này xấp xỉ 1:1 ở đa số các loài động vật.

- Cấu trúc giới tính bậc II (giống bậc II): là tỉ lệ đực/cái ở giai đoạn trứng nở hoặc con non mới sinh. Tỉ lệ này xấp xỉ 1:1 ở đa số các loài động vật.

- Cấu trúc giới tính bậc III (giống bậc III): là tỉ lệ đực/cái ở giai đoạn cá thể trưởng thành.

Cấu trúc giới tính bậc III khác nhau ở các loài khác nhau, đặc biệt quan trọng và có liên quan với tập tính sinh dục và tiềm năng sinh sản ở các loài. ở ngỗng, vịt, gà gô Mỹ (*Tinamidae*), cun cút (*Turnicidae*), thỏ (*Salvillus*) có cấu trúc giới tính bậc III là 60 đực/40 cái. Những loài đa thể (ở nhiều loài như gà, vịt, hươu, nai...) có số lượng cá thể cái nhiều hơn cá thể đực gấp 2-3 lần, thậm chí đến 10 lần. Cấu trúc giới tính bậc III không ổn định mà thay đổi tùy tập tính sinh dục và sinh sản của từng loài chẳng hạn như ở thằn lằn, rắn độc, bò cạp...sau mùa sinh dục (giao phối) số lượng cá thể đực giảm xuống, sau đó lại xấp xỉ bằng nhau. Điều này phụ thuộc vào tỷ lệ tử vong không đồng đều giữa cá thể cái và đực. Ngoài ra, tỉ lệ đực cái của quần thể còn thay đổi tùy theo điều kiện môi trường, ví dụ như kiến nâu rừng (*Formica rufa*) đẻ trứng ở nhiệt độ thấp hơn 20°C thì trứng nở ra hoàn toàn cá thể cái, nhưng ở những nơi có nhiệt độ cao hơn 20°C thì trứng nở ra hoàn toàn cá thể đực.

Khi nghiên cứu về giới tính và sự sinh sản của sinh vật, người ta nhận thấy nhịp điệu tái sản xuất của quần thể tăng lên khi tăng số lượng các cá thể cái, song trong điều kiện đó sức sống của thế hệ con non giảm. Bởi vậy trong điều kiện môi trường thuận lợi, nhiều loài động vật tỷ lệ cá thể cái thường cao, thậm chí có trường hợp trong quần thể chỉ toàn những cá thể cái. Chẳng hạn, trong quần thể giáp xác bậc thấp: giáp xác râu ngành (*Cladocera*) và trùng bánh xe (*Rotatoria*) vào mùa hè không có các cá thể đực. Những quần thể này sinh sản theo kiểu đơn tính như trinh sinh (*Parthenogenese*).

Ở nhiều loài động vật sinh sản lưỡng tính, nhất là động vật thủy sinh, có sự biến đổi luân phiên đều đặn giữa các pha đực và pha cái thì cấu trúc giới tính phụ thuộc vào tuổi của cá thể, ví dụ loài tôm *Pandalus borealis* tham gia vào đàn đẻ trứng ở pha đầu thường là con đực với tuổi 2,5 năm, sau đó chuyển giới tính vào mùa sinh sản tiếp theo. Loài tôm *Solenocera membranaela* có tuổi thọ 3 năm, nhưng 2 năm cuối đời hoạt động như cá thể cái do vậy trong quần thể số lượng con đực ở dạng trưởng thành rất ít.

Tỷ lệ giữa cá thể đực và cái trong quần thể phụ thuộc trước hết vào đặc điểm di truyền của loài, ngoài ra còn chịu sự kiểm soát của điều kiện môi trường như nhiệt độ, độ chiếu sáng và thời gian chiếu sáng. Ví dụ trong điều kiện thí nghiệm với giáp xác bơi nghiêng (*Gammarus duebeni*)

với thời gian được chiếu sáng dài 16 giờ, số lượng cá thể đực nhiều gấp 3-12 lần cá thể cái. Quần thể *Gammarus salinus* khi nuôi ở điều kiện nhiệt độ 5°C, số con đực trong quần thể nhiều gấp 5 lần số con cái, nhưng nếu ở nhiệt độ 23°C thì số cá thể cái nhiều gấp 13 lần số cá thể đực.

Tỷ lệ giới tính của quần thể còn biến đổi khác nhau trong những giai đoạn khác nhau của đời sống, nhất là ở các giai đoạn trước sinh sản, đang sinh sản và sau sinh sản.

Cấu trúc sinh sản là trường hợp cụ thể biểu hiện tỷ lệ giới tính trong quá trình sinh sản. Cấu trúc sinh sản trước hết được xác định bởi cấu trúc giới tính chung mang tính chất của loài và cấu trúc giới tính của giai đoạn trước sinh sản, đang sinh sản và sau sinh sản bởi vì độ dài của từng giai đoạn không đồng nhất ở những loài khác nhau của động vật và thực vật. Cấu trúc này còn phụ thuộc vào cách tham gia sinh sản của các cá thể trong quần thể như kiểu “1 vợ 1 chồng”, kiểu “đa thê”, “đa phu”... Nhiều loài chim sống thành đôi (chim cánh cụt, yến, bồ câu...), nhiều loài thú như voi biển, hải cẩu sống kiểu gia đình (1 con đực, vài ba con cái và đàn con), trong khi đó loài cá hồi *Oncorhynchus gorbuscha* trong họ cá hồi (Salmonidae) một con cái thường tham gia đẻ trứng với nhiều con đực (đến 10 con). Ở loài cá *Crenilabrus ocellatus* một con cái tham gia đẻ trứng với 2 nhóm cá đực, nhóm cá đực lớn lấy tảo *Cladophora* làm tổ cho cá cái, khi cá cái đẻ trứng nhóm cá đực lớn và nhỏ đều tham gia thụ tinh, nhưng sau đó nhóm cá đực lớn đuổi nhóm cá đực nhỏ ra khỏi tổ và làm nhiệm vụ bảo vệ tổ (Nikolski, 1974).

##### 5. Sự phân dị của các cá thể trong quần thể.

Sự phân dị của các cá thể trong quần thể chính là sự khác biệt về chất của các cá thể, về các đặc điểm hình thái và sinh lý. Đó là một trong những thích nghi quan trọng trong việc sử dụng hiệu quả nguồn sống tiềm tàng của môi trường. Đa dạng không chỉ được thể hiện bằng số lượng loài, nơi sống, các hệ sinh thái, trong đó các loài là những thành viên, mà còn được thể hiện bằng sự biến đổi ngay trong nội bộ của loài, bao gồm những biến đổi về gen (Mc Neely & al., 1991).

Sự xuất hiện các quần thể, các nhóm lãnh thổ, nhóm sinh lý, sinh thái... của loài làm giàu các mối quan hệ của loài với môi trường, đồng thời nâng cao khả năng trong việc khai thác và sử dụng môi trường. Tính phân dị của các cá thể trong quần thể được tạo ra bởi cấu trúc như cấu trúc về tuổi, giới tính và sinh sản, trạng thái mùa và nhiều dấu hiệu khác. Ngay trong giới hạn một dạng nào đó (tuổi, giới tính...), các cá thể của quần thể ở mỗi thời điểm cũng không giống nhau và mức độ biến đổi của chúng theo từng dấu hiệu mang đặc tính thích nghi, do đó chúng dễ dàng tồn tại và phát triển. Ví dụ trong quần thể cá *Coregonus lavaretus* tần suất xuất

hiện những cá thể có que mang dài, ngắn rất khác nhau, hoặc như trong quần thể vệt, cá thể đực có mõ lớn và khoẻ hơn so với những con cái...liên quan đến việc khai thác các loại thức ăn khác nhau.

Nhờ những biến dị phong phú của các cá thể mà tính ổn định chung của quần thể được nâng cao và sự toàn vẹn của quần thể, của loài được duy trì trong điều kiện môi trường biến động, nhất là khi sinh vật sống trong các vùng chuyển tiếp (ecotone) như bìa rừng, cửa sông...Ngược lại, sự đa dạng về điều kiện môi trường trong không gian và theo thời gian (bao gồm cả nguồn sống) đã có ảnh hưởng quyết định đến tính đa dạng của sinh vật. Hơn nữa quá trình phân hoá và tiến hoá để có một thế giới sống phong phú và ổn định như ngày nay đã được hình thành nên trong quá trình tiến hoá của các loài, dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quy luật chọn lọc tự nhiên.

### **III. Mối quan hệ của các cá thể trong quần thể**

Mối quan hệ của các cá thể trong quần thể thực chất là mối quan hệ trong nội bộ loài, mối quan hệ này hướng đến việc nâng cao tính ổn định của hệ thống và làm tối ưu hoá mối tương tác giữa quần thể với môi trường, cũng như khả năng đồng hoá và cải tạo môi trường tốt hơn. Những tín hiệu sinh học để tạo nên sự liên kết giữa các cá thể trong quần thể là các pheremon. Pheremon được chia thành pheremon hợp đàn, pheremon sinh sản, pheremon báo động, pheremon làm dấu, dọa nạt..Trong điều kiện mật độ cao, những chất tiết, tiếng rú, kể cả những tác động tâm sinh lý...lại là những tín hiệu kìm hãm nhau.

#### **1. Những mối tương tác âm**

##### **1.1. Đấu tranh trực tiếp**

Đấu tranh trực tiếp giữa các cá thể trong quần thể xảy ra do tranh giành về nơi ở, nơi làm tổ trong mùa sinh sản, vùng dinh dưỡng... hoặc còn biểu hiện trong việc tranh giành con cái của các cá thể đực trong mùa sinh sản, thường gặp ở nhiều loài động vật, từ động vật không xương sống đến động vật có xương sống như bộ hung, cá chọi, chim, hươu tuần lộc. Tuy đấu tranh quyết liệt nhưng con thua cuộc thì bỏ chạy, không đến mức tiêu diệt kẻ yếu như trong đấu tranh khác loài. Hơn nữa đây cũng là cách chọn lọc con đực khoẻ trong sinh sản, giúp cho thế hệ con sinh ra có sức sống cao hơn.

##### **1.2. Quan hệ ký sinh - vật chủ**

Sống ký sinh vào đồng loại không phải không có trong các quần thể nhưng hiếm gặp. Ở một số loài cá sống ở tầng sâu thuộc tổng họ Ceratoidei, loài *Edriolychnus schmidtii* và *Ceratias sp.*, trong điều kiện sống khó khăn của tầng nước không thể tồn tại một quần thể đông, con đực thích nghi với lối sống ký sinh vào con cái. Do cách sống như vậy,

con đực có kích thước rất nhỏ; một số cơ quan tiêu giảm đi (như mắt); cơ quan tiêu hoá biến đổi thành ống chứa dịch; miệng biến thành giác hút, bám vào cơ thể con cái và hút dịch, trừ cơ quan sinh sản là phát triển, đảm bảo đủ khả năng thụ tinh cho cá thể cái trong mùa sinh sản.

### 1.3. Quan hệ con mồi - vật dữ

Mối quan hệ này thể hiện dưới dạng ăn thịt đồng loại và xuất hiện trong các cá thể của quần thể ở những hoàn cảnh khá đặc biệt. Ví dụ ở cá vược (*Perca fluviatilis*) khi điều kiện dinh dưỡng xấu, cá bố mẹ bắt con làm mồi bởi vì cá vược trưởng thành là cá dữ, không có khả năng khai thác nguồn thức ăn khác là các sinh vật phù du (plankton) như các con của mình.

Cá sụn (Chondrichthyes) chủ yếu thụ tinh trong, đẻ ít, trứng và ấu thể phát triển trong tuyến sinh dục của cơ thể mẹ, các ấu thể nở trước ăn trứng chưa nở, ấu thể khoẻ ăn ấu thể yếu. Do vậy trong noãn sào con mẹ có thể có 14-15 trứng được thụ tinh để sinh ra 14-15 con, nhưng thực tế rất ít, thậm chí chỉ 1 con non ra đời, rất khoẻ mạnh và dễ dàng chống chịu được với cuộc sống khắc khe của môi trường.

Tính ăn đồng loại của các loài động vật có xương sống bậc cao rất hiếm gặp, trừ một vài trường hợp khi con non mới sinh bị chết, con mẹ ăn xác của chúng để tránh ô nhiễm nơi nuôi con.

### 2. Những mối tương tác dương

2.1. Sự tụ hợp hay tập trung thành bầy đàn. Là hiện tượng phổ biến nhờ những pheromon hợp đàn và sinh sản. Sự hợp đàn có khi tạm thời (để săn mồi, chống lại vật dữ, sinh sản...) hoặc lâu dài đối với nhiều loài cá, chim, thú sống đàn. Những loài sống đàn thường có “màu sắc đàn” như những tín hiệu sinh học để thông tin cho nhau trong các hoạt động sống. Nhím biển *Echinarachnius*, *Mellita*, *Dendrastei*...dinh dưỡng bằng cách ăn lọc (seston). Chúng tập trung thành đám, con lớn chồng lên con bé, trong cách ăn lọc như thế, những dòng nước thứ sinh gây ra do hoạt động lọc mồi cũng làm tăng hiệu suất sử dụng thức ăn chung cho đàn. Ngoài ra con trưởng thành nằm trên còn có trách nhiệm bảo vệ những lớp con non nằm dưới. Ở loài cá voi không răng và Delphin, những con khoẻ luôn luôn chăm sóc con ốm, yếu bằng cách hợp tác nâng con yếu khi bơi. Nếu có con bị chết, chúng còn đưa xác vào bờ tránh sự ăn thịt của các loài khác. Cua đực Camchatka còn giúp con cái lột xác để mau chóng thoát ra khỏi vỏ.

2.2. Nhiều loài động vật có lối sống xã hội, trong đó còn thiết lập nên con “đầu đàn” bằng các cuộc đọ sức giữa các cá thể. Những hình thức nguyên khai của lối sống xã hội đem lại cho các cá thể của quần thể những lợi ích

thực sự và cuộc sống yên ổn để chống trả với những điều kiện bất lợi của môi trường. Người ta gọi đó là hiệu suất nhóm.

Như vậy, các môi tương tác âm và tương tác dương trong quần thể xuất hiện rất đa dạng làm tăng mối quan hệ hay làm phức tạp thêm cấu trúc của quần thể, do đó quần thể càng ổn định và ngày càng phát triển.

### 3. Động học của quần thể

Mỗi một quần thể đều là một hệ thống với nhiều thông số biến động, chúng tạo nên các biến đổi về trạng thái của hệ thống để đạt mức tối ưu ở mỗi một thời điểm phù hợp với sự biến động của môi trường. Trong điều kiện bất kỳ, hai thông số quan trọng điều chỉnh số lượng và hoạt động chức năng của quần thể là mức sinh sản và mức tử vong. Sự biến động số lượng của quần thể gây ra bởi tốc độ khác nhau của mức sinh sản và mức tử vong; dạng biến động về số lượng và sinh khối của quần thể đối với mỗi loài đều mang tính thích nghi, còn biên độ và đặc tính biến động của quần thể lại được củng cố bằng con đường di truyền.

#### 3.1. Mức sinh sản của quần thể

Mức sinh sản của quần thể là số lượng con được quần thể sinh ra trong một khoảng thời gian xác định. Chẳng hạn quần thể có số lượng ban đầu là  $N_{t_0}$ , sau khoảng thời gian  $\Delta t$  (từ  $t_0$  đến  $t_1$ ) số lượng quần thể là  $N_{t_1}$ , vậy số lượng con mới sinh là  $\Delta N = N_{t_1} - N_{t_0}$ . Tốc độ sinh sản của quần thể theo thời gian sẽ là  $\Delta N / \Delta t$ . Nếu tốc độ đó tính trên mỗi cá thể của quần thể ta có “tốc độ sinh sản riêng tức thời” (ký hiệu là  $b$ ) và:

$$b = \frac{\Delta N}{N \cdot \Delta t}$$

Người ta cũng hay dùng khái niệm “tốc độ sinh sản nguyên” hay tốc độ tái sản xuất cơ bản” (ký hiệu  $R_0$ ) để tính các cá thể được sinh ra theo một con cái trong một nhóm tuổi nào đó với:

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x$$

Trong đó  $l_x$ : mức sống sót riêng, tức là số cá thể trong một tập hợp của một nhóm tuổi thuộc quần thể sống sót đến cuối khoảng thời gian xác định;  $m_x$ : sức sinh sản riêng của nhóm tuổi  $x$ .

Mức sinh sản của quần thể phụ thuộc vào mức sinh sản của từng cá thể và số lần sinh sản trong đời của nó, đồng thời còn phụ thuộc vào các thể hệ tham gia trong đàn sinh sản của quần thể. Các quần thể của loài sống trong những hoàn cảnh khác nhau có mức sinh sản khác nhau, song đều mang đặc tính chung của loài.

Có ba đặc trưng cơ bản để xác định mức sinh của quần thể:

- + Số lượng trứng hoặc con non sau mỗi lần sinh.
- + Thời gian giữa hai lần sinh.



+ Tuổi bắt đầu tham gia sinh sản

Ngoài ra, mật độ và điều kiện sống là hai yếu tố quan trọng có ảnh hưởng đến sức sinh sản của quần thể.

3.1.1. Các dạng sinh sản

Mỗi một loài có thể có một hoặc một số dạng sinh sản đặc trưng. Do đó mỗi quần thể cũng có thể có một hoặc một số dạng sinh sản vốn có của loài như sinh sản dinh dưỡng, sinh sản đơn tính, sinh sản hữu tính, sinh sản xen kẽ thể hệ, sinh sản lưỡng tính. Trong hoàn cảnh cụ thể nếu quần thể có khả năng sinh sản dưới vài dạng (vừa vô tính, hữu tính, đơn tính...) thì quần thể có thể lựa chọn dạng sinh sản này hoặc dạng sinh sản khác phù hợp với điều kiện môi trường lúc đó. Ví dụ: trong điều kiện môi trường sống thuận lợi trùng bánh xe (Rotatoria) và giáp xác râu ngành (Cladocera) vốn có khả năng sinh sản hữu tính và đơn tính, chúng sẽ chọn kiểu sinh sản đơn tính, còn khi điều kiện môi trường bất lợi, chúng lại sinh sản hữu tính, nhờ đó sức sống của thể hệ con cái được nâng cao do sự phối hợp gen của 2 cá thể bố mẹ. Ở những nhóm sinh vật này, tần suất xuất hiện của các thể hệ sinh sản đơn tính và sinh sản hữu tính trong quần thể phụ thuộc chặt chẽ vào điều kiện môi trường, trước hết là thức ăn và nhiệt độ. Hầu hết các loài động vật tiến hoá cao đều có dạng sinh sản hữu tính.

3.1.2. Nhịp điệu sinh sản

Sự sinh sản của các quần thể sinh vật trong những thời gian khác nhau thì không giống nhau, thường tập trung vào thời kỳ thuận lợi nhất, đảm bảo cho thể hệ con có cơ hội sống sót cao nhất, như nguồn thức ăn phong phú, nhiệt độ thích hợp, tránh và giảm được sự săn bắt của vật dữ... Những điều này biến đổi có chu kỳ theo những chu kỳ thiên nhiên như sự luân phiên ngày đêm, tuần trăng và thủy triều, luân phiên của mùa khí hậu... Do vậy, sự sinh sản và cường độ sinh sản cao hay thấp của các quần thể cũng xảy ra theo chu kỳ.

3.1.2.1. Chu kỳ ngày đêm

Thực vật và động vật không xương sống bậc thấp chịu sự chi phối mạnh của chu kỳ ngày đêm, tức là cường độ và độ dài chiếu sáng. Thực vật bậc thấp thủy sinh chỉ phân bào và tăng trưởng vào ban ngày, ban đêm ngừng hẳn. Ngược lại, những loài động vật không xương sống thủy sinh lại sinh sản vào ban đêm, nhất là nửa đêm về sáng...

3.1.2.2. Chu kỳ tuần trăng và thủy triều

Mặt trăng không chỉ thay đổi cường độ chiếu sáng một cách có chu kỳ mà còn gây ra hiện tượng thủy triều trên các vùng biển, tác động trực tiếp đến quá trình sinh sản của động vật. Thủy triều diễn ra theo quy luật chính xác. Điều đó còn tạo nên lối sống có nhịp điệu của sinh vật vùng triều, như những chiếc đồng hồ sinh học.

Loài rươi (*Tylorhynchus sinensis*) ở ven biển Bắc Bộ thường tập trung sinh sản vào sau rằm tháng 9 và tuần trăng thượng huyền của tháng 10 âm lịch hàng năm. Do vậy, nhân dân ta đã có câu “tháng 9 đôi mươi, tháng 10 mồng 5” để chỉ hiện tượng đó. Loài rươi *Palolo* sống ở rạn san hô Fiji (Thái Bình Dương) mỗi năm vào tháng 19 và tháng 11 chỉ sinh sản 1 lần trong ngày của tuần trăng thứ tư trong tháng.

Loài cá *Leuresthes tenuis* ở California lại sinh sản rất nghiêm ngặt theo hoạt động thủy triều. Vào ngày thủy triều cao nhất trong tháng, cá bố mẹ lên tận bãi cát đỉnh triều đảo hỏ (con đực đảo) và con cái đẻ trứng trong đó. Những ngày tiếp theo, mức triều đều thấp hơn, trứng vùi trong cát ẩm, phát triển thành ấu trùng đúng vào ngày triều cực đại lần 2 (sau 14 ngày) ấu trùng theo nước triều ra biển.

Sự sinh sản ở 1 số loài động vật bậc cao cũng bị ảnh hưởng bởi sự thay đổi có tính chu kỳ của cường độ ánh sáng trong tháng. Sự thụ thai của loài thỏ rừng lớn ở Malaixia trùng vào ngày trăng tròn.

#### 3.1.2.3. Chu kỳ mùa

Tập trung sinh sản vào mùa xác định trong năm là hiện tượng phổ biến của các quần thể sinh vật. Cây ra hoa kết trái; chim thú đua nhau làm tổ, sinh sản; sâu bọ hoạt động thường vào những mùa ẩm áp, độ chiếu sáng cao và độ ẩm thích hợp. Lúc này cũng là thời gian có nguồn thức ăn phong phú.

Đối với các vùng thuộc vĩ độ ôn đới, sự biến thiên của bức xạ mặt trời kéo theo sự biến đổi của nhiệt độ, độ chiếu sáng rõ rệt, tạo nên 4 mùa: xuân, hạ, thu, đông. Thời kỳ cuối xuân và cả mùa hè là thời kỳ tập trung sinh sản của thế giới sinh vật, còn mùa đông quá trình này hầu như ngừng lại. Đối với các vùng vĩ độ thấp, bức xạ mặt trời ít thay đổi theo mùa. Yếu tố chi phối đến sự sinh sản của động thực vật không phải là nhiệt độ mà là lượng mưa, mưa luân phiên theo mùa. Mưa không chỉ ảnh hưởng đến sinh vật trên cạn mà còn tác động đến quá trình sinh sản của các sinh vật thủy sinh do mưa bào mòn, rửa trôi đem vào các thủy vực (kể cả biển) nguồn dinh dưỡng khổng lồ. Đó là điều kiện thuận lợi cho sự sinh sản của các loài tảo, kéo theo chúng là sự phát triển số lượng của các sinh vật dị dưỡng khác

### 3.2. Mức tử vong và mức sống sót

#### 3.2.1. Mức tử vong

Mức tử vong là số lượng cá thể của quần thể bị chết trong một khoảng thời gian nào đó. Nếu số lượng ban đầu của quần thể là  $N_0$ , sau khoảng thời gian  $\Delta t$  thì số lượng cá thể tử vong là  $\Delta N$ . Tốc độ tử vong trung bình của quần thể được tính là  $\Delta N / \Delta t$ . Nếu tốc độ tử vong được tính

theo mỗi cá thể trong quần thể thì tốc độ đó được gọi là “tốc độ tử vong riêng tức thời” ( ký hiệu là  $d$ ) với công thức:

$$d = \frac{\Delta N}{N \cdot \Delta t}$$

Những nguyên nhân gây ra tử vong do:

- Chết vì già
- Chết vì bị vật dữ ăn, con người khai thác
- Chết vì bệnh tật (ký sinh)
- Chết vì những biến động thất thường của điều kiện môi trường vô sinh (bão, lụt, cháy, rét đậm, động đất, núi lửa...) và môi trường hữu sinh (nguồn thức ăn bị cạn kiệt) vượt khỏi ngưỡng sinh thái của loài.

Trong khai thác các loài sinh vật, người ta gộp các nguyên nhân gây chết thành 2 nhóm: do tự nhiên gây ra gọi là “mức tử vong tự nhiên”, do khai thác của con người gọi là “mức tử vong khai thác”. Đó là những thông số quan trọng trong việc xây dựng các mô hình biến động số lượng quần thể của các loài có giá trị kinh tế

Nếu chết do vì già thì khoảng thời gian mà cá thể trải qua, từ lúc sinh ra cho đến lúc già chết, gọi là tuổi thọ của cá thể.

Tuổi thọ sinh lý (hay lý thuyết) là tuổi thọ mà các cá thể có thể đạt được trong điều kiện các yếu tố môi trường không trở thành yếu tố giới hạn. Tuổi thọ sinh lý mang đặc tính của loài. Những loài có kích thước quá nhỏ, tuổi thọ rất thấp và có thể tính theo giờ; ngày, còn những loài động vật có kích thước lớn, tuổi thọ dài hơn và tính theo năm, chục năm, trăm năm. Việc xác định tuổi thọ sinh lý các loài không đơn giản. Người ta cũng sử dụng nhiều phương pháp để dự đoán tuổi thọ sinh lý của con người. Nhiều dự báo cho rằng tuổi thọ lý thuyết của người vào khoảng 125-175 năm.

Tuổi thọ thực tế hay tuổi thọ sinh thái là thời gian cá thể có thể sống trong điều kiện giới hạn của các yếu tố môi trường. Các nghiên cứu đã xác nhận rằng rắn có thể sống được 20 năm, rùa cạn (*Testudo*) sống tới 100 năm, vẹt có thể sống đến 102 năm, gặm nhấm loại nhỏ sống 2-3 năm, cá tầm (*Huso huso*) sống đến 100 tuổi...

Tuổi thọ của người phụ thuộc vào môi trường, xã hội, mức sống, trình độ khoa học và vệ sinh y tế. Trước thế kỷ XVIII, tuổi thọ trung bình của loài người chưa đầy 30 tuổi, điều này liên quan đến bệnh đậu mùa vô phương cứu chữa. Sau năm 1796 khi có vaccine chữa chạy, tuổi thọ được nâng cao lên 40 tuổi. Đây là bước nhảy vọt thứ nhất của tuổi thọ con người. Năm 1928, khi y học tìm ra thuốc chữa viêm phổi, tụ huyết trùng, giang mai ... làm cho tuổi thọ loài người tăng lên đến 65 tuổi (sự nhảy vọt lần thứ 2). Nhà y học nổi tiếng Koen cho rằng nếu loài người tự chữa được

bệnh mạch vành, tim, ung thư, đứt mạch máu não...thì tuổi thọ trung bình của loài người có thể vượt qua ngưỡng 80 tuổi.

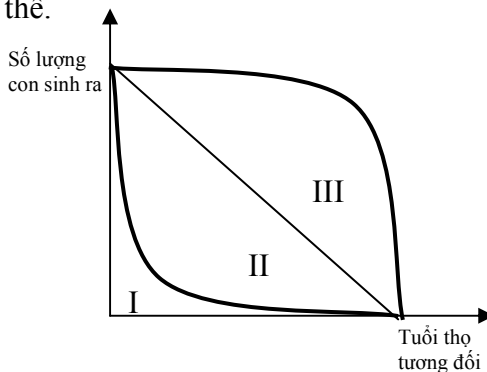
### 3.2.2. Mức sống sót

Mức sống sót ngược lại với mức tử vong, tức là số lượng cá thể tồn tại cho đến những thời điểm xác định của đời sống. Gọi mức tử vong chung là  $M$  thì mức sống sót là  $1-M$ . Chỉ số mức sống sót là một chỉ số thông dụng, đặc biệt trong dân số học.

Mức tử vong cũng như mức sống sót là những chỉ số sinh thái quan trọng trong cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể. Những quần thể, loài có sức sinh sản cao thì thích nghi với mức tử vong lớn, ngược lại những loài có sức sinh sản thấp thích nghi với mức tử vong thấp (hay mức sống sót cao). Điều này có liên quan đến đặc tính của loài như biết bảo vệ và chăm sóc con. Những loài cá đẻ trứng nổi, do chết nhiều nên buộc chúng phải đẻ nhiều, những loài thụ tinh trong đẻ ít hơn những loài thụ tinh ngoài. Những loài biết làm tổ, chăm sóc con (cá rô phi, cá lóc, các loài chim...) sinh sản không nhiều.

Để biểu thị mức sống sót, người ta lập bảng và cũng có thể xây dựng các đồ thị. Trên đồ thị, trục tung chỉ ra mức sống sót của quần thể dưới dạng logarit hoặc bán logarit, còn trục hoành là tuổi thọ của cá thể tính bằng giá trị tương đối (%), ta sẽ có các dạng đường cong khác nhau. Dạng đường cong lồi (III) đặc trưng đối với nhiều loài động vật có xương sống bậc cao (cả của người). Dạng đường cong lõm (I) phổ biến ở những loài thân mềm (sò, vẹm...). Những loài thực vật có đường cong sống sót gần với đường cong I. Những dạng đường cong trung gian (giữa II và III) đặc trưng cho tất cả các loài mà ở chúng, mức sống sót riêng của từng nhóm tuổi thường không giống nhau.

Dạng đường cong sống sót của các cá thể cũng biến động liên quan với mật độ của quần thể.



**Hình 4: Các dạng đường cong sống sót**

### 3.3. Sự tăng trưởng số lượng của quần thể

Sự tăng trưởng số lượng của quần thể liên quan chặt chẽ với 3 chỉ số cơ bản: Mức sinh sản, mức tử vong và sự phân bố các nhóm tuổi của quần thể. Mỗi chỉ số có một ý nghĩa và giá trị riêng đối với sự tăng trưởng của quần thể.

Sự tăng trưởng, trước hết phụ thuộc vào tỷ lệ sinh sản (b) và tỷ lệ tử vong (d) trong mối tương quan:

$$r = b - d$$

ở đây: r là hệ số hay “mức độ tăng trưởng riêng tức thời” của quần thể, tức là số lượng gia tăng trên đơn vị thời gian và trên một cá thể.

Nếu  $r > 0$  ( $b > d$ ) quần thể phát triển (tăng số lượng),  $r = 0$  ( $b = d$ ) quần thể ổn định, còn  $r < 0$  ( $b < d$ ) quần thể suy giảm số lượng. Từ các chỉ số này ta có thể viết:

$$r = \frac{dN}{N \cdot dt} \quad \text{hay}$$
$$rN = \frac{dN}{dt} \quad (1)$$

Đây là phương trình vi phân thể hiện sự tăng trưởng số lượng số lượng của quần thể trong điều kiện không có sự giới hạn của môi trường. Lấy tích phân đúng 2 vế của phương trình (1) ta có:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

ở đây:  $N_t$  và  $N_0$  là số lượng của quần thể ở thời điểm tương ứng t và  $t_0$ , e - cơ số logarit tự nhiên, t thời gian

Từ phương trình 2 lấy logarit của cả 2 vế ta có:

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t - t_0}$$

Phương trình 2 là một phương trình hàm mũ với dạng đường cong là một nhánh của đường parabol hay có dạng chữ J. Chúng phản ánh sự tăng trưởng số lượng của quần thể trong điều kiện không bị giới hạn của các yếu tố môi trường (quần thể tăng trưởng vô hạn).

Trong thực tế, không có bất kỳ quần thể sinh vật nào có sự tăng trưởng số lượng theo dạng đường cong J (tăng trưởng vô hạn) vì: r không phải là 1 hằng số (thay đổi theo điều kiện cụ thể của môi trường), điều kiện môi trường không phải lúc nào cũng lý tưởng - thoả mãn tối ưu các nhu cầu của quần thể. Sự tăng trưởng của quần thể luôn luôn chịu sự chống đối của môi trường (các yếu tố vô sinh và hữu sinh). Số lượng của quần thể càng tăng, sức chống đối càng mạnh. Do vậy, số lượng của quần thể chỉ đạt được giá trị tối đa mà môi trường cho phép, hay nói cách khác, chỉ có thể tiệm cận với số lượng K ( $N < K$ ) mà số lượng này cân bằng với

dung tích môi trường (gồm thức ăn và các mối quan hệ hữu sinh và vô sinh khác). Với giới hạn đó, số lượng cá thể của quần thể không thể tăng vô hạn mà tuân theo một quy luật mới, được thể hiện dưới dạng một phương trình sau:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

$$= rN - r \frac{N^2}{K} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \text{ hay } N_t = Ne^{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)t}$$

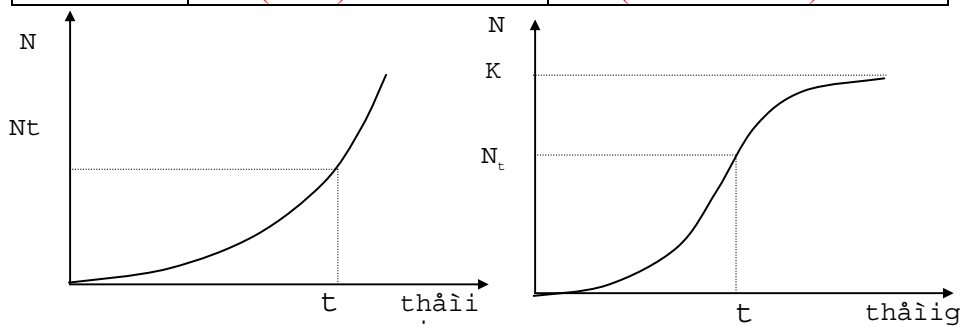
$$\text{hoặc: } N = \frac{K}{1 + e^{\alpha - rt}}$$

ở đây:  $r$  - tốc độ tăng trưởng riêng tức thời;  $N$  - số lượng cá thể;  $K$  - số lượng tối đa quần thể có thể đạt được hay là tiệm cận trên;  $e$  - cơ số logarit tự nhiên và  $\alpha$  - hằng số tích phân xác định vị trí bắt đầu của đường cong trên trục tọa độ; về mặt số lượng  $\alpha = (K - N)/N$  khi  $t = 0$ . Giá trị  $1 - N/K$  chỉ ra các khả năng đối kháng của môi trường lên sự tăng trưởng số lượng của quần thể.

Ví dụ về sự tăng trưởng quần thể trong điều kiện lý thuyết và điều kiện sức tải của môi trường.

Giả sử có một quần thể với 100 cá thể ban đầu, mỗi cá thể có khả năng bổ sung trung bình 0,5 cá thể trong một khoảng thời gian  $t$ . Chúng ta xét sự tăng trưởng quần thể sau 1 khoảng thời gian trong điều kiện lý thuyết và điều kiện sức tải môi trường là 1000 cá thể.

Thời gian	$N_t = N_0 e^{rt}$	$N_t = Ne^{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)t}$
0	100	100
1	$100 \cdot (e^{0.5 \cdot 1}) = 165$	$100 \cdot (e^{0.5(1-100/1000)1}) = 155$
2	$100 \cdot (e^{0.5 \cdot 2}) = 272$	$100 \cdot (e^{0.5(1-155/1000)2}) = 232$
3	$100 \cdot (e^{0.5 \cdot 3}) = 448$	$100 \cdot (e^{0.5(1-232/1000)3}) = 332$
...	...	...
15	$100 \cdot (e^{0.5 \cdot 15}) = 180.564$	$100 \cdot (e^{0.5(1-N/1000)15}) = 995$



**Hình 5: Sự phát triển của quần thể khi có giới hạn và không có giới hạn**

Nếu không có sự đối kháng của môi trường thì  $r \rightarrow r_{\max}$  tức là thế năng sinh học của loài. Những loài có  $r_{\max}$  lớn thường có số lượng đông, kích thước nhỏ, sinh sản nhanh và chủ yếu chịu sự tác động của môi trường vô sinh (rét đậm, lũ lụt, cháy...), còn những loài có  $r_{\max}$  nhỏ (động vật bậc cao chẳng hạn) thì có số lượng ít, tuổi thọ cao, sức sinh sản thấp, khả năng khôi phục số lượng kém và chịu ảnh hưởng chủ yếu của các yếu tố môi trường hữu sinh (bệnh tật, bị ký sinh, bị săn bắt...)

4.4. Sự dao động số lượng (sự biến động số lượng) và nguyên nhân của sự biến động số lượng cá thể của quần thể.

4.4.1 Sự dao động số lượng của quần thể

Khi quần thể hoàn thành sự tăng trưởng số lượng của mình tức là khi  $b = d$  hay khi  $r$  tiến đến 0 một cách ổn định thì số lượng quần thể có khuynh hướng dao động quanh một giá trị trung bình. Thông thường, sự dao động được gây ra bởi những biến đổi của điều kiện môi trường theo chu kỳ (ngày đêm, mùa, một số năm...) hoặc có thể bởi các yếu tố ngẫu nhiên, song ở một số quần thể sự dao động xảy ra rất đều (chuẩn) đến mức có thể coi chúng như những dạng tuần hoàn.

Sự dao động số lượng của quần thể mà G.V. Nikolski (1974) đã chỉ ra, như 1 “tiêu điểm sinh thái”, ở đó phản ánh tất cả những đặc trưng sinh học cơ bản của quần thể, đặc biệt là sự sinh trưởng của các cá thể, nhịp điệu sinh sản và tử vong, mức độ sống sót và tốc độ tăng trưởng của quần thể, thông qua mức độ đảm bảo thức ăn của môi trường đối với quần thể đó.

Trừ những dao động không theo chu kỳ, gây ra bởi những nguyên nhân ngẫu nhiên như cháy rừng, bão tố, lũ lụt, dịch bệnh,... còn có những dao động theo chu kỳ. Sự dao động có chu kỳ đối với các quần thể tự nhiên có thể được phân chia:

- Dao động theo ngày đêm liên quan đến sự biến đổi của bức xạ Mặt Trời có tính luân phiên ngày và đêm.

- Dao động số lượng theo mùa nhờ sự điều chỉnh chủ yếu của các yếu tố khí hậu (nhiệt độ, thường ở vùng ôn đới và lượng mưa ở các vùng nhiệt đới)

- Dao động theo chu kỳ năm gồm: dao động được kiểm soát trước hết do những sai khác theo năm của các yếu tố bên ngoài (như nhiệt độ, lượng mưa... nằm ngoài tác động của quần thể) và dao động có liên quan trước tiên với chính động thái của quần thể (các yếu tố sinh học, như độ đảm bảo thức ăn, năng lượng, bệnh tật...). Trong đa số trường hợp, sự biến đổi số lượng từ năm này sang năm khác có liên quan chặt chẽ đến sự thay đổi của một hay một vài yếu tố giới hạn của môi trường, song ở một số

loài sự dao động số lượng được điều chỉnh có lẽ không phụ thuộc vào nguyên nhân bên ngoài một cách rõ rệt. Đó là sự dao động hoàn toàn mang tính “tuần hoàn”.

- Sự dao động số lượng theo chu kỳ ngày đêm. Sự dao động số lượng theo chu kỳ ngày đêm là hiện tượng phổ biến của các loài sinh vật nổi (Plankton) sống trong các thủy vực. Các loài tảo chỉ có thể tăng trưởng và phân bào trong điều kiện chiếu sáng ban ngày, ban đêm quá trình này ngừng hẳn, hơn nữa chúng còn bị khai thác bởi động vật nổi. Do vậy, số lượng của quần thể tăng giảm theo ngày đêm. Ngược lại, nhiều loài động vật nổi (Zooplankton) lại sinh sản rất tập trung vào ban đêm, nhất là nửa đêm về sáng, làm cho số lượng của chúng tăng hơn nhiều so với ban ngày. Hơn nữa, ban ngày động vật nổi (Zooplankton) còn bị khai thác bởi vật dữ.

- Sự dao động số lượng của quần thể theo mùa. Sự dao động số lượng của quần thể theo mùa thường gặp trong thiên nhiên, nhất là những loài có thời gian sinh trưởng bị giới hạn, chẳng hạn những loài có chu kỳ sống ngắn, hoặc ở những loài phân bố trong không gian theo mùa (động vật có tập tính di cư). Vì vậy, nhiều loài như muỗi, ruồi, chim,... mùa này thì nhiều còn mùa khác lại ít, thậm chí chẳng còn con nào. Ở đa số các loài côn trùng, động thực vật có tuổi thọ thấp (loại 1 năm)... số lượng quần thể không chỉ dao động theo mùa mà còn theo năm liên quan tới những biến đổi về khí hậu thời tiết cũng như các yếu tố khác của môi trường xảy ra trong suốt thời gian dài.

- Sự dao động số lượng của quần thể theo chu kỳ tuần trăng: Sự dao động số lượng của quần thể theo chu kỳ tuần trăng thường gặp ở các loài động vật có tập tính đi kiếm ăn vào thời kỳ không có trăng và tăng các hoạt động sinh sản (giáp xác, cá...), một số loài khác lại miễn cảm với sự chiếu sáng của pha trăng tròn, tích cực tham gia vào các hoạt động sinh sản (thỏ lớn ở rừng Malaixia, cá voi không răng...)

Mặt Trăng là yếu tố quan trọng gây ra sự dao động mực nước trên các đại dương hay còn gọi là thủy triều. Chu kỳ thủy triều rất đều đặn đã tạo nên trong đời sống của sinh vật vùng ven biển một nhịp sống rất chặt chẽ, hoạt động như một chiếc đồng hồ sinh học. Sự sinh sản của các loài rươi ở ven biển đồng bằng Bắc Bộ, ở quần đảo Fiji (Thái Bình Dương), của cá suốt (*Leuresthes tenuis*) sống ở ven biển California liên quan rất chặt với hoạt động của thủy triều.

- Sự dao động số lượng của quần thể theo chu kỳ năm: Sự dao động số lượng một cách “tuần hoàn” có thể gặp trong nhiều ở nhiều quần thể chim (*Tetrao urogallus*, *Nyctea scandiaca*..) và thú sống tại phương Bắc với những chu kỳ 3-4 năm hay 9-10 năm. Sự dao động với chu kỳ 9-



10 năm của thỏ và mèo rừng là một trong những ví dụ kinh điển nhất. Theo thống kê nhiều năm, số lượng mèo rừng cứ khoảng 9-10 năm (trung bình 9,6 năm) lại đạt số lượng cực đại, rồi sau đó giảm đi. Thỏ là thức ăn của mèo rừng có chu kỳ dao động số lượng như vậy song thường bắt đầu sớm hơn khoảng 1 đến hơn 1 năm.

Những loài chuột *Lemmus* (*Lemmus lemmus*, *L. sibericus*) sống ở đồng rêu phương Bắc và những loài ăn thịt như những loài cáo, chim cú,... lại có chu kỳ dao động số lượng 3-4 năm.

Chuột *Lemmus* sống ở lục địa Âu Á trong những năm có mật độ tăng rất cao, buộc chúng phải di cư theo một hướng xác định. Do vậy, khi di chuyển qua sông, qua hồ chúng bị chết hàng loạt làm cho số lượng giảm rõ rệt. Sự giảm số lượng của quần thể cũng xảy ra ngay cả khi chuột *Lemmus* không tiến hành di cư.

Sự dao động số lượng có chu kỳ 3-4 năm còn gặp ở nhiều loài chim và thú khác. Một số loài còn có chu kỳ dao động số lượng 11-12 năm, liên quan chu kỳ hoạt động của Mặt Trời, ví dụ như sự dao động sản lượng đánh bắt cá cơm (*Engraulis ringens*) và chim ăn cá ở vùng biển Peru (nơi xảy ra hiện tượng El-nino).

Sự dao động số lượng của quần thể không có chu kỳ: Những biến động bất thường (không điều hòa) có thể thấy ở loài diệc xám (*Ardea cinerea*) sống tại hai địa phương khác nhau của nước Anh (Lack, 1966). Trong khoảng thời gian dài, quần thể diệc ở hai địa phương tương đối ổn định, điều đó chỉ ra rằng, những điều kiện địa phương đủ đảm bảo cho đời sống của quần thể, song trong thời gian nghiên cứu, sau những mùa đông khắc nghiệt, số lượng chim giảm đi đáng kể, qua khỏi hoàn cảnh đó đàn chim lại hồi phục. Sự dao động đồng bộ về số lượng chim ở hai địa phương như thế đều do một nguyên nhân là tăng mức tử vong của chúng trong mùa đông.

Tất nhiên, sự dao động số lượng của quần thể gây ra bởi những tác động từ bên ngoài (cả các yếu tố vô sinh và hữu sinh) lên quần thể, thông qua hoạt động chức năng của các cá thể trong quần thể mà số lượng của nó tăng lên hay giảm đi để cân bằng với điều kiện sống mới. Song sự dao động mang tính “tuần hoàn” 3-4 năm hay 9-10 năm, trong khi những dao động thiên nhiên thường lại rất không tuần hoàn, thậm chí còn trái ngược thì do nguyên nhân nào? Đây là câu hỏi phức tạp được các nhà sinh thái học thảo luận nhiều nhưng vẫn chưa có câu trả lời chính xác và thường đưa ra những quan điểm riêng, khó thống nhất. Một số cho rằng, nguyên nhân của hiện tượng trên là do điều kiện thời tiết, khí hậu gây ra.

Có quan điểm cho rằng sự dao động số lượng của quần thể ngoài tác động của các yếu tố từ môi trường thì sự dao động này có thể được gây

ra bởi “những yếu tố bên trong” của quần thể như mức tăng trưởng, mức tử vong. . .

Sự “dư thừa dân số”, nhất là những quần thể trong một thời gian ngắn có sự tăng trưởng theo hàm mũ, lại sống trong hệ sinh thái đơn giản, thường làm cho quần thể kém bền vững. Do vậy, trong hoàn cảnh này, số lượng của nó tăng vọt ngoài phạm vi khống chế của các yếu tố giới hạn, rồi sau đó buộc chúng phải ngừng tới mức số lượng giảm hẳn.

#### 3.4.2 Sự điều chỉnh số lượng quần thể

Quần thể cũng như bất kỳ cá thể sinh vật nào sống trong môi trường, không phải chỉ thích nghi một cách bị động với những thay đổi của môi trường mà còn cải tạo môi trường theo hướng có lợi cho mình. Quần thể hay ở mức tổ chức cao hơn (quần xã, hệ sinh thái) sống trong môi trường vật lý xác định đều có cơ chế riêng để duy trì trạng thái cân bằng của mình với sức chịu đựng của môi trường, trước hết là điều chỉnh kích thước của chúng. Dư thừa dân số là điều rất bất lợi cho quần thể sống trong môi trường có giới hạn. Do đó, điều chỉnh số lượng phù hợp với dung tích sống của môi trường là một chức năng rất quan trọng đối với bất kỳ quần thể nào.

Sự điều chỉnh số lượng của quần thể phải được xem là chức năng của hệ sinh thái mà quần thể chỉ là một bộ phận cấu thành. Vì vậy, nếu cô lập quần thể khỏi hệ thống (quần xã, hệ sinh thái) chắc chắn ta không đủ cơ sở để hiểu được cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể.

Trong điều kiện tự nhiên hay trong thực nghiệm, số lượng của quần thể chịu sự chi phối bởi hai nhóm yếu tố chính: yếu tố “không phụ thuộc vào mật độ” và yếu tố “phụ thuộc vào mật độ”.

Nhóm yếu tố đầu được hiểu là nếu khi mật độ quần thể biến đổi mà tác động của yếu tố đó vẫn duy trì ở một mức ổn định, hay nói cách khác ảnh hưởng tác động của nó không phụ thuộc vào kích thước quần thể. Còn nhóm thứ hai được hiểu là ảnh hưởng của chúng thường gia tăng theo mức độ tiệm cận của số lượng với giới hạn trên của kích thước quần thể, nhưng cũng có thể bị chi phối bởi mối liên hệ ngược, tức là mật độ (hay số lượng quần thể) càng tăng thì mức độ ảnh hưởng lại giảm.

Các nhóm yếu tố trên được xem như một trong các cơ chế chủ yếu ngăn chặn sự dư thừa dân số và xác lập trạng thái cân bằng bền vững. E.P Odum (1983), đã chỉ ra sự tác động của các yếu tố khí hậu (không thường xuyên) thường không phụ thuộc vào mật độ, ngược lại sự tác động của các yếu tố sinh học (Vật dữ, ký sinh, thức ăn, bệnh tật...) thường là yếu tố giới hạn phụ thuộc mật độ.

Nhìn chung, đối với phần lớn các loài, từ những sinh vật bậc thấp đến bậc cao, cơ chế tổng quát điều chỉnh số lượng của quần thể chính là

mối quan hệ nội tại được hình thành ngay trong các cá thể cấu trúc nên quần thể và trong mối quan hệ của các quần thể sống trong quần xã và hệ sinh thái. G.V. Nikolski (1961, 1974), khi nghiên cứu về sự điều chỉnh số lượng ở các quần thể cá đã cho rằng, nếu điều kiện môi trường suy giảm, nhất là mức độ đảm bảo thức ăn, thì trong quần thể xảy ra:

- + Biến dị kích thước của các cá thể, tức là một bộ phận cá thể tăng trưởng bình thường, bộ phận còn lại chậm lớn, có khi còn hình thành dạng còi. Hiệu quả trước hết là giảm cạnh tranh thức ăn trong nội bộ loài.

- + Do phân ly về kích thước mà dãy tuổi bước vào sinh sản lần đầu được mở rộng, tức là bộ phận có kích thước nhỏ sẽ tham gia vào đàn đẻ trứng muộn hơn, làm giảm số trứng đẻ ra trong cùng thế hệ.

- + Sức sinh sản tuyệt đối và tương đối cũng giảm ở những cá thể tham gia vào đàn sinh sản, nhất là ở nhóm tuổi cao.

- + Chất lượng sản phẩm sinh dục thấp, khả năng thụ tinh kém, tỷ lệ trứng ung (thối) cao, sức sống của con non thấp.

- + Tăng mức tử vong của con non và những cá thể trưởng thành yếu yếu, già do bị ăn vật dữ ăn dần dần....

Hậu quả tổng hợp là giảm số lượng chung của quần thể.

Ngược lại, khi điều kiện môi trường được cải thiện thì các hiện tượng trên hoàn toàn ngược lại và hệ quả là số lượng chung của quần thể tăng lên.

Trong quá trình điều chỉnh số lượng của quần thể, mật độ của chính quần thể có vai trò cực kỳ quan trọng như một “tín hiệu sinh học” thông báo cho quần thể “biết” phải phản ứng như thế nào trước biến đổi của các yếu tố môi trường.

Ở động vật, mật độ cao tạo ra những biến đổi về sinh lý và tập tính của các cá thể trong quần thể. Chẳng hạn, rệp vùng ở điều kiện thuận lợi, trong quần thể có rất nhiều con cái không có cánh, sinh sản theo kiểu đơn tính (Parthenogenese), nhưng khi điều kiện xấu và cạnh tranh trong nội bộ loài trở nên gay gắt, ở chúng xuất hiện những con cái có cánh và có ưu thế trong cạnh tranh, do đó, chúng có thể rời bỏ nơi ở của mình để đi nơi khác.

Trong tập hợp con mồi - vật dữ, mối quan hệ giữa chúng là một trong các cơ chế điều chỉnh mật độ của cả hai quần thể mà B.P. Manteifel (1961) đã đưa ra như một định luật, gọi là mối quan hệ “dây thức ăn ba bậc” (triotrophage):

Con mồi → vật dữ 1 → vật dữ 2...

ở đây vật dữ là yếu tố tia đàn, khi con mồi bị khai thác thì đồng thời lượng thức ăn do nó sử dụng cũng được giải phóng, lúc đó nguồn thức ăn của vật dữ lại giảm. Do vậy vật dữ buộc phải giảm số lượng nhờ cơ chế nội tại. Con mồi của chúng lại có cơ hội khôi phục lại số lượng, như vậy điều kiện

dinh dưỡng của vật dữ lại được cải thiện. Quan hệ trên tạo nên trong thiên nhiên một cân bằng động giữa số lượng vật dữ và con mồi.

- Ký sinh - vật chủ cũng là mối quan hệ vật dữ - con mồi, có tác dụng điều chỉnh số lượng quần thể trong mối quan hệ đó.

- Cạnh tranh xảy ra trong nội bộ loài như một yếu tố phụ thuộc mật độ. Các cá thể trong quần thể bao giờ cũng có chung nguồn sống vì thế cạnh tranh là điều khó tránh khỏi. Khi mật độ của quần thể gia tăng, nhất là những loài có tính lãnh thổ cao, sức chống chịu của môi trường càng lớn, thì mức sinh sản giảm, mức tử vong tăng và dĩ nhiên số lượng cá thể của quần thể giảm. Cũng cần chú ý rằng trong quá trình tiến hoá, các cá thể trong loài đã trang bị cho mình tiềm năng phân ly ổ sinh thái, có thể giải quyết được hiện tượng cạnh tranh loại trừ, từng xuất hiện trong mỗi cạnh tranh khác loài (phân ly về hình thái, tốc độ tăng trưởng giữa các cá thể, về vùng dinh dưỡng giữa con cái và bố mẹ, thời gian giữa các lứa đẻ...)

Cạnh tranh giữa các loài cũng là yếu tố phụ thuộc mật độ. Khi hai loài cạnh tranh với nhau do trùng ổ sinh thái, thì loài có ưu thế về thứ bậc phân loại, về đặc tính sinh học (rộng sinh cảnh), đông về số lượng ở giai đoạn đầu... thường là những loài chiến thắng, loài yếu thế buộc phải rời đi nơi khác hoặc bị tiêu diệt. Trong tự nhiên, ta cũng thường thấy các loài có thể chung sống với nhau khi chúng thu hẹp ổ sinh thái của mình về vùng cực thuận hoặc sống trong những vi cảnh khác nhau. Sự dao động của các yếu tố môi trường vô sinh trong nhiều trường hợp cũng tham gia vào việc xác lập sự chung sống của các loài.

Di cư cũng là một yếu tố phụ thuộc mật độ. Ở động vật, mật độ đông tạo ra những thay đổi về sinh lý và tập tính. Những biến đổi đó làm xuất hiện sự di cư khỏi vùng để giảm mật độ chung của quần thể. Chẳng hạn, rệp vùng trong mùa xuân, khi điều kiện thuận lợi, trong quần thể có rất nhiều con cái không có cánh, sinh sản theo kiểu đơn tính (Parthenogenese), nhưng khi điều kiện trở nên xấu và cạnh tranh trở nên gay gắt lại xuất hiện nhiều con cái có cánh. Chúng ưu thế trong cuộc cạnh tranh nhờ khả năng rời khỏi nơi chúng sinh ra. Hoặc như nhiều loài chuột (gồm cả *Lemmus lemmus*, *L. sibericus*) lập chương trình di cư để tìm đến nơi thuận lợi hơn khi mật độ quần thể tăng hoặc khi xuất hiện những hiệu ứng phụ do mật độ quá cao như sự thay đổi ngưỡng nội tiết. Một trong những ví dụ điển hình là sự di cư của châu chấu (*Locustra migratoria*), khi mật độ đông chúng có những biến đổi nhiều về đặc tính sinh lý, sinh hoá và tập tính, trong quần thể gồm hai dạng sống. Một dạng là những cá thể của “pha di cư” gồm những cá thể thích sống theo đàn và dễ bị kích động bay khi có mặt, và nhất là mùi của những cá thể khác, chúng có cánh dài

hơn, hàm lượng mỡ cao hơn, hàm lượng nước thấp hơn và màu tối hơn so với những cá thể thuộc “pha không di cư”, thích sống đơn độc. Khi mật độ thấp, những cá thể của “pha không di cư” chiếm ưu thế, nhưng khi mật độ cao, bộ phận cánh dài, ưa sống đàn tăng lên. Khi mật độ của nhóm cánh dài tăng đủ mức thì pheromon của những cá thể trong quần thể cũng đủ để kích thích như một tín hiệu khởi động cho sự di cư của pha cánh dài.

Trong các mối tương tác dương (cộng sinh, hợp tác, tụ hợp, sống theo bầy đàn, tổ chức xã hội...), mỗi quần thể đều phải lựa chọn “cái lợi” và “cái bất lợi”, song cái lợi lớn hơn, còn điều bất lợi về không gian, nguồn sống...là điều bắt buộc phải chia sẻ và các mối tương tác đó cũng tham gia vào sự điều chỉnh số lượng của quần thể và được xem như là một yếu tố điều chỉnh phụ thuộc mật độ. Chẳng hạn, sự hỗ sinh của loài kiến (*Pseudomyrmes nigrocincta*) và cây *Acacia* (*Acacia corigera*) được Thomas Belt phát hiện vào khoảng năm 1870. Thoạt đầu cứ tưởng loài kiến chỉ khai thác vật chủ của mình, song cả hai đều có những thích nghi đặc biệt để chung sống với nhau. So với những cây *Acacia* đơn độc (không có loài kiến trên cùng sống) thì cây hỗ sinh có gai to và rỗng, lá có cấu trúc rất đặc biệt và giàu chất dinh dưỡng, Trong cuộc sống chung này, kiến giữ cho cây khỏi bị côn trùng ăn thực vật khác tấn công, làm giảm sự gặm nhấm chồi non, lá non của các loài thú. Hơn thế nữa kiến còn ngăn cản các dây leo đe dọa cây chủ...Cây *Acacia* cũng có tầm quan trọng tương tự trong đời sống của kiến như cung cấp nơi ở, nguồn thức ăn dồi dào. Giống như hệ thống con mồi - vật dữ, vật chủ - ký sinh... mật độ của kiến ảnh hưởng đến mật độ quần thể cây chủ và ngược lại. Những ví dụ về mối quan hệ hỗ sinh còn gặp ở nhiều loài động vật và thực vật khác nhau.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

### I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Odum, E.P. 1971. Cơ sở Sinh thái học (sách dịch). NXB Đại học và Trung học chuyên nghiệp, Hà Nội.
2. Vũ Trung Tạng. 2000, Cơ sở Sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội.
3. Nguyễn Đắc Tạo, Tôn Thất Pháp. 1997. Sinh thái học đại cương. Tủ sách Đại Học Huế
4. Dương Hữu Thời. 1998. Cơ sở Sinh thái học. NXB Đại Học Quốc Gia Hà Nội. Hà Nội

### II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

5. Crawley M. J. 1997. Plant Ecology. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Publishing.
6. Ian Deshmukh. 1986. Ecology and Tropical Biology. Oxford London.

### Chương 3

## QUẦN XÃ SINH VẬT

### I. Một số khái niệm chung

Quần thể tự nó không thể hoàn thành chức năng sống của mình nên không thể tồn tại một cách độc lập mà phải dựa vào những quần thể khác, tạo nên tổ hợp các quần thể thuộc những loài khác nhau để tạo nên một tổ chức cao hơn gọi là quần xã sinh vật (Community hay Biocenose). Chính xác hơn, quần xã sinh vật có thể được xem như một tổ hợp của các quần thể khác loài với những mối tương tác giữa chúng, sống trong một vùng địa lý xác định (hay sinh cảnh), hay tổ hợp của các loài mà chức năng sinh thái và sự biến động của chúng đều diễn ra trong mối quan hệ phụ thuộc lẫn nhau (Putman, 1994). Vậy, quần xã sinh vật là tập hợp các quần thể thuộc nhiều loài, phân bố trong một sinh cảnh xác định, ở đây chúng có quan hệ với nhau và với môi trường để tồn tại và phát triển một cách ổn định theo thời gian.

Hoặc một định nghĩa khác: Quần xã là một tổ hợp bất kỳ các quần thể có tổ chức, có cấu trúc tương đối đồng nhất về thành phần loài và hình dạng ngoài, phân bố trong một khu vực và không gian nhất định của môi trường (sinh cảnh, biotop), có những mối quan hệ dinh dưỡng, trao đổi chất và sử dụng một nguồn sống chung.

Những loài sinh vật sống trong quần xã gắn bó với nhau rất mật thiết bằng nhiều mối quan hệ như quan hệ hãm sinh, cạnh tranh, con mồi vật dữ, hội sinh, cộng sinh... và quan hệ với môi trường vô sinh để tạo nên chu trình vật chất và sự biến đổi năng lượng. Nhờ vậy, quần xã trở thành một tổ chức được đặc trưng bởi những thuộc tính mà quần thể của các loài không bao giờ có, quần xã này khác biệt với quần xã khác bằng những tính chất riêng của mình. Quần xã không chỉ tham gia kiểm soát các hoạt động chức năng và sự phát triển tiến hoá của các loài mà còn là một thành viên sống của các hệ sinh thái (Ecosystem). Sự có mặt của quần xã đã biến đổi môi trường vật lý thành một thực thể sinh động: hầu hết các nguyên tố trở thành những chất có hoạt tính sinh học tham gia vào cấu trúc của chất sống, sự tạo thành đất... Nhìn chung, vật chất và năng lượng tồn tại trong môi trường tự nhiên được tích tụ dưới nhiều dạng và biến đổi thông qua các hoạt động chức năng của quần xã. Quần xã không chỉ sống dựa vào môi trường mà còn cải tạo môi trường theo hướng có lợi cho sự phát triển của mình thông qua các mối quan hệ tương hỗ giữa chúng.

Quần xã sinh vật tồn tại ở mọi hình dạng, kích thước và mọi mức độ của mối tương tác giữa các quần thể cấu tạo nên nó. Nó có vai trò kiểm

soát bản chất mối tương tác của quần thể trong quần xã và xác định hiệu quả của các mối quan hệ đối với cấu trúc và hoạt động chức năng của quần xã.

Quần xã sinh vật có những tính chất sau:

- Các quần xã đều có chức năng giống nhau, nhưng có thể khác nhau về cấu trúc, thành phần. Các chức năng của sinh vật phụ thuộc vào quần xã.

Có thành phần ưu thế là nhờ các điều kiện thuận lợi của quần xã tạo ra. Vì vậy muốn phát triển một thành phần ưu thế nào của quần xã thì phải đẩy mạnh toàn bộ quần xã, bởi vì các thành phần của quần xã do mối quan hệ tương hỗ tương đối ổn định. Nói một cách khác, muốn đẩy mạnh sự hưng thịnh của một thành phần nào đó thì không chỉ làm cho thành phần đó tiến lên bằng cách tạo các điều kiện thuận lợi cho nó, mà còn cho tất cả quần xã nữa vì quần xã là một khối thống nhất.

Kích thước của quần xã có khác nhau. Nếu lớn, có cấu trúc và chức năng độc lập, trao đổi chất đầy đủ thì thuộc vào một hệ sinh thái hoàn chỉnh. Đó là quần xã cơ sở.

Các quần xã không đầy đủ và phụ thuộc vào quần xã lân cận nhưng có sự thống nhất về chức năng và cấu trúc trong quan hệ dinh dưỡng và trao đổi chất, thống nhất về khả năng tồn tại của các loài nhất định thì thuộc vào một hệ sinh thái không hoàn chỉnh. Đó là các quần xã nhỏ.

Nếu các quần xã cơ sở phụ thuộc vào điều kiện bên ngoài nhất định và chịu ảnh hưởng của yếu tố môi trường với mức độ và phạm vi khác nhau, thì có thể xem như một quần xã cơ sở phụ hay thứ cấp.

Các quần xã thường có ranh giới rõ ràng hay ngược lại, chúng có thể chuyển tiếp dần theo gradien của một tổ hợp yếu tố giới hạn nào đó và do đó sự chuyển tiếp ít rõ hơn.

Tên gọi của quần xã: Các quần xã sinh vật trong tự nhiên được gọi theo nhiều cách: có thể gọi theo địa điểm phân bố của quần xã như quần xã sinh vật bãi triều, quần xã sinh vật núi đá vôi... hay tên theo chủng loại phát sinh như quần xã thực vật ven hồ, quần xã động vật hoang mạc... hoặc gọi theo dạng sống như quần xã sinh vật nổi (Plankton), quần xã sinh vật tự bơi (Nekton).... Người ta cũng gọi tên quần xã theo loài hay nhóm loài sinh vật ưu thế như quần xã sinh vật đồng cỏ (cỏ là cây ưu thế), quần xã cây bụi... hoặc quần xã Hai mảnh vỏ - Giun nhiều tơ (Bivalvia-Polychaeta), quần xã sồi-dẻ...

Trong nghiên cứu, các nhà sinh thái thường chỉ có thể nghiên cứu một bộ phận của quần xã chứ ít khi toàn bộ quần xã, nhất là ở những sinh cảnh lớn. Bởi vậy, trong các khảo sát và thu mẫu thực địa, buộc các nhà

sinh thái biết lập các tuyến, các ô “chìa khóa” đặc trưng, phản ánh được bản chất của cả quần xã và đáp ứng được yêu cầu nghiên cứu. Hơn nữa, các quần xã tồn tại dưới nhiều dạng, kích thước, thứ bậc khác nhau... tùy mục đích mà các nhà nghiên cứu cần lựa chọn, chẳng hạn nghiên cứu quần xã cây rừng ngập mặn hay quần xã sinh vật của một lạch triều trong rừng ngập mặn hoặc nhỏ hơn, quần xã động vật bám trên cây đước của lạch triều đó

## **II. Cấu trúc của quần xã sinh vật**

Cũng như bất kỳ một tổ chức nào, quần xã sinh vật có cấu trúc đặc trưng, giúp cho nó thực hiện đầy đủ chức năng sống để tồn tại và phát triển ổn định. Cấu trúc của quần xã được thể hiện trong các thành phần sau: thành phần loài và số lượng cá thể của từng loài với tính đa dạng sinh học của nó, cấu trúc về không gian, cấu trúc về các mối quan hệ giữa các loài tồn tại trong quần xã ...

### *1. Đa dạng về loài, về cấu trúc và về gen*

Bản chất tiến hóa của các quần xã là khuynh hướng đạt đến sự đa dạng về loài, về cách kết cấu (hay cấu trúc), về gen cũng như về các mối quan hệ giữa chúng. Điều đó cho ta nhận biết rằng, những quần xã mới hình thành (hay còn non) hoặc những quần xã đang suy thoái thì đa dạng sinh học giảm đi và tính ổn định cũng kém.

Đa dạng sinh học là một khái niệm chỉ tất cả những loài động, thực vật, vi sinh vật, những đơn vị phân loại dưới chúng và các hệ sinh thái mà sinh vật là một đơn vị cấu thành. Đó là một thuật ngữ bao trùm đối với mọi mức độ biến đổi của thiên nhiên, gồm cả số lượng và tần suất xuất hiện của các hệ sinh thái, các loài hay gen trong một tập hợp đã biết (Mc. Neely và nnk, 1991).

Đa dạng sinh học được thể hiện dưới mọi dạng thông tin tồn tại trong quần xã mà mọi sinh vật có thể cảm nhận và truyền đạt được cho nhau qua các kênh liên lạc, ta cũng có thể nhận biết và lượng hóa được các thông tin trong quần xã.

Trong cấu trúc của quần xã, lượng thông tin về thành phần các loài sinh học, số lượng (hay sinh vật lượng, năng lượng) của các cá thể trong quần thể, về tính ưu thế hay tính bình quân của các loài, thứ bậc trong kết cấu, các mối liên hệ... đóng vai trò cực kỳ quan trọng trong bước khởi đầu nghiên cứu về sinh thái học của các quần xã.

Sự đa dạng của quần xã trước tiên được thể hiện bằng độ lớn của các thông tin. C.E. Shannon (1984) đã đưa ra công thức tính lượng thông tin (hay Entropi thông tin) như sau:



$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

trong đó,  $p_i$  là xác suất xuất hiện sự kiện  $i$  của hệ và hệ có  $n$  khả năng khác nhau có thể xảy ra.

Từ công thức trên, để tính lượng thông tin trong quần xã người ta dùng lượng thông tin trung bình  $\overline{H}$  (Shannon và Weaver, 1949; Margalef, 1986) như sau:

$$\overline{H} = - \sum_{i=1}^n \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

ở đây,  $n_i$  là vai trò của một loài  $i$  nào đó,  $N$  tổng giá trị các vai trò trong quần xã,  $\overline{H}$  có thể được tính bằng loga cơ số 2 ( $\log_2$ ) để nhận ngay được giá trị bằng bit trên mỗi cá thể.

Các quần xã khác nhau có số lượng loài nhiều hay ít khác nhau, song trong số các loài của một quần xã bất kỳ, nói chung, thường có một hoặc một số loài ưu thế, nghĩa là có số lượng (sinh khối, năng suất sinh học...) tương đối lớn và thường quyết định chiều hướng phát triển của quần xã, còn phần lớn các loài khác ít hơn (chỉ số “vai trò” thấp). Trong thiên nhiên, đôi khi loài ưu thế không xuất hiện mà thế vào đó là nhiều loài có độ phong phú ở mức trung gian.

Đa dạng về loài được thể hiện dưới hai hình thức cơ bản. Đó là “sự giàu có” hay độ “phong phú” về loài và tính “bình quân” (sân bằng) dựa trên độ phong phú tương đối hoặc bằng các chỉ số “vai trò” và vị trí của nó trong cấu trúc của quần xã.

Để tính sự “giàu có” hay độ “phong phú” về loài, một trong những chỉ số đa dạng về loài ( $d$ ), R. Margalef (1958); E.F. Menhinick, (1964); H.T. Odum và nnk; (1960) đã sử dụng công thức:

$$d = \frac{S-1}{\lg N} \text{ hoặc } d = \frac{S}{\sqrt{N}} \text{ hoặc } d = \frac{S}{100} \text{ cá thể}$$

ở đây,  $S$  - số loài,  $N$  - số cá thể. Tính  $d$  người ta thường dùng logarit tự nhiên ( $\log_e$ ). Chỉ số đa dạng còn dùng theo công thức E.H. Simpson (1949):

$$d = 1 - \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2 \text{ hay } d = \frac{1}{\sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2} \text{ hay } d = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$$

Trong quần xã sinh vật, mức đa dạng càng cao khi diện tích phân bố của quần xã càng lớn và mức đa dạng tăng lên khi di chuyển từ vĩ độ cao xuống vĩ độ thấp, song ngoài điều đó ra tính đa dạng có thể giảm đi do

sự cạnh tranh xảy ra ở những quần xã già tồn tại trong môi trường vật lý ổn định.

Giữa thành phần loài và số lượng cá thể của mỗi loài sống trong quần xã có những mối quan hệ xác định. Trong các quần xã đang phát triển hoặc những quần xã phân bố từ vĩ độ cao xuống vĩ độ thấp hay từ khơi vào bờ thì số lượng loài tăng lên, số lượng cá thể của mỗi loài giảm, mối quan hệ giữa chúng căng thẳng hơn. Ngược lại, ở những quần xã đang suy thoái hay phân bố theo chiều hướng đối diện với cách phân bố trên thì số lượng loài giảm, số lượng cá thể của các loài tăng, tính ưu thế cao dần, còn mức bình quân giảm, quan hệ sinh học giữa các loài bớt căng thẳng.

Để đánh giá tính đa dạng của quần xã không chỉ sử dụng các chỉ số hình thái và sinh thái mà còn cả các chỉ số di truyền (gen) bởi vì các giai đoạn, các pha khác nhau trong chu kỳ sống của các dạng sống khác nhau thường chiếm những ổ sinh thái đặc trưng, tạo nên tính đa dạng chung của toàn hệ thống.

Sự đa dạng có quan hệ trực tiếp với tính ổn định hay sự cân bằng động của hệ sinh thái. Tính đa dạng không nói lên mối quan hệ chức năng giữa các quần xã. Nhưng với số lượng cá thể của quần xã đó nó có thể biểu thị mạng lưới thức ăn phức tạp và mối quan hệ tương hỗ bền vững trong quần xã.

Nguyên nhân đa dạng của quần xã. Sự đa dạng của quần xã có thể do các yếu tố sau.

- Yếu tố lịch sử: Tất cả các quần xã có xu thế đa dạng với thời gian. Quần xã già giàu loài hơn quần xã mới, còn trẻ. Sự đa dạng đó cao trong các quần xã hay hệ sinh thái bền vững, tiến hoá đạt cân bằng động như ở rừng mưa nhiệt đới (thường còn nguyên thủy). Còn sự đa dạng đó thấp ở trong các quần xã hay hệ sinh thái đơn giản và ít bền vững như các quần xã cây trồng.

- Yếu tố khí hậu: Những vùng có khí hậu bền vững phù hợp với sự xuất hiện các quần xã thích nghi và chuyên hoá cao hơn là ở những vùng có khí hậu thay đổi.

- Sự không đồng nhất không gian. Môi trường càng phức tạp thì các quần xã càng đa dạng, trong đó yếu tố địa hình đóng vai trò quan trọng trong sự đa dạng của môi trường và sự hình thành các loài (Mayr, 1963). Sự không đồng nhất không gian có thể gây nên sự giàu có của hệ thực vật như ở các vùng nhiệt đới. Khí hậu cho phép nhiều kiểu thực vật trong quần xã. Các kiểu này tăng lên với sự không đồng nhất của môi trường. Rừng nhiệt đới có môi trường đa dạng hơn rừng ôn đới.

- Ảnh hưởng của sinh sản. Sinh vật sinh sản cao thì sự đa dạng lớn

- Ảnh hưởng của cạnh tranh và phá hoại. Khí hậu không thay đổi sẽ cho phép động vật sinh sản quanh năm. Sâu bệnh ở vùng nhiệt đới nhiều nên giữa các quần thể ở mức độ thấp sẽ không xảy ra sự cạnh tranh.

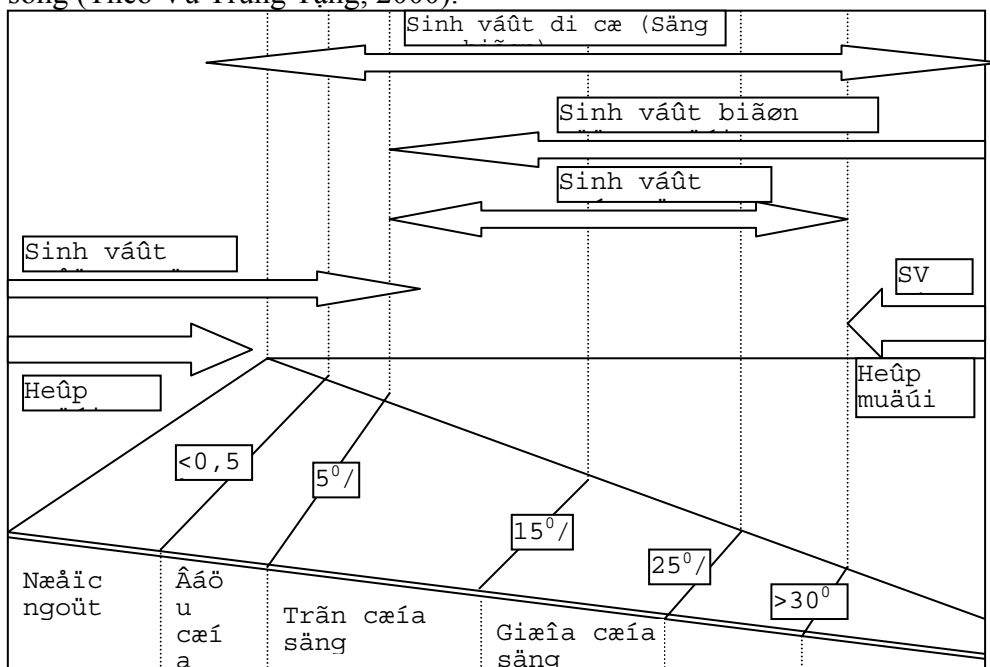
## 2. Cấu trúc về không gian của quần xã

Các cá thể, dạng sống và những genotip... trong quần xã đều phản ứng một cách thích nghi với sự biến động của các yếu tố môi trường, dù là nhỏ nhất, để tồn tại một cách ổn định. Các yếu tố môi trường phân bố không đều trong không gian và biến động theo thời gian. Do vậy, gradient của chúng bao gồm cả các điều kiện vô sinh và hữu sinh, quyết định đến cấu trúc về không gian của quần xã theo chiều ngang cũng như theo chiều thẳng.

### 2.1. Cấu trúc theo mặt phẳng

Sự phân bố của động thực vật theo mặt phẳng được xem như một dạng về cấu trúc của quần xã. Cũng như các cá thể trong quần thể, các quần thể loài trong quần xã phân bố theo 3 kiểu: đều, ngẫu nhiên và thành các nhóm, tùy thuộc vào sự phân bố các điều kiện sống của môi trường và bản chất sinh học của loài.

Tùy theo nồng độ muối mà các loài sinh vật phân bố rất khác nhau trong toàn vùng: những loài nước ngọt xâm nhập xuống phần đầu cửa sông, những loài ở biển rộng muối xâm nhập sâu vào vùng cửa sông, các loài cửa sông chính thức phân bố khắp vùng, những loài nước mặn hẹp muối phân bố ở cuối vùng cửa sông và những loài di cư qua vùng cửa sông (Theo Vũ Trung Tạng, 2000).



### Hình 6: Sự phân bố sinh vật vùng cửa sông

Trong sự phân bố theo mặt phẳng, các nhà sinh thái cũng đưa ra khái niệm về sự quần hợp. Theo R. Root (1967), sự quần hợp là một nhóm loài khai thác một loại sản phẩm của môi trường theo một cách như nhau, nhóm loài này không có quan hệ gì về mặt phân loại học, chúng có ổ sinh thái có thể gối lên nhau. Phân loại theo cách khai thác môi trường, quần hợp này có thể so sánh với các giống (genus) trong sơ đồ phát sinh chủng loại (phylogenese). Khi sử dụng thuật ngữ này, R. Root cũng chỉ ra rằng, phần lớn thức ăn của một loài chim trên đất rừng sồi (*Quercus*) kiếm được từ tán lá, quần hợp còn bao gồm các loài chân khớp cũng tìm thức ăn từ tán lá sồi. Một số loài chim này bắt côn trùng bay làm thức ăn; trong khi đó một số loài khác lại ăn các loài côn trùng khác nữa để tạo nên một quần hợp khác.

Theo gradien khác nhau của các yếu tố môi trường, sự phân bố của các quần thể thành dạng điểm lại rất phổ biến. Trên phạm vi toàn cầu, vùng nhiệt đới xích đạo có nhiều điều kiện thuận lợi cho sự tập trung của sinh giới.

Ngay ở vùng cửa sông, nơi chuyển tiếp giữa nước sông và nước biển ven bờ (hay vùng rộng muối - polyhaline) thực vật nổi và động vật nổi cũng tập trung phong phú nhất so với hướng đi vào bờ và hướng ra khơi (Rodriguez, 1975; Vũ Trung Tạng, 1981, 1994).

#### 2.2. Cấu trúc theo chiều thẳng đứng.

Theo chiều thẳng đứng của không gian, sinh vật thường phân bố theo tầng hay lớp, liên quan với sự biến đổi của hàng loạt các yếu tố của môi trường. Đối với thảm thực vật, nhất là rừng, người ta thường thấy sự phân tầng của các loài cây phụ thuộc vào cường độ chiếu sáng, độ ẩm của không khí... với các tầng ưa sáng, ưa bóng và chịu bóng. Trong nước cũng có các hiện tượng tương tự đối với các loài động vật và thực vật.

Ở ven biển, khi đi từ mép nước xuống đáy sâu, lần lượt chúng ta gặp các đai tảo lục, tảo lam rồi đến các đai tảo nâu và cuối cùng là tảo đỏ với “lá” rộng bản. Khi lên các đỉnh núi cao hay xuống các lớp đất, nước sâu, thành phần các loài và số lượng cá thể của quần thể đều thay đổi (tăng hay giảm).

Khi nghiên cứu sự phân bố của các quần xã, các nhà sinh thái học thường sử dụng chỉ số giống nhau và được biểu diễn theo công thức

$$S = \frac{2C}{A + B} \quad (\text{Sorensen, 1948})$$

ở đây, S (Similarity) - hệ số giống nhau; A - số lượng của các loài trong mẫu (hay địa điểm) A; B - số lượng có trong mẫu (hay địa điểm) B; C - số lượng các loài chung cho cả A và B. Phương pháp thông kê sự phân bố của các quần thể, quần xã theo gradient của các yếu tố môi trường cũng như sử dụng hệ số giống nhau được dùng rộng rãi trong nghiên cứu sinh thái học (Whittaker, 1967; McIntosh, 1967).

### 2.3. Cấu trúc về dinh dưỡng

Các loài không thể tồn tại một cách biệt lập mà chúng phải sống dựa vào nhau trong nhiều mối quan hệ, trước hết là mối quan hệ dinh dưỡng. Cách sắp xếp của các nhóm sinh vật trong quần xã theo chức năng dinh dưỡng tạo nên cấu trúc dinh dưỡng của quần xã. Cấu trúc này phản ánh hoạt động chức năng của quần xã, nhờ nó mà vật chất được chuyển và năng lượng được biến đổi. Các chức năng trên của quần xã thể hiện trong xích thức ăn, lưới thức ăn và tháp sinh thái.

#### 2.3.1. Xích thức ăn

Xích thức ăn được tạo nên bởi mối quan hệ dinh dưỡng của các loài tồn tại trong quần xã, trong đó loài này bắt một loài khác làm mồi, còn về phía mình lại trở thành thức ăn cho một số loài khác tiếp theo.

Con mồi → Vật sử dụng 1 → Vật sử dụng 2 → ...

Ví dụ: cỏ → sâu → ếch → rắn → chim đại bàng (Vũ Trung Tạng, 2004)

ở xích thức ăn, vật chất được chuyển từ bậc thấp đến bậc cao, càng lên bậc cao năng lượng được tích tụ trong mỗi bậc càng giảm, song chất lượng sản phẩm hay sự giàu năng lượng tính trên đơn vị sản phẩm càng lớn.

Mỗi một nhóm sinh vật trong xích thức ăn có thể khác nhau về bậc phân loại nhưng cùng sử dụng một dạng thức ăn được gọi là bậc dinh dưỡng (tức là mắt xích của xích thức ăn). Chẳng hạn thỏ, bò, cá trắm cỏ, giáp xác chân chèo... đều ăn các loài thực vật. Song ở chúng có sự phân hóa về ổ sinh thái dinh dưỡng nên hiện tượng cạnh tranh về nguồn sống giữa chúng xảy ra ít.

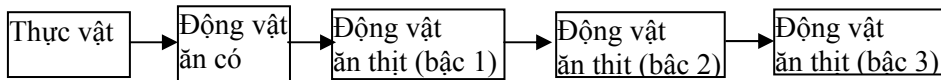
Chẳng hạn, các loài cá sử dụng nguồn thức ăn thực vật nổi như tảo silic (Bacillariophyta) cũng phân hóa cơ quan lọc mồi. Những loài có que mang dày lọc được những loài tảo kích thước nhỏ, còn những loài có que mang thưa lại bắt được những tảo có kích thước lớn hơn. Ngoài ra, chúng còn “phân chia” thời gian kiếm mồi trong mùa dinh dưỡng.

Trong các quần xã hay hệ sinh thái tự nhiên có thể gặp 3 loại xích thức ăn khác nhau: xích thức ăn chăn nuôi, xích thức ăn phế liệu và xích thức ăn thâm thấu.

- Xích thức ăn chăn nuôi

Xích thức ăn này được khởi đầu bằng thực vật, tiếp đến là những loài “ăn cỏ” rồi đến vật ăn thịt các cấp (1,2,3...)

Thực vật hay một số nấm, vi khuẩn tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp thông qua quá trình quang hợp hoặc hóa tổng hợp được gọi là những “sinh vật tự dưỡng” (autotrophy). Những sinh vật không có khả năng tự tạo nên nguồn thức ăn cho chính mình mà phải khai thác từ sinh vật tự dưỡng được gọi là “sinh vật dị dưỡng” (heterotrophy). Xích thức ăn có dạng sau:



Sinh vật dị dưỡng gồm tất cả các loài động vật và phần lớn các loài sinh vật, trừ một số nhỏ có khả năng quang hợp hoặc hóa tổng hợp.

Trong xích thức ăn, vi sinh vật sống hoại sinh (saprophy), là những sinh vật dị dưỡng, phân huỷ xác chết, các chất bài tiết và chất trao đổi khác đến giai đoạn cuối cùng gọi là “sinh vật phân huỷ”. Theo quan điểm này thì các loài động vật cũng là những sinh vật phân huỷ, nhưng khác ở chỗ, chúng là nhóm phân huỷ thô, chiếm vị trí trung gian giữa sinh vật sản xuất và sinh vật khoáng hoá các chất. Do đó, bất kỳ hệ sinh thái nào, ngoài các yếu tố môi trường vật lý thì chỉ cần có sinh vật sản xuất và sinh vật phân huỷ thì hệ đó đủ khả năng thực hiện hoàn chỉnh chức năng sinh học của mình. Tuy nhiên, trong thiên nhiên, ở ranh giới cuối cùng của sự sống vẫn có mặt những động vật tiêu thụ thực thụ.

- Xích thức ăn phế liệu (Detritus)

Khác với xích thức ăn chăn nuôi, xích này được khởi đầu bằng phế liệu hay mùn bã, cặn vẩn, sau đó là bậc dinh dưỡng của những loài ăn cặn vẩn, rồi đến các vật ăn thịt khác:

Động vật → Động vật → Động vật → ...  
 ăn phế liệu      ăn thịt cấp 1      ăn thịt cấp 2

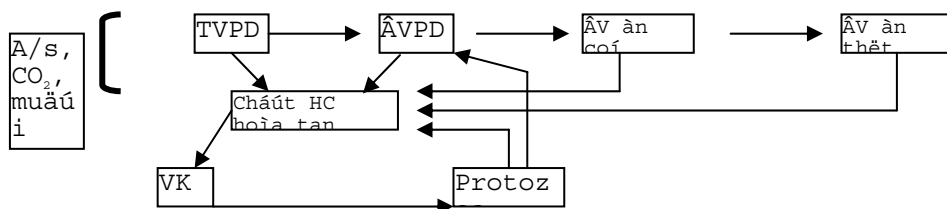
Về bản chất, mùn bã hay phế liệu là dạng thức ăn sinh học rất quan trọng trong thiên nhiên. Xác sinh vật chết cũng như các sản phẩm bài tiết của chúng nằm trong đất hoặc trong nước, được các loài sinh vật nhỏ bé, đặc biệt là vi sinh vật phân huỷ. Những mảnh hữu cơ vụn nát hay trên các nhân khoáng đã hấp phụ các keo hữu cơ trên bề mặt là nơi cư trú của vô số vi sinh vật, động vật nguyên sinh, các loài tảo, nấm... Do hoạt động sống của chúng mà các phần tử trên được làm giàu thêm bởi các chất khoáng và chất hữu cơ khác (protein, lipit, glucit, vitamin, hoocmon) và trở thành nguồn thức ăn mới có tên thường gọi là mùn bã hay phế liệu hay cặn vẩn (Detritus).

Detrit được nhiều nhóm sinh vật sử dụng như giun trong đất, còn trong vực nước là các loài thân mềm, giáp xác, giun, một số loài cá. Ở các vùng cửa sông nhiệt đới, các mảnh vụn hữu cơ, detrit rất giàu có, tới mức

tạo nên ở đây xích thức ăn quan trọng bậc nhất trong sự vận chuyển của vật chất và năng lượng (Vũ Trung Tạng, 1981, 1994).

- Xích thức ăn thâm thấu.

Xích thức ăn thâm thấu có lẽ là xích thức ăn rất đặc trưng cho các hệ sinh thái ở nước với 2 tính chất: thứ nhất, nước là dung môi có thể hòa tan tất cả các muối vô cơ và những chất hữu cơ phân cực có khối lượng phân tử thấp. Thứ 2, các sinh vật sống trong nước tức là sống trong một dung dịch các chất. Đại bộ phận các loài sinh vật nhỏ bé (tảo, động vật nguyên sinh, vi khuẩn...) có khả năng dinh dưỡng các chất hữu cơ hoà tan bằng con đường thâm thấu qua bề mặt cơ thể. Ở một số không nhỏ các động vật lớn, ngoài phương thức dinh dưỡng theo kiểu bắt mồi, dinh dưỡng thâm thấu cũng đóng vai trò quan trọng. Nguồn chất hữu cơ hoà tan rất đa dạng: từ quá trình phân huỷ xác chết, chất bài tiết đến các chất trao đổi được tạo ra trong hoạt động sống của sinh vật thủy sinh. Ở đại dương trong hoạt động sống, các thực vật nổi (phytoplankton) thải vào nước 30 - 40% (trung bình 15%) tổng các chất hữu cơ tổng hợp được. Do vậy, sản lượng chung các chất hữu cơ hòa tan được đánh giá vào khoảng  $2 \cdot 10^{12}$  -  $4 \cdot 10^{12}$  tấn cacbon, trong đó gần 75% là các thành phần rất dễ đồng hoá. Nếu tính các nguồn thức ăn trong thủy quyển cho các loài sinh vật thủy sinh thì tỷ lệ của các chất hữu cơ hòa tan, detrit và các cơ thể sống là 100 : 10 : 1.



Như vậy, trong thiên nhiên 3 xích thức ăn hoạt động đồng thời, tùy môi trường và hoàn cảnh cụ thể mà xích thức ăn nào trở nên ưu thế, xích thức ăn nào thứ yếu. Cần chú ý rằng do sự mất năng lượng quá lớn qua mỗi bậc dinh dưỡng nên xích thức ăn không thể kéo dài, thường các quần xã trên cạn có 4 - 5 bậc và quần xã ở nước có từ 5 - 6 bậc dinh dưỡng.

### 2.3.2. Lưới thức ăn

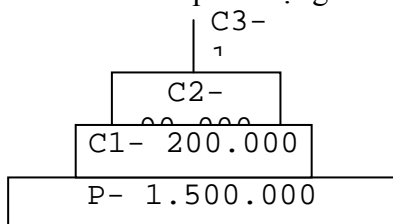
Tổ hợp các xích thức ăn sẽ hình thành nên lưới thức ăn, trong đó các loài tham gia vào các bậc dinh dưỡng của một số xích thức ăn, chúng tạo nên mối quan hệ dinh dưỡng rất phức tạp trong các quần xã hay trong các hệ sinh thái.



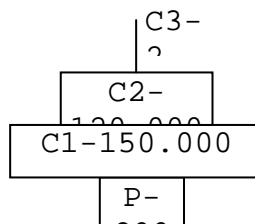


vật lượng) nói chung cũng có dạng điển hình như thế, song trong một số trường hợp, đáy (khởi đầu cho xích thức ăn) lại nhỏ hơn bậc dinh dưỡng phía trên kề liền, sau mới có thể phát triển bình thường, tháp trở nên mất cân đối.

#### A. Tháp số lượng

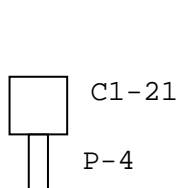


Quáoõn xai âãõõg coí  
(mùa hèi)

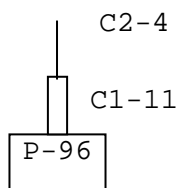


Ræìng ăn âããi (mùa hèi)

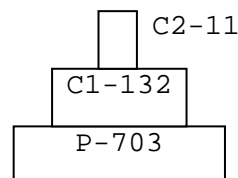
#### B. Tháp sinh khối (Khối lượng khô/1m<sup>3</sup>):



La Manche



Hãõ  
Visconsin



Raũn san  
hã

Sự mất cân đối của tháp số lượng thường gặp trong quan hệ vật chủ - ký sinh, trong đó vật chủ có kích thước lớn, còn vật ký sinh có kích thước nhỏ nhưng số lượng đông. Đối với tháp sinh vật lượng, sự sai lệch đó gây ra do bậc cơ sở gồm những cơ thể có kích thước nhỏ hơn bậc trên, hơn nữa, bậc này vừa mới sản sinh ra thì phần lớn đã bị sinh vật bậc trên nó sử dụng ngay lập tức. Về mặt năng lượng thì ở cả hai mối quan hệ trên, tháp vẫn giữ dạng điển hình.

Như vậy, xích thức ăn, lưới thức ăn, tháp sinh thái thể hiện mối quan hệ dinh dưỡng rất phức tạp giữa các loài, thậm chí giữa các cá thể trong quần xã, tạo nên cấu trúc chức năng của hệ thống cũng rất phức tạp không kém, đảm bảo tính ổn định của quần xã trong việc sử dụng nguồn sống một cách có hiệu quả và thích ứng được với điều kiện môi trường thường xuyên biến động.

#### 4. Mối quan hệ giữa các loài trong quần xã

Mối quan hệ giữa các loài trong quần xã rất đa dạng. Một trong những mối quan hệ đó đã được đề cập đến một cách chi tiết là cấu trúc dinh dưỡng trong các xích thức ăn. Ngoài ra, còn hàng loạt các mối quan hệ khác rất tinh tế và cũng phức tạp. Khi các quần thể tác động lên nhau,

dù bất kể trường hợp nào, có lợi hoặc bất lợi, đều gây ảnh hưởng đến sự phát triển số lượng của chúng.

Theo Lotka - Volterra:

$$\frac{dN_1}{dt} = r.N_1 - \frac{r}{K} N_1^2 \pm CN_2 N_1$$

Công thức trên thể hiện mối quan hệ giữa hai quần thể trong quần xã, trong trường hợp mang dấu (+) hai quần thể có quan hệ tạo thuận lợi cho nhau, nếu mang dấu (-) hai quần thể ức chế lẫn nhau.

#### 4.1. Các mối tương tác âm

Các mối tương tác âm có thể được kể đến là sự hãm sinh, cạnh tranh, ký sinh - vật chủ, vật dữ - con mồi.

##### 4.1.1. Hãm sinh

Mối quan hệ hãm sinh đã đề cập đến ở chương 1. Trong mối quan hệ này ở quần xã có thể dẫn ra nhiều ví dụ khác nhau. Chẳng hạn những đại diện của các chi tảo *Microcystis*, *Anabaena*, *Nodularia* tiết ra chất đầu độc gan (Hepatotoxin), tảo *Lyngbya*, *Anabaena* tiết ra chất gây độc cho thần kinh (Neurotoxin) đối với các loài động vật.

##### 4.1.2. Sự cạnh tranh và chung sống

Sự cạnh tranh giữa các loài thường xảy ra khốc liệt hơn so với cạnh tranh cùng loài. Đương nhiên, các loài cạnh tranh với nhau do ổ sinh thái của chúng chồng chéo lên nhau.

Mức độ cạnh tranh mạnh hay yếu phụ thuộc vào sự chồng chéo nhiều hay ít. Ổ sinh thái của các loài càng chồng khít lên nhau, mức độ cạnh tranh càng ác liệt, dẫn đến sự cạnh tranh “loại trừ” tức là một trong hai loài thua cuộc ở mức hoặc bị tiêu diệt hoặc phải dời đi nơi khác. Cạnh tranh giữa các loài xảy ra do chung nguồn dinh dưỡng, chung nơi ở. . .

Một trong những thí nghiệm kinh điển, có tính chất định hướng về cạnh tranh loại trừ được Gause (1934) tiến hành như sau. Ông sử dụng hai loài trùng cỏ gần nhau về nguồn gốc là *Paramecium caudatum* và *P. aurelia* nuôi trong các môi trường riêng, ổn định; loại thức ăn và mật độ thức ăn cũng ổn định như nhau (vi khuẩn là thức ăn, nhưng không sinh sản). Với điều kiện đó, cả hai loài đều tăng số lượng theo hàm số mũ với đường cong hình chữ J điển hình và luôn ở trạng thái ổn định. Song khi đưa hai loài này vào một bể nuôi, sau 16 giờ trong bể chỉ còn lại *Paramecium aurelia*, bởi vì loài này có tốc độ tăng trưởng số lượng hơn loài *P. caudatum*. Trong môi trường mà nguồn thức ăn giới hạn, loài *P. aurelia* đã chiếm đoạt hết và trở thành kẻ chiến thắng. Nếu nuôi loài *P. caudatum* với *P. bursaria* trong cùng một bể thí nghiệm thì hai loài này lại chung sống được. Mặc dầu chúng có cùng nguồn thức ăn, nhưng loài *P.*

*caudatum* ưa oxy sống gần mặt nước còn loài *P.bursaria*, nhờ cộng sinh với một loài tảo nên có thể sống ở đáy bình, nơi nghèo oxy. Trong trường hợp này 2 loài đã có sự phân ly một phần ổ sinh thái, tức là chúng sống trong các vi cảnh (microbiotop) khác nhau trong một bể nuôi.

Cạnh tranh được xem là một trong những động lực chủ yếu của quá trình tiến hoá sinh giới.

Sự cạnh tranh có thể dẫn đến các kết quả sau:

- + Biến động số lượng: Những loài nào có khả năng sinh sản cao, nhu cầu thức ăn thấp thường là loài chiếm ưu thế

- + Sự phân bố về địa lý: Những loài có tiềm lực như nhau sẽ dẫn đến phân bố về địa lý và nơi ở của chúng.

#### 4.1.3. Môi quan hệ vật dữ - con mồi, ký sinh - vật chủ

Mối quan hệ giữa vật dữ - con mồi tạo nên xích thức ăn trong thiên nhiên, qua đó vật chất được quay vòng và năng lượng được biến đổi. Nhờ vậy, quần xã sinh vật và các hệ sinh thái mới được duy trì và phát triển một cách vững bền.

Mối quan hệ vật dữ - con mồi là mối quan hệ rất bao trùm. Quan hệ ký sinh - vật chủ là sự biến thể, một trường hợp đặc biệt của mối quan hệ trên. Trong mối quan hệ vật dữ - con mồi, ai cũng hiểu vật dữ khai thác con mồi làm thức ăn, còn con mồi đã nuôi sống vật dữ. Mối quan hệ tương hỗ này, không chỉ tồn tại lâu bền trong thiên nhiên mà cũng là một trong những động lực quan trọng, giúp cho cả 2 phía song song tiến hóa không ngừng. Trong quá trình này, thông qua chọn lọc tự nhiên, vật dữ càng “tinh khôn” hơn để khai thác con mồi có hiệu quả thì con mồi càng “sắc sảo” hơn để bảo vệ mình.

Để tránh sự săn bắt của vật dữ, trong quá trình tiến hóa song hành ấy, con mồi có khả năng thích nghi về hình thái (thân trở nên gai góc...), sinh lý (để nhiều), sinh hóa (sinh chất độc...), sinh thái (ngụy trang. ...) và các tập tính khác (ẩn nấp, chạy trốn...)... Ngược lại, vật dữ cũng có được những thích nghi tương ứng để tồn tại và phát triển một cách hưng thịnh. Song trong mối quan hệ này, vật dữ “thông minh” đã “biết” khai thác con mồi một cách hợp lý để thỏa mãn nhu cầu trước mắt của mình nhưng không gây hại đến sự tồn vong của các thế hệ tương lai. Trong khai thác tài nguyên thiên nhiên, con người học được những gì trong mối quan hệ “vĩ - đại” này? Mối quan hệ con mồi - vật dữ là yếu tố quan trọng trong cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể, luôn luôn đưa số lượng quần thể vào trạng thái cân bằng ổn định để tồn tại vững bền trong điều kiện môi trường có giới hạn.

## 4.2. Các mối tương tác dương

Các mối tương tác dương nói chung đều làm lợi cho các loài, ít nhất cho 1 loài trong cuộc sống. Chúng bao gồm các dạng hội sinh; tiền hợp tác và cộng sinh, trong cách sống đó các loài nhận được những lợi ích do loài khác mang lại.

### 4.2.1. Hội sinh (Commensalism)

Hội sinh là mối quan hệ giữa 2 loài, trong đó loài sống hội sinh có lợi còn loài được sống hội sinh không bị ảnh hưởng gì.

Trong tự nhiên dạng quan hệ này rất phổ biến khi vật này sử dụng vật khác như một giá thể để bám, làm phương tiện vận động, kiếm ăn hay làm nơi sinh sản... Chẳng hạn, một số thân mềm (hàu, vẹm...), giáp xác (*Balanus*) sống bám vào các cây sống ngập nước. Những cây sống khí sinh (phong lan) sống nhờ trên cây khác. Cá ép (*Echeneis*) bám vào bất kỳ một con vật lớn nào (cá mập, rùa), kể cả tàu thuyền, để được vận chuyển đi xa. Hơn nữa, những con vật lớn khi bơi, tạo nên dòng nước mạnh chảy qua xoang miệng cá ép, giúp cá thỏa mãn cả hai yêu cầu lấy thức ăn và hấp thụ oxy một cách dễ dàng. Rời khỏi vật bám, loài này khó sống vì đói và “ngột ngạt”. Ở biển, trong tổ giun *Erechis* có tới 13 loài động vật nhỏ như cá bống, cua, giun nhiều tơ... sống hội sinh với *Erechis* để có nơi ẩn nấp và kiếm thức ăn thừa và phân của chủ để sống.

### 4.2.2. Tiền hợp tác (Procooperation)

Tiền hợp tác là cách sống hợp tác đơn giản giữa các loài, chúng mang đến cho nhau những lợi ích về nhiều mặt, song cách sống này không bắt buộc. Chẳng hạn, nhiều loài chim nhỏ ăn côn trùng thích tìm đến thân các con thú lớn (ngựa vằn, lạc đà, trâu...) để tìm thức ăn là các sâu bọ sống ngoại ký sinh ở thú. Nhiều loài tôm, cá nhỏ... tìm đến sống hợp tác với cá lịch biển để bắt “chí, rận” cho cá, nhiều khi còn chui cả vào miệng cá để tìm thức ăn thừa còn bám trong kẽ răng của chủ. Cá lịch tuy là cá dữ nhưng không hề ăn thịt những “người bạn” của mình. . .

### 4.2.3. Hỗ sinh hay cộng sinh (Mutualism hay Symbiose)

Cộng sinh hay hỗ sinh là kiểu hợp tác bắt buộc, rời nhau ra cả 2 đều không thể tồn tại được. Chẳng hạn vi sinh vật sống trong cơ quan tiêu hóa của các loài nhai lại. Vi sinh vật có khả năng phân hủy xenlulose do thú kiếm được, tạo ra đường để cung cấp thức ăn cho cả 2.

Các loài tảo cộng sinh với san hô (gọi là *Zooxanthelles*) sống trong mô mềm của san hô, nhận  $\text{CO}_2$ , muối khoáng... từ san hô, thực hiện quá trình quang hợp tạo nên tinh bột để nuôi sống san hô và chính mình. Nhiều loài mối (của họ *Termitidae*) gặm được gỗ nhưng không tiêu hóa được; loài động vật nguyên sinh (bộ *Hypermastigina*) sống trong ruột mối lại phân giải được bột gỗ để tạo nên đường nuôi sống cả hai. Khi mối lột xác,

động vật nguyên sinh cũng sống tiềm sinh trong kén của mình. Chúng rời khỏi kén để hoạt động khi môi lột xác xong và bắt đầu gặm gỗ.

Một số loài kiến nhiệt đới còn biết “trồng nấm” trong vườn lá cây của nhà mình. Kiến kiếm lá về tổ rồi cấy nấm lên trên đó và chăm sóc một cách cẩn thận để thu hoạch. M. M. Martin (1970) chỉ ra rằng, trong hệ thống kiến - nấm, xích thức ăn detrit được rút ngắn và sự phân hủy lá diễn ra nhanh hơn. Kiến “biết” thay đổi các nhóm vi sinh vật để nâng cao hiệu quả phân hủy lá và các loài nấm thuộc bộ nấm Đấm (Basidiomycetes) bao giờ cũng được cấy vào giai đoạn cuối cùng. Nếu lá trong vườn lá được kiến “bón phân” từ chất thải của mình thì nấm, tương tự như kiểu đơn canh (Monoculture), sinh sản rất nhanh trên lá tươi, đảm bảo cho kiến nguồn thức ăn phong phú. Để duy trì lối canh tác đơn canh có năng suất cao, kiến phải mất nguồn năng lượng lớn, nhưng lại nhận được năng lượng mới khá dồi dào từ sự phân hủy cellulose do nấm đảm nhận.

Nấm và tảo sống cộng sinh với nhau chặt chẽ tới mức tạo nên một dạng sống tương như một ngành phân loại độc lập. Đó là Địa y.

Khi quần xã đạt được trạng thái cân bằng ổn định thì các mối tương tác dương và tương tác âm cũng trở nên cân bằng và sự chung sống hoà bình giữa các loài tăng lên.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

### I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Vũ Trung Tạng. 2000. Cơ sở Sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội
2. Dương Hữu Thời. 1998. Cơ sở Sinh thái học. NXB Đại Học Quốc Gia Hà Nội, Hà Nội
3. Mai Đình Yên. 1990. Cơ sở Sinh thái học. Tủ sách Trường Đại Học Tổng Hợp Hà Nội.

### II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

4. Ian Deshmukh. 1986. Ecology and Tropical Biology. Oxford London.
5. Jorgensen S. E. & Muller (eds.). 2000. Handbook of Ecosystem Theories and Management. Lewis Publisher.
6. Morin P. J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science

## Chương 4

# HỆ SINH THÁI

Hệ sinh thái như những đơn vị chức năng trong sinh giới, các hoạt động của nó nói riêng hay toàn bộ sinh quyển nói chung làm cho thế giới ngày nay ngày càng phát triển và trở nên ổn định vững chắc. Mọi cá thể, mọi quần thể và quần xã sinh vật, những thành viên sống cấu trúc nên hệ cũng được thừa hưởng những thành quả đó để phát triển và tiến hoá không ngừng. Con người, đương nhiên cũng là một trong những thành viên không hơn, không kém. Nếu vì một lý do nào đó, con người sống quay lưng lại với các thành viên khác trong hệ, tất nhiên sẽ phải trả giá, nhiều khi rất đắt.

### I. Định nghĩa.

Hệ sinh thái là tổ hợp của một quần xã sinh vật với môi trường vật lý mà quần xã đó tồn tại, trong đó các sinh vật tương tác với nhau và với môi trường để tạo nên chu trình vật chất (chu trình sinh-địa-hoá) và sự chuyển hóa của năng lượng.

Ví dụ: Ao, hồ, một khu rừng, một con sông, thậm chí một vùng biển...là những hệ sinh thái điển hình.

Hệ sinh thái lại trở thành một bộ phận cấu trúc của một hệ sinh thái duy nhất toàn cầu hay còn gọi là sinh quyển (Biosphere).

Hệ sinh thái được nghiên cứu từ lâu và vì vậy, khái niệm này đã ra đời ở cuối thế kỷ thứ XIX dưới các tên gọi khác nhau như “Sinh vật quần lạc” (Dakuchaev, 1846, 1903; Mobius, 1877). Sukatsev (1944) mở rộng khái niệm “Sinh vật quần lạc” thành khái niệm “Sinh vật địa quần lạc hay Sinh địa quần lạc” (Biogeocenose). Thuật ngữ “Hệ sinh thái” (Ecosystem) được A. Tansley nêu ra vào năm 1935 và trở thành phổ biến, được sử dụng rộng rãi nhất vì nó không chỉ bao hàm các hệ sinh thái tự nhiên mà cả các hệ sinh thái nhân tạo, kể cả con tàu vũ trụ. Đương nhiên, tàu vũ trụ là một hệ thống kín, đang hướng đến trạng thái mở khi con người tạo ra trong đó quá trình tự sản xuất và tiêu thụ nhờ tiếp nhận nguồn năng lượng và vật chất từ bên ngoài. Hiện tại, tàu vũ trụ tồn tại được là do con người cung cấp cho nó các điều kiện thiết yếu (vật chất, năng lượng, nước...) để con người và các sinh vật mang theo tồn tại được. Do vậy, nó trở thành một hệ đặc biệt, không giống với bất kỳ hệ sinh thái nào trên mặt đất. Thuật ngữ hệ sinh thái của A. Tansley còn chỉ ra những hệ cực bé (Microecosystem), đến các hệ lớn như một khu rừng, cánh đồng rêu (Tundra), biển, đại dương và hệ cực lớn như sinh quyển.

Hệ sinh thái luôn là một hệ động lực hở và tự điều chỉnh, bởi vì trong quá trình tồn tại và phát triển, hệ phải tiếp nhận cả nguồn vật chất và năng lượng từ môi trường. Điều này làm cho hệ sinh thái hoàn toàn khác biệt với các hệ thống vật chất khác có trong tự nhiên.

Do là một hệ động lực cho nên hoạt động của hệ tuân theo các định luật thứ nhất và thứ hai của nhiệt động học. Định luật I cho rằng: năng lượng không tự sinh ra và cũng không tự mất đi mà chỉ chuyển từ dạng này sang dạng khác, còn định luật thứ II có thể phát biểu dưới nhiều cách, song trong sinh thái học cho rằng: năng lượng chỉ có thể truyền từ dạng đậm đặc sang dạng khuếch tán, ví dụ, nhiệt độ chỉ có thể truyền từ vật nóng sang vật lạnh, chứ không có quá trình ngược lại.

Bản thân hệ sinh thái hoàn chỉnh và toàn vẹn như một cơ thể, cho nên tồn tại trong tự nhiên, hệ cũng có một giới hạn sinh thái xác định. Trong giới hạn đó, khi chịu một tác động vừa phải từ bên ngoài, hệ sẽ phản ứng lại một cách thích nghi bằng cách sắp xếp lại các mối quan hệ trong nội bộ và toàn thể hệ thống phù hợp với môi trường thông qua những “mối liên hệ ngược” để duy trì sự ổn định của mình trong điều kiện môi trường biến động. Tất cả những biến đổi trong hệ xảy ra như trong một “hộp đen” mà kết quả tổng hợp của nó là “sự trả lời” (hay “đầu ra”) tương ứng với những tác động (hay “đầu vào”) lên hệ thống. Trong sinh thái học người ta gọi đó là quá trình “nội cân bằng”.

Những tác động quá lớn, vượt ra khỏi sức chịu đựng của hệ, hệ không thể tự điều chỉnh được và cuối cùng bị suy thoái rồi bị hủy diệt.

Các hệ sinh thái, do đó, được đặc trưng bởi đặc điểm cấu trúc và sự sắp xếp các chức năng hoạt động của mình một cách xác định. Cấu trúc của hệ phụ thuộc vào đặc tính phân bố trong không gian giữa các thành viên sống và không sống, vào đặc tính chung của môi trường vật lý cũng như sự biến đổi của các gradient thuộc các điều kiện sống (như nhiệt độ, độ ẩm, ánh sáng, độ cao...) theo chiều thẳng đứng và theo chiều nằm ngang. Tổ chức các hoạt động chức năng của hệ được thiết lập phù hợp với các quá trình mà chúng đảm bảo cho vật chất được quay vòng và năng lượng được biến đổi. Do hoạt động của hệ trước hết là của quần xã sinh vật, các nguyên tố hoá học di chuyển không ngừng dưới dạng các chu trình để tạo nên các hợp chất hữu cơ từ các chất khoáng và nước, còn năng lượng từ dạng nguyên khai (quang năng - ánh sáng Mặt Trời) được chuyển thành dạng năng lượng hóa học (hoá năng) chứa trong cơ thể thực, động vật thông qua các quá trình quang hợp (ở thực vật) và đồng hóa (ở động vật) rồi chuyển đổi thành nhiệt thông qua quá trình hô hấp của chúng. Chính vì lẽ đó, bất kỳ một hệ thống nào của động, thực vật và vi sinh vật với các điều kiện thiết yếu của môi trường vật lý, dù rất đơn giản, như một

phần tử phế liệu (Detritus) chẳng hạn, hoàn thành một chu trình sống hoàn chỉnh thì đều được xem là một hệ sinh thái thực thụ.

## **II. Cấu trúc của hệ sinh thái**

Một hệ sinh thái điển hình được cấu trúc bởi các thành phần cơ bản sau đây:

- Sinh vật sản xuất (Producer - P)
- Sinh vật tiêu thụ (Consumer - C)
- Sinh vật phân hủy (Decomposer - D)
- Các chất vô cơ ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CaCO}_3$ ...).
- Các chất hữu cơ (protein, lipid, glucid, vitamin, enzym, hoocmon,...)
- Các yếu tố khí hậu (nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm, lượng mưa...).

Thực chất, 3 thành phần đầu chính là quần xã sinh vật, còn 3 thành phần sau là môi trường vật lý mà quần xã đó tồn tại và phát triển.

+ Sinh vật sản xuất (Producer - P) là những sinh vật tự dưỡng (autotrophy), gồm các loài thực vật có màu xanh và một số nấm, vi khuẩn có khả năng quang hợp hoặc hóa tổng hợp. Chúng là thành phần không thể thiếu được trong bất kỳ hệ sinh thái hoàn chỉnh nào. Nhờ hoạt động quang hợp và hóa tổng hợp của chúng mà nguồn thức ăn ban đầu được tạo thành để nuôi sống, trước tiên chính những sinh vật sản xuất sau đó, nuôi sống cả thế giới sinh vật còn lại, trong đó kể cả con người.

+ Sinh vật tiêu thụ (Consumer - C) là những sinh vật dị dưỡng (heterotrophy) bao gồm tất cả các loài động vật và những vi sinh vật không có khả năng quang hợp và hóa tổng hợp, nói một cách khác, chúng tồn tại được là dựa vào nguồn thức ăn ban đầu do các sinh vật tự dưỡng tạo ra. Khi nói về năng suất hệ sinh thái thì động vật vừa là sinh vật tiêu thụ, vừa là sinh vật sản xuất: động vật ăn cỏ là sinh vật tiêu thụ khi chúng dùng cây xanh làm thức ăn, nhưng chúng lại là sinh vật sản xuất khi thịt; sữa của chúng được người và động vật ăn thịt sử dụng.

Tuỳ theo đặc điểm tiêu thụ của chúng, được chia ra:

- Sinh vật tiêu thụ bậc 1 ( $\text{C}_1$ ): bao gồm những loài động vật ăn thực vật.

- Sinh vật tiêu thụ bậc 2 ( $\text{C}_2$ ): Bao gồm sinh vật ăn thịt, sử dụng sinh vật tiêu thụ bậc 1 làm thức ăn.

- Sinh vật tiêu thụ bậc 3 và bậc 4 ( $\text{C}_3$  và  $\text{C}_4$ ) có thể là sinh vật ăn thịt, sử dụng sinh vật tiêu thụ bậc 2 làm thức ăn. Cũng có thể là ký sinh trùng sống ký sinh trên sinh vật tiêu thụ bậc 1 hoặc bậc 2 hoặc động vật ăn xác chết.

+ Sinh vật phân hủy (Decomposer - D) là tất cả các vi sinh vật dị dưỡng, sống hoại sinh (saprophy). Trong quá trình phân hủy các chất,



chúng tiếp nhận nguồn lượng hóa học để tồn tại và phát triển, đồng thời giải phóng các chất từ các hợp chất phức tạp ra môi trường dưới dạng những khoáng chất đơn giản hoặc các nguyên tố hóa học ban đầu tham gia vào chu trình (như  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{N}_2$ ...).

Từ bản chất là sinh vật dị dưỡng nên các vi sinh vật tham gia vào thành phần cấu trúc của hệ sinh thái cũng được xem là sinh vật tiêu thụ, còn một số loài động vật trong hệ sinh thái cũng được xem là sinh vật phân hủy. Khác với vi sinh vật, động vật tham gia vào quá trình phân hủy ở giai đoạn thô, giai đoạn trung gian, còn vi sinh vật phân hủy các chất ở giai đoạn cuối cùng, giai đoạn khoáng hóa. Cho nên, trong điều kiện môi trường xác định, một hệ có sự hiện diện sinh vật sản xuất, yếu tố tham gia vào quá trình quang hợp, và có sự hiện diện của sinh vật phân hủy thì hệ thống đó là một hệ sinh thái. Tuy nhiên, người ta cho rằng, trong tự nhiên ngay ở ranh giới cuối cùng của nó cũng có các loài động vật.

Ngoài cấu trúc theo thành phần, hệ sinh thái còn có kiểu cấu trúc theo chức năng. Theo E.D. Odum (1983), cấu trúc của hệ sinh thái gồm các chức năng sau:

- Quá trình chuyển hóa năng lượng của hệ.
- Xích thức ăn trong hệ.
- Các chu trình sinh địa hóa diễn ra trong hệ.
- Sự phân hóa trong không gian và theo thời gian.
- Các quá trình phát triển và tiến hoá của hệ.
- Các quá trình tự điều chỉnh.

Một hệ sinh thái cân bằng là một hệ trong đó 4 quá trình đầu tiên đạt được trạng thái cân bằng động tương đối với nhau. Sự cân bằng của tự nhiên, nghĩa là mối quan hệ của quần xã sinh vật với môi trường vật lý mà quần xã đó tồn tại được xác lập và ít thay đổi từ năm này đến năm khác, chính là kết quả cân bằng của 4 chức năng nêu trên trong các hệ sinh thái lớn.

Sự cân bằng còn là kết quả của các quá trình điều chỉnh, được diễn đạt bằng ngôn ngữ phân tích hệ thống như chuỗi các “mối liên hệ ngược” trong phạm vi của dòng năng lượng, trong các xích thức ăn, các chu trình sinh địa hóa và tính đa dạng của cấu trúc. Một hệ thống mới trong quá trình phát triển sẽ đạt đến trạng thái cân bằng ổn định, phải sau một thời gian dài tiến hoá thích nghi, trong đó bao gồm sự phát triển tương hỗ của các thành phần cấu trúc.

Mỗi một chức năng của hoạt động chức năng lại chứa đựng các phần cấu trúc riêng. Chẳng hạn, đối với các chức năng thứ 1, thứ 2 và thứ 8 nêu trên gồm sinh vật quang hợp, sinh vật ăn thực vật, vật dữ, vật ký sinh, cộng sinh, sinh vật lượng của chúng, và trong mối quan hệ khác, như

sự bốc hơi nước, lượng mưa, sự xói mòn và lắng đọng. Đối với chức năng 4 và 5 gồm quá trình tăng trưởng và tái sản xuất vật chất, những tác nhân sinh học và vật lý đối với mức tử vong, sự di cư, nhập cư trong hệ sinh thái cũng như sự phát triển của các đặc tính thích nghi...

Do tính cấu trúc đa dạng như thế, hệ sinh thái ngày càng hướng đến trạng thái cân bằng ổn định và tồn tại vô hạn khi không chịu những tác động mạnh, vượt quá ngưỡng chịu đựng của mình.

### III. Các ví dụ về hệ sinh thái

Như trên đã đề cập, các hệ sinh thái gồm những hệ tự nhiên và nhân tạo.

#### 1. Các hệ sinh thái tự nhiên

Sinh quyển là một hệ sinh thái khổng lồ và duy nhất của hành tinh. Nó được cấu tạo bởi tổ hợp các hệ sinh thái dưới đất, trên mặt đất và dưới nước. Chúng có quan hệ và gắn bó với nhau một cách mật thiết bằng chu trình vật chất và dòng năng lượng ở phạm vi toàn cầu. Do vậy, ta có thể tách hệ thống lớn nêu trên thành những hệ độc lập tương đối, mặc dù trên một dãy liên tục của tự nhiên, ranh giới của phần lớn các hệ không thật rõ ràng. Dưới đây, chúng ta sẽ quan sát một vài hệ sinh thái điển hình như là những ví dụ.

1.1. Rừng quốc gia Cúc Phương. Rừng Cúc Phương là một bộ phận rất nhỏ của khu sinh học rừng mưa nhiệt đới, ở độ cao trung bình 300 - 400m so với mực nước biển trong đai khí hậu nhiệt đới gió mùa Đông nam châu Á. Những nét nổi bật của hệ sinh thái rừng quốc gia Cúc Phương được biểu hiện như sau:

Thành phần sinh giới rất đa dạng, gồm 1944 loài thuộc 908 chi của 229 họ thực vật; 71 loài và phân loài thú, trên 320 loài và phân loài chim, 33 loài bò sát, 16 loài ếch nhái, hàng ngàn loài chân khớp và những loài động vật không xương sống khác, sống ở các sinh cảnh khác nhau. Trong chúng, nhiều loài còn sót lại từ kỷ thứ Ba như cây Kim giao (*Podocarpus fleuryi*), những loài có ý nghĩa trong nghiên cứu tiến hóa như dương xỉ thân gỗ (*Cyathea podophylla*) và *C. contaminans*; nhiều loài động vật đặc hữu (Endemic) như gấu ngựa (*Selenarctos thibetanus*), vượn đen (*Hylobates concolor*), vọc quần đùi trắng (*Trachipethicus francoisi delacouri*), cá niếc hang (*Silurus cucphuongensis*).

Thảm rừng gồm nhiều tầng, tầng vượt tán với cây cao 15 - 30 m hay 40 - 50m, điển hình là chò chỉ (*Parashorea chinensis*), gội nếp (*Aglaia gigantea*), vù hương (*Ciannamomum balansae*), lát hoa (*Chukrasia tabularis*), mun (*Diospyros mun*) v.v. Những hiện tượng sinh thái tiêu biểu của rừng mưa nhiệt đới thể hiện rất rõ ở đây như sự đa dạng của cây leo thân gỗ (20 loài), nhiều cây sống phụ sinh, khí sinh (các loài

cây thuộc họ Lan (Orchidaceae), nhiều cây “bóp cổ” thuộc chi Đa (*Ficus*), chi Chân chim (*Schefflera*) . . . , nhiều cây ký sinh thuộc họ Tầm gửi (Loranthaceae), nhiều cây có rễ bạnh lớn như sấu cổ thụ (*Dracontomelum duperreanum*)... Do cây sống chen chúc, đan xen nhau nên có nhiều loài động vật sống trên tán cây (khỉ, voọc, sóc bay, cầy bay)... Thân cây, hốc cây còn là nơi sinh sống của các loài côn trùng, ếch nhái, bò sát... Thảm rừng lá mục chứa đựng nhiều đại diện của động vật không xương sống, nấm mốc v.v. .

Rừng Cúc Phương đang tồn tại ở trạng thái cân bằng ổn định, do đó, cấu trúc về thành phần loài, sự phân hóa trong không gian, cũng như cấu trúc về các mối quan hệ sinh học và những hoạt động chức năng rất đa dạng và phức tạp. .

1.2. Hồ tự nhiên là một ví dụ điển hình cho các hệ sinh thái ở nước: tất nhiên cũng như các hệ sinh thái trên cạn, hồ nhận nguồn vật chất từ bên ngoài do sự bào mòn từ mặt đất sau các trận mưa... và năng lượng từ bức xạ Mặt Trời.

Khí dioxyt cacbon ( $\text{CO}_2$ ), muối khoáng và nước là nguyên liệu thiết yếu cho các loài thực vật ở nước hấp thụ để tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp là tinh bột thông qua quá trình quang hợp. Những loài động vật thủy sinh, chủ yếu là giáp xác thấp (*Cladocera*, *Copepoda*)... sử dụng thực vật sống trôi nổi (thực vật phù du: Phytoplankton), cá trắm cỏ ... ăn cỏ nước để tạo nên nguồn thức ăn động vật đầu tiên cho các sinh vật ăn thịt khác và người. Tất cả những chất bài tiết, chất trao đổi và xác sinh vật bị phân hủy bởi vô số các vi sinh vật yếm khí hay kỵ khí đến giai đoạn khoáng hóa cuối cùng. Ở chúng, một phần có thể lắng xuống đáy, còn phần lớn lại tham gia vào quá trình tổng hợp các chất bởi các loài sinh vật trong hồ. Thế là vật chất được quay vòng và năng lượng được biến đổi qua các bậc dinh dưỡng, cái được gọi là điểm dừng của vật chất, nhờ đó mà các loài và con người mới có sản phẩm để khai thác làm thức ăn.

Biển, đại dương là những hệ sinh thái khổng lồ. Trong thiên nhiên ta còn gặp những hệ sinh thái cực bé (Microecosystem) như trường hợp các detrit đã đề cập đến ở trên.

## 2. Các hệ sinh thái nhân tạo

Các hệ sinh thái nhân tạo tức là những hệ sinh thái do con người tạo ra. Chúng cũng rất đa dạng về kích cỡ , về cấu trúc . . . , lớn như các hồ chứa, đồng ruộng, nương rẫy canh tác, các thành phố, đô thị... và nhỏ như những hệ sinh thái thực nghiệm (một bể cá cảnh, một hệ sinh thái trong ống nghiệm...). Nhiều hệ có cấu trúc đa dạng chẳng kém các hệ sinh thái tự nhiên (như thành phố, hồ chứa...) song cũng có những hệ có cấu trúc đơn giản, trong đó, quần xã sinh vật với loài ưu thế được con người

lựa chọn cho mục đích sử dụng của mình, chẳng hạn như đồng ruộng, nương rẫy . . . Những hệ như thế thường không ổn định. Sự tồn tại và phát triển của chúng hoàn toàn dựa vào sự chăm sóc của con người. Nếu không có sự chăm sóc, hệ sẽ suy thoái và nhanh chóng được thay thế bằng một hệ tự nhiên khác ổn định hơn

#### **IV. Mối quan hệ giữa quần xã sinh vật và môi trường.**

Quần xã sinh vật sống trong môi trường không chỉ thích nghi với mọi biến đổi của các yếu tố môi trường một cách bị động mà còn phản ứng lại một cách tích cực theo hướng đồng hóa và cải tạo môi trường để sống tốt hơn. Do đó, giữa môi trường và quần xã sinh vật có mối liên quan chặt chẽ trên cơ sở tương tác lẫn nhau thông qua các “mối liên hệ ngược.”. Các nghiên cứu chỉ ra rằng, một trong những đặc tính quan trọng của mối tương tác đó là tỷ lệ giữa số lượng sinh khối và “giá thể” hay sinh cảnh của quần xã. Tỷ lệ này càng nhỏ, trong điều kiện cân bằng ổn định thì tác động của quần xã lên sinh cảnh càng yếu và tính ổn định của môi trường hướng đến việc làm tăng độ bền vững của toàn hệ thống càng kém hiệu quả.

Theo quy luật, thành phần không sống (hay giá thể) trong thủy quyển lớn hơn nhiều lần so với các hệ sinh thái trên cạn. Sinh vật lượng trung bình của sinh vật trên cạn đạt đến 12 - 13 kg/m<sup>2</sup>, còn ở dưới nước chỉ khoảng 10g/m<sup>2</sup> (tính theo khối lượng khô), nghĩa là nhỏ hơn 1000 lần. Điều khác biệt ở chỗ, trên cạn sinh vật phân bố theo chiều thẳng đứng chỉ vào khoảng mấy chục mét, còn ở dưới nước chúng lặn xuống sâu đến hàng trăm thậm chí hàng ngàn mét từ mặt xuống đáy.

Trong giới hạn của thủy quyển, mật độ chất sống tăng khi dung tích thủy vực giảm; ở đại dương trong một mét khối nước chứa trung bình 20mg sinh khối (khối lượng ẩm), còn trong các hồ lớn - phần mười gam, trong hồ chứa - vài chục gam, trong ao nuôi - đến kilogam. Nói một cách khác, các thủy vực càng nhỏ, hẹp... thì vai trò của thành phần sống trong hệ sinh thái càng cao và tác động của nó lên sinh cảnh càng mạnh.

Mặc dù theo khối lượng, thành phần sống trong hệ rất nhỏ so với thành phần không sống, song vai trò hoạt động và tính chủ đạo của nó lại rất lớn trong các chu trình sinh địa hóa. Chẳng hạn thành phần hoá học của biển cũng như trầm tích đáy của nó chủ yếu được quyết định bởi hoạt động sống của sinh vật (Odum, 1983).

Sự hình thành đất canh tác cũng là minh chứng rõ rệt cho vai trò cải tạo đất của các nấm, vi khuẩn, những loài động vật nhỏ bé (giun đất) và thực vật.

Khi thích nghi với môi trường, quần xã sinh vật không ngừng phát triển do sự tiến hoá liên tục của các loài. Sinh cảnh rõ ràng có ảnh hưởng

lên sự phát triển tiến hoá của sinh vật, nhưng không hoàn toàn là nguyên nhân trực tiếp của quá trình đó. Ngược lại, sự thay đổi của sinh cảnh dưới ảnh hưởng của quần xã khó quan sát được trong thời gian ngắn, nhưng trong quá trình lịch sử địa chất lại rất lớn lao, ví dụ sự tạo thành các đảo san hô ở Nam Thái Bình Dương, sự biến đổi của hồ thành rừng...

Qua đó thấy rằng các thành viên cấu tạo nên quần xã càng ở bậc tiến hoá cao, càng đứng cuối xích thức ăn, càng có đóng góp nhiều cho quần xã trong việc làm biến đổi môi trường.

#### **V. Tính bền vững của hệ sinh thái.**

Khái niệm về “tính bền vững” của hệ sinh thái rất khó xác định do nó bao hàm nhiều nghĩa khác nhau. Trước hết, một hệ được xem là bền vững khi hệ duy trì được trạng thái của nó không đổi theo thời gian, hay tính bền vững là “sức ỳ” của nó trước những huỷ hoại, hay sự mềm dẻo, tức là khả năng quay trở lại trạng thái ban đầu sau khi bị tác động huỷ hoại của ngoại lực, hay cuối cùng là biên độ (độ lệch) biến động của hệ để phản ứng lại những biến đổi của môi trường mà trong giới hạn đó hệ vẫn có thể quay trở lại trạng thái ban đầu.

Dạng đặc trưng của tính bền vững đối với một hệ là sự biến đổi có chu kỳ ổn định khi những yếu tố giới hạn của môi trường cũng xuất hiện một cách tuần hoàn.

Những ví dụ sau đây chỉ ra tính bền vững khác nhau của các hệ sinh thái trong tự nhiên trước những biến cố của môi trường. Năm 1970 ở biển Đỏ do mực nước đột nhiên xuống thấp 3 ngày, tại đỉnh các rạn san hô có đến 90% các polyp bị chết. Người ta hy vọng rằng, những rạn này có thể quay về trạng thái ban đầu phải vào cuối thế kỷ. Hệ sinh thái san hô Great Barrier ở Australia bị sao biển huỷ diệt 11% vào trước những năm 1973, nhưng đến nay vẫn chưa khôi phục lại hoàn toàn. Vào năm 1972, ở bờ biển Thái Bình Dương thuộc Hoa Kỳ, loài nhím *Strongilocentrotus sp.* sinh sản như vũ bão đã huỷ diệt gần như hoàn toàn một loài tảo thuộc chi *Nereocysta*, song chỉ 2 năm sau loài tảo này đã trở lại trạng thái ban đầu.

Hiện tại, người ta cũng chưa thấy rõ hết cái gì tạo ra “tính bền vững” của hệ sinh thái. Song, các nhà sinh thái đều chấp nhận giả định của R. Mac Arthur (1969), tính phức tạp trong cấu trúc của quần xã đã làm tăng tính bền vững của chính nó, một quần xã được xem là kém bền vững nếu ưu thế về số lượng của một loài nào đó làm thay đổi mạnh số lượng của một loài khác. Sự phức tạp của các quần xã sinh vật nhiệt đới cùng với tính bền vững của chúng là bằng chứng đúng đắn cho quan điểm nêu trên. Tuy nhiên, không loại trừ rằng, tính bền vững và ổn định như thế còn được tạo ra do môi trường ổn định của vùng nhiệt đới chứ không hẳn là đặc tính của quần xã. Nếu cho rằng, các hệ sinh thái ở vùng nhiệt đới bền vững là

do tổ chức phức tạp của chúng thì lại xuất hiện một điều không rõ ràng là, vậy sự ổn định tạo ra tính phức tạp hay vì tính phức tạp mà chúng ổn định.

Nhiều nhà sinh thái học cho rằng, tính đa dạng càng tăng thì sự bền vững của các quần thể riêng biệt cấu trúc nên quần xã càng giảm (do kích thước quần thể nhỏ lại). Song, để nâng cao sự bền vững của hệ thống thì cấu trúc dinh dưỡng phải trở nên phức tạp hơn. Ở nơi nào sinh vật tiêu thụ có phổ thức ăn rộng thì chúng có thể nhanh chóng chuyển sang sử dụng loại thức ăn có độ phong phú cao nhất. Do đó, sinh vật tiêu thụ ít chịu tác động đối với sự biến động số lượng của các nhóm thức ăn riêng biệt. Trong các hệ sinh thái đơn giản hơn, sự dinh dưỡng của sinh vật tiêu thụ bị giới hạn bởi một số loại con mồi và như vậy, sự dao động về số lượng của con mồi thường gây ra sự biến đổi mạnh số lượng của sinh vật tiêu thụ.

Một trong những hậu quả quan trọng của sự biến đổi của các hệ sinh thái là sự diệt vong của các loài riêng biệt. Như A.X. Constantinov (1984) đã nêu vào kỷ Phấn trắng tại các vực nước ở vĩ độ  $0^0 - 50^0$  N, những loài thuộc trùng lỗ (Foraminifera) sống nổi bị tuyệt diệt nhanh hơn so với các loài sống trong các vực nước ở cao hơn  $50^0$  N. Qua 25 triệu năm kể từ sau khi khu hệ đó được hình thành, tại những thủy vực trên chúng chỉ còn được giữ lại tương ứng là 14% và 28%; qua 45 triệu năm sau nữa 8% và 18%, qua 70 triệu năm 0% và 10% (Ricklefs, 1979). Nói một cách khác, trong các hệ sinh thái thuộc vĩ độ thấp thành phần loài của Foraminifera kém ổn định hơn so với các hệ sinh thái ở vĩ độ cao. Không nghi ngờ gì, sự bền vững và tính đa dạng trong hệ sinh thái có mối tương tác với nhau rất chặt, song còn chưa rõ ở mức nào, mối quan hệ nào trong chúng là “nhân”, còn đâu là “quả”.

## **VI. Các chu trình vật chất và dòng năng lượng trong hệ sinh thái**

### *1. Các chu trình vật chất*

#### **1.1 Quá trình tổng hợp và phân hủy các chất**

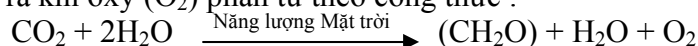
Như một cơ thể hoàn chỉnh, hệ sinh thái cũng thực hiện chức năng sống cơ bản của mình là “đồng hóa” và “dị hóa” hay nói một cách khác là tổng hợp các chất và phân hủy chúng hoặc quá trình sản xuất và tiêu thụ. Hai quá trình này giúp cho hệ tồn tại phát triển để đạt đến trạng thái trưởng thành, cân bằng ổn định trong môi trường.

Trên phạm vi toàn cầu, từ khi xuất hiện sự quang hợp và sự phân hủy, hai quá trình này đã thúc đẩy quá trình phân hóa và tiến hóa của thế giới sinh vật, đồng thời làm giàu cho sinh quyển bằng “của ăn của để”, khi mà sức sản xuất đã vượt lên mức tiêu thụ toàn cầu.

### 1.1.1. Quá trình tổng hợp các chất

Từ khi Trái Đất hình thành, quá trình tổng hợp các chất bằng con đường hóa học đã xuất hiện, tạo tiền đề cho sự sống ra đời. Song quá trình đó chậm chạp, sản vật được tạo ra nghèo nàn, sự sống do đó, sống chật vật trong những năm tháng dài của thời kỳ được mệnh danh là Tiền Cambri (Precambri). Sự xuất hiện thực vật quang hợp là “cuộc cách mạng vĩ đại” của hành tinh.. Cũng từ đây, sinh vật tiến hóa một cách bùng nổ, sức sản xuất tăng lên gấp bội, đáp ứng đủ đến dư thừa nhu cầu sinh sống của cả thế giới sinh vật cũng ngày một đông vui này. Quá trình tổng hợp các chất được tiến hành bằng 2 phương thức: Quang hợp và hoá tổng hợp.

Những cây xanh sống trên Trái Đất có khả năng quang hợp, mỗi năm sản xuất ra khoảng 100 tỷ tấn chất hữu cơ để nuôi sống những nhóm sinh vật khác. Trong quang hợp, diệp lục (chlorophyl) đóng vai trò rất quan trọng, như một chất xúc tác, giúp cho cây sử dụng được năng lượng Mặt Trời để biến đổi cacbon đioxyt ( $\text{CO}_2$ ) và nước thành cacbon hydrat, đồng thời thải ra khí oxy ( $\text{O}_2$ ) phân tử theo công thức :

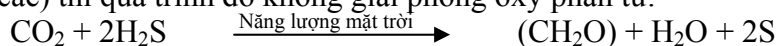


Như vậy, bất kỳ ở nơi nào có mặt cây xanh, có ánh sáng Mặt Trời, nước, khí cacbonic ( $\text{CO}_2$ ) và muối khoáng thì nơi đó xuất hiện quá trình quang hợp, nơi đó nguồn thức ăn sơ cấp được tạo thành. Ở nơi nào thành phần cây xanh đa dạng, ánh sáng càng nhiều, muối khoáng giàu có, nơi đó sức sản xuất sơ cấp càng lớn. Rừng ẩm nhiệt đới, các rạn san hô, các cửa sông... là những bằng chứng hùng hồn cho những nhận định ở trên.

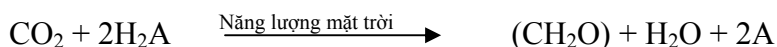
+ Quang hợp của vi khuẩn

Những vi khuẩn có màu đều có khả năng tiếp nhận năng lượng từ ánh sáng Mặt Trời để thực hiện quá trình quang hợp. Vi khuẩn quang hợp chủ yếu là sinh vật sống ở nước (nước ngọt và nước mặn). Phần lớn chúng đóng vai trò không đáng kể trong sản xuất nguồn thức ăn sơ cấp, song chúng lại có khả năng hoạt động ở những điều kiện hoàn toàn không thích hợp cho các “cây cối” khác. Do vậy, chúng có vai trò nhất định trong các chu trình sinh địa hóa.

Trong quang hợp, chất bị oxy hóa (cho điện tử) không phải là nước mà là những chất vô cơ chứa lưu huỳnh như hydro sunphua ( $\text{H}_2\text{S}$ ) chẳng hạn, với sự tham gia của vi khuẩn lưu huỳnh xanh và đỏ (Chlorobacteriaceae và Thiorhodaceae), hoặc các hợp chất vô cơ với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn không lưu huỳnh đỏ và nâu (Athiorhodaceae) thì quá trình đó không giải phóng oxy phân tử.



Từ những ví dụ trên, công thức quang hợp có thể viết dưới dạng tổng quát.



ở đây chất khử (hay chất bị oxy hóa) tức là chất cho điện tử là  $\text{H}_2\text{A}$  có thể là nước hoặc các chất vô cơ hay hữu cơ chứa lưu huỳnh, còn A có thể là oxy phân tử hay lưu huỳnh nguyên tố.

#### - Quá trình hóa tổng hợp

Quá trình hóa tổng hợp với sự tham gia của một số nhóm vi khuẩn xác định không cần ánh sáng Mặt Trời, song lại cần oxy để oxy hóa các chất. Các vi khuẩn hóa tổng hợp lấy năng lượng từ phản ứng oxy hóa các hợp chất vô cơ để đưa cacbon dioxyt vào trong thành phần của chất tế bào. Những hợp chất vô cơ đơn giản trong hóa tổng hợp được biến đổi, chẳng hạn từ amoniac thành nitrit, nitrit thành nitrat, sunphit thành lưu huỳnh, sắt 2 thành sắt 3... với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn *Beggiatoa* (ở nơi giàu Sunphat) và vi khuẩn *Azotobacter*, v.v. Hoặc như *Thyobacillus* rất phong phú trong các suối nước nóng giàu lưu huỳnh, vi khuẩn nito (*Pseudomonas*, *Nitrobacter*...) có mặt trong nhiều công đoạn của chu trình nito. Những vi khuẩn như thế có thể phát triển trong bóng tối, nhưng đa số chúng cần  $\text{O}_2$ . Vi khuẩn hóa tổng hợp chủ yếu tham gia vào việc sử dụng lại (thứ sinh) các hợp chất cacbon hữu cơ chứ không tham gia vào việc tạo thành nguồn thức ăn sơ cấp, nói một cách khác, chúng sống nhờ vào những sản phẩm phân hủy của các chất hữu cơ được tạo ra bởi quá trình quang hợp của cây xanh hay vi khuẩn quang hợp khác.

Nhờ khả năng hoạt động trong bóng tối ở các lớp trầm tích, trong đất hay trên đáy các thủy vực, vi khuẩn hóa tổng hợp không chỉ lôi cuốn các chất dinh dưỡng vào sản xuất chất hữu cơ mà còn sử dụng cả nguồn năng lượng “rơi vãi” mà các sinh vật tiêu thụ không tài nào tiết kiệm được trong cuộc sống của mình.

Phần lớn thực vật bậc cao (thực vật có hạt) và nhiều loài tảo chỉ sử dụng những chất vô cơ đơn giản để sinh sống nên chúng là những sinh vật hoàn toàn tự dưỡng, song một số ít loài tảo lại cần các chất hữu cơ tương đối phức tạp để tăng trưởng, do chúng không có khả năng tổng hợp. Những loài khác lại cần 2, 3 hoặc nhiều chất tăng trưởng như thế, do đó, chúng là những sinh vật dị dưỡng một phần. Những loài đứng ở vị trí trung gian giữa sinh vật tự dưỡng và sinh vật dị dưỡng thường được gọi là sinh vật “nửa tự dưỡng” (auxiotrophy). W. Rodhe (1955) chỉ ra rằng, ở các nước “đêm đông” như phần Bắc Thụy Điển, vào mùa hè phytoplankton đóng vai trò là sinh vật tự dưỡng trong các ao, hồ, nhưng trong suốt “đêm đông” kéo dài hàng tháng, chúng lại sử dụng các chất hữu cơ hòa tan trong nước để sinh sống, giống như các sinh vật dị dưỡng khác.

Tất nhiên, trong phạm vi rộng của sự tiến hóa, người ta chỉ chia sinh vật thành 2 dạng chính: sinh vật tự dưỡng và sinh vật dị dưỡng, còn



các dạng trung gian khác, tuy cũng có những giá trị nhất định trong sinh giới, song chúng không đặc trưng và không phổ biến.

#### 1.1.2. Quá trình phân hủy các chất

Quá trình này ngược với quá trình tổng hợp các chất. Đến nay, sinh quyển đang trong trạng thái ổn định của mình, hai quá trình trên cũng ổn định, nếu không bị chính con người hủy hoại. Quá trình phân hủy các chất trong tự nhiên xảy ra theo các dạng chính:

+ Hô hấp hiếu khí hay oxy hóa sinh học, trong đó chất nhận điện tử (hay là chất oxy hóa) là oxy phân tử. Hô hấp hiếu khí ngược với quá trình quang hợp, tức là các chất hữu cơ bị phân giải để cho sản phẩm cuối cùng là khí cacbon dioxyt ( $\text{CO}_2$ ) và nước. Do đó, tất cả các loài động thực vật, cũng như đa số đại diện của Monera và Protista mới có năng lượng để duy trì mọi hoạt động sống và cấu tạo nên chất sống riêng cho mình. Tuy nhiên,  $\text{CO}_2$ , nước và chất tế bào cũng có thể được tạo thành, song nếu phản ứng oxy hóa chưa hoàn toàn kết thúc thì các hợp chất hữu cơ ấy vẫn còn được phân hủy tiếp bởi các nhóm sinh vật khác trong điều kiện đặc biệt như hô hấp kỵ khí hoặc lên men.

+ Hô hấp kỵ khí xảy ra không có sự tham gia của oxy phân tử. Chất nhận điện tử (hay chất oxy hóa) không phải là  $\text{O}_2$  mà là chất vô cơ hay chất hữu cơ khác. Nhiều vi sinh vật hoại sinh (vi khuẩn, nấm, động vật nguyên sinh) tiến hành phân hủy các chất trong điều kiện không có oxy. Chẳng hạn, vi khuẩn mê tan phân giải các hợp chất hữu cơ để tạo thành khí mê tan ( $\text{CH}_4$ ) bằng cách khử cacbon hữu cơ hoặc vô cơ (cacbonat) trong các đáy ao hồ. Vi khuẩn mê tan còn tham gia vào việc phân hủy phân gia súc và phân của các loài nhai lại khác. Vi khuẩn *Desulfovibrio* khử sunphat trong các trầm tích biển sâu để tạo thành  $\text{H}_2\text{S}$  như ở biển Đen.

Nhiều nhóm vi khuẩn (vi sinh vật kỵ khí tùy ý) có khả năng hô hấp hiếu khí và kỵ khí, tuy nhiên, năng lượng được giải phóng ra do hô hấp hiếu khí cao hơn nhiều so với hô hấp kỵ khí. Vi khuẩn hiếu khí (*Aerobacter*) được nuôi trong điều kiện hiếu khí và kỵ khí bằng nguồn thức ăn hydrat cacbon, khi có mặt  $\text{O}_2$  thì hầu như tất cả glucose chuyển thành sinh khối của vi khuẩn và  $\text{CO}_2$ , còn khi không có mặt  $\text{O}_2$  sự phân hủy xảy ra không hoàn toàn, chỉ có một lượng rất nhỏ chuyển thành hợp chất hữu cơ chứa cacbon trong tế bào, trong khi hàng loạt các hợp chất hữu cơ khác lại được tiết ra môi trường.

- Sự lên men: Đó là quá trình hô hấp kỵ khí, nhưng các chất hữu cơ bị oxy hóa (chất khử) cũng là chất nhận điện tử (chất oxy hóa). Trong quá trình này xảy ra sự khử hydro, kéo theo là sự bẻ gãy các chất hữu cơ phức tạp thành các chất đơn giản hơn.

Tham gia vào quá trình lên men có các vi sinh vật kỵ khí nghiêm ngặt hoặc kỵ khí tùy ý. Trong trường hợp lên men bởi vi sinh vật kỵ khí tùy ý, ở điều kiện có oxy, vi sinh vật chuyển sang hô hấp hiếu khí.

Những vi sinh vật sống kỵ khí, kỵ khí tùy ý, hiếu khí khi tham gia vào các quá trình hô hấp và phân hủy các chất đều đóng vai trò rất lớn trong các hệ sinh thái. Chúng là những “vệ sinh viên”, thực hiện sự phân hủy các hợp chất đến giai đoạn cuối cùng, (giai đoạn khoáng hóa) để trả lại cho môi trường, cho các chu trình vật chất những hợp chất vô cơ đơn giản nhất hay những nguyên tố hóa học đã bị lôi cuốn ngay từ đầu vào các vòng luân chuyển khôn cùng.

Tổng hợp các chất rồi lại phân hủy chúng, nói chung, là chức năng hoạt động của các quần xã sinh vật. Nhờ vậy, vật chất được quay vòng còn năng lượng được biến đổi. Trên phạm vi toàn cầu, trừ nguồn năng lượng được tiếp nhận từ bên ngoài, sinh quyển, về phương diện vật chất mà nói, là một đơn vị tự cung tự cấp hoàn toàn.

Phân hủy là kết quả của cả các quá trình vô sinh và hữu sinh. Những vụ cháy rừng hay cháy đồng cỏ là yếu tố giới hạn, song cũng là yếu tố điều chỉnh quan trọng của tự nhiên. Chúng trực tiếp tham gia phân hủy các chất, chuyển phần lớn khí CO<sub>2</sub> và các khí khác vào khí quyển, còn các khoáng chất vào trong đất. Sự phân hủy các chất bởi sinh vật diễn ra từ từ, chậm hơn so với sự oxy hóa tức thời của “thần lửa”. Do các quá trình trên, nhất là do hoạt động của sinh vật, trong sinh quyển nói chung hay từng hệ sinh thái nói riêng, các xích thức ăn liên tục được hình thành: xích thức ăn chăn nuôi, xích thức ăn phế liệu và xích thức ăn thâm thấu. Nhờ sự phân hủy, trong môi trường còn xuất hiện hàng loạt các chất “ngoại tiết” (exocrine), tham gia vào quá trình điều hòa hoạt động sống của các thành viên cấu tạo nên quần xã. Các nhà sinh thái học còn gọi các chất ngoại tiết là “hoocmon môi trường”. Chúng là sản phẩm bài tiết, các chất trao đổi trong hoạt động sống của thể giới sinh vật dưới dạng các chất hữu cơ hòa tan. Trong chúng, nhiều chất có hoạt tính sinh học cao hoặc kìm hãm sự phát triển (các chất kháng sinh như Penicilline...) hoặc kích thích sự tăng trưởng của các loài khác (các vitamin...), một số chất mang tính dẫn dụ, lôi cuốn đồng loại khác giới hay các loài khác tham gia vào việc thực hiện một chức năng sống của mình (hương thơm của hoa, của các tuyến tiết).

Những sinh vật phân hủy (bao gồm cả những loài động vật) tham gia vào việc phân giải các chất ở nhiều công đoạn khác nhau, từ thô đến tinh, và bằng nhiều cách với sự có mặt của hàng loạt các loại enzym đặc trưng mà không một sinh vật nào có đủ. Nhờ vậy, ngay cả các chất khó phân hủy nhất như cellulose, lignin hay các hợp chất humic... cũng không

thể tồn tại được, mà bị phân hủy tới cùng. Nhiều chất gần như “tro”, chẳng hạn nitơ, con người muốn phá vỡ “cầu nối ba” giữa các nguyên tử để đưa chúng vào dạng hợp chất. ( $\text{NO}_x$ ,  $\text{NH}_3$ ...) phải tốn khá nhiều năng lượng, chẳng kém gì cường độ dòng điện của các tia chớp trong các cơn dông thì một số vi khuẩn cố định đạm như *Azotobacter*, *Clostridium*, *Bacterium*, *Oscillatoria*, *Methano*, *Methanococcus*, *Desulfovibrio*... sống hiếu khí hoặc kỵ khí, trong đất hoặc trong nước... lại rất dễ dàng phá vỡ “cầu nối ba” của phân tử nitơ bằng loại enzym đặc hiệu của mình (nitrogenase...).

Tóm lại, trong quá trình hô hấp hay phân huỷ vật chất bởi các nhóm sinh vật, sản phẩm được hình thành chủ yếu là  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , song trong quá trình đó cũng có thể diễn ra chưa đến giai đoạn kết thúc, ở điều kiện như vậy, chất hữu cơ vẫn còn chứa một ít năng lượng nhất định sẽ được các nhóm sinh vật khác sử dụng và phân huỷ đến cùng.

## 1.2. Các chu trình vật chất

Như chúng ta đã biết, trong hệ sinh thái luôn xảy ra các quá trình tổng hợp và phân huỷ các chất bằng nhiều con đường khác nhau. Vật chất được trao đổi giữa các thành viên trong quần xã sinh vật nói riêng hay của quần xã với môi trường nói chung được thực hiện thông qua các chu trình vật chất hay chu trình sinh địa hoá. Chu trình vật chất chính là con đường chuyển động vòng tròn của vật chất qua xích thức ăn trong hệ sinh thái và môi trường. Do đó, vật chất thường được sử dụng lặp đi lặp lại nhiều lần.

Hôm nay, người ta đã biết có khoảng 40 nguyên tố hoá học trong bảng tuần hoàn Mendeleev tham gia vào thành phần cấu tạo các chất sống, sau đó bị vi sinh vật phân huỷ rồi lại trở lại môi trường, rồi lại được sinh vật thu hồi tạo nên các hợp chất mới... Cứ như thế vật chất được chu chuyển trong những vòng hầu như khép kín mà ta gọi là chu trình vật chất hay chu trình sinh địa hoá (có sự tương tác của các quá trình sinh học và địa hoá học).

Trong những nguyên tố đã biết, một số có vai trò rất quan trọng như O, H, N, C, P, S... tham gia cấu tạo nên các hợp chất của sự sống như protein, lipid, glucit, các enzym, hoocmon....

Phụ thuộc vào nguồn dự trữ, trong thiên nhiên có 2 dạng chu trình cơ bản: Chu trình các chất khí và chu trình các chất lắng đọng. Dạng chu trình thứ 1, nguồn dự trữ tồn tại trong khí quyển và trong nước, còn dạng chu trình 2, nguồn dự trữ nằm trong vỏ Trái Đất hoặc trong các trầm tích đáy.

Chu trình các chất khí được đặc trưng bởi nguồn dự trữ lớn trong khí quyển (cacbon đioxit, oxy, nitơ, ôxit lưu huỳnh, hơi nước...) dễ dàng bổ sung cho phần trao đổi với các quần xã; phần vật chất bị thất thoát khỏi chu trình do lắng đọng hoặc tạm thời tách khỏi chu trình ít hơn nên phần

quay trở lại chu trình để tái sử dụng nhiều hơn so với các chu trình lắng đọng.

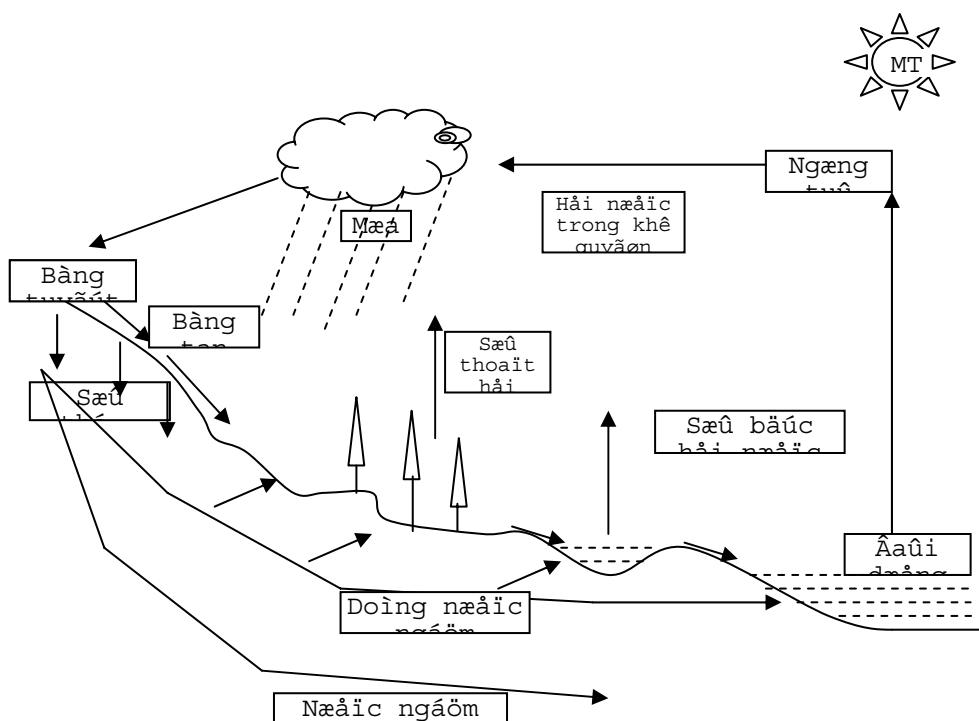
Các chất lắng đọng có nguồn dự trữ từ trong vỏ Trái Đất, còn phần lưu động của chúng tham gia vào chu trình được tách ra từ nguồn dự trữ thông qua quá trình phong hoá vật chất hoặc do hoạt động của nền công nghiệp. Đó là chu trình các chất như photpho, lưu huỳnh, silic, sắt, mangan... Trong khi vận động và trao đổi, vật chất thường bị thất thoát khỏi chu trình nhiều hơn so với chu trình các chất khí, chủ yếu do lắng đọng xuống vùng biển sâu.

#### 1.2.1. Chu trình nước ( $H_2O$ ) trên hành tinh

Đây là chu trình kết hợp của 2 nguyên tử H và O. Nước trên hành tinh tồn tại dưới 3 dạng: rắn, lỏng và hơi. Chúng chuyển dạng cho nhau nhờ sự thay đổi của nhiệt độ trên bề mặt trái đất. Trong điều kiện hiện tại, nước chủ yếu chứa trong các biển và đại dương (chiếm 97,6% tổng số) dưới dạng lỏng, khoảng 2,08% nước nằm ở thể rắn (băng), tập trung chính ở 2 cực Trái Đất. Nước sông, hồ rất ít, chỉ khoảng 230 nghìn  $km^3$  (gồm cả hồ nước mặn), một ít (khoảng 67000  $km^3$ ) tạo nên độ ẩm của đất, khoảng 4 triệu  $km^3$  nước ngầm có khả năng trao đổi tích cực và 14000  $km^3$  dưới dạng hơi nước có mặt trong khí quyển. Chu trình nước có thể được mô tả như sau:

Nhờ năng lượng Mặt trời, nước ở bề mặt đất, đại dương bốc hơi. Khi lên cao, nhiệt độ tăng đối lưu giảm, nước tạo thành mây và ngưng tụ thành mưa, thành tuyết rơi xuống bề mặt trái đất, rồi lại theo các dòng chảy về đại dương. Do vậy, nước tuần hoàn trên toàn Trái Đất.

Từ chu trình này chúng ta thấy rằng chỉ có năng lượng bức xạ không lồ của Mặt Trời mới làm nên những kỳ tích như vậy. Nước theo chu trình, song phân bố không đồng đều trên hành tinh (theo không gian và thời gian). Chu trình nước xảy ra trên phạm vi toàn cầu, tham gia vào việc điều hoà khí hậu trên toàn hành tinh. Chu trình này do đó còn có tên gọi là chu trình nhiệt - ẩm



**Hành 7: Chu trình nước trong tự nhiên**

### 1.2.2. Chu trình Cacbon (C)

Cacbon là một trong những nguyên tố quan trọng tham gia vào cấu trúc của cơ thể, chiếm đến 49% trọng lượng khô. Cacbon tồn tại trong sinh quyển dưới các dạng chất vô cơ, hữu cơ và trong cơ thể sinh vật (Bảng 4.1)

**Bảng 4.1. Cacbon trong sinh quyển (tỷ tấn) (Bolin et al, 1979)**

- Khí quyển	692
- Nước đại dương	35.000
- Trong trầm tích	> 10.000.000
- Cơ thể sinh vật	3.432 (đang sống 592 và chết 2840)
- Nhiên liệu hoá thạch	5.000
+ Tổng cacbon hữu cơ	8.432
+ Tổng cacbon vô cơ	10.035.692

Cacbon tham gia vào chu trình ở dạng khí cacbon dioxit ( $\text{CO}_2$ ) có trong khí quyển. Trong khí quyển hàm lượng  $\text{CO}_2$  rất thấp, chỉ khoảng 0,03%, nhưng các dạng dự trữ cacbon rất phong phú và đa dạng (đó là than đá, dầu mỏ, khí đốt,  $\text{CaCO}_3$ ). Có thể mô tả quá trình tham gia của cacbon dưới dạng  $\text{CO}_2$  vào và ra khỏi hệ sinh thái như sau: (đối với môi trường trên cạn).

Thực vật hấp thụ  $\text{CO}_2$  trong quá trình quang hợp và chuyển hoá thành những chất hữu cơ (đường, lipid, protein...) trong sinh vật sản xuất (thực vật), các hợp chất này là thức ăn cho sinh vật tiêu thụ các cấp ( $\text{C}_1$ ,  $\text{C}_2$ ,  $\text{C}_3$ ,...), cuối cùng xác bã thực vật, sản phẩm bài tiết của sinh vật tiêu thụ và xác của chúng được sinh vật phân huỷ (nấm, vi khuẩn) qua quá trình phân huỷ và khoáng hoá, tạo thành các dạng C bán phân giải, các hợp chất trung gian và C trong chất hữu cơ không đậm và cuối cùng thành  $\text{CO}_2$  (và  $\text{H}_2\text{O}$ ),  $\text{CO}_2$  lại đi vào khí quyển rồi lại được thực vật sử dụng. Qua đây, chúng ta nhận thấy rằng ở trong môi trường, C là chất vô cơ nhưng khi được quần xã sinh vật sử dụng thì đã được biến đổi thành C hữu cơ (tham gia cấu tạo nên các chất hữu cơ khác nhau của cơ thể sinh vật). Trong quá trình vận động, cacbon ở nhóm sinh vật sản xuất, các chất hữu cơ tổng hợp được, chỉ một phần được sử dụng làm thức ăn cho sinh vật tiêu thụ còn phần lớn tích tụ ở dạng sinh khối thực vật (như rừng, thảm mục rừng...).

Trong quá trình hoạt động sống, các thành phần của quần xã sinh vật sẽ trả lại cacbon dưới dạng  $\text{CO}_2$  cho khí quyển thông qua quá trình hô hấp, sự cháy rừng và thảm mục rừng cũng trả lại cacbon cho khí quyển.

Ở môi trường nước, C ở dạng hoà tan như cacbonat ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) và bicacbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) là nguồn dinh dưỡng C cho các sinh vật thủy sinh. C ở môi trường nước sẽ chu chuyển qua chuỗi thức ăn trong thủy vực, bắt đầu từ thực vật thủy sinh đến động vật thủy sinh cỡ nhỏ (giáp xác) rồi đến động vật thủy sinh cỡ lớn (cá, tôm, cua...). Nhờ hoạt động nghề cá, 1 lượng lớn C sẽ được trả lại cho khí quyển, bên cạnh đó trong chuỗi thức ăn tự nhiên, các loài chim (ăn cá, tôm...) cũng phần nào đóng góp vào việc giải phóng C vào khí quyển. Trong chu trình C ở môi trường nước, C bị lắng đọng do xác động vật thủy sinh có Ca chết tạo nên  $\text{CaCO}_3$  (đá vôi) làm chu trình bị gián đoạn. Các trầm tích này khi được con người khai thác thì C trở về chu trình.

Trong khí quyển, cacbon luân chuyển nhanh hơn, khoảng 0,1 năm đối với Cacbon oxyt ( $\text{CO}$ ), 3,6 năm đối với Metan ( $\text{CH}_4$ ) và 4 năm đối với Cacbon dioxyt ( $\text{CO}_2$ ). Tuy vậy trong chu trình C, vẫn có những giai đoạn C bị giữ lại một thời gian rất dài (người ta gọi đó là các chu trình phụ không kín). Ví dụ: Động thực vật khi chết đi (chủ yếu là thực vật) trong điều kiện yếm khí, độ ẩm môi trường đất cao (hoặc ngập nước)...có thể không bị phân giải hoàn toàn thành  $\text{CO}_2$  và  $\text{H}_2\text{O}$ , mà trở thành hữu cơ bán phân giải dạng mùn thô hoặc than bùn tạo nên đầm lầy than bùn. Than đá được hình thành do quá trình vùi lấp của thảm thực vật rừng, do vậy mà chu trình C bị ngưng lại một thời gian, cho đến khi nào than đá, than bùn

này bị đốt cháy hoàn toàn (do nhiều tác nhân khác nhau) C mới trở lại chu trình.

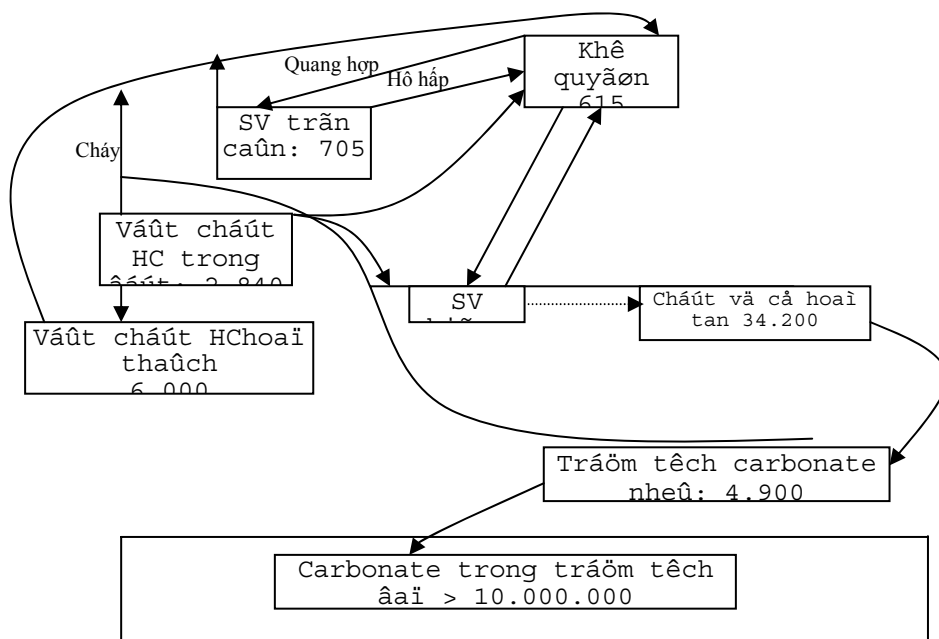
Trong 100 năm qua, hàm lượng khí CO<sub>2</sub> tăng lên là do tăng sử dụng nhiên liệu hoá thạch, huỷ hoại rừng (làm diện tích rừng bị thu hẹp) và canh tác nông nghiệp. Nồng độ CO<sub>2</sub> khí quyển gia tăng từ 290 ppmv (0,029%) (ở thế kỷ 19) lên đến 325 ppmv (0,0325%) (ngày nay). Điều này chứng tỏ con người đã can thiệp quá mạnh vào chu trình CO<sub>2</sub>.. Cũng nên biết rằng CO<sub>2</sub> là 1 trong 5 khí nhà kính (CO<sub>2</sub>, CFC, CH<sub>4</sub>, O<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub>) gây nên hiệu ứng nhà kính (Greenhouse effect), làm cho trái đất nóng lên. Trong hỗn hợp khí nhà kính, CO<sub>2</sub> là thành phần chính của hỗn hợp khí này và chiếm tỷ lệ tương đối cao: 47%, CFC 19%, CH<sub>4</sub> 15%, O<sub>3</sub> 7%, NO<sub>2</sub> 12%. Theo tính toán của các nhà khoa học, khi nồng độ CO<sub>2</sub> trong khí quyển tăng gấp đôi, thì nhiệt độ bề mặt trái đất tăng lên khoảng 3<sup>0</sup>C. Các số liệu quan trắc cho thấy, nhiệt độ trái đất đã tăng lên 0,5<sup>0</sup>C trong khoảng thời gian từ 1885 đến 1940 do thay đổi nồng độ CO<sub>2</sub>. Dự báo, nếu không có biện pháp khắc phục hiệu ứng nhà kính, nhiệt độ trái đất sẽ tăng lên 1,5 - 4,5<sup>0</sup>C vào năm 2050 và sẽ gây ra nhiều hậu quả nghiêm trọng, tác động mạnh mẽ tới nhiều mặt của môi trường trái đất, có thể nêu lên như sau:

- Nhiệt độ trái đất tăng sẽ làm tan băng ở 2 cực và dâng cao mực nước biển. Như vậy nhiều vùng sản xuất lương thực trù phú, các khu đông dân cư, các đồng bằng lớn, các thành phố lớn, nhiều đảo thấp có thể bị chìm trong nước biển.

- Sự nóng lên của trái đất sẽ làm thay đổi điều kiện sống bình thường của các loài sinh vật trên trái đất. Một số loài thích nghi với điều kiện sống mới sẽ thuận lợi phát triển. Trong khi đó nhiều loài sẽ bị thu hẹp môi trường sống hoặc bị tiêu diệt do không kịp thích nghi với các biến đổi của môi trường sống.

- Khí hậu trái đất sẽ bị biến đổi sâu sắc, các đới khí hậu có xu hướng di chuyển về phía hai cực của trái đất. Toàn bộ điều kiện sống của tất cả quốc gia bị xáo động. Hoạt động sản xuất nông nghiệp, lâm nghiệp, thủy hải sản ... bị ảnh hưởng nghiêm trọng.

- Nhiều loại bệnh tật mới đối với con người xuất hiện, các loại bệnh dịch lan tràn, sức khỏe của con người bị suy giảm.



**Hình 8: Chu trình cacbon (đơn vị:  $10^{15}$ g cacbon) (I. Desmukh, 1986)**

### 1.2.3. Chu trình nitơ (N)

Nitơ là một nguyên tố có nguồn dự trữ khá giàu trong khí quyển, chiếm gần 80% thể tích, gấp gần 4 lần thể tích khí oxy. Nitơ là thành phần quan trọng cấu thành nguyên sinh chất tế bào, là cấu trúc của protein... Nitơ phân tử (Nitơ tự do -  $N_2$ ) có nhiều trong khí quyển, nhưng chúng không có hoạt tính sinh học đối với phần lớn các loài sinh vật, chỉ một số rất ít các loài sinh vật có khả năng đồng hoá được nitơ ở dạng này. Các loài thực vật có thể sử dụng được nitơ ở dạng muối như nitrat - đạm dễ tiêu ( $NO_3^-$ ) hoặc ở dạng ion amon ( $NH_4^+$ ),  $NO_2$ ....

Chu trình nitơ về cơ bản cũng tương tự như các chu trình khí khác, được sinh vật sản xuất hấp thụ và đồng hoá rồi được chu chuyển qua các nhóm sinh vật tiêu thụ, cuối cùng bị sinh vật phân huỷ trả lại nitơ phân tử cho môi trường. Tuy nhiên quá trình này diễn ra phức tạp hơn nhiều, tuy vậy chu trình nitơ là chu trình xảy ra nhanh và liên tục. Do tính chất phức tạp của chu trình bao gồm nhiều công đoạn theo từng bước: sự cố định đạm, sự amôn hoá, nitrit hoá, nitrat hoá và phản nitrat.

+ Sự cố định đạm (Nitrogen fixation)

Cố định đạm trước hết đòi hỏi sự hoạt hoá phân tử nitơ để tách nó thành 2 nguyên tử ( $N_2 \rightarrow 2N$ ), trong cố định nitơ sinh học thì đó là bước đòi hỏi năng lượng là 160 Cal/mol. Khi kết hợp nitơ với hydro tạo thành



amoniac ( $N + H \rightarrow NH_3$ ). Tất cả các sinh vật cố định nitơ đều cần năng lượng từ bên ngoài, mà các hợp chất cacbon đóng vai trò đó để thực hiện những phản ứng nội nhiệt (Endothermic). Trong quá trình cố định đạm, vai trò điều hoà chính là 2 loại enzym: nitrogenase và hydrogenase; chúng đòi hỏi nguồn năng lượng rất thấp.

Trong tự nhiên, cố định đạm xảy ra bằng con đường hoá - lý và sinh học, trong đó con đường sinh học có ý nghĩa nhất và cung cấp 1 khối lượng lớn đạm dễ tiêu cho môi trường đất. Sự cố định đạm bằng điện hoá và quang hoá trung bình hàng năm tạo ra 7,6 triệu tấn (4-10kg/ha/năm), còn bằng con đường sinh học khoảng 54 triệu tấn .

Những sinh vật có khả năng cố định đạm là vi khuẩn và tảo. Chúng gồm 2 nhóm chính: Nhóm sống cộng sinh (phần lớn là vi khuẩn, một số ít tảo và nấm) và nhóm sống tự do (chủ yếu là vi khuẩn và tảo). Vi khuẩn cố định đạm sống cộng sinh gặp nhiều trong đất, ngược lại các loài cố định đạm sống tự do lại gặp nhiều trong nước và trong đất. Song nhóm cộng sinh về mặt số lượng có vai trò quan trọng hơn, gấp trăm lần nhóm sống tự do.

Ngoài những vi khuẩn cố định đạm cần năng lượng lấy từ nguồn cacbon bên ngoài, còn có loài vi khuẩn tía (*Rhodopseudomonas capsulata*) có thể sinh sống bằng nitơ phân tử trong điều kiện kỵ khí mà ánh sáng được sử dụng như một nguồn năng lượng (Madigan và nnk, 1979).

Những vi khuẩn có khả năng cố định nitơ gồm các loài của chi *Rhizobium* sống cộng sinh với các cây họ Đậu để tạo nên các nốt sần ở rễ, cố định được một lượng lớn nitơ. Ví dụ, cỏ 3 lá (*Trifolium* sp.) và đậu chàm (*Medicago* sp.) cố định được 150 - 400kg/ha/năm. Ngoài ra gần đây, người ta còn phát hiện ra một số các loài xạ khuẩn (*Actinomycetes*) (nhất là các nấm nguyên thủy) cộng sinh trong rễ của chi *Alnus* và một số loài cây khác cũng có khả năng cố định đạm, tuy hiệu suất thấp hơn so với *Rhizobium*. Đến nay, người ta đã biết được xạ khuẩn sống cộng sinh trong rễ của 160 loài cây thuộc 8 chi của 8 họ thực vật khác nhau. Ngoài các loài của chi *Alnus*, các loài khác đều thuộc các chi *Ceanothus*, *Comptonia*, *Eleagnus*, *Myrica*, *Casuarina*, *Coriaria*, *Araucaria* và *Ginkgo* (Torrey, 1978) và chúng sống tập trung ở vùng ôn đới.

Trong môi trường nước, vi sinh vật cố định nitơ khá phong phú. Ở đây thường gặp những loài vi khuẩn kỵ khí thuộc các chi *Clostridium*, *Methano*, *Bacterium*, *Methanococcus*, *Desulfovibrio* và một số vi sinh vật quang hợp khác. Ở những nơi thoáng khí thường gặp các đại diện của *Azotobacteriaceae* (như *Azotobacter*) và các loài tảo (vi khuẩn lam) thuộc các chi *Anabaena*, *Aphanozinemon*, *Nostoc*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Gloeocapsa* ... Để hoạt hoá nitơ, những sinh vật tự dưỡng sử dụng năng

lượng của quá trình quang hoá hoặc hoá tổng hợp, còn các vi sinh vật dị dưỡng sử dụng năng lượng chứa trong các hợp chất hữu cơ có sẵn trong môi trường.

- Quá trình amon hoá (Ammonification) hay khoáng hoá (Mineralization).

Sau khi gắn kết hợp chất nitơ vô cơ ( $\text{NO}_3^-$ ) thành dạng hữu cơ (thường là nhóm amin-  $\text{NH}_2$ ) thông qua sự tổng hợp protein và acid nucleic thì phần lớn chúng lại quay trở về chu trình như các chất thải của quá trình trao đổi chất (urê, acid uric...) hoặc chất sống (protoplasma) trong cơ thể chết. Rất nhiều vi khuẩn dị dưỡng, *Actinomyces* và nấm trong đất, trong nước lại sử dụng các hợp chất hữu cơ giàu đạm, cuối cùng chúng thải ra môi trường các dạng nitơ vô cơ ( $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$  và  $\text{NH}_3$ ). Quá trình đó được gọi là amôn hoá hay khoáng hoá. Quá trình này là các phản ứng giải phóng năng lượng hay phản ứng ngoại nhiệt. Chẳng hạn nếu protein là glyxin baz thì quá trình amôn hoá sẽ giải phóng ra 176 Cal/mol. Năng lượng này được vi khuẩn sử dụng để duy trì các hoạt động sống của mình. Tại những nơi yếm khí, nhiều vi khuẩn, nấm, xạ khuẩn đóng vai trò đặc biệt quan trọng trong sự phân giải protein để giải phóng  $\text{NH}_3$  và  $\text{H}_2\text{S}$ ... trong đó, một số vi sinh vật amôn hoá khá “hẹp thực”, chỉ sử dụng pepton mà không phân huỷ các acid amin, sử dụng urê mà không phân huỷ uric; ngược lại nhiều loài sử dụng rất rộng rãi nguồn chất hữu cơ chứa nitơ, từ dạng đơn giản nhất đến cả dạng phức tạp nhất.

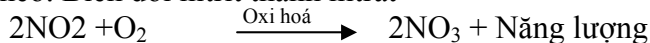
- Quá trình nitrat hoá (Nitrification)

Quá trình biến đổi của  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NH}_4^+$  thành  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$  được gọi là quá trình nitrit hoá và nitrat hoá hay gọi chung là quá trình nitrat hoá. Quá trình này phụ thuộc vào pH của môi trường và xảy ra chậm chạp, Trong điều kiện pH thấp, tuy không phải tất cả, quá trình nitrat trải qua hai bước:

- Bước đầu: Biến đổi amôn hay amoniac thành nitrit



- Tiếp theo: Biến đổi nitrit thành nitrat



Những đại diện của chủng vi sinh vật *Nitrosomonas* có thể biến đổi amoniac thành nitrit, một chất độc thậm chí với hàm lượng rất nhỏ. Những vi sinh vật khác như *Nitrobacter* lại dinh dưỡng bằng nitrit, tiếp tục biến đổi nó thành nitrat. Những vi sinh vật nitrit hoá đều là những sinh vật tự dưỡng hoá tổng hợp, lấy năng lượng từ quá trình oxy hoá. Chẳng hạn, *Nitrosomonas* khi chuyển hóa amoniac thành  $\text{NO}_2^-$  sinh ra năng lượng 65 Cal/mol, còn *Nitrobacter* tạo ra năng lượng 17 Cal/mol. Chúng sử dụng một phần năng lượng này để kiếm nguồn cacbon từ việc khử  $\text{CO}_2$  hay

$\text{HCO}_3^-$ . Như vậy, khi thực hiện điều này để tự tăng trưởng, chúng đã sản sinh ra một lượng đáng kể nitrit hoặc nitrat cho môi trường.

Nitrat (cũng như nitrit) dễ dàng lọc khỏi đất, đặc biệt trong đất chua. Nếu không được thực vật đồng hoá, chúng có thể thoát ra khỏi hệ sinh thái này để đến hệ sinh thái khác qua sự chu chuyển của nước ngầm.

- Quá trình phản nitrat hoá (Denitrification)

Con đường chuyển hoá của nitrat qua các quá trình đồng hoá - dị hoá để trở về các dạng như  $\text{N}_2$ , NO,  $\text{N}_2\text{O}$  được gọi là quá trình phản nitrat. Những đại diện của vi khuẩn đóng vai trò quan trọng trong quá trình này là *Pseudomonas*, *Escherichia* và nấm. Chúng sử dụng nitrat như nguồn oxy với sự có mặt của glucose và photphat. Phần lớn những vi khuẩn phản nitrat chỉ khử nitrat đến nitrit, các loài khác lại khử nitrit đến amoniac. Trong điều kiện kỵ khí, sự phản nitrat đến dạng  $\text{N}_2\text{O}$  khi có mặt của glucose là 1 phản ứng ngoại nhiệt, giải phóng 1 lượng nhiệt 545 Cal/mol. Còn phản nitrat đến nitơ phân tử cho 570 Cal/mol. Ngược lại, các phản ứng oxy hoá glucose trong điều kiện hiếu khí cho 686 Cal/mol. Trừ khi bị bắt trở lại trong quá trình cố định nitơ. Nitơ phân tử được giải phóng trong quá trình phản nitrat hoá có thể trở lại nguồn dự trữ trong khí quyển, song dù là 1 dạng oxyt hay nitơ phân tử có được tạo thành hay không đều tùy thuộc vào pH của môi trường. Sự gia tăng oxyt nitơ (NO) xuất hiện ở pH < 7. Nếu pH > 7,3 thì dinitơ oxyt ( $\text{N}_2\text{O}$ ) có xu hướng bị tái hấp thụ và tiếp theo bị khử trong quá trình phản nitrat trở thành nitơ phân tử.

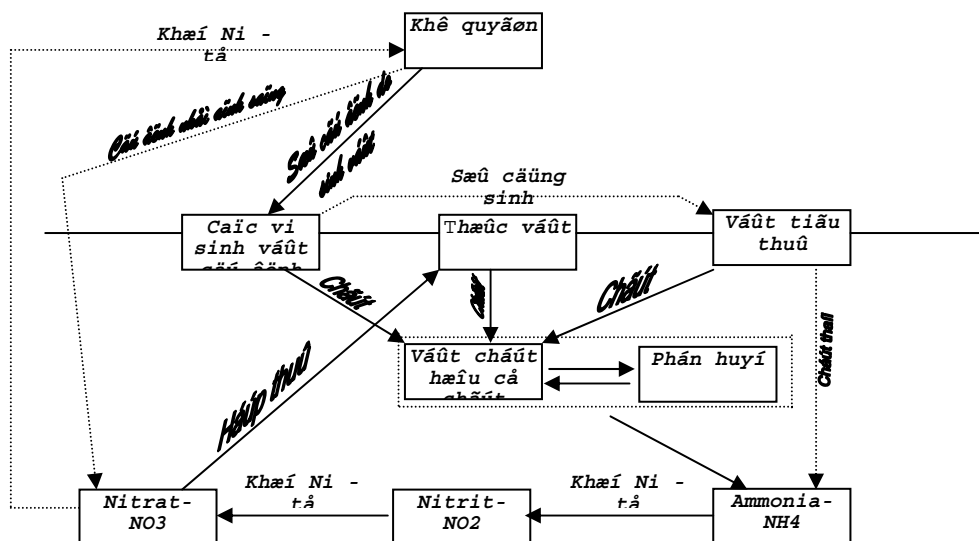
Do quá trình phản nitrat đến nitơ phân tử chỉ xảy ra trong điều kiện kỵ khí hay kỵ khí một phần, nên quá trình này thường gặp trong đất yếm khí và trong đáy sâu của các hồ, các biển...không có oxy hoặc giàu các chất hữu cơ đang bị phân huỷ.

Nhờ chu trình này mà nitơ phân bố dưới nhiều dạng và nhiều khu vực khác nhau trên trái đất (bảng 4.2)

**Bảng 2: Nitơ trong sinh quyển (triệu tấn) (Delwiche, 1970)**

+ Khí quyển:	3.800.000
Chất hữu cơ	772
- Trong cơ thể	12
- Không sống	760
Nitơ vô cơ của đất	140
Trong vỏ trái đất	14.000.000
+ Hoà tan trong đại dương:	20.000
Dạng hữu cơ:	901
- Trong cơ thể	1
- Không sống	900
Nitơ vô cơ (trong nước)	100

Trong trầm tích	4.000.000
Tổng nitơ hữu cơ:	1.673
Tổng nitơ vô cơ:	21.820.240



Hình 9: Chu trình Ni-tơ (I. Deshmukh, 1986)

#### 1.2.4. Chu trình photpho (Phosphor - P)

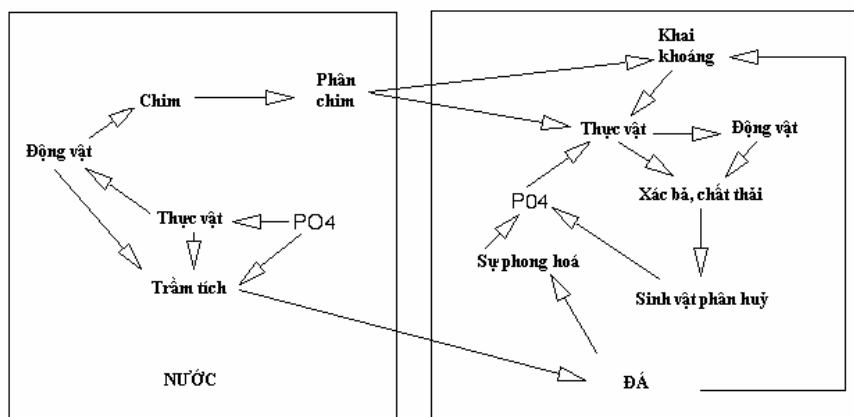
Như một thành phần cấu trúc của axit nucleic, lipitphotpho và nhiều hợp chất có liên quan với photpho, photpho là một trong những chất dinh dưỡng quan trọng bậc nhất trong hệ thống sinh học. Tỷ lệ photpho so với các chất khác trong cơ thể thường lớn hơn tỷ lệ như thế bên ngoài mà cơ thể có thể kiểm được và ở nguồn của chúng. Do vậy, photpho trở thành yếu tố sinh thái vừa mang tính giới hạn, vừa mang tính điều chỉnh. Ta có thể hình dung, sự phát triển của thực vật phù du (Phytoplankton) trong các hồ biến động rất lớn, phụ thuộc vào sự biến thiên rất mạnh của hàm lượng photpho tổng số, đặc biệt vào tỷ lệ hàm lượng giữa photpho, nitơ và cacbon. Ngay những hồ mà có tỷ lệ nitơ thấp hơn so với photpho thì dù photpho có giàu, thực vật phù du cũng không thể phát triển mạnh. Như vậy, nitơ trở thành yếu tố giới hạn. Tỷ lệ tương đối của các muối dinh dưỡng cho sự phát triển của thực vật phù du liên quan chặt chẽ với một phức hợp của quá trình sinh học, địa chất và vật lý, bao gồm cả sự quang hợp, sự lựa chọn của các loài tảo có khả năng sử dụng nitơ của khí quyển, cả độ kiềm, việc cung cấp muối dinh dưỡng, tốc độ đối mới và xáo trộn của nước.

Thực vật đòi hỏi photpho vô cơ cho dinh dưỡng. Đó là orthophotphat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). Trong chu trình khoáng điển hình, photphat sẽ được chuyển cho sinh vật sử dụng và sau lại được giải phóng do quá trình phân huỷ. Tuy nhiên, đối với photpho trên con đường vận chuyển của mình bị lắng đọng rất lớn. D.R. Lean (1973) nhận ra rằng, sự “bài tiết” photpho hữu cơ của thực vật phù du cũng dẫn đến sự tạo thành các chất keo ngoài tế bào mà chúng xem như các phân tử vô định hình chứa photpho trong nước hồ. Ở biển, sự phân huỷ sinh học diễn ra rất chậm, khó để photpho sớm trở lại tuần hoàn. Tham gia vào sự tái tạo này chủ yếu là nguyên sinh động vật (Protozoa) và động vật đa bào (Metazoa) có kích thước nhỏ.

Sự mất photpho gây ra bởi 2 quá trình diễn ra khác nhau: một dài, một ngắn. Sự hấp thụ vật lý của trầm tích và đất có vai trò quan trọng trong việc kiểm tra hàm lượng photpho hoà tan trong đất và các hồ. Ngược lại, sự lắng đọng, thường kết hợp photpho với nhiều cation khác như nhôm, canxi, sắt, mangan... do đó, tạo nên kết tủa lắng xuống. Trong các khu vực nước có sự xáo động mạnh hoặc nước trời, photpho mới được đưa trở lại tầng nước. Lượng photpho quay trở lại còn nhờ chim hoặc do nghề cá, song rất ít so với lượng đã mất. Những thực vật sống đáy ở vùng nước nông được ví như một cái bơm động lực có thể thu hồi lượng photpho ở sâu trong trầm tích đáy. Người ta đã thống kê được 9 loài thực vật lớn (Macrophyta) phổ biến tham gia vào việc tìm kiếm và khai thác photpho trong các “mỏ” như thể thuộc các chi *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Callitriche*, *Elodea* và *Najas*...

Sự lắng chìm của photpho còn gắn với các hợp chất của lưu huỳnh như  $\text{FeS}$ ,  $\text{Fe}_2\text{S}_3$  trong chu trình lưu huỳnh và cả với quá trình phản nitrat.

Xương, răng động vật chìm xuống đáy sâu đại dương cũng mang đi một lượng photpho đáng kể. Song sự tạo thành guano (chất thải của chim biển) hàng nghìn năm dọc bờ tây của Nam Mỹ (Chi lê, Peru) lại là mỏ phân photphat cực lớn. Trên đảo Hoàng Sa, Trường Sa, phân chim trộn với đá vôi san hô trong điều kiện “dầm” mưa nhiệt đới cũng đã hình thành mỏ phân lân quan trọng như thế.



**Hình 10: Chu trình Phospho (nguồn [www.materials.edu](http://www.materials.edu))**

### 1.2.5. Chu trình lưu huỳnh (S)

Lưu huỳnh, một nguyên tố giàu thứ 14 trong vỏ Trái Đất, là thành phần rất quan trọng trong cấu trúc sinh học như các axit amin, cystein, metionin và chu trình của nó đóng vai trò thiết yếu trong việc điều hòa các muối dinh dưỡng khác như oxy, photpho... Trung tâm của chu trình lưu huỳnh có liên quan với sự thu hồi sunphat ( $\text{SO}_2^-$ ) của sinh vật sản xuất qua rễ của chúng và sự giải phóng và biến đổi của lưu huỳnh ở nhiều công đoạn khác nhau, cũng như những biến đổi dạng của nó, bao gồm sunphua hydryl ( $-\text{SH}$ ), sunphua hydro ( $\text{H}_2\text{S}$ ), thiosunphat ( $\text{SO}_2^-$ ) và lưu huỳnh nguyên tố. Tương tự như chu trình nitơ, chu trình lưu huỳnh rất phức tạp, song lại khác với chu trình nitơ ở chỗ nó không lắng đọng vào những bước "đóng gói" riêng biệt như sự cố định đạm, amon hóa...

+ Sự đồng hóa và giải phóng lưu huỳnh bởi thực vật

Lưu huỳnh đi vào xích dinh dưỡng của thực vật trên cạn qua sự hấp thụ của rễ dưới dạng sunphat ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) hoặc sự đồng hóa trực tiếp các axit amin được giải phóng do sự phân hủy của xác chết hay các chất bài tiết. Sự khoáng hóa của vi khuẩn và nấm (*Aspergillus* và *Neurospora*) đối với các chất sunphua hydryl hữu cơ trong thành phần các axit amin. Kèm theo sự oxy hóa dẫn đến sự hình thành sunphat làm giàu nguồn khoáng cho sự tăng trưởng của thực vật.

Trong điều kiện yếm khí, axit sunphuric ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) có thể trực tiếp bị khử cho sunphit, bao gồm hydrosunphit do các vi khuẩn *Escherichia* và *Proteus* ( $\text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ = \text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2$ ).

Sunphat cũng bị khử trong điều kiện kỵ khí để cho lưu huỳnh nguyên tố hay sunphit, bao gồm hydrosunphit, do các vi khuẩn dị dưỡng

như *Desulfovibrio*, *Escherichia* và *Aerobacter*. Những vi khuẩn khử sunphat yếm khí là những loài dị dưỡng, sử dụng sunphat như chất nhận hydro trong oxy hóa trao đổi chất, tương tự như vi khuẩn phản nitrat sử dụng nitrit hay nitrat.

Cho đến nay, người ta thừa nhận rằng sự khử sunphat xảy ra trong điều kiện kỵ khí, song cũng phát hiện thấy phản ứng này xuất hiện cả ở nơi có “vết” oxy, nitrat hay các chất nhận điện tử khác, thậm chí người ta còn thấy sự khử sunphat xảy ra cả ở tầng trên, nơi tạo thành oxy của tầng quang hợp của nhóm vi sinh vật ưa mặn tại Baja California, Mexico (D.E. Canfield và D.J. Des Marais, 1991). Như vậy, sự khử sunphat là một quá trình kỵ khí không nghiêm ngặt, tuy nhiên mức độ đóng góp của sự khử hiếu khí sunphat trên bình diện rộng còn tiếp tục được nghiên cứu và xác định.

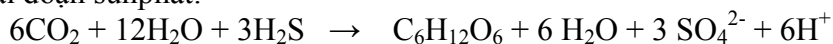
Sự có mặt số lượng lớn của hydro sunphit ở tầng sâu kỵ khí trong phần lớn các hệ sinh thái ở nước là thù địch của hầu hết sự sống. Chẳng hạn, ở biển Đen do giàu sunphat, vi khuẩn *Desulfovibrio* trong quá trình phân hủy đã sinh ra một khối lượng lớn  $H_2S$  tồn tại rất lâu ở đáy, cản trở không cho bất kỳ một loài động vật nào có thể sống ở đây, kể cả trong tầng nước dưới độ sâu 200m.

Sự tồn tại của các loài vi khuẩn khử sunphat như *Methanococcus thermolithotrophicus* và *Methanobacterium thermautotrophium* ở nhiệt độ rất cao ( $70 - 100^{\circ}C$ ). Có thể giải thích được quá trình hình thành  $H_2S$  trong các vùng đáy biển sâu (Hydrothermal), các giếng dầu... (Stetter và nnk., 1987). Ở trạng thái cân bằng thì chất độc của loài này đe dọa loài khác, hoạt động của loài này chống lại hoạt động của loài kia, hoặc hỗ trợ cho nhau. Những vi khuẩn lưu huỳnh là một bằng chứng. Vi khuẩn lưu huỳnh không màu như các loài của *Beggiatoa* oxy hóa hydrosunphit đến lưu huỳnh nguyên tố, các đại diện của *Thiobacillus*, loài thì oxy hóa lưu huỳnh nguyên tố đến sunphat, loài thì oxy hóa sunphit đến lưu huỳnh. Ngay đối với một số loài trong một giống, quá trình oxy hóa chỉ có thể xuất hiện khi có mặt oxy, còn đối với loài khác khả năng kiếm oxy cho sự oxy hóa lại không thích hợp vì chúng là vi khuẩn tự dưỡng hóa tổng hợp, sử dụng năng lượng được giải phóng trong quá trình oxy hóa để khai thác cacbon bằng một phản ứng khử cacbon dioxit.



Những vi khuẩn này có thể so sánh với các vi khuẩn nitrat hóa tự dưỡng, hóa tổng hợp mà nhóm này oxy hóa amoniac đến nitrit rồi từ nitrit đến nitrat. Hơn nữa, chúng cũng bao gồm các vi khuẩn màu xanh, màu đỏ quang tổng hợp, sử dụng hydro của hydrosunphit như chất nhận điện tử trong việc khử cacbon dioxyt.

Các vi khuẩn màu xanh rõ ràng có thể oxy hóa sunphit chỉ đến lưu huỳnh nguyên tố, trong khi đó, vi khuẩn màu đỏ có thể thực hiện oxy hóa đến giai đoạn sunphat:



- Lưu huỳnh trong khí quyển

Lưu huỳnh trong khí quyển được cung cấp từ nhiều nguồn: sự phân hủy hay đốt cháy các chất hữu cơ, đốt cháy nhiên liệu hóa thạch và sự khuếch tán từ bề mặt đại dương hay hoạt động của núi lửa. Những dạng thường gặp trong khí quyển là  $\text{SO}_2$  cùng với những dạng khác như lưu huỳnh nguyên tố, hydro sunphit. Chúng bị oxy hóa để cho lưu huỳnh trioxit ( $\text{SO}_3$ ) mà chất này kết hợp với nước tạo thành axit sunphuric ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ).

Lưu huỳnh trong khí quyển phần lớn ở dạng  $\text{H}_2\text{SO}_4$  và được hoà tan trong mưa. Độ axit mạnh yếu tùy thuộc vào khối lượng khí, có trường hợp đạt đến độ axit của acquy. Mưa axit đang trở thành hiểm họa cho các cánh rừng, đồng ruộng và ao hồ, đặc biệt ở nhiều nước công nghiệp phát triển.

- Lưu huỳnh trong trầm tích

Về phương diện lắng đọng, chu trình lưu huỳnh có liên quan tới các "trận mưa" lưu huỳnh khi xuất hiện các cation sắt và canxi (calcium) cũng như sắt sunphua không hòa tan ( $\text{FeS}$ ,  $\text{Fe}_2\text{S}_3$ ,  $\text{FeS}_2$  hoặc dạng kém hòa tan ( $\text{CaSO}_4$ ), sắt sunphua ( $\text{FeS}$ ) được tạo thành trong điều kiện kỵ khí có ý nghĩa sinh thái đáng kể. Nó không tan trong nước có pH trung tính hay nước có pH kiềm; thông thường lưu huỳnh có thể năng để tạo nên sự liên kết với sắt trong điều kiện như thế. Khi bị chôn vùi, pyrit ( $\text{FeS}_2$ ) xuất hiện như một yếu tố ổn định về mặt địa chất và là nguồn dự trữ ban đầu của cả sắt và lưu huỳnh trong các đầm lầy cũng như trong các trầm tích khác.

Sự oxy hóa các sunphit trong các trầm tích biển là một quá trình quan trọng, tuy nhiên còn ít nghiên cứu. Có thể chỉ ra rằng, thiosunphat ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) đóng vai trò như chỗ rẽ trong quá trình tạo thành lượng lớn các sản phẩm oxy hóa của hydro sunphit, sau quá trình đó,  $\text{SO}_3^{2-}$  bị khử trở lại đến hydro sunphit hoặc bị oxy hóa đến sunphat (Jorgensen, 1990).

Nhìn tổng quát, chu trình lưu huỳnh trong sinh quyển diễn ra cả ở 3 môi trường: đất, nước và không khí, trong cả điều kiện yếm khí và kỵ khí. Nguồn dự trữ của chu trình tập trung ở trong đất, còn trong không khí rất nhỏ. Chìa khóa của quá trình vận động là sự tham gia của các vi khuẩn đặc trưng cho từng công đoạn:

- Sự chuyển hóa của hydro sunphit ( $\text{H}_2\text{S}$ ) sang lưu huỳnh nguyên tố, rồi từ đó sang sunphat ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) do hoạt động của vi khuẩn lưu huỳnh không màu hoặc màu xanh hay màu đỏ.

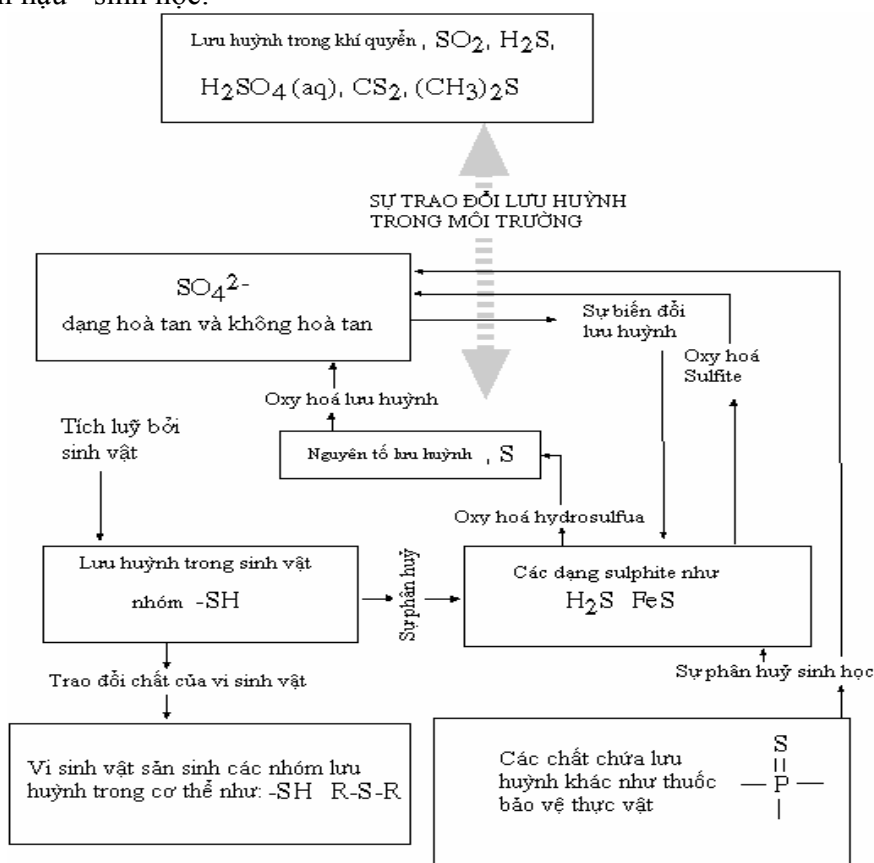


- Sự oxy hóa hydro sunphit thành sunphat lại do sự phân giải của vi khuẩn *Thiobacillus*.

- Sunphat bị phân hủy kỵ khí để tạo thành hydro sunphit là nhờ hoạt động của vi khuẩn *Desulfovibrio*.

Lưu huỳnh nằm ở các lớp sâu trong trầm tích dưới dạng các sunphit, đặc biệt là pyrit ( $\text{FeS}_2$ ), khi xâm nhập lên tầng mặt lưu huỳnh xuất hiện dưới dạng hydro sunphit với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn kỵ khí.

Chu trình lưu huỳnh trên phạm vi toàn cầu được điều chỉnh bởi các mối tương tác giữa nước - khí - trầm tích và của các quá trình địa chất - khí hậu - sinh học.



**Hình 11: Chu trình lưu huỳnh trong tự nhiên**

(nguồn: <http://jan.ucc.nau.edu/doetqp/courses/env440/lectures>)

#### 1.2.6. Chu trình của các nguyên tố thứ yếu

Những nguyên tố thứ yếu với nghĩa rộng, gồm các nguyên tố hóa học thực thụ và cả những hợp chất của chúng. Những nguyên tố này có vai

trò quan trọng đối với sự sống, song thường không phải là những chất tham gia vào thành phần cấu trúc và ít có giá trị đối với hệ thống sống. Những nguyên tố thứ yếu thường di chuyển giữa cơ thể và môi trường để tạo nên các chu trình như các nguyên tố dinh dưỡng khác. Tuy nhiên, nói chung, chúng là các chu trình lắng đọng.

Rất nhiều chất không thuộc các nguyên tố dinh dưỡng, nhưng cũng tập trung trong những mô xác định của cơ thể do sự tương đồng về mặt hóa học với các nguyên tố quan trọng cho sự sống. Sự tập trung nhiều khi gây hại cho cơ thể, chẳng hạn những chất phóng xạ, chì, thủy ngân....

Hiện nay, các nhà sinh thái học và môi trường rất quan tâm đến các chu trình này, bởi vì sau cuộc Cách mạng Công nghiệp, con người đã thải ra môi trường quá nhiều các chất mới lạ, độc hại, không kiểm soát nổi. Khi các chất tích tụ trong cơ thể, ở hàm lượng thấp, sinh vật có thể chịu đựng được do các phản ứng thích nghi, song ở hàm lượng vượt ngưỡng, sinh vật khó có thể tồn tại. Tuy nhiên, cần hiểu rằng, rất nhiều chất độc hiện tại, tồn tại trong đất, trong nước... với hàm lượng rất thấp, không trực tiếp gây ảnh hưởng tức thời đến hoạt động sống của sinh vật ở các bậc dinh dưỡng thấp, nhưng vẫn có thể làm hại cho những sinh vật ở cuối xích thức ăn do cơ chế "khuếch đại sinh học", nghĩa là tần số tích lũy các chất độc tăng theo các bậc dinh dưỡng. Theo những tài liệu gần đây, ngoài lượng  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_x$ ,  $\text{SO}_x$ , bụi... hàng năm các ngành công nghiệp còn đưa vào môi trường hàng ngàn loại hóa chất, trên 2 triệu tấn chì, 80.000 tấn arsenic, khoảng 12.000 tấn thủy ngân, 94.000 tấn chất thải phóng xạ và nhiều chất hữu cơ như benzen, clorometin, vinin, clorit. . . Trong chúng, nhiều chất có độc tính rất cao, nhưng lại tồn đọng lâu trong thiên nhiên như Stronti (Sr - 90), các thuốc trừ sâu diệt cỏ có gốc photpho và clo hữu cơ, đặc biệt là DDT, 2,4 D, 2, 4, 5T. . . rồi xâm nhập vào cơ thể sinh vật và con người thông qua các xích thức ăn. Trên đồng ruộng của chúng ta đã rung lên tiếng chuông báo động về sự lạm dụng các hóa chất độc sử dụng trong nông nghiệp, trong bảo quản hoa quả ... gây ảnh hưởng xấu đến sức khỏe của con người.

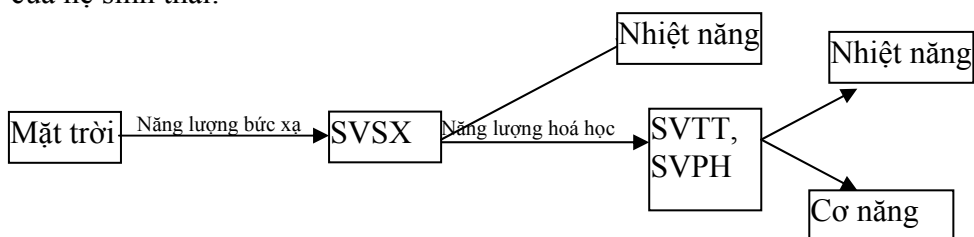
## *2. Dòng năng lượng trong hệ sinh thái và sự phân bố năng suất sơ cấp*

Các hệ sinh thái hay toàn sinh quyển tồn tại và phát triển một cách bền vững là nhờ nguồn năng lượng vô tận của Mặt Trời. Sự biến đổi của năng lượng Mặt Trời thành hóa năng trong quá trình quang hợp là điểm khởi đầu của dòng năng lượng trong các hệ sinh thái. Năng lượng Mặt Trời được truyền xuống hành tinh bằng các dòng bức xạ ánh sáng.

Số lượng và cường độ chiếu sáng thay đổi theo ngày đêm và theo mùa, theo các vĩ độ và độ lệch của các vĩ trí trên Trái Đất so với Mặt Trời

cũng như môi trường mà các chùm bức xạ phải vượt qua trước khi đạt đến bề mặt hành tinh.

Dù sao chăng nữa, chất lượng và cường độ năng lượng bức xạ cũng được biến đổi từ dạng nguyên khai sang hóa năng nhờ quá trình quang hợp của sinh vật sản xuất, rồi từ hóa năng sang cơ năng và nhiệt năng trong trao đổi chất của tế bào ở các nhóm sinh vật tiêu thụ, phù hợp hoàn toàn với các quy luật về nhiệt động học. Những biến đổi xảy ra liên tiếp như thế là chìa khóa của chiến lược năng lượng của cơ thể cũng như của hệ sinh thái:



Như vậy, khác với vật chất, năng lượng được biến đổi và vận chuyển theo dòng qua các xích thức ăn rồi thoát khỏi hệ dưới dạng nhiệt, do vậy, năng lượng chỉ được sử dụng một lần, trong khi vật chất được sử dụng lặp đi, lặp lại nhiều lần.

### 2.1. Đặc trưng của năng lượng môi trường

Năng lượng Mặt Trời được chuyển xuống bề mặt Trái Đất dưới dạng sóng ánh sáng (sóng điện từ). Sinh vật sống trên đó đều chịu sự chi phối của dòng năng lượng bức xạ trực tiếp từ Mặt Trời và từ bức xạ nhiệt sóng dài của các vật thể gần. Cả 2 yếu tố trên quy định mọi điều kiện khí hậu và thời tiết trên bề mặt hành tinh (nhiệt độ không khí, bốc hơi nước tạo độ ẩm và mưa,...), còn một phần nhỏ của năng lượng bức xạ được thực vật hấp thụ và sử dụng trong quang hợp để tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp. Phần năng lượng này được đánh giá chung vào khoảng từ 0,1 đến 1,6% tổng lượng bức xạ. D.M. Gates (1965) xác định rằng, bức xạ Mặt Trời xuống đến ngưỡng trên của khí quyển có cường độ 2 cal/cm<sup>2</sup>/phút. Khi phải qua lớp khí quyển, cường độ đó giảm nhanh. Trái Đất chỉ còn nhận được không quá 67% cường độ ban đầu, vào khoảng 1,34 cal/cm<sup>2</sup>/phút. Hơn nữa, trong tầng khí quyển nhiều thành phần này (hơi nước, các loại khí, bụi...), bức xạ không chỉ giảm đi một cách đơn giản mà còn biến đổi phức tạp do sự phản xạ, tán xạ.... Sự suy giảm cũng rất khác nhau đối với mỗi thành phần của phổ ánh sáng. Chẳng hạn, trong ngày nhiều mây, phần ánh sáng thuộc phổ hồng ngoại thay đổi rất mạnh, trong khi đó, phần ánh sáng thuộc phổ nhìn thấy và tử ngoại lại ít biến động.

Nhìn chung, năng lượng bức xạ khi đạt đến bề mặt Trái Đất trong một ngày đẹp trời (quang mây), chứa 10% bức xạ tử ngoại, 45% thuộc phổ ánh sáng nhìn thấy và 45% thuộc các tia có bước sóng nằm trong dải hồng ngoại. Bức xạ tử ngoại khi xâm nhập xuống Trái Đất đã bị tầng ôzôn hấp thụ và phản xạ lại vũ trụ tới 90% tổng lượng của nó. Lượng còn lại đủ thuận lợi cho đời sống của sinh vật. Nếu tỷ lệ này tăng, nhiều hiểm họa sẽ xảy ra, đe dọa đến sự sống còn của muôn loài. Bức xạ sóng dài chủ yếu tạo nhiệt và bị hấp thụ nhanh chóng, nhất là trên lớp nước mặt của đại dương. Các nghiên cứu đã xác định rằng, khoảng 99% tổng năng lượng nằm trong vùng phổ ánh sáng có bước sóng từ 0,136 đến 4,000 micron; khoảng 50% nguồn năng lượng đó (gồm cả ánh sáng nhìn thấy với bước sóng 0,38 - 0,77) có ý nghĩa sinh thái quan trọng đối với đời sống của sinh giới, đặc biệt đối với sinh vật sản xuất.

Điều kiện tồn tại của sinh vật được xác định chủ yếu bởi dòng bức xạ chung, nhưng đối với năng suất sinh học của các hệ sinh thái và đối với chu trình của các yếu tố dinh dưỡng trong các hệ thì tổng bức xạ Mặt Trời xâm nhập vào sinh vật tự dưỡng có ý nghĩa và quan trọng hơn nhiều. Thực vậy, dòng bức xạ chung bị chia xẻ ra nhiều phần, tất nhiên mỗi phần đều có những đóng góp cho sự sống (bảng 4.3)

**Bảng 3. Sự phát tán năng lượng bức xạ mặt trời (%) trong sinh quyển (Hulbert, 1971)**

Các dạng biến đổi	Tỷ lệ (%)
Phản xạ trở lại	30,0
Biến đổi trực tiếp thành nhiệt	46,0
Làm bốc hơi nước và mưa	23,0
Tạo gió, sóng, dòng	0,2
Quang hợp của thực vật	0,8

## 2.2. Dòng năng lượng đi qua hệ sinh thái

Trong tổng số năng lượng rơi xuống hệ sinh thái, thì chỉ khoảng 50% đóng vai trò quan trọng đối với sự tiếp nhận của sinh vật sản xuất, tức là phần năng lượng chủ yếu thuộc phổ nhìn thấy, hay còn gọi là "bức xạ quang hợp tích cực". Nhờ nguồn năng lượng này, thực vật thực hiện quá trình quang hợp để tạo ra nguồn thức ăn sơ cấp, khởi đầu cho các xích thức ăn. Như vậy, thực vật là sinh vật duy nhất có khả năng "đánh cắp lửa Mặt Trời" để làm nên những kỳ tích trên hành tinh: nguồn thức ăn ban đầu và dưỡng khí (O<sub>2</sub>), những điều kiện thuận lợi, đảm bảo cho sự ra đời và phát triển hưng thịnh của mọi sự sống khác, trong đó có con người. .

Sản phẩm của quá trình quang hợp do thực vật tạo ra được gọi là "tổng năng suất sơ cấp" hay "năng suất sơ cấp thô" (ký hiệu là PG). Nó

bao gồm phần chất hữu cơ được sử dụng cho quá trình hô hấp của chính thực vật và phần còn lại dành cho các sinh vật dị dưỡng.

Trong hoạt động sống của mình, thực vật sử dụng một phần đáng kể tổng năng suất thô. Mức độ sử dụng tùy thuộc vào đặc tính của quần xã thực vật, vào tuổi, nơi phân bố (trên cạn, dưới nước, theo vĩ độ, độ cao...).

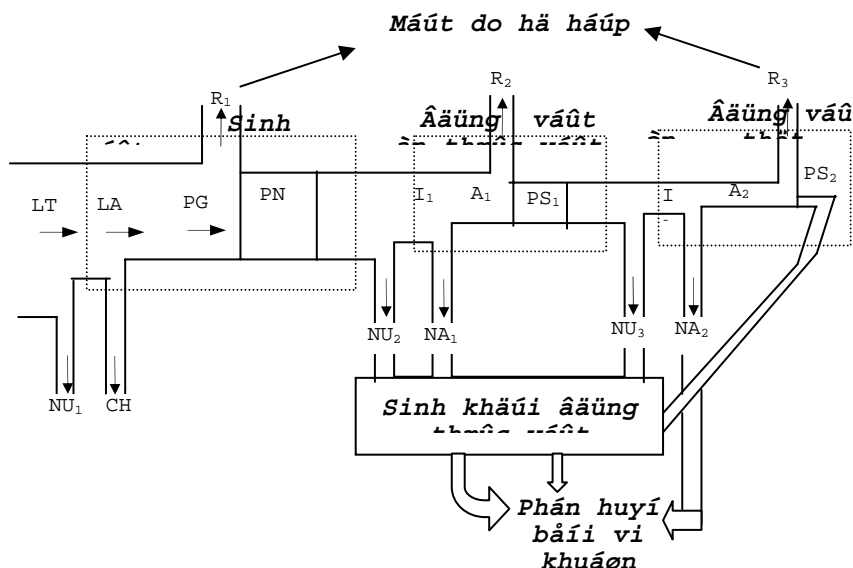
Chẳng hạn, các loài thực vật đồng cỏ còn non thường chỉ tiêu hao 30% tổng năng lượng sơ cấp, còn ở đồng cỏ già lên đến 70%. Rừng ôn đới sử dụng 50 - 60%, còn rừng nhiệt đới 70 - 75%. Nhiều nghiên cứu đã đánh giá rằng, hô hấp của sinh vật tự dưỡng dao động từ 30 đến 40% tổng năng suất sơ cấp, do đó, chỉ khoảng 60 - 70% còn lại (thường ít hơn) được tích lũy làm thức ăn cho sinh vật dị dưỡng. Phần này được gọi là "năng suất sơ cấp nguyên" (ký hiệu là  $P_N$ ). (một số tài liệu khác còn sử dụng khái niệm "sản lượng sinh vật toàn phần" thay cho thuật ngữ tổng năng suất thô hay năng suất sơ cấp thô: là lượng chất sống (hay số năng lượng) do một cơ thể hoặc các sinh vật trong một bậc dinh dưỡng sản sinh ra trong một khoảng thời gian trên một đơn vị diện tích, còn thuật ngữ "sản lượng sinh vật thực tế" thay cho năng suất sơ cấp nguyên: là sản lượng sinh vật toàn phần trừ đi phần chất sống (hay năng lượng) đã bị tiêu hao trong quá trình hô hấp, đó là chất hữu cơ được tích lũy để làm tăng khối lượng sinh vật.).

Từ mức sử dụng trung bình nêu trên của sinh vật sản xuất, tổng năng lượng sơ cấp nguyên tích tụ trong mô thực vật trên toàn sinh quyển được đánh giá là  $6 \times 10^{20}$  calo-gam/năm, trong đó khoảng 70% thuộc về các hệ sinh thái trên cạn, còn 30% được hình thành trong các hệ sinh thái ở nước, chủ yếu là các đại dương. Những hệ sinh thái nông nghiệp hiện đại đóng góp chưa vượt quá 10% của tổng năng suất nguyên toàn hành tinh, vào khoảng 10 tỷ tấn.

Năng suất sơ cấp nguyên, tức là phần chất hữu cơ còn lại trong thực vật, được động vật ăn cỏ sử dụng và đồng hóa để tạo nên chất hữu cơ động vật đầu tiên của xích thức ăn. Nguồn này lại tiếp tục được chia xẻ cho những loài ăn thịt, hay vật dữ sơ cấp, rồi từ vật dữ sơ cấp, vật chất và năng lượng lại được chuyển cho vật dữ thứ cấp để đến bậc dinh dưỡng cuối cùng mà xích thức ăn có thể đạt được. Tất nhiên, trong quá trình vận chuyển như thế, vật chất và năng lượng bị hao hụt rất nhiều dưới các dạng:

- Không sử dụng được (bức xạ không được hấp thụ, mai, xương cứng của động vật, gai, rễ... của thực vật...)
- Sử dụng, nhưng không đồng hóa được, thải ra dưới dạng chất bài tiết (nước tiểu, phân) ở động vật, sự rụng lá ở cây.
- Mất dưới dạng nhiệt do quá trình hô hấp để lấy năng lượng cho hoạt động sống của sinh vật.

Có thể minh họa dòng năng lượng đi qua 3 mắt xích (thực vật, sinh vật tiêu thụ cấp 1, sinh vật tiêu thụ cấp 2) của một xích thức ăn đơn giản như sau:



**Hình 12. Sơ đồ vận chuyển năng lượng trong một hệ sinh thái theo xích thức ăn với 3 bậc dinh dưỡng (Odum, 1983)**

Dòng năng lượng đi như sau:

L - Tổng năng lượng bức xạ chung, LA - ánh sáng rơi vào hệ sinh thái; PG - Tổng năng suất sơ cấp hay năng suất sơ cấp thô hay hiệu quả quang hợp (A); PN - Năng suất sơ cấp nguyên; P : Sản lượng thứ cấp (của sinh vật tiêu thụ); NU - Năng lượng không được sử dụng (lắng đọng hay xuất khẩu); NA - năng lượng không được sinh vật tiêu thụ đồng hóa (chất bài tiết); R - Hô hấp. Những con số phía dưới - thứ tự của các đại lượng năng lượng được tích tụ ở các bậc dinh dưỡng trong quá trình vận chuyển (tính bằng Kcal/ m<sup>2</sup>/ ngày đêm) (Odum, 1983).

Từ những thất thoát trên, năng lượng còn lại tích tụ trong cơ thể của nhóm này có thể làm thức ăn cho một nhóm khác cũng rất thay đổi ở từng bậc dinh dưỡng, phụ thuộc vào đặc tính của từng loài, nhóm loài và các điều kiện của môi trường. Có thể minh họa sự thất thoát năng lượng khi vận chuyển trong hệ sinh thái như sau (bảng 4.4).

**Bảng 4.4. Dòng năng lượng trong các hệ sinh thái hồ và suối và hiệu suất tích tụ năng lượng trong các bậc dinh dưỡng (Lindeman, 1942 và H. Odum, 1957)**

Năng lượng	Hồ Cedar Bog, Minnesota		Suối Silver, Florida	
	Cal/m <sup>2</sup> /năm	(%)	Cal/m <sup>2</sup> /năm	(%)
Bức xạ mặt trời (S)	1.188.720		1.700.000	
Bức xạ hữu hiệu (ES)	?		4.100	
Sinh vật sản xuất (A)				
Sản lượng thô (P <sub>GA</sub> )	1.113		2.0810	
Hiệu suất ( P <sub>GA</sub> / S hay ES)		0,10		1,2 hay 5,1
Hô hấp (R)	234		11.977	57,60
Mất đi do hô hấp (R/P <sub>GA</sub> )	879	21,00	8.833	61,90
Sản lượng tinh (P <sub>NA</sub> )		83,10		
Bị phân hủy hay không được sử dụng				
Sinh vật ăn cỏ (B)				
Sản lượng thô (P <sub>GB</sub> )	148		3.368	
Hiệu suất đồng hóa (P <sub>GB</sub> /P <sub>NA</sub> )	44	16,80	1.890	38,10
Hô hấp		29,70		56,10
Mất do hô hấp	104		1.478	
Sản lượng tinh P <sub>NB</sub>		70,20		72,70
Bị phân hủy hay không được sử dụng				
Sinh vật ăn thịt (C)				
Sản lượng thô P <sub>GC</sub>	31		404	
Hiệu suất P <sub>GC</sub> /P <sub>NB</sub>		29,8		27,30
Hô hấp	18		329	
Mất do hô hấp		58,10		81,40
Sản lượng tinh P <sub>NC</sub>	13		73	
Bị phân hủy hay không sử dụng được		100,00		100,00
Tổng thất thoát do hô hấp	296	26,60	14.196	68,20
Tổng thất thoát do phân hủy	310	27,90	5.060	24,30
Tổng thất thoát do không sử dụng được	507	45,50	1.554	7,50

Điều hiển nhiên rằng, tổng năng lượng đi vào hệ sinh thái ngày một hao hụt khi qua mỗi bậc dinh dưỡng. Trên phạm vi toàn sinh quyển, các nhà khoa học xác định rằng, cứ chuyển từ bậc dinh dưỡng thấp sang

bậc dinh dưỡng cao kề liền, trung bình năng lượng mất đi 90% , tức là năng lượng tích tụ ở bậc sau chỉ đạt 10% của bậc trước. Chính vì vậy, sống dựa vào nguồn thức ăn nào, sinh vật chỉ có thể phát triển số lượng của mình trong giới hạn của nguồn thức ăn đó cho phép.

### 2.3. Sự phân bố của năng suất sơ cấp trong sinh quyển

Thực vật tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp cho mọi sinh vật dị dưỡng. Sức sản xuất sơ cấp hay thứ cấp của các hệ sinh thái hoặc một phần bất kỳ của chúng đều được xác định như tốc độ, với nó năng lượng được đồng hóa bởi sinh vật sản xuất hay sinh vật tiêu thụ.

Nói chung, năng suất sinh học (Productivity) của một hệ sinh thái là khả năng hay điều kiện tốt đảm bảo cho sự thành tạo năng suất hay là mức độ giàu có, phì nhiêu của hệ. Trong một quần xã sinh vật giàu có hay một quần xã sinh vật có năng suất cao, số lượng sinh vật có thể nhiều hơn những quần xã nghèo, năng suất thấp, nhưng đôi khi lại không đúng như vậy, nếu như sinh vật trong quần xã giàu bị biến đổi hay thoát đi nhanh. Chẳng hạn một thửa ruộng mật điền lằm sâu bọ thì mùa màng thu hoạch lại thấp hơn một thửa ruộng xấu, tuy nhiên, tổng năng lượng lại cao hơn... Nói đến năng suất sinh học ta thấy có bao hàm ý niệm lợi ích đối với con người, bởi vậy không nên lầm lẫn sinh khối (Biomass) hiện hữu hay mùa màng trên mặt đất trong một khoảng thời gian nào đó với năng suất sinh học. E. P. Odum (1983) còn nhấn mạnh rằng, năng suất sinh học của hệ thống hay sản lượng của các thành phần cấu trúc nên quần thể hoàn toàn không thể xác định được bằng cách cân hay đếm một cách đơn giản những cơ thể có mặt, mặc dù những dẫn liệu về mùa màng thu hoạch trên mặt đất là cơ sở để đánh giá đúng đắn năng suất sinh học sơ cấp, nếu như đại lượng đo đạc của các sinh vật đủ lớn và chất sống được tích lũy theo thời gian không bị phát tán.

Đối với mặt đất, năng suất sơ cấp phân bố tập trung chủ yếu trên bề mặt, ở dưới sâu rất ít. Hơn nữa trong vùng vĩ độ thấp, sinh khối trên mặt đất cao hơn so với vùng vĩ độ trung bình. Ngược lại, dưới mặt đất, sinh khối thực vật ở vùng vĩ độ trung bình cao hơn so với vĩ độ thấp.

Điều đương nhiên, trong quá trình phân huỷ, lớp đất màu mỡ ở vùng vĩ độ trung bình dày hơn rất nhiều so với vùng thuộc vĩ độ thấp. Do vậy, ở vùng nhiệt đới xích đạo, nếu rừng bị chặt trắng, những trận mưa rào sẽ nhanh chóng rửa trôi lớp đất mỏng màu mỡ này, và trời nắng, nhất là vào mùa khô, nước bốc hơi sẽ kéo lên bề mặt những oxyt sắt, nhôm... làm cho đất bị kết vón trở thành đá ong hoá. Tuy nhiên, ở vùng vĩ độ thấp, nền nhiệt cao quanh năm, độ ẩm và lượng mưa lớn nên năng suất sinh học của các hệ sinh thái tự nhiên rất cao. O. Dum (1983) đã đánh giá năng suất sơ cấp của các hệ sinh thái trong sinh quyển như sau (bảng 4.5)



**Bảng 4.5. Đánh giá năng suất sơ cấp của các hệ sinh thái trong sinh quyển (Dẫn từ O. Dum. 1983)**

Các hệ sinh thái	Diện tích ( $10^6 \text{km}^2$ )	$P_G$ ( $\text{kcal/m}^2/\text{năm}$ )	Tổng $P_G$ ( $10^6 \text{kcal/m}^2/\text{năm}$ )
Biển:			
Khơi đại dương	326,0	1.000	32,6
Khối nước gần bờ	34,0	2.000	6,8
Vùng nước trời	0,4	6.000	0,2
Cửa sông và rạn san hô	<u>2,0</u>	20.000	<u>4,0</u>
Tổng số	362,4		43,6
Trên cạn:			
Hoang mạc và đồng rêu	40,0	200	0,8
Đồng cỏ và bãi chăn thả	42,0	2.500	10,5
Rừng khô	9,4	2.500	2,4
Rừng lá kim ôn đới Bắc	10,0	3.000	3,0
bán cầu	10,0	3.000	3,0
Đất cày cấy (không đầu	4,9	8.000	3,9
tư hay đầu tư ít)	4,0	12.000	4,8
Rừng ẩm ôn đới	<u>14,7</u>	20.000	<u>29,0</u>
Các hệ nông nghiệp thâm	135,0		57,4
canh			
Rừng ẩm thường xanh			
nhiệt đới và cận nhiệt đới			
Tổng số			
Tổng số chung và giá trị	500,0	2.000	100,0
trung bình $P_G$ (Không tính			
nơi băng tuyết và số liệu			
được làm tròn)			

Ở biển và đại dương sự sống phân bố theo chiều thẳng đứng sâu hơn, dĩ nhiên tầng quang hợp (tầng tạo sinh) chỉ nằm ở lớp nước được chiếu sáng, tập trung ở độ sâu nhỏ hơn 100m, thường ở 50 - 60m, tùy thuộc vào độ trong của khối nước. Nước gần bờ có độ trong thấp, nhưng giàu muối dinh dưỡng do dòng lục địa mang ra, còn nước ở khơi có độ trong cao, nhưng nghèo muối. Vì thế, năng suất sơ cấp trong vùng nước nông vùng thềm lục địa trở nên giàu hơn. Năng suất sơ cấp của các vực nước thuộc vĩ độ trung bình cao hơn nhiều so với vùng nước thuộc các vĩ độ thấp, vì ở các vĩ độ thấp, khối nước quanh năm bị phân tầng, ngăn cản sự luân chuyển muối dinh dưỡng từ đáy lên bề mặt, trừ những khu vực nước trời (Upwelling). Ngược lại ở vĩ độ ôn đới, khối nước trong năm có

thể được xáo trộn từ 1 đến 2 lần, tạo điều kiện phân bố lại nguồn muối dinh dưỡng trong toàn khối nước.

## **VII. Sự phát triển và tiến hoá của hệ sinh thái**

### ***1. Những khái niệm***

Sự phát triển của hệ sinh thái còn được gọi là "diễn thế sinh thái" (Ecological succession). Diễn thế sinh thái là quá trình biến đổi của hệ sinh thái hay quần xã sinh vật từ trạng thái khởi đầu (hay tiên phong) qua các giai đoạn chuyển tiếp để đạt được trạng thái ổn định, tồn tại lâu dài theo thời gian. Đó là trạng thái đỉnh cực (Climax).

Trong quá trình diễn thế xảy ra những thay đổi lớn về cấu trúc thành phần loài, các mối quan hệ sinh học trong quần xã . . . tức là quá trình giải quyết các mâu thuẫn phát sinh trong nội bộ quần xã và giữa quần xã với môi trường, đảm bảo về sự thống nhất toàn vẹn giữa quần xã và môi trường một cách biện chứng. Sự diễn thế xảy ra do những biến đổi của môi trường vật lý, song dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quần xã sinh vật, và do những biến đổi của các mối tương tác cạnh tranh - chung sống ở mức quần thể. Như vậy, trong quá trình này, quần xã giữ vai trò chủ đạo, còn môi trường vật lý xác định đặc tính và tốc độ của những biến đổi, đồng thời giới hạn phạm vi của sự phát triển đó.

Nếu không có những tác động ngẫu nhiên thì diễn thế sinh thái là một quá trình định hướng, có thể dự báo được. Một cánh đồng hoang để lâu ngày sẽ trở thành rừng cây bụi rồi biến thành rừng, một ao hồ nông theo thời gian sẽ bị lấp đầy thành đồng cỏ rồi phát triển thành rừng.

Dựa trên những tiêu chuẩn xác định (như động lực, giá thể, ...) diễn thế sinh thái được xếp thành các dạng sau đây:

Nếu dựa vào động lực của quá trình thì diễn thế chia thành 2 dạng: nội diễn thế (autogenic succession) và ngoại diễn thế (allogenic succession).

Ngoại diễn thế xảy ra do tác động hay sự kiểm soát của lực hay yếu tố bên ngoài. Chẳng hạn, một cơn bão đổ bộ vào bờ, hủy hoại một hệ sinh thái nào đó, buộc nó phải khôi phục lại trạng thái của mình sau một khoảng thời gian. Sự cháy rừng hay cháy đồng cỏ cũng kiểm soát luôn quá trình diễn thế của rừng và đồng cỏ, ... .

Nội diễn thế được gây ra bởi động lực bên trong của hệ sinh thái. Trong quá trình diễn thế này, loài ưu thế của quần xã đóng vai trò chìa khóa và thường làm cho điều kiện môi trường vật lý biến đổi đến mức bất lợi cho mình, nhưng lại thuận lợi cho sự phát triển của một loài ưu thế khác, có sức cạnh tranh cao hơn thay thế. Nói một cách khác trong quá trình nội diễn thế, loài ưu thế là loài "tự đào huyệt chôn mình". Sự thay thế liên tiếp các loài ưu thế trong quần xã cũng chính là sự thay thế liên

tiếp các quần xã này bằng các quần xã khác cho đến quần xã cuối cùng, cân bằng với điều kiện vật lý - khí hậu toàn vùng. Hiểu theo quan điểm này thì quần xã đỉnh cực không phải hoàn toàn ổn định theo thời gian, mà vẫn có những biến đổi, tuy những biến đổi đó diễn ra rất chậm mà đòi người không đủ dài để có thể chứng kiến được những "nhảy vọt" có thể xảy ra trong tương lai xa xôi của sinh quyển.

Nếu dựa vào "giá thể" thì diễn thế gồm 2 dạng: diễn thế sơ cấp (hay nguyên sinh) và diễn thế thứ cấp (hay thứ sinh).

- Diễn thế thứ cấp (Diễn thế thứ sinh) xảy ra trên một nền (giá thể) mà trước đó từng tồn tại một quần xã nhưng đã bị tiêu diệt. Chẳng hạn, nương rẫy bỏ hoang lâu ngày, cỏ rồi trảng cây bụi phát triển và lâu hơn nữa, rừng cây gỗ xuất hiện thay thế.

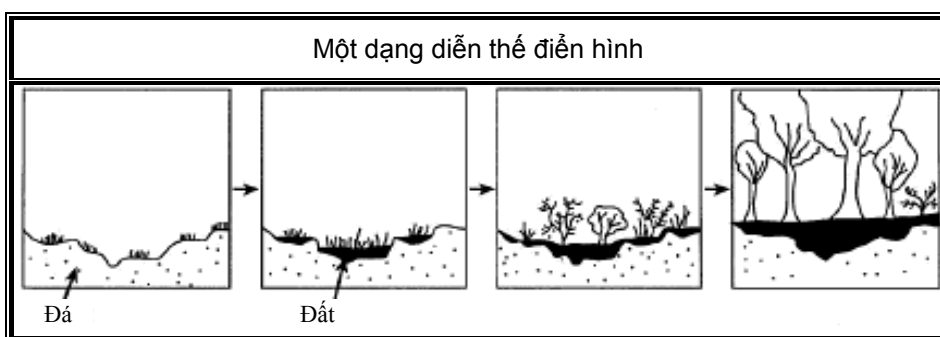
- Diễn thế sơ cấp (Diễn thế nguyên sinh), ngược với trường hợp trên, xảy ra trên một nền (giá thể) mà trước đó chưa hề tồn tại một quần xã sinh vật nào hoặc là chưa có bất kỳ một "mầm mống" của sinh vật xuất hiện trước đây (mầm mống của sinh vật là những dạng tồn tại của sinh vật và có thể phát triển thành 1 cá thể như các bào tử, phấn hoa, thân chồi ngầm, trứng....). Chẳng hạn, sau khi nham thạch núi lửa đông đặc và nguội đi, do quá trình phong hóa, vùng đất "mới" ra đời, làm nền cho sự quần tụ và phát triển kế tiếp của các quần xã sinh vật. Diễn thế sơ cấp được nhà sinh thái học người Anh A.G. Tansley (1935) mô tả, trở thành ví dụ kinh điển trong sinh thái học. Khi nghiên cứu các đảo và hệ thực vật của đảo, ông ghi nhận rằng, trên những tảng đá trần, do bị phong hóa, được phủ bởi lớp cám bụi của nó. Bụi và độ ẩm tạo nên môi trường thuận lợi cho sự phát triển của nấm. Nấm mốc trong hoạt động sống lại sản sinh ra những sản phẩm sinh học mới làm biến đổi giá thể khoáng ở đó và khi chúng chết đi góp nên sự hình thành mùn, môi trường thích hợp đối với sự nảy mầm và phát triển của bào tử rêu. Rêu tàn lụi, đất được thành tạo và trên đó là sự phát triển kế tiếp của các quần xã cỏ, cây bụi, rồi cây gỗ khép tán thành rừng.

Ngoài ra, người ta còn phân biệt thêm 1 kiểu diễn thế khác, đó là diễn thế phân hủy. Là kiểu diễn thế xảy ra trên một giá thể mà giá thể đó dần dần biến đổi theo hướng bị phân hủy qua mỗi quần xã trong quá trình diễn thế. Diễn thế này không dẫn đến quần xã đỉnh cực. Đó là trường hợp diễn thế của quần xã sinh vật trên một thân cây đổ hay trên một xác động vật, người ta còn gọi kiểu diễn thế này là diễn thế tạm thời.

Khuyňh hướng diễn thế được xác định bởi phức hợp quần thể các loài trong phạm vi môi trường vật lý cho phép. Ví dụ như, trong vùng quá lạnh hay quá khô hạn, giai đoạn rừng chẳng bao giờ đạt tới. Các quần xã

bạc cao có chăng chỉ gồm những cây bụi hoặc những loài của hệ thực vật nguyên sơ.

Sự diễn thế của cây rừng ngập mặn (mangroves) ở vùng cửa sông nhiệt đới Nam Bộ cũng là một ví dụ sinh động cho loại diễn thế này. Ở cửa sông các bãi bùn còn lũng nhùng, yếm khí... không thích hợp cho đời sống nhiều loài thực vật, duy có các loài bần trắng (*Sonneratia alba*), mắm trắng (*Avicennia alba*)... là những loài cây tiên phong đến bám trụ ở đây. Sự có mặt và phát triển của chúng làm cho nền đất được củng cố và tôn cao, đặc biệt ở giai đoạn trưởng thành, quần xã này đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự xuất hiện của các loài mắm lười đòng (*Avicennia officinalis*), tiếp sau là đước (*Rhizophora mucronata*), dà quánh (*Ceriops decandra*), xu vôi (*Xylocarpus granatum*), vẹt khang (*Burquiera sexangula*), dây mủ (*Gymnanthera nitida*),... phát triển, hình thành nên một quần xã hỗn hợp rất ưu thế. Trong điều kiện đó, các cây tiên phong không cạnh tranh nổi phải tàn lụi và lại di chuyển ra ngoài. Đất ngày một cao và chặt lại, độ muối tăng dần... khi tiến ra biển. Điều đó làm cho quần xã rừng hỗn hợp trên cũng suy tàn ngay trên mảnh đất xâm lược sau một thời kỳ ổn định để rồi lại theo gót cây tiên phong chinh phục vùng đất mới. Ở phía sau, điều kiện môi trường lại thích hợp cho sự cư trú và phát triển hưng thịnh của các nhóm thực vật khác như chà là (*Phoenix paludosa*), giá (*Excoecaria agallocha*), thiên lý biển (*Finlaysonia maritima*)... Xa hơn nữa về phía lục địa là những thảm thực vật nước ngọt, đặc trưng cho vùng đất chua phèn



**Hình 13. Sơ đồ về sự diễn thế sơ cấp của thảm thực vật ngập mặn**

Nếu dựa vào mối quan hệ giữa sự tổng hợp (P) và phân hủy (R) của quần xã sinh vật, diễn thế lại chia thành 2 dạng khác: diễn thế tự dưỡng và diễn thế dị dưỡng.

Diễn thế tự dưỡng là sự phát triển được bắt đầu từ trạng thái với sức sản xuất hay sự tổng hợp các chất vượt lên quá trình phân hủy các chất, nghĩa là  $P/R > 1$ , còn diễn thế dị dưỡng ngược lại, được bắt đầu ở

trạng thái  $P/R < 1$ . Cần nhớ rằng, trong diễn thế tự dưỡng với  $P$  lớn hơn  $R$  thì hệ sinh thái đang tích lũy chất hữu cơ và sinh khối ( $B$ ), do đó, tỷ số  $B/P$ ,  $B/R$  hoặc  $B/E$  (ở đây  $E = P + R$ , trong đó  $E$  là tổng năng suất sơ cấp) sẽ tăng, tương ứng là sự giảm của tỷ số  $P/B$ . Những ví dụ về diễn thế tự dưỡng và dị dưỡng có nhiều, chẳng hạn, sự diễn thế của rừng ngập mặn nêu trên và một hồ nước thải tương ứng. Giai đoạn đầu tiên hóa của sinh quyển cũng là kiểu diễn thế dị dưỡng.

Những dạng diễn thế được phân chia ở trên xảy ra tùy thuộc vào những hoàn cảnh cụ thể, vào đặc tính riêng biệt của từng hệ sinh thái, trong một số không ít trường hợp, chúng có quan hệ với nhau, tác động lẫn nhau. Chẳng hạn, trong nội diễn thế, quần xã đang phát triển hướng đến trạng thái cân bằng, lại xuất hiện một lực từ ngoài (bão, cháy, lụt...) gây hủy hoại tiến trình, buộc quần xã gần như phải làm lại từ những khâu bị hủy hoại, thậm chí từ đầu. Nói đúng hơn, ngoại diễn thế kìm hãm quá trình phát triển của nội diễn thế, làm quần xã được "hồi xuân". Những lực hình thành trong nội diễn thế được mô tả như một quá trình bên trong hay mối liên hệ ngược, về mặt lý thuyết, nó thúc đẩy hệ thống vận động về trạng thái cân bằng, còn lực ngoại diễn thế như một kích thích từ bên ngoài lên quá trình, đưa hệ thống quay ngược trở lại, tức là làm thay đổi hướng phát triển chiến lược của cả hệ thống ngược với nội diễn thế (Odum, 1983). Nếu lực tác động từ bên ngoài mang tính chu kỳ hoặc do đặc tính của chính quần xã mà sự hủy hoại xảy ra ít nhiều đều đặn qua các thời kỳ chuyển tiếp thì sự diễn thế trong hoàn cảnh đó mang tính chu kỳ hay được gọi là "diễn thế có chu kỳ". Chẳng hạn, sự diễn thế của thảm thực vật lá cứng (Chaparan) trong vùng khí hậu khô hạn gây ra do nạn cháy xảy ra có chu kỳ.

## *2. Quá trình diễn thế và những khuynh hướng biến đổi của các chỉ số sinh thái liên quan đến quá trình đó*

Như trên đã đề cập, diễn thế sinh thái được khởi đầu từ quần xã tiên phong rồi trải qua các quần xã trung gian để đạt đến trạng thái ổn định cuối cùng. Đó là dãy diễn thế (hay các giai đoạn của một quá trình diễn thế). Đi đôi với quá trình diễn thế của thảm thực vật là sự biến đổi một cách phù hợp của khu hệ động vật, từ những động vật không xương sống đến những loài động vật có xương sống có kích thước lớn, sống dưới mặt đất, sống trên mặt đất hay trên cây... Đối với động vật thì thảm thực vật không chỉ là nơi sống mà còn là nơi sinh sản, là nguồn dinh dưỡng.

Sự gắn bó này là hữu cơ thông qua mối quan hệ dinh dưỡng, theo quy luật "rau nào, sâu ấy", "bọ nẹt, dế cùi"...

Quá trình diễn thế đã được mô tả bằng nhiều ví dụ ở những phần trên về kiểu diễn thế nguyên sinh. Trong phần này, chúng ta có thể xem

xét một ví dụ về diễn thế thứ cấp trong một vùng ở Đông Nam Hoa Kỳ được E.P. Odum (1959) dẫn ra ở bảng 4.6 đối với các loài chim sống trong đó.

**Bảng 6. Diễn thế thứ cấp của vùng núi Đông Nam Hoa Kỳ (E. P. Odum, 1959).**

Hệ thực vật ưu thế	Cỏ đa dạng	Cây thân thảo	Cây thân thảo và cây bụi			Rừng thông			Sồi dẻ (Đỉnh cực)
Tuổi của các giai đoạn (năm)	1-2	2-3	15	20	25	35	60	100	150-200
Thành phần loài chim với mật độ không thấp hơn 5 loài ở mỗi giai đoạn									
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>Ammodramus savannarum</i>	10	30	25						
<i>Sturnella neglecta</i>	5	10	15	2					
<i>Spizella pusilla</i>			35	48	25	8	3		
<i>Geothlypis trichas</i>			15	18					
<i>Icteria virens</i>			5	16					
<i>Richmondia cardinalis</i>			5	4	9	10	14	20	23
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>			5	8	13	10	15	15	
<i>Aimophila aedivalis</i>				8	6	4			
<i>Dendroica discolor</i>				6	6				
<i>Vireo griseus</i>				8		4	5		
<i>Dendroica pinus</i>					16	34	43	55	
<i>Piranga rubra</i>					6	13	13	15	10
<i>Troglodytes lydvicianus</i>						4	5	20	10
<i>Parus carolinensis</i>						2	5	5	5
<i>Poliophtila caerulea</i>						2	13		13
<i>Sitta pusilla</i>							2	5	
<i>Contopus virens</i>							10	1	3
<i>Colibria sp.</i>							9	10	10
<i>Parus bicolor</i>							6	10	15
<i>Vibreo flavifrons</i>							3	5	7
<i>Wilsonia citrina</i>							3	30	11
<i>Vibreo olivaceus</i>							3	10	43
<i>Dendrocopus villosus</i>							1	3	5
<i>D. pubescens</i>							1	2	5
<i>Myiarchus crinitis</i>							1	10	6
<i>Hylocichla mustelina</i>							1	5	23
<i>Cocysus americanus</i>								1	9
<i>Mniotilta varia</i>									8
<i>Oporornis formosus</i>									5
<i>Empidonas virescens</i>									5
Tổng số (Kể cả các loài hiếm gặp không đưa vào bảng)	15	40	110	136	87	93	158	239	238

Trong quá trình tự diễn thế, những khuynh hướng thay đổi các đặc tính chủ yếu của hệ sinh thái cũng được E.P. Odum (1969) tổng kết lại trong 6 nội dung với 23 đặc điểm khác nhau, thể hiện ở 2 trạng thái: đang phát triển và trạng thái đỉnh cực (bảng 4.7)

**Bảng 4.7: Các khuynh hướng trong sự phát triển của hệ sinh thái (E.P. Odum, 1969).**

Những thuộc tính của hệ sinh thái	Giai đoạn chưa thành thực	Giai đoạn thành thực
<b>A. Chiến lược năng lượng của quần xã sinh vật</b>		
Sản lượng thô và hô hấp của quần xã (P/R)	$> 1$	$\approx 1$
Sản lượng thô và sinh vật lượng (P/B)	Cao	Thấp
Sinh vật lượng/ đơn vị dòng năng lượng (B/E)	Thấp	Cao
Sản lượng nguyên (hoa lợi) của quần xã	Cao	Thấp
Các xích thức ăn	Đường thẳng (chủ yếu ăn cỏ)	Kiểu mạng (chủ yếu ăn phế liệu)
<b>B. Cấu trúc của quần xã</b>		
Tổng vật chất hữu cơ	Nhỏ	Lớn
Chất dinh dưỡng vô cơ	Ngoại sinh học	Nội sinh học
Đa dạng: giàu về loài	Thấp	Cao
Đa dạng: tính bình quân	Thấp	Cao
Đa dạng sinh hoá	Thấp	Cao
Tính hỗn tạp về sự phân tầng và phân lớp (đa dạng về kết cấu)	Được tổ chức kém	Được tổ chức tốt
<b>C. Lịch sử đời sống</b>		
Đặc trưng hoá về ổ sinh thái	Rộng	Hẹp
Kích thước cơ thể	Nhỏ	Lớn
Chu kỳ sống	Ngắn, đơn giản	Dài, phức tạp
<b>D. Chu trình các chất dinh dưỡng</b>		
Nhịp điệu trao đổi chất dinh dưỡng (cơ thể và môi trường)	Nhanh	Chậm
Vai trò của mùn bã (detrit) trong sự tái tạo	Không quan trọng	Quan trọng
<b>E. Áp lực chọn lọc</b>		
Dạng tăng trưởng	Tăng trưởng nhanh, chọn lọc “r”	Kiểm tra ngược, chọn lọc “K”
Sản phẩm của quá trình sản xuất	Số lượng	Chất lượng
<b>F. Cân bằng chung</b>		
Cộng sinh trong	Kém phát triển	Phát triển
Bảo tồn chất dinh dưỡng	Nghèo	Tốt
Tính ổn định (chống lại sự xáo động từ bên ngoài)	Kém	Tốt
Entropy	Cao	Thấp
Thông tin	Thấp	Cao

Như vậy, rõ ràng là quá trình phát triển tiến hoá của hệ sinh thái diễn ra do:

- Những biến đổi của các điều kiện môi trường vật lý dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quần xã sinh vật.

-Cấu trúc lại thành phần loài và số lượng cá thể của từng loài phù hợp với mối quan hệ cạnh tranh - chung sống giữa những loài cấu trúc nên quần xã trong điều kiện cân bằng mới của quần xã với môi trường. Đương nhiên, sự diễn thế diễn ra từ từ qua từng giai đoạn và có định hướng.

Về mặt logic, có thể xác nhận rằng, trong diễn thế có sự đóng góp của các quá trình xảy ra ở cả mức hệ thống và cả mức quần thể. Tuy nhiên, trong sinh thái học hiện đại, những vấn đề này cũng như một số quan niệm khác về diễn thế vẫn chưa hoàn toàn thống nhất và tiếp tục được tranh cãi giữa các trường phái khoa học.

Sự hiểu biết về diễn thế sinh thái cho phép ta chủ động điều khiển sự phát triển của diễn thế theo hướng có lợi cho con người bằng những tác động lên điều kiện sống như: cải tạo đất, đẩy mạnh các biện pháp chăm sóc, phòng trừ sâu bệnh, tiến hành các biện pháp thủy lợi để bảo vệ và sử dụng hợp lý nguồn tài nguyên thiên nhiên.

### 3. Khái niệm về đỉnh cực (Climax)

Một hệ sinh thái hay một quần xã trong quá trình diễn thế nếu không bị những yếu tố hủy hoại tác động vào thì cuối cùng cũng sẽ đạt được trạng thái ổn định. ở giai đoạn này, những quần thể quan trọng cũng ổn định, mức sinh tử, cả dòng năng lượng và sinh khối đều nằm trong trạng thái cân bằng, sản lượng và sự "nhập khẩu" của hệ cân bằng với tổng lượng hô hấp và xuất khẩu của hệ. Các khuynh hướng biến đổi của hệ thống đã được mô tả và chỉ ra ở bảng trên (bảng 4.4) ở đây, cần nhấn mạnh rằng, quần xã đỉnh cực hầu như ít có khuynh hướng làm biến đổi môi trường.

Thực tế, tổ chức phức tạp, cấu trúc hữu cơ đa dạng và sự trao đổi chất ở điều kiện cân bằng đã tạo cho hệ thống khả năng chống đỡ với những biến động của môi trường vật lý và khả năng tồn tại lâu dài. Song điều cần nhớ rằng, quần xã cao đỉnh không tĩnh mà nó vẫn biến đổi một cách rất chậm chạp và những biến đổi đó sẽ xảy ra nhanh nếu môi trường, cả môi trường vật lý và sinh học có những biến động lớn. Chẳng hạn, một số năm trước, cây thích (*Acer* sp.) là loài phổ biến của rừng đỉnh cực thuộc phần lớn các vùng phía đông bắc Mỹ, nhưng chúng bị hủy hoại do nấm nên ở rừng đỉnh cực hiện tại trong vùng, những cây ưu thế trước đó (*Acer* sp.) đã được thay bằng loài ưu thế khác (Keeton and Gould, 1993). Ở một phần thời gian xảy ra quá trình diễn thế khó có thể phân biệt rõ ràng giữa giai đoạn đỉnh cực và các giai đoạn sớm gần nó.

Theo Keeton và nnk., (1993) trong nhiều thập kỷ, nhiều nhà sinh thái học Hoa Kỳ cho rằng, tất cả các quá trình diễn thế trong một không gian rộng lớn đều quy tụ vào một dạng đỉnh cực, nghĩa là chỉ có một kiểu quần xã đỉnh cực chung (hoặc đơn đỉnh cực) (Monoclimax) cho toàn



vùng, những quần xã ưu thế đang tồn tại thời gian rồi cũng sẽ quy về đỉnh cực chung đó. Do vậy, rừng sồi ở đông bắc Mỹ và quần xã vân sam trắng - linh sam thơm ở một số vùng thuộc Canada mới được xem là các quần xã đỉnh cực.

Phần lớn các nhà sinh thái học hiện đại đã phủ nhận quan điểm đỉnh cực chung (monoclimax). Họ cho rằng, sự tập trung của các loài đặc trưng đối với một quần xã đã biết chính là sản phẩm của những điều kiện môi trường địa phương. Môi trường này ổn định lâu dài thì quần xã sống trên đó cũng ổn định lâu dài, tạo nên các dạng đỉnh cực địa phương hay đỉnh cực thổ nhưỡng, đặc trưng cho điều kiện thổ nhưỡng - khí hậu riêng của vùng.

Ranh giới giữa những quần xã trên một dãy liên tục thường khó phân định vì chúng là những thành phần của dãy, biến đổi từ từ. Do đó, sự khác nhau giữa các quần xã đỉnh cực trong phần lớn các vùng khác nhau chỉ là tương đối và không thật rõ ràng. Như vậy, hiển nhiên sẽ không có một đỉnh cực chung nào cho một vùng rộng lớn, nhất là trong đó xuất hiện những điều kiện thổ nhưỡng - khí hậu không hoàn toàn giống nhau. Tuy nhiên, gán tất cả các quần xã đỉnh cực của một vùng rộng lớn vào một đỉnh cực chung, duy nhất cũng có hiệu quả trong nhiều trường hợp, đặc biệt khi nghiên cứu những biến đổi về cấu trúc các quần xã theo gradient của các yếu tố môi trường.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

### I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Duvigneaud P. & Tanghe M. 1978. Sinh quyển và vị trí con người (Sách dịch). NXB Khoa học và Kỹ thuật, Hà nội
2. Odum E. P. 1971. Cơ sở Sinh thái học (Sách dịch). NXB Đại học và Trung học chuyên nghiệp, Hà nội.
3. Vũ Trung Tạng. 2000. Cơ sở Sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội.
4. Vũ Trung Tạng. 2004. Bài tập sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội.
5. Dương Hữu Thời. 1998. Cơ sở Sinh thái học. NXB Đại Học Quốc Gia Hà Nội, Hà Nội.

### II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

6. David Ford E. 2000. Scientific Method for Ecology Reseach. Cambridge University Press.
7. Eric R. Pianca. 1978. Evolutionary Ecology. 2<sup>nd</sup> edition. Harper & Row Publisher, New York.
8. Ian Deshmukh. 1986. Ecology and Troppical Biology. Oxford London.
9. Jorgensen S.E. & Muller (eds.). 2000. Handbook of Ecosystem Theories and Management. Lewis Publisher.

## SINH QUYỀN VÀ CÁC KHU SINH HỌC

### I. Sự tiến hoá của sinh quyển và thế giới sinh vật.

Trái Đất là một hành tinh kỳ diệu trong hệ Thái Dương vì trên đó sự sống đang diễn ra rất sôi động. Sự sống bao quanh Trái Đất tạo nên sinh quyển. Đó là một hệ sinh thái khổng lồ và duy nhất, bao gồm tất cả các hệ sinh thái trên cạn và dưới nước. Chúng gắn bó với nhau bằng chu trình vật chất và dòng năng lượng trên phạm vi toàn cầu. Sinh quyển đã trải qua quá trình phát triển tiến hóa hàng tỷ năm để đạt trạng thái cân bằng ổn định. Song, ngày nay con người và hoạt động của họ đang làm cho sinh quyển bị thương tổn, có hại cho các loài sinh vật và cho chính con người.

#### 1. Sự ra đời và tiến hóa của sinh quyển

Khi sự sống chưa xuất hiện, Trái Đất còn là một hành tinh chết. Bao quanh nó là quyển khí đầy ni tơ, hydro, cacbon dioxyt, amoniac, clo, ôxít lưu huỳnh, hơi nước... do núi lửa phun ra. từ Mặt Trời, tia tử ngoại chiếu ngập tràn xuống bề mặt hành tinh. Nhờ đó, hơi nước bị phân ly, tạo ra một lượng oxy rất không đáng kể và sự tiến hóa hóa học được khởi đầu. Nhiều chất hữu cơ phức tạp như acid amin, một thành phần quan trọng để cấu tạo nên các hệ thống sống nguyên thủy xuất hiện. Lớp ôzôn (ozone –  $O_3$ ) được hình thành tuy rất mỏng, song kết hợp với tầng nước đã dệt nên bức màn chắn tia tử ngoại rất hiệu quả, tạo điều kiện thuận lợi cho sự sống đầu tiên ra đời ở vùng nước nông của đại dương cổ, cách chúng ta chừng 3 tỷ năm. Những mầm sống nguyên sơ là những thể kỵ khí, tương tự như nấm men, đã tồn tại suốt một thời gian dài đầy khắc nghiệt nhờ năng lượng kiếm được bằng con đường lên men. Hiệu suất của dạng hô hấp này rất thấp so với hô hấp hiếu khí, nên mầm sống nguyên thủy không thể tiến hóa xa hơn giai đoạn tồn tại của cơ thể tiền nhân - Prokaryote. Sau đó, có lẽ, áp lực của sự chọn lọc tự nhiên do thiếu nguồn thức ăn hữu cơ đã thúc đẩy sự xuất hiện quá trình quang hợp. Nhờ vậy, lượng oxy tăng lên đạt đến 3-4% của mức hiện nay hay khoảng 0,6% của khí quyển. Bộ mặt hành tinh có những biến đổi lớn, từ tiến hóa hóa học sang tiến hóa sinh học, từ tiến hóa dị dưỡng sang kiểu tiến hóa tự dưỡng nhờ sự ra đời và phân bố nhanh chóng của sinh vật có nhân thật - Eukaryote trên bề mặt các đại dương. Tiếp theo, thực vật cũng đã có 1 bước tiến hoá lớn - chuyển từ môi trường nước lên môi trường cạn, đã tiến chiếm lục địa. Hô hấp hiếu khí và nguồn thức ăn sơ cấp ngày một phong phú, tạo khả năng cho sự ra đời và

phát triển của những sinh vật đa bào phức tạp ở kỷ Cambri, sự bùng nổ tiến hóa của các dạng sống mới xảy ra như thân lỗ, san hô, thân mềm, rong biển, tổ tiên của thực vật có hạt và động vật có dây sống.

Trong các giai đoạn khác nhau của nguyên đại Cổ sinh (Palaeozoi), cuộc sống dưới nước và trên cạn trở nên chật hẹp. Hàm lượng khí oxy dần đạt được mức như hiện nay (20% thể tích khí quyển), chế độ tự dưỡng thay thế cho chế độ dị dưỡng và trở nên thống trị trên hành tinh. Sự phát triển ồ ạt của thực vật trên cạn đủ đảm bảo cho sự xuất hiện những nhóm động vật lớn như Bò sát cổ đại, Chim, Thú và cuối cùng, một triệu năm trước đây con người ra đời.

Sự tiến hóa của sinh vật như các nhà khoa học đã phác thảo, dẫn đến những biến đổi và thúc đẩy sự tiến hóa của môi trường vật lý và hóa học. Nhờ đó, sinh quyển được khai sinh và tiến hóa.

Sinh quyển là một vùng sống mỏng, đạt đến độ cao 6-7 km so với mặt biển, trên 10 km ở độ sâu cực đại của đại dương và vài chục mét dưới mặt đất, bao gồm 350.000 loài thực vật, trên 1,3 triệu loài động vật đã được xác định và rất nhiều các loài vi sinh vật. Chúng tạo nên sự cân bằng với nhau và với môi trường, đưa đến trạng thái ổn định của toàn sinh quyển.

## 1.2. Sự tiến hóa của sinh vật và đa dạng sinh học

### 1.2.1. Sự tiến hóa của sinh vật

Sự tiến hóa bao gồm cả chọn lọc tự nhiên của Darwin và đột biến gen ở mức độ loài được rộng rãi các nhà khoa học thừa nhận. Tuy nhiên, cho đến nay cũng chưa có sự thống nhất về cơ chế của nó, đặc biệt vai trò tương đối nào của 3 cơ chế chủ yếu: chọn lọc, đột biến và tính ngẫu nhiên; vai trò nào của sự chọn lọc ở các mức tổ chức sinh học cao (đồng tiến hóa và sự chọn lọc nhóm).

Từ thời Darwin, nói chung, các nhà sinh học đã cho rằng, sự tiến hóa là một quá trình chậm chạp, diễn ra từ từ, kể cả những đột biến nhỏ và sự chọn lọc tự nhiên liên tục nhằm đảm bảo tính ưu thế trong cạnh tranh ở mức độ loài. Song, vấn đề trong biên niên sử cổ phát sinh chủng loại không tìm được các dạng trung gian, buộc những nhà nghiên cứu cổ phát sinh phải công nhận thuyết "cân bằng gián đoạn". Theo lý thuyết này, trong một thời kỳ dài các loài không biến đổi về trạng thái nguồn gốc của mình trong tiến hóa cân bằng. Theo thời gian, cân bằng này bị đứt đoạn, khi đó quần thể nhỏ sẽ tách khỏi loài gốc và nhanh chóng phát triển thành loài mới, nhưng lúc này về mặt cổ phát sinh chủng loại lại không tìm được những dạng chuyển tiếp. Loài mới có thể rất khác loài gốc. Điều đó cho phép chúng có thể chung sống với nhau, không cạnh tranh, chen ép nhau hoặc có thể không chung sống, hoặc cả hai đều bị chết. Học thuyết tiến

hóa gián đoạn không chỉ ra được vai trò cạnh tranh loại trừ ở mức cá thể cũng như động lực của quá trình. Đến nay cũng chưa rõ yếu tố nào có thể là nguyên nhân phân chia quần thể một cách đột ngột để tạo nên một đơn vị mới (loài mới) cách ly về di truyền.

Các loài sống trong những vùng địa lý khác nhau hoặc bị ngăn cách bởi chướng ngại không gian được gọi là loài "khác vùng phân bố" (Allopatric) hay còn gọi là loài dị hình. Nếu những loài sống trong cùng một địa phương thì chúng được gọi là loài "cùng vùng phân bố" (Sympatric) hay còn gọi là loài đồng hình. Sự hình thành loài dị hình được xem như cơ chế chủ yếu của sự hình thành loài mới. Theo quan điểm truyền thống, 2 phần của 1 quần thể giao phối tự do với nhau cũng có thể bị cách ly về không gian (sống trên các đảo hay ở 2 bên sườn núi cao). Theo thời gian, sự cách ly đó đủ đạt để có được sự cách ly về di truyền nếu như chúng không có cơ hội tiếp xúc với nhau (không có sự trao đổi gen). Điều đó cho phép chúng tồn tại như những loài riêng biệt trong các ổ sinh thái khác nhau. Đôi khi, những sự khác nhau đó có thể tăng lên do sự dịch chuyển các dấu hiệu. Nếu vùng phân bố của 2 loài gần nhau về nguồn gốc lại chùng chéo lên nhau thì ở chúng xuất hiện sự phân ly (Divergent) theo một hay một số dấu hiệu về hình thái, sinh lý hay tập tính trong vùng giao nhau đó, còn sự đồng quy (Convergent) lại xuất hiện trong các phần không chùng chéo, trên đó mỗi loài sống riêng biệt. L.L. Brown và E.O. Wilson (1956) đã giải thích những hiện tượng đó và cho ví dụ về dịch chuyển các dấu hiệu theo kiểu tương tự như trên.

Nhiều tài liệu tích lũy được đều khẳng định rằng, để hình thành loài mới cũng không nhất thiết cần có sự cách ly địa lý khắc nghiệt và cho rằng, sự hình thành loài cùng vùng phân bố (Sympatric) là hiện tượng phổ biến và đóng vai trò quan trọng hơn so với quan niệm kinh điển đã nêu ở trên. Ta có thể thấy ngay trong một vùng địa lý, các quần thể cũng bị cách ly về di truyền do những đặc trưng riêng về tập tính và về sinh sản (sinh sản đơn độc hay tập đoàn, sinh sản dinh dưỡng...), cũng như do các nguyên nhân khác (sự ăn mòn bởi vật dữ...). Và như vậy, những bộ phận khác nhau của quần thể theo thời gian, sẽ tích lũy những khác biệt đến mức đủ làm cho chúng cách ly nhau trong sinh sản.

Các nghiên cứu đã chỉ ra rằng, trên các đảo khác nhau thuộc quần đảo Galapagos, trong điều kiện phân ly từ một dạng tổ tiên chung, ở chim xuất hiện những nhóm loài hoàn chỉnh: Chúng đã từng trải qua sự thích nghi phóng xạ nghiêm ngặt và các ổ sinh thái đa dạng của đảo đã được "lấp đầy" bởi những loài được phân bố lại. Trong số những loài hiện đại có những loài ăn côn trùng, mỏ mảnh; những loài mỏ dày ăn hạt ở dưới đất và trên cây; những loài mỏ lớn và mỏ nhỏ, thậm chí có một loài mỏ

giống với mỏ chim gõ kiến, mặc dầu loài này phải cạnh tranh với chim gõ kiến, nhưng vẫn sống sót khi trên đảo loài gõ kiến này vắng mặt.

Một ví dụ khác về chọn lọc tự nhiên nhanh gây ra do con người. Đó là “màu công nghiệp”. Tác nhân này đã “quét” cho bướm một màu đen trong những vùng công nghiệp phát triển ở nước Anh. Nhờ vậy, trên các thân cây trong vùng, bướm bị “bôi đen” sống sót tốt hơn so với những bướm trắng do chim ăn bướm khó phát hiện (Kettlewell, 1956).

- Chọn lọc nhân tạo: Đó là sự chọn lọc gây ra do con người với mục đích làm cho các loài thích nghi với nhu cầu của mình. Thuần hóa các loài động, thực vật không chỉ làm cho chúng biến đổi về mặt di truyền mà còn tạo nên dạng hồ sinh đặc biệt giữa người và vật được thuần hóa (Odum, 1983). Chọn lọc nhân tạo đem lại lợi ích cho con người, nhưng cũng làm hại cho thiên nhiên và sinh giới do sự thất thoát gen ra môi trường hoang dã, đem đến sự suy thoái cho loài, giảm mức đa dạng sinh học của các hệ sinh thái.

- Đồng tiến hóa: Đó là kiểu tiến hóa của các quần xã sinh vật, nghĩa là quá trình tiến hóa của các mối tương tác giữa các sinh vật mà trong đó sự trao đổi thông tin di truyền giữa các nhóm rất hạn chế hoặc hoàn toàn không có, bao gồm cả các tác động có chọn lọc của 2 nhóm lớn với nhau, phụ thuộc vào nhau một cách mật thiết về mặt sinh thái như thực vật và động vật ăn cỏ, động vật lớn và vi sinh vật sống cộng sinh với nhau, ký sinh và vật chủ, vật dữ - con mồi...

Những nghiên cứu của L. P. Brower và nnk (1968) chỉ ra rằng, bướm nhung (*Danaus plexippus*) thích nghi với cách đồng hóa glucosit rất độc từ thực vật mà không một loài khác nào dám sử dụng để làm thức ăn. Song nhờ ăn chất độc này mà cả sâu và bướm của loài này cũng không bị các loài chim khác ăn thịt. Như vậy, trong quá trình tiến hóa, bướm không chỉ kiếm được nguồn thức ăn ổn định (không bị cạnh tranh), đồng thời còn tránh được sự săn bắt của các loài chim ăn côn trùng.

Đồng tiến hóa còn gặp nhiều trong thiên nhiên như sự phát triển của các cây bao bắp và sự vươn dài cổ và chân của hươu cao cổ. Con người càng nâng cao độc tính của thuốc diệt côn trùng thì trên đồng ruộng lại xuất hiện càng nhiều những côn trùng kháng thuốc.

- Chọn lọc nhóm: Khi mô tả tính đa dạng và phức tạp tới mức ngạc nhiên của sinh giới, các nhà khoa học đã cho rằng, chọn lọc nhóm còn gây tác động vượt lên mức loài và sự đồng tiến hóa.

Chọn lọc nhóm là kiểu chọn lọc tự nhiên trong các nhóm sinh vật mà chúng không nhất thiết phải liên quan chặt chẽ với nhau bằng các mối tương tác bắt buộc. Về mặt lý thuyết, chọn lọc nhóm mang tính đảo thái hay duy trì ở tần số thấp những tính trạng có thể bất lợi đối với sự sống sót

của các cá thể phải mang gen riêng biệt trong quần thể loài, nhưng lại có giá trị chọn lọc trong nội bộ quần thể và quần xã. Chọn lọc nhóm bao gồm những lợi ích mà cá thể nhận được khi nó tham gia hoàn thiện tổ chức của quần xã, nơi cần cho sự tồn tại lâu dài của chính cá thể đó. D.S. Wilson (1980) đã nêu ra khái niệm về chọn lọc nhóm. Theo ông, các quần thể thường tiến hóa bằng cách kích thích hay kìm hãm các quần thể khác mà chúng có vai trò chi phối sự thích nghi riêng biệt của mình. Trong trường hợp như thế, ở những khoảng thời gian tiến hóa khác nhau, sự thích nghi của cá thể là sự phản ánh các tác động riêng biệt của mình lên quần xã và những phản ứng của quần xã lên sự có mặt của quần thể đó. Nếu những phản ứng ấy đủ mạnh thì chỉ những loài gây tác động có lợi lên quần xã sẽ tồn tại lâu dài. Wilson đưa ra những bằng chứng rằng, chọn lọc nhóm được làm giảm nhẹ bởi sự chọn lọc giữa các phần của quần thể có liên quan chặt chẽ với nhau về mặt di truyền, đồng thời ông cũng đi đến nhận xét tương tự về tính 2 mặt trái ngược nhau của sự thích nghi của cá thể và quần xã trong các quần xã sinh vật và giữa lợi ích cục bộ và cộng đồng trong xã hội con người. Vì vậy, theo thời gian tính căng thẳng của các mối tương tác vật dữ - con mồi, ký sinh - vật chủ cũng giảm bớt và dường như trong quá trình chọn lọc nhóm những "báo động" để kìm hãm vật dữ và vật ký sinh tránh khỏi sự khai thác quá mức con mồi và vật chủ của mình đã được hình thành và phát triển.

Mặc dù chọn lọc nhóm đã đưa ra được những lý luận chặt chẽ và thỏa đáng, nhưng mức độ ảnh hưởng của nó lên quá trình tiến hóa còn chưa thật rõ ràng. Một số nhà khoa học (Saunders và Ho, 1976) cho rằng, do tính phức tạp của môi trường nên không thể chỉ giải thích sự tiến hóa của các loài bằng sự chọn lọc ở mức loài và cá thể, mà phải bằng sự chọn lọc ở mức cao hơn như sự chọn lọc nhóm... song, G.C. Williams (1966), S. Levin và Mayr (1981)... lại phủ định và cho rằng, chưa hẳn, chọn lọc nhóm đã là một trong các cơ chế chủ yếu của quá trình tiến hóa.

#### 1.2.2. Tiến hoá đồng quy và song song của các loài và sự hình thành các loài đồng hình

Trong mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường, chúng ta thường gặp những sinh vật thuộc các nhóm phát sinh chủng loại (Phyletic) khác nhau nhưng lại giống nhau về cả hình dạng và tập tính, sống trong những điều kiện môi trường như nhau. Sự giống nhau như thế đã bác bỏ ý kiến cho rằng, mỗi một môi trường chỉ tồn tại một và chỉ một loài sinh vật mà thôi. Các bằng chứng tiến hoá chỉ ra rằng, do sự phân ly ngày một xa của các dòng tiến hoá, một số sinh vật đã mất đi sự tương đồng (Homologus) về cấu trúc bên trong của cơ thể đã từng có từ một tổ tiên chung, để có được sự giống nhau một cách tương tự (Analogus) về hình dạng bên ngoài hoặc

tập tính của chúng. Quá trình tiến hoá làm xuất hiện các hiện tượng đó được gọi là tiến hoá đồng quy.

Nhiều động vật tự bơi (Nekton) cỡ lớn thuộc 4 nhóm rất khác nhau về nguồn gốc, nhưng lại rất giống nhau về hình dạng, chẳng hạn: cá, bò sát, chim và thú. Sự đồng quy hình dạng giữa chúng rất nổi bật và điều đó đã che giấu sự khác biệt sâu sắc về cấu trúc bên trong và sự trao đổi chất giữa chúng.

Rất nhiều loài thực vật có hoa có khả năng leo hay bò trên các vật bám nhờ tua cuốn. Những tua cuốn (sự đồng quy) được phát triển từ các cấu trúc khác nhau của các họ thực vật khác nhau (hiện tượng tương tự) hoặc từ các phần khác nhau của lá thuộc nhiều loài thực vật có hoa (hiện tượng tương đồng).

Trong các ví dụ như thế thì những lực chọn lọc giống nhau đã hoạt động để tạo được sự giống nhau ở những sinh vật ngay từ những điểm xuất phát khác nhau trong quá trình tiến hoá. Ta cũng có một loạt các sự kiện làm ví dụ để chỉ ra sự tiến hoá song song của các nhóm sinh vật có quan hệ về mặt phát sinh chủng loại (Phylogenetic).

Ví dụ kinh điển của kiểu tiến hóa song song (Parallel evolution) mang tính "phóng xạ" trong số những động vật có Nhau và có Túi: Thú có Túi đến lục địa châu úc vào kỷ Creta (khoảng 90 triệu năm trước đây), ngay khi những loài thú khác đã có mặt. Đó là các loài thú Đơn huyết để trứng (hiện nay là thú ăn Kiến và thú Mỏ vịt). Sau đó, một quá trình tiến hóa phóng xạ (Radiation evolution) xuất hiện, rồi bằng nhiều con đường, các nhóm thú trên các lục địa khác nhau lại tiến hóa song song với nhau. Những cơ thể được hình thành trong quá trình tiến hóa song song của thú có Túi và thú có Nhau giống nhau một cách tuyệt vời về hình dạng và lối sống, đến nỗi khó có thể tưởng tượng được rằng, môi trường của thú có Túi và thú có Nhau lại chứa đựng những ổ sinh thái quá giống nhau để tạo nên trong quá trình tiến hóa những dạng tương đồng sinh thái, quá giống nhau cả về hình dạng và lối sống, ở đây, cần nhớ rằng, khác với quá trình tiến hóa đồng quy, thú có Túi và thú có Nhau bắt đầu tiến hóa phóng xạ với một khuôn mẫu chặt chẽ vì chúng được tách ra từ một dòng tổ tiên chung.

Như vậy, rõ ràng rằng sự xuất hiện của các nòi, các dạng sinh thái...tạo nên sự phân ly (Divergent) và tiến hóa của các loài, còn quá trình tiến hóa đồng quy và tiến hóa song song lại đưa đến những dạng đồng hình, Do đó, làm phong phú thêm đời sống trong sinh giới, trong điều kiện môi trường rất đa dạng.

### 1.3. Đa dạng sinh học (Biodiversity)



Như các nhà khoa học đã nói, khoa học có thể đo được đường kính Trái Đất, khoảng cách của Trái Đất đến Mặt Trời và đếm được các vì sao của dải Ngân Hà, song không thể đánh giá được đa dạng sinh học bằng số lượng một cách chính xác bởi vì, đa dạng sinh học không chỉ thể hiện bằng số lượng loài, các nơi sống... mà còn bằng mọi mối quan hệ giữa chúng trong cấu trúc, trong dinh dưỡng...

Đa dạng sinh học là sự giàu có, phong phú và đa dạng về nguyên liệu di truyền, về loài và các hệ sinh thái. Vì vậy, đa dạng sinh học bao gồm sự đa dạng ở mức độ phong phú các gen trong quần thể gọi là đa dạng di truyền hay đa dạng gen, đa dạng ở mức độ loài là sự phong phú các loài gọi là đa dạng loài; và sự phong phú về các hệ sinh thái - đa dạng hệ sinh thái.

Chỉ riêng khía cạnh về đa dạng loài, hiện nay khoa học chưa thể cho một con số chính xác và cũng chỉ mới xác định được tên của một bộ phận nhỏ trong chúng. Hiện tại, tổng số các loài trong sinh quyển được đánh giá vào khoảng 3 - 70 triệu loài, nhưng mới biết tên 1,4 triệu loài, tức là gần 2% tổng số (Raven and Wilson, 1992; Groombridge, 1992,...) (bảng 5.1). Nhiều nhóm phân loại lớn còn biết rất ít như vi sinh-vật, côn trùng... Ngay ở những nhóm động vật bậc cao như thú, trong thế kỷ này khoa học cũng đã được bổ sung thêm một số loài mới. Chỉ riêng trong các năm 1992 và 1994 ở Việt Nam đã phát hiện 4 loài thú mới cho khoa học; từ rừng Hà Tĩnh như sao la (*Pseudoryx nghetinhensis*), mang lớn hay còn gọi là mang bầm (*Megamuntiacus vuquangensis*), từ rừng Tây Nguyên loài bò sừng xoắn (*Pseudonovibos spiralis*) và mang Trường Sơn (*Canimuntiacus truongsonensis*) ở tây Quảng Nam. Về chim, chúng ta đã phát hiện được loài trĩ cuối cùng của thế giới có tên là *Rheinartia ocellata ocellata*, gà lam đuôi trắng (*Lophura hatinhensis*) và một loài gà lôi lam mào trắng (*Lophura edwardsi*) đã bị diệt chủng ở hầu hết các vùng, nhưng chỉ còn có mặt ở nước ta.

Các nhà khoa học khẳng định rằng, những loài có giới hạn chống chịu rộng thường phân bố rộng trên Trái Đất, còn những loài có giới hạn chống chịu hẹp tập trung với mật độ lớn trong những vùng địa lý hẹp. Do đó, trong các khu rừng ẩm nhiệt đới và xích đạo, nơi chỉ chiếm khoảng 7% diện tích bề mặt trái đất đã chứa hơn một nửa số lượng loài của toàn thế giới.

**Bảng 8. Số lượng các loài hiện sống đã được mô tả (Wilson và Peter Eds, 1988)**

Stt	Giới , ngành và bậc phân loại thấp hơn	Tên phổ thông	Số lượng loài đã được mô tả
(1)	(2)	(3)	(4)
I	<b>Virus</b>		<b>1.000</b>
II	<b>Monera</b> Bacteria Myxoplasma Cyanophycota	<b>Khởi sinh</b> Vi khuẩn Vi khuẩn Vi khuẩn lam	<b>4.760</b> 3.000 60 1.700
III	<b>Fungi</b> Zygomycota Ascomycota Basidiomycota Oomycota Chitridomycota Acasiomycota Myxomycota	<b>Nấm</b> Nấm tiếp hợp Nấm túi Nấm đảm Nấm trứng Nấm cổ Nấm nhảy tế bào Nấm nhảy hợp bào	<b>46.983</b> 665 26.850 16.000 580 575 13 500
IV	<b>Algae</b> Chlorophyta Phaeophyta Rhodophyta Chryrophyta Pyrrophyta Euglenophyta	<b>Tảo</b> Tảo lục Tảo nâu Tảo đỏ Tảo vàng Tảo giáp Tảo mắt	<b>26.900</b> 7.000 1.500 4.000 12.500 1.100 800
V	<b>Plantae</b> Bryophyta Psilophyta Equisetophyta Lycopodiophyta Polypodiophyta Pinophyta Magnoliophyta - Magnoliopsida - Liliopsida	<b>Thực vật</b> Rêu Lá thông Cỏ tháp bút Thông đất Dương xỉ Thông (Hạt trần) Ngọc Lan (Hạt kín) - Lớp Ngọc Lan - Lớp Hành	<b>248.428</b> 16.600 9 15 1.275 10.000 529 220.000 170.000 50.000
VI	<b>Protozoa</b> Protozoa chung	<b>Động vật nguyên sinh</b> Động vật nguyên sinh	<b>30.800</b> 30.800
VII	<b>Invertebrata</b> Porifera Cnidaria, Ctenophora Platyhelminthes Nematoda Annelida Mollusca Echinodermata Arthropoda Các ngành thứ yếu khác	<b>Động vật không xương sống</b> Thân lỗ Ruột khoang và sứa lược Giun dẹt Giun tròn Giun đốt Thân mềm Da gai Chân khớp	<b>989.761</b> 5.000 9.000 12.200 12.000 12.000 50.000 6.100 874.161 9.300
VIII	<b>Chordata</b>	<b>Động vật có dây</b>	<b>43.853</b>

Tunicata	<b>sống</b>	1.250
Cephalochordata	Động vật có bao	23
Vertebrata:	Đầu sống	
Agnatha	Có xương sống:	63
Chondrichthyes	Không hàm	843
Osteichthyes	Cá sụn	18.150
Amphibia	Cá xương	4.184
Reptilia	Lưỡng cư	6.300
Aves	Bò sát	9.034
Mammalia	Chim	4.000
	Thú	
<b>Tổng số các loài đã xác định được</b>		<b>1.392.485</b>

Đa dạng sinh học ở Việt Nam.

Ở Việt Nam, sự khác biệt về khí hậu từ vùng gần xích đạo tới giáp vùng cận nhiệt đới cùng với sự đa dạng về địa hình, môi trường trên cạn và dưới nước đã tạo nên một thiên nhiên phong phú. Một dải rộng các thảm thực vật, gồm nhiều kiểu rừng đã được hình thành như các rừng Thông, thường chiếm ưu thế ở vùng ôn đới và cận nhiệt đới, rừng hỗn hợp lá kim và lá rộng, rừng khô cây họ Dầu ở địa hình thấp, rừng ngập mặn với các cây họ Đước chiếm ưu thế ở ven biển, rừng Tràm ở U Minh và rừng hỗn tạp tre nứa... ở nhiều nơi. Mặc dù bị khai thác quá mức, song rừng Việt Nam vẫn còn chứa đựng nhiều chủng loại. Cho đến nay đã thống kê được 10.484 loài thực vật bậc cao có mạch (Phạm Hoàng Hộ, 1991 - 1993). Theo dự báo, số loài có thể đạt đến 12.000 loài, trong đó khoảng 2.300 loài được sử dụng làm lương thực, khoảng 3.300 loài được sử dụng làm dược liệu, thức ăn gia súc, lấy gỗ, lấy dầu và nhiều sản phẩm quý khác.

Hệ động vật Việt Nam gồm khoảng 275 loài thú, 826 loài chim, 189 loài bò sát, 80 loài ếch nhái (lưỡng cư), 2.472 loài cá trong đó có 472 loài cá nước ngọt, khoảng 2.000 loài cá biển và hàng chục nghìn loài động vật không xương sống ở cạn, ở nước và trong đất (Đào Văn Tiến, 1985; Võ Quý, 1997; Đặng Huy Huỳnh, 1978). Cũng như giới thực vật, giới động vật có nhiều loài đặc hữu (Endermic): hơn 100 loài và phân loài chim, 78 loài và phân loài thú, nhiều loài có giá trị lớn trong việc bảo tồn như voi, tê giác Java, bò rừng, bò xám, trâu rừng, hổ, báo, hươu sao, nai cà toong, culi, vượn, voọc xám, voọc mũi hếch, sếu cổ trụi, cò quăm, cò xanh, cò quăm lớn, ngan cánh trắng, nhiều loài trĩ, công, cá sấu, trăn, rắn, vích, đồi mồi, rùa biển...

Đa dạng sinh học có rất nhiều giá trị trong đời sống của tự nhiên và của con người. Theo J. Mc Neely và nnk (1991) giá trị đó được thể hiện trong các khía cạnh sau:

- Các hệ sinh thái của trái đất là cơ sở sinh tồn của sự sống cho cả trái đất và cả con người. Các hệ sinh thái đảm bảo cho sự chu chuyển oxy và các nguyên tố dinh dưỡng khác trên toàn hành tinh. Chúng duy trì tính ổn định và sự màu mỡ của đất nói riêng hay của hành tinh nói chung. Các hệ sinh thái bị suy thoái thì tính ổn định và sự mềm dẻo; linh động của sinh quyển cũng bị thương tổn.

- Các hệ sinh thái tự nhiên có giá trị thực tiễn rất cao: Rừng hạn chế sự xói mòn của mặt đất và bờ biển, điều tiết dòng chảy, loại trừ các căn bã làm cho dòng chảy trở nên trong và sạch; các bãi cỏ biển, các rạn san hô...ở thềm lục địa làm giảm cường độ phá hoại của sóng, dòng biển, là nơi nuôi dưỡng, cung cấp thức ăn và duy trì cuộc sống cho hàng vạn loài sinh vật biển.

- Duy trì và cung cấp nguồn gen và là kho dự trữ các nguồn gen quý - hiếm cho cây trồng và vật nuôi cho tương lai.

- Nhiều loài động thực vật được sử dụng làm thức ăn cho con người, cho gia súc, làm thuốc, lấy gỗ làm nhà; phục vụ cho phát triển kinh tế, làm chất đốt lấy năng lượng, làm cây cảnh...Hiện tại, đã thống kê được 30.000 loài cây có những phần ăn được, nhưng chỉ mới khoảng 7.000 loài được trồng hoặc thu hái làm thức ăn, trong đó có 20 loài đã cung cấp đến 90% lượng tinh bột trên toàn thế giới.

- Sinh vật trong quá trình tiến hoá đã tồn tại và phát triển một cách bền vững và hài hoà với nhau, tạo nên một thiên nhiên đa dạng, phong phú và hấp dẫn, làm nền tảng cho mọi cảm hứng về thẩm mỹ, nghệ thuật và văn hóa của con người.

Với những giá trị to lớn mà đa dạng sinh học đã đem đến cho loài người, đương nhiên, chúng phải được tồn tại như một quyền lợi hiển nhiên mà chúng đã giành được trong cuộc đấu tranh sinh tồn đầy khắc nghiệt. Con người liệu có hiểu điều đó và tại sao lại hủy diệt chúng, những loài sinh vật đã nuôi sống chính con người? .

## **II. Các khu sinh học (Biome)**

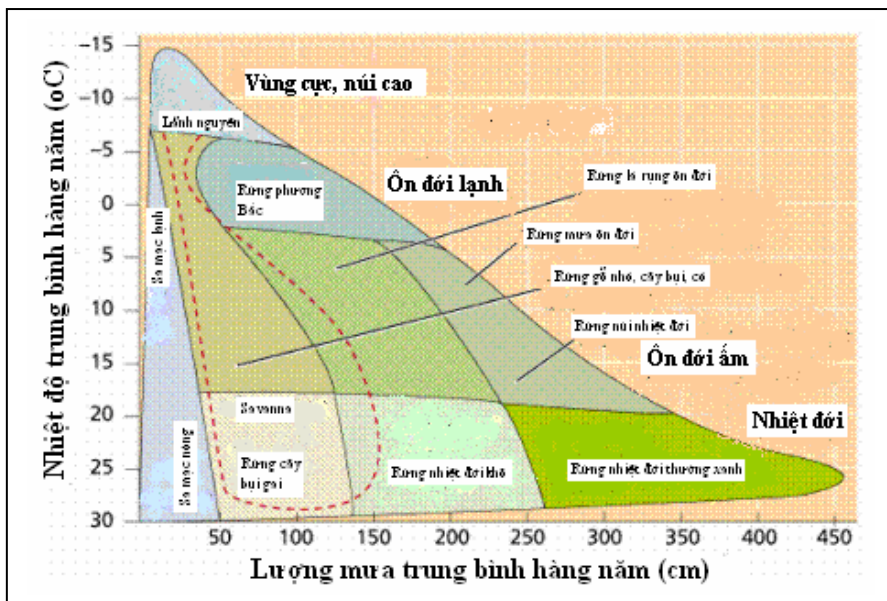
Các hệ sinh thái trong sinh quyển tồn tại ở hai môi trường có sự khác biệt nhau rất nhiều về đặc tính lý - hoá và sinh học. Đó là môi trường trên cạn và môi trường dưới nước, môi trường dưới nước lại được chia thành môi trường nước ngọt và nước mặn.

### **1. Các khu sinh học trên cạn.**

Ở trên cạn, các thảm thực vật ở trạng thái cao đỉnh khí hậu (Climatic climax) hay còn được gọi là các quần hệ thực vật (Formation), chúng chiếm sinh khối rất lớn và gắn liền với khí hậu địa phương, do đó có tên là quần xã cảnh quan vùng địa lý hay gọi là khu sinh học (Biome).

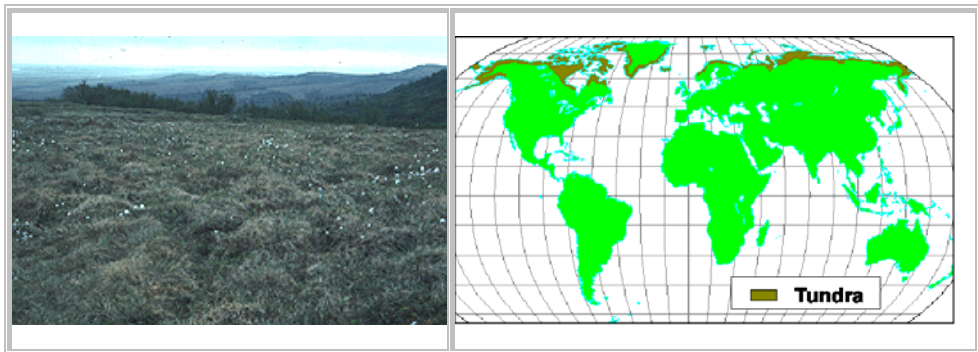
Biome là một hệ sinh thái lớn, có giới hạn tương đối và đặc trưng bởi khí hậu đặc thù, là quần xã lớn bao gồm các loài động vật sống trong quần hệ thực vật và đặc tính chủ yếu cho phép phân chia và nhận dạng các khu sinh học chính là các dạng sống (cây cỏ, cây bụi, cây gỗ...). Tuy cơ sở để phân loại chính là hệ thực vật cao đỉnh, nhưng trong khu sinh học cũng bao gồm những cao đỉnh thảo nhưỡng, đặc trưng cho điều kiện sống cục bộ của từng vùng và những giai đoạn phát triển mà ở đó trong đa số trường hợp, các dạng sống chiếm ưu thế.

Trên lục địa, ở nhiều vùng do điều kiện khí hậu rất khác nhau, đặc biệt là nhiệt độ và lượng mưa đã hình thành các khu sinh học chính như đài nguyên (đồng rêu) ở Bắc Cực và núi cao (Alpin), rừng lá kim, rừng lá rộng rụng lá ôn đới...Độ cao địa hình cũng ảnh hưởng mạnh đến các hệ sinh thái, những thay đổi các quần hệ thực vật khi độ cao tăng cũng giống như sự thay đổi từ vùng khí hậu nóng đến vùng khí hậu lạnh. Dưới đây, chúng ta xem xét đặc tính của từng khu sinh học một cách khái quát.



Hình 14: Sự phân bố các khu sinh học theo lượng mưa và nhiệt độ (theo Purves, <http://www.sinauer.com/>)

### 1.1. Đồng rêu hay đài nguyên (Tundra)

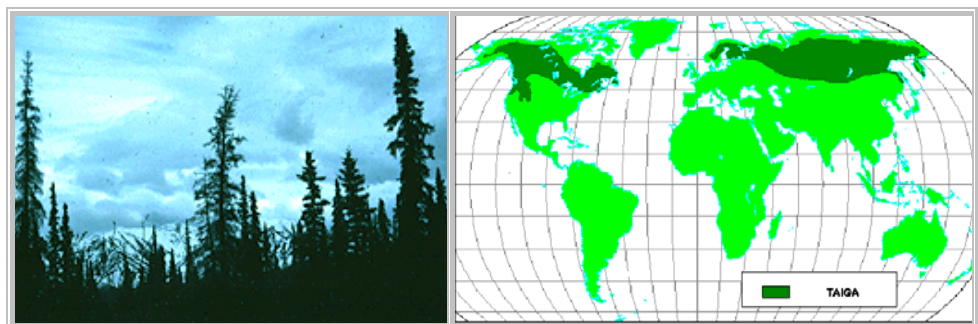


**Hình 15: Khu phân bố của lãnh nguyên**

(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

Đồng rêu bao quanh Bắc cực, Greenland và một vòng đai phân bắc của lục địa Âu - Á, Bắc Mỹ. Đây là một đồng bằng không cây cối, nhiều đầm lầy giá lạnh, băng tuyết. Nhiệt độ rất thấp, độ ngưng tụ hơi nước rất kém, mùa sinh trưởng của sinh vật ngắn (khoảng 60 ngày); nền đất bị đông cứng. Do đó, đời sống rất khắc nghiệt. Số lượng loài thực vật ít, chủ yếu là cỏ bông, rêu và địa y. Động vật đặc trưng cho vùng là hươu tuần lộc (*Rangifer tarandus*), hươu kéo xe (*R. caribou*), thỏ, chó sói Bắc cực, *Lemmus*, *Tarmigan*, gấu trắng Bắc cực, chim cánh cụt . . . Chúng có thời gian ngủ đông dài, nhiều loài chim sống thành đàn lớn, di cư xa xuống vùng vĩ độ thấp để tránh rét vào mùa đông.

### 1.2. Rừng lá kim (Taiga)



**Hình 16: Khu phân bố của rừng lá kim**

(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

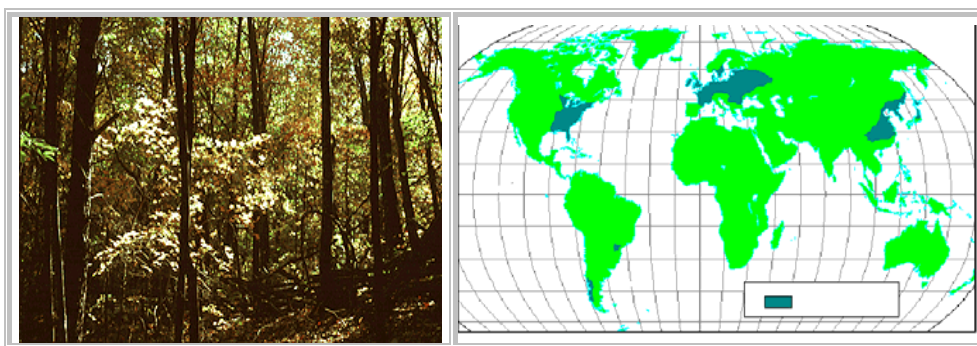
Khu sinh học này nằm kế sau đồng rêu về phía nam. ở Siberi diện tích của thảm thực vật này rất lớn, đạt diện tích khoảng 85 triệu cây số vuông (14.000 km x 6.000 km). Kéo dài từ Bắc Mỹ sang Châu Âu. Đặc trưng của vùng là đất bị phủ băng tuyết, mùa đông cực kỳ lạnh và khắc nghiệt nhưng không bằng khu sinh học đồng rêu. Lượng mưa thấp, khoảng 300 - 500mm/năm. Đất nghèo muối dinh dưỡng, thuộc loại Potzon, đất chua và có tầng thảm mục cây lá kim bán phân huỷ dày. Trong vùng có nhiều đầm lầy, hồ, suối...

Thực vật gồm cây lá kim thường xanh, thân thẳng, ken dày, che bóng như các loài thông (*Pinus*). Cây bụi và thân thảo do đó, kém phát triển. Dọc theo những nơi có nước là dương liễu, bạch dương, phong, linh sam (*Abies*); vân sam (*Epicea*); thông rụng lá (*Larix*)... các loài cây này là giá thể cho các loài nấm, địa y... phát triển phong phú. Trong vùng còn có mặt các loài cây lớn, cổ thụ như cây Sồi (*Sequoia*) khổng lồ, cao đến trên 80 m với đường kính 12m và sống đến 3000 năm. Cây Sồi sống ở ven biển còn cao hơn (110 m, sống 2000 năm). . .

Hệ động vật đa dạng hơn so với đồng rêu. Ngoài các loài côn trùng, những động vật bậc cao gồm hươu Canada (*Cervus canadaensis*), nai sừng tấm (*Alches machlis*), thỏ, linh miêu, cáo, chó sói, gấu..., chim định cư không nhiều.

Điều kiện môi trường có ảnh hưởng rõ rệt đối với các loài động vật, chúng có tập tính di cư, sự ngủ đông hoặc dự trữ thức ăn.

### 1.3. Rừng lá rộng rụng lá theo mùa vùng ôn đới



**Hình 17: Khu phân bố của rừng lá rộng rụng lá theo mùa vùng ôn đới**  
(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

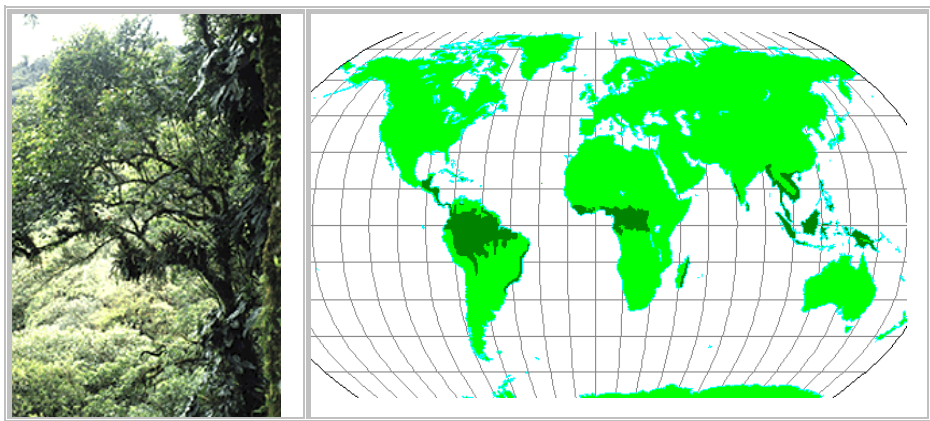
Trước đây loại rừng này đã bao phủ phần phía đông của Bắc Mỹ, toàn bộ châu Âu, một phần lãnh thổ Trung Quốc, Nhật Bản, châu Đại Dương và phần nam của châu Mỹ La Tinh. Nền văn minh của châu Âu,

Bắc Mỹ, Viễn Đông phát triển đã huỷ diệt thảm thực vật này. Khu sinh học này có lượng mưa vừa phải (700 - 1.200mm/năm), ẩm về mùa hè, nhưng mùa đông vẫn khắc nghiệt. Đất giàu chất hữu cơ và có lớp thảm mục dày, tầng đất dày và giàu sét ở lớp dưới.

Thành phần loài thực vật của vùng rất đa dạng về chi; loài và được phân thành nhiều tiểu vùng. ở Bắc Mỹ với những loài đặc trưng là thông trắng, thông đỏ, sến đỏ (ở phía đông Bắc Mỹ)..., song đã bị khai thác bừa bãi vào những năm 80 và 90 của thế kỷ XIX. Các tiểu vùng khác có nhiều loài cho gỗ cứng như sồi; hồ đào; dẻ gai.

Hệ động vật giàu có về thành phần loài và số lượng, từ côn trùng đến thú lớn. Thú có nhiều như hươu, lợn rừng, chó sói, cáo, các loài gặm nhấm... Những loài động vật sống trên cây cũng rất đa dạng như sóc, chuột sóc, nhiều loài chim leo trèo như gõ kiến, nhiều loài côn trùng (sâu bọ) ăn gỗ. Chu kỳ biến động theo mùa rõ rệt, Nhiều loài có tập tính di cư xa, nhiều loài ngủ đông, đặc biệt số loài hoạt động ban ngày nhiều hơn hẳn số loài hoạt động ban đêm.

#### 1.4 Rừng mưa nhiệt đới



**Hình 18: Khu phân bố của rừng mưa nhiệt đới**

(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

Đây là thảm thực vật phát triển phong phú nhất trong các thảm thực vật trên Trái Đất, quê hương của các loài lim, lát, samu, tếch, đinh, ... Rừng mưa nhiệt đới tạo thành một vành đai quanh xích đạo, tập trung nhiều ở lưu vực sông Amazone (Braxin); Công gô và khu vực Ấn Độ - Malaixia với số loài giàu nhất thế giới..

Khí hậu vùng nhiệt đới nóng và ẩm, nhiệt độ trung bình năm cao (24 - 30°C) và gần như ổn định quanh năm, lượng mưa lớn (đến 4500mm),



có nơi lượng mưa đạt kỷ lục cao như Camorun (10.170 mm/năm). Đất đa dạng, giàu chất dinh dưỡng.

Đặc trưng của rừng mưa nhiệt đới là phân tầng, tán hẹp chen nhau, thường có 5 tầng, trên cùng là các tầng ưa sáng với nhiều cây cao, trung bình 46 - 55m, có khi đến 60m. Có nhiều dây leo thân gỗ, nhiều loài cây sống khí sinh, bì sinh. Cây dây leo có khi dài tới 240m với đường kính 15 cm, phổ biến trong rừng là cây “bóp cổ”. Cây thân thảo trong rừng nhiệt đới không phải là cỏ mà là tre nứa... cao đến 20 m. Cây thân gỗ, bì sinh, cây leo phủ kín không cho ánh sáng lọt xuống nền đất rừng, do vậy, trên mặt đất cây cỏ nghèo nàn, chỉ có những loài cây chịu bóng ưa ẩm, các loài nấm, mốc, địa y mọc trên lá mục, trên thân cây. Các loài thực vật nhiệt đới có nhiều đặc điểm như hoa trái phát triển xung quanh thân cây; cây phát triển bạnh gốc hay có rễ phụ, rễ bò nổi trên mặt đất.

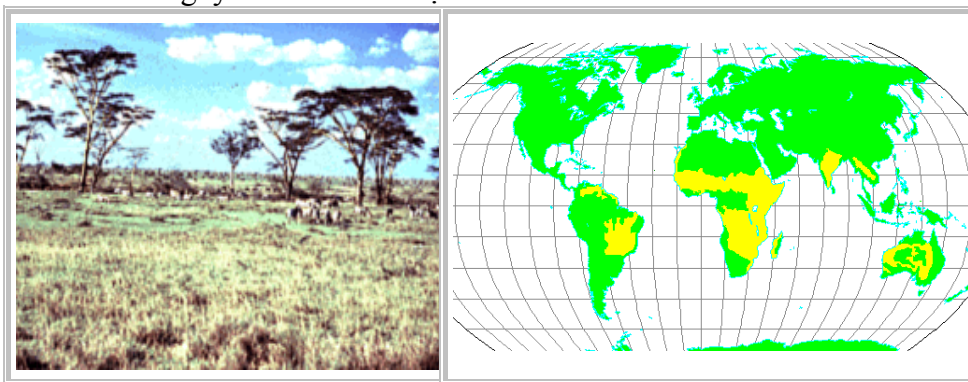
Động vật giới đa dạng và phong phú về thành phần loài. Do tán rừng là thảm liên tục nên nhiều nhóm động vật chuyên sống ở đây, giỏi leo trèo, di chuyển từ cây này sang cây khác như khỉ, vượn, sóc bay cầy bay. Dưới đất là voi, lợn rừng, bò rừng, trâu rừng, hươu, hoẵng, nai, gấu, hổ, báo... Ngoài ra động vật không xương sống cũng rất phong phú và đa dạng, đặc biệt là côn trùng, nhện, bọ cạp, muỗi, vắt... rất nhiều.

Ở một số nơi, còn có kiểu rừng mưa biến đổi. Đó là rừng rụng lá vào mùa khô do hoạt động của gió mùa và rừng hỗn giao ở vùng nhiệt đới núi cao.

Rừng mưa nhiệt đới được mệnh danh là lá phổi xanh của hành tinh, nhưng hiện tại đang bị thu hẹp một cách nhanh chóng do khai thác quá mức và do đốt rừng làm rẫy.

### 1.5. Savan

#### 1.5.1. Thảo nguyên và savan nhiệt đới.



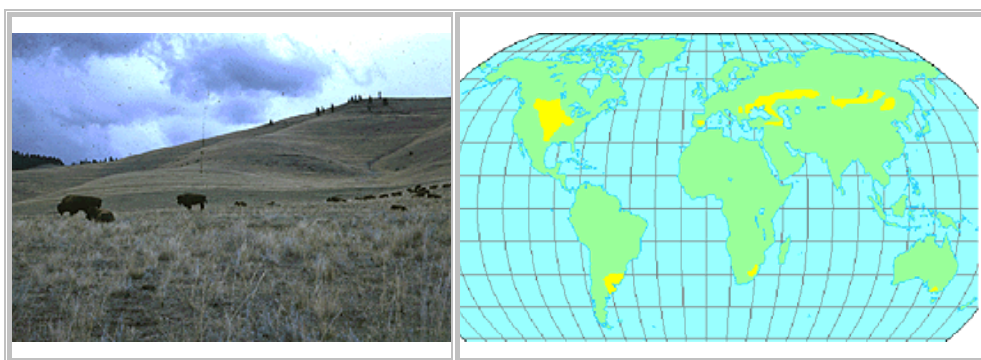
**Hình 19: Khu phân bố của Savan nhiệt đới**

(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

Savan nhiệt đới là thảm thực vật thân cỏ, có một số ít cây gỗ hay nhóm cây gỗ phân bố trong vùng, lượng mưa cao (1.000 - 1500 mm), nhưng có một hoặc hai mùa khô kéo dài, thường xuất hiện những đám cháy. Vùng rộng lớn nhất của khu sinh học này nằm ở Trung và Đông Phi, sau nữa là vùng Nam Mỹ và châu Đại Dương.

Thành phần các loài thực vật nghèo, ưu thế là những loài thuộc chi các *Panicum*, *Pennisetum*, *Adropogon*, *Imperata* . . . của họ Cỏ (Poaceae). Cảnh quan savan châu Phi còn rải rác những cây keo *Acacia* tán phẳng, có gai, những cây thuộc họ Đậu (Fabaceae), cây bao báp (*Adansonia*) và các loài cây cọ thuộc họ Cau dừa (Palmae). Đây cũng là nơi tập trung những đàn lớn sơn dương, gò nù, trâu, ngựa vằn . . . thuộc tập đoàn móng guốc và những loài ăn thịt chúng như sư tử, báo, linh cẩu . . ., Chim gồm đại bàng. . . rất điển hình.

#### 1.5.2. Thảo nguyên vùng ôn đới



**Hình 19: Khu phân bố của thảo nguyên vùng ôn đới**

(Nguồn: <http://www.radford.edu/~swoodwar/classes/geog235/biomes/intro.html>)

Thảo nguyên vùng ôn đới phân bố ở những nơi có lượng mưa trung bình năm nằm giữa hoang mạc và rừng (250-750 mm). Sự tồn tại của khu sinh học này phụ thuộc vào nhiệt độ, lượng mưa theo mùa, dung tích nước của đất. Độ ẩm của đất là giới hạn hàng đầu đối với sự phân giải các chất hữu cơ bởi vi sinh vật. Những thảo nguyên rộng lớn tập trung ở nội địa Âu - Á, Bắc và Nam Mỹ và châu Đại Dương

Ở Bắc Mỹ, thảo nguyên phân thành thảo nguyên cỏ cao với các loài thân cỏ cao 150-240cm như *Andropogon gerardi*, *Panicum virgatum*, *Sorghastrum natans* và *Spartina pectinata*; thảo nguyên cỏ thấp trung bình (60 - 120cm) như *Andropogon scoparius*, *Stipa spartea*, *Sporobolus heterolepis* . . . và thảo nguyên cỏ thấp (dưới 60 cm) với các loài *Buchloe dactyloides*, *Bouteloua gracilis*, *Poa* sp...

Động vật trong vùng là những loài ăn cỏ, ưu thế là tập đoàn móng guốc và nhiều loài ăn thịt như sư tử, chó rừng. . .

Diện tích các thảo nguyên bị thu hẹp đáng kể do con người chuyển chúng thành các đồng cỏ chăn nuôi hoặc do chăn thả quá mức đưa đến sự nghèo kiệt và hoang mạc hóa.

#### 1.6. Hoang mạc

Hoang mạc phân bố trong vùng có lượng mưa rất thấp (dưới 250 mm/năm), đôi khi có cả ở nơi có lượng mưa lớn hơn nhưng phân bố không đều, khả năng ngấm và bốc hơi nhanh. Nhiệt độ chênh lệch giữa ngày - đêm và các mùa rất lớn. Những hoang mạc tuyệt đối không có mưa là Chile và trung Sahara. Các hoang mạc lớn thường tạo nên vành đai liên tục quanh Trái Đất ở khoảng giữa chí tuyến Bắc và chí tuyến Nam về 2 phía của vùng nhiệt đới xích đạo. Ở Bắc bán cầu, hoang mạc lớn nhất là Sahara (9 triệu km<sup>2</sup>). Các hoang mạc khác gồm Á Rập, Thổ Nhĩ Kỳ, Iran, Ấn Độ, Taklamakan và Go bi. ở Bắc Mỹ, phần tây Hoa Kỳ hoang mạc mở rộng tới Mexico (Gritbadin, Mohavơ, Sonoran, Chihuahua). Phía nam xích đạo có hoang mạc Patagoni (Achentina), Atacama (Chile), Kalahari (châu Phi) và hoang mạc châu Đại Dương (chiếm 44% lục địa châu Đại Dương).

Thực vật hoang mạc rất nghèo, trừ các "ốc đảo", gồm những cây trồn hạn (cây 1 năm duy trì ở dạng hạt, phát triển nhanh trong thời gian có mưa rồi chết) và cây chịu hạn (rụng lá vào mùa không mưa, lá biến thành gai, hoặc cây mọng nước như cây xương rồng (*Saguaro*), khi trưởng thành nặng 10 tấn; trong đó 80% là nước. Những cây hoặc có rễ ăn rất sâu xuống đất hoặc rễ lan rộng trên mặt đất để hút sương, song thân cây lại rất thấp và nhỏ. . . Những loài tiêu biểu cho hoang mạc là *Acacia*, *Uca*, *Aga*, xương rồng, ngải, đại kích...

Động vật là những loài thích nghi với điều kiện khô hạn, nóng, gồm những loài ăn đêm, các loài động vật có xương sống cỡ lớn như lạc đà một bướu, linh dương, báo, sư tử, ngoài ra các loài gặm nhấm trong đất rất phong phú. Chim phần lớn là chim chạy... Tuy khắc nghiệt, nhưng hoang mạc đã nuôi một khối lượng động vật khá lớn. Côn trùng nhiều vô kể. Những loài đặc trưng là chuột nhảy (*Dipodonys*), chuột Gecbin, thằn lằn, chó dingo (Australia), chó hoang (Phi), các loài cáo...

Sự thích nghi với đời sống hoang mạc rất rõ rệt, biểu hiện ở những đặc điểm chống khô, nóng như một số có khả năng lấy nước từ nội bào (lạc đà), thải phân khô. Ngoài ra, có hiện tượng di cư theo mùa, ngủ hè hay có dự trữ thức ăn, sinh sản đồng loạt vào những thời kỳ có độ ẩm cao.

#### 2.2. Các khu sinh học theo độ cao

Theo sườn núi, đi từ chân lên đỉnh, những điều kiện của môi trường vật lý thay đổi dần dần: nhiệt độ giảm, trên những đỉnh cao là các chỏm băng; lượng mùn bã tích đọng giảm; độ ẩm, chế độ gió, sự chiếu sáng, nhất là ở các sườn núi khác nhau cũng biến đổi đáng kể. Tất cả những yếu tố đó làm cho các quần xã biến đổi theo hướng tương tự như khi ta đi từ xích đạo lên Bắc Cực.

Tùy theo các vùng núi mà thảm thực vật được phân thành 4 - 5 khu sinh học chính với nhiều phân vùng. ở đây giữa các quần xã có mối liên hệ chặt chẽ với nhau tích cực hơn so với các vùng đồng bằng. Cùng với điều đó; những quần xã giống nhau trên núi lại bị cách ly nhau bởi vì các núi thường bị đứt đoạn. Do sự cách ly và điều kiện đặc biệt của địa hình, ngoài những loài chung với đồng bằng ở nơi chuyển tiếp, các quần xã núi cao còn có những loài riêng, đặc trưng cho mình.

**Bảng 9. Sự thay đổi của hệ thực vật theo độ cao ở các vĩ độ (Good, 1953)**

Phân tầng theo vĩ độ địa lý	Phân tầng theo độ cao (m)			
	0 - 1000	1000 - 2000	2000 - 4000	4000 - 6000
Nhiệt đới (0 - 20°)	Nhiệt đới	Cận nhiệt đới	Ôn đới	Bắc cực và Alpine
Cận nhiệt đới (20 - 40°)	Cận nhiệt đới	Ôn đới	Bắc cực và Alpine	-
Ôn đới (40 - 60°)	Ôn đới	Bắc cực và Alpine	-	-
Bắc và Nam cực (40 - 60°)	Bắc cực và Alpine	-	-	-

### 2.3. Ở dưới nước

Nước chiếm 73% tổng diện tích (71% là đại dương và 2% là nước ngọt) và chiếm trên 97% tổng khối lượng nước của trái đất. Phân biệt giữa nước ngọt và nước biển là độ muối NaCl của nước. Nước ngọt có độ muối thấp hơn 0,5‰, còn nước biển chính thức có độ muối 30 - (32) - 40‰; giữa nước ngọt và nước biển là nước lợ. Nước có độ muối trên 40‰ là quá mặn, đặc trưng cho những hồ ven biển ở nơi có khí hậu khô hạn và ở Biển Chết.

#### 2.3.1. Các hệ sinh thái dòng chảy

Trên đại lục các dòng chảy cùng với lưu vực của chúng hình thành nên các vùng ngập nước quan trọng và những châu thổ màu mỡ. Hơn nữa khi sông đổ vào các vùng biển có thủy triều còn tạo nên các hệ sinh thái

cửa sông (Estuary) giàu tiềm năng vào bậc nhất. Trên lục địa những hệ thống sông lớn phải kể đến là sông Missisipi ở Bắc Mỹ, Amazone ở Nam Mỹ, sông Nil và Congô ở châu Phi, sông Volga ở châu Âu, Sông Hằng Hà, Hoàng Hà, Dương Tử, Cửu Long ở châu Á.

Đặc trưng chính của các hệ sông này là nước luôn luôn vận động, điều kiện sống trong sông luôn luôn biến động theo mùa nước cạn và nước lũ. Sinh vật sống trong sông, suối là các loài thích nghi với điều kiện nước chảy, giàu oxy, tuy nhiên có sự khác biệt đáng kể giữa các quần xã phân bố ở những phần khác nhau của dòng chảy: thượng lưu, trung lưu và hạ lưu. Nhìn chung sinh giới trong sông suối nghèo. Đa dạng sinh học và sản lượng các loài tăng theo hướng từ thượng nguồn xuống hạ lưu, từ giữa dòng vào bờ.

Sông suối là con đường giao lưu giữa lục địa - biển, không chỉ cho các loài di cư sông - biển, biển - sông mà còn là hành lang xâm nhập của các nhóm sinh vật biển vào nước ngọt trong quá khứ và hiện tại, góp phần vào sự hình thành khu hệ động vật nước ngọt, nhất là các vùng ở vĩ độ thấp. Sông, suối còn là nơi duy trì nguồn gen của các loài thủy sinh vật cho các vực nước tĩnh thuộc lưu vực của chúng (Vũ Trung Tạng, 1991), đồng thời là nơi cung cấp nhiều giá trị cho cuộc sống của con người (thủy sản, giao thông, năng lượng, nước tưới cho nông nghiệp, cảnh quan du lịch...).

#### 2.3.2. Các thủy vực nước tĩnh.

Các thủy vực nước tĩnh gồm dạng ao, hồ, đầm và những hang nước. Chúng được tạo thành do nhiều nguyên nhân khác nhau. Nguồn gốc, sự phân bố và những đặc điểm hình thái. . . quyết định đến điều kiện môi trường, kéo theo chúng là sự phân bố, đặc tính của quần xã sinh vật và năng suất sinh học của thủy vực. Trên thế giới có 20 hồ lớn với độ sâu trên 400m. Nhiều hồ lớn, như hồ Baical (Siberi, Nga) chứa tới 20% lượng nước ngọt của hành tinh. Những hồ nước ngọt nổi tiếng là hệ thống hồ lớn (Great Lakes) ở Bắc Mỹ; Tanganyika, Victoria (châu Phi); hệ thống hồ nước mặn ở Nam Âu - Trung Á: Caspien, Aral. Hồ Baical rất cổ, ra đời cách chúng ta trên 1 triệu năm, lại rất sâu (trung bình trên 700m) là nơi lưu trữ nhiều dạng đặc hữu của động, thực vật ở mức độ cao (giống và họ) nên được mệnh danh là bảo tàng sống của thế giới sinh vật cổ. ở các hồ sâu, khối nước bị phân tầng bởi nhiệt, trong đó hình thành 3 vùng khác nhau về nhiệt độ: tầng trên (epilimnion) ấm, nước được xáo trộn tốt, tầng giữa (metalimnion), gradient nhiệt thay đổi nhanh theo độ sâu, trở thành lớp ngăn cách giữa nước tầng mặt và nước ở đáy, tầng cuối cùng là tầng đáy (hypolimnion), nhiệt độ nước thấp và ổn định. ở vùng ôn đới, sự phân tầng này chỉ xuất hiện trong mùa hè và mùa đông (mùa đông có sự phân tầng

ngược), song trong mùa xuân và thu lại không còn hiện tượng phân tầng, còn ở vùng vĩ độ thấp sự phân tầng thường là vĩnh cửu. Do vậy, sức sản xuất của các hồ ôn đới lớn hơn nhiều so với các hồ ở vĩ độ thấp và ở cận cực.

Theo chiều ngang, hồ được chia thành vùng gần bờ và xa bờ, đặc trưng bởi sự phân bố của các loài thực vật sống bám vào đáy.

Dựa vào sức sản xuất người ta cũng chia hồ thành các dạng giàu dinh dưỡng (Eutrophic), nghèo dinh dưỡng (Oligotrophic), mất dinh dưỡng (Distrophic) và phú dưỡng (Eutrophication) do hoạt động của con người, làm tăng quá mức lượng muối dinh dưỡng, nhất là N, P đưa đến sự nở hoa của nước.

Hồ là hệ sinh thái nước ngọt rất điển hình, được sinh ra, phát triển để đạt đến trạng thái cân bằng ổn định. Nhiều hồ, nhất là hồ nông, cũng rơi vào tình trạng suy thoái và diệt vong trong lịch sử đời sống của mình.

### 2.3.3. Các hệ cửa sông (Estuary)

Vùng cửa sông là nơi chuyển tiếp sông - biển, trong đó có sự xáo trộn của nước ngọt với nước biển do hoạt động của thủy triều. Do vậy, độ muối của nước nằm ở vị trí trung gian giữa nước ngọt và nước mặn, 0,5 : 30 (40<sup>0</sup>/<sub>00</sub>), biến động theo chu kỳ mùa của khí hậu và hoạt động của thủy triều.

Vùng cửa sông được hình thành do nhiều nguyên nhân, chủ yếu là sự sụt lún của một bộ phận lục địa ven bờ hay do sự nâng tương đối của mực nước biển. Những vùng sụt lún không được đền bù tạo nên các cửa sông hình phễu, còn những sông nhiều phù sa thường tạo nên các cửa sông kiểu châu thổ; xét theo quá trình động lực của khối nước thì các đầm phá cũng là dạng đặc biệt của hệ cửa sông (Vũ Trung Tạng, 1982, 1994).

Các vùng cửa sông trên thế giới ra đời cách chúng ta khoảng dưới 3000 năm, sau biển tiến lần cuối cùng của kỷ thứ Tư.

Đặc trưng chung của vùng cửa sông, sự phân bố của các quần xã sinh vật và năng suất sinh học của chúng được đề cập đến trong nhiều tài liệu.

Đặc trưng chung của hệ cửa sông là:

- Nằm ở cửa các con sông và lân cận cửa sông. Điều kiện môi trường, nhất là độ muối, luôn luôn biến động do hoạt động của dòng sông và hoạt động của thủy triều.

- Phân bố vào vùng cửa sông là những loài sinh vật biển thẩm thấu, chủ yếu có nguồn gốc biển. Sinh vật cửa sông chính thức có số lượng loài không nhiều; về mặt lịch sử phân bố, chúng có tuổi trẻ hơn so với những sinh vật sống trong các hệ tự nhiên khác, nhưng số lượng cá thể của quần thể đông, tạo nên sản lượng khai thác cao cho vùng. Hơn nữa, đây là "cái

bấy" bấy mọi nguồn muối dinh dưỡng nên năng suất sinh học của vùng cửa sông tương đương như năng suất sinh học của rạn san hô và rừng mưa nhiệt đới.

- Con đường vận động của vật chất và năng lượng chính trong các hệ cửa sông là xích thức ăn khởi đầu bằng phế liệu (detrit). Do đó, sản phẩm khai thác chính trong vùng, đặc biệt ở các vùng cửa sông nhiệt đới là tôm, thân mềm, cá đáy các loại...

Vùng cửa sông là hệ giàu có, đồng thời cũng là hệ hỗ trợ, duy trì tiềm năng cho vùng biển xa bờ. Hiện tại, vùng bị sức ép từ nhiều phía: khai thác tài nguyên quá mức ngay trong vùng, bị ảnh hưởng lớn do việc đắp đập, xây dựng hồ chứa và nhà máy thủy điện ở trung, thượng lưu; bị ô nhiễm bởi các chất thải từ lục địa mang ra, bởi dầu từ khai thác và vận chuyển dầu ở vùng cửa sông và thềm lục địa.

#### 2.3.4. Biển và đại dương

Biển và đại dương là những hệ sinh thái khổng lồ, chúng có quan hệ với nhau bởi hệ thống dòng, ít bị chia cắt như lục địa. Diện tích của biển và đại dương là 361 triệu cây số vuông (71% diện tích bề mặt hành tinh), phân bố đến độ sâu tối đa 11023m, còn trung bình của Thái Bình Dương là 3.710m. Tổng khối nước là 13.700 geogram (1 geogram =  $10^{20}$ g hay  $10^{14}$  tấn).

Đặc trưng chính của đại dương là chứa nước mặn ( $S^{0/00} > 30^{0/00}$ ), có hệ thống dòng chảy phức tạp ở trên bề mặt và dưới sâu, hệ thống dòng đối lưu (phân kỳ và hội tụ)... hoạt động của gió, của thủy triều... Tất cả chúng tạo nên những biến đổi phức tạp về các điều kiện vật lý hải dương, khí tượng. . . trên mỗi vùng biển. Hơn nữa, những biến đổi này còn tác động mạnh lên lục địa và khí quyển. Sự tương tác lục địa - biển - khí quyển điều hòa cân bằng nhiệt - ẩm, kéo theo là mọi điều kiện khác nữa của môi trường ở phạm vi toàn cầu, tạo điều kiện thuận lợi cho toàn sinh quyển tồn tại và phát triển bền vững.

Tuy nhiên, biển và đại dương cũng không hoàn toàn đồng nhất về cấu trúc, những đặc trưng về địa hình, về điều kiện khí tượng hải văn, về mối tương tác lục địa - biển - khí quyển và về sự phân bố của sự sống. Do đó, đại dương được chia thành 2 phần chính: đáy (benthic) và khối nước (pelagic) với các tiểu vùng khác nhau.

(hình V.8 CSSTH. Vũ Trung Tạng. Tr. 216).

Vùng thềm lục địa đạt đến độ sâu 200m, nằm kề lục địa, có độ dốc thấp, chiếm khoảng 11% diện tích đáy đại dương, được phủ chủ yếu bởi trầm tích có nguồn gốc lục địa. Trên nó là khối nước gần bờ (Neritic), nơi được chiếu sáng đầy đủ, giàu muối dinh dưỡng, nhưng chịu ảnh hưởng mạnh của mối tương tác lục địa - biển - khí quyển. Đây là vùng có tiềm

năng sinh học lớn. Cùng với một phần dốc lục địa, vùng thềm lục địa đã cung cấp tới 95% tổng sản lượng hải sản khai thác được trên toàn thế giới.

Vùng đáy sâu tiếp sau thềm lục địa là dốc lục địa, nơi chuyển tiếp giữa thềm lục địa và lòng chảo đại dương, chiếm khoảng 7% tổng diện tích. Ở đây xuất hiện nhiều rãnh vực (Canon) như một phương tiện chuyển tải những trầm tích từ thềm lục địa xuống đáy đại dương, song bề mặt của chúng khá gồ ghề, nhiều đảo, đảo ngầm và các ám tiêu san hô.

Lòng chảo đại dương bằng phẳng hơn, tuy nhiên trên phạm vi lớn của các đại dương, địa hình đáy mỗi nơi mỗi khác. Giữa Đại Tây Dương, đáy xuất hiện mặt "Trường Sơn" cao chạy theo hướng Bắc - Nam, còn ở Thái Bình Dương lại được đặc trưng bởi hàng loạt các hồ sâu trên 6 - 7km, chẳng hạn, những rãnh chạy dọc bờ phía tây châu Mỹ như Peru - Chilê, sâu 8.055m, dài 5900km; ở giữa và phần tây của nó là rãnh Tonga (sâu 10.800 m và dài 1.400 km), Kurile - Kamchatka (sâu 10542 m và dài 2.200km)... và hồ sâu nhất là Marianas viền phía đông - đông bắc quần đảo Philippine với độ sâu 11.023m, kéo dài 2.550km...

Lòng chảo đại dương chủ yếu được phủ bởi trầm tích sinh học, đặc biệt là xác trùng phóng xạ, trùng lỗ, vỏ tảo silic, hạt mịn.

Trong khối nước, tầng mặt (Epipelagic) là nơi được chiếu sáng (Photic), còn phía dưới là tầng tối vĩnh cửu (Aphotic). Nhiệt độ nước giảm từ tầng mặt tới tầng đáy. Tầng đáy nước lạnh và ổn định hơn nhiều so với tầng nước mặt. áp suất cột nước tăng dần với tỷ lệ cứ 10m độ sâu tăng 1 atmotphe. Tất nhiên, nhiệt độ tầng mặt biến thiên phụ thuộc vào nhiệt độ khí quyển và vào vĩ độ địa lý

Hoạt động của thủy triều cũng là đặc trưng nổi bật của các đại dương. Do điều kiện sống như thế, nên sinh vật sống trong biển và đại dương có nhiều nét khác biệt với những loài sống ở trên cạn. Trước hết, sinh vật ở biển có tuổi lịch sử cổ hơn so với sinh vật sống trên cạn. Chúng có số lượng loài sinh học ít hơn, nhưng sự biến dị di truyền cao, nhất là ở vùng ven bờ. Sinh vật sản xuất chính là các loài tảo đơn bào sống trôi nổi trong tầng nước. Có thể nói, ở biển thực vật thì "đi", còn nhiều nhóm loài động vật lại "đứng".

Hiện nay người ta đã xác định, trong số 63 lớp động vật thì 52 lớp có mặt ở đại dương, trong đó 31 lớp chỉ có ở biển mà không có trong lục địa; trong 33 lớp thực vật thì ở biển và đại dương gặp 10 lớp, trong đó 5 lớp chỉ sống ở nước mặn. Trong các đại dương đến nay đã biết trên 200.000 loài, gồm các sinh vật sống trôi nổi (Plankton), sinh vật sống đáy (Phytobenthos và Zoobenthos), động vật tự bơi (Nekton) như cá, mực, thú biển... và sinh vật sống trên màng nước (Pleiston và Neiston). Chúng quan



hệ với nhau bằng nhiều mối quan hệ trong nội bộ và với môi trường để tạo nên hệ sinh thái khổng lồ - Hệ sinh thái biển.

Theo đánh giá của Vinogradov và nnk (1984), sản lượng sơ cấp của biển và đại dương thuộc các vùng như sau:

- Vùng quá giàu dinh dưỡng (0,7 triệu km<sup>2</sup>) là 1,5 tỷ tấn C/năm.
- Vùng giàu dinh dưỡng (50 triệu km<sup>2</sup>) là 21,9 tỷ tấn C/năm.
- Vùng dinh dưỡng trung bình (182 triệu km<sup>2</sup>) là 36,9 tỷ tấn C/năm.

- Vùng nghèo dinh dưỡng (128 triệu km<sup>2</sup>) là 4,7 tỷ tấn C/năm.

Toàn đại dương (361 triệu km<sup>2</sup>) là 65 tỷ tấn C/năm.

Tổng sản lượng sinh vật của đại dương được đánh giá như sau: 550 tỷ tấn thuộc Phytoplankton, 0,2 tỷ tấn - Phytobenthos; 53 tỷ tấn - Zooplankton; 3 tỷ tấn- Zoobenthos và 0,2 tỷ tấn thuộc Nekton. Tổng sản lượng sinh vật chung cho thực vật là 550,2 tỷ tấn, còn động vật là 56,2 tỷ tấn.

Từ sản lượng trên, hàng năm nghề cá trên thế giới đã khai thác một lượng lớn hải sản, cung cấp khoảng 20% lượng đạm động vật cho con người. Hiện tại, nghề cá trên thế giới đã đạt sản lượng gần 100 triệu tấn mỗi năm, trong đó cá chiếm 83%, thân mềm 7,1%, giáp xác 4,6%, tảo 4,1%, số còn lại là giun biển, da gai và thú biển.

Nguồn lợi đại dương cũng có hạn, sức chịu đựng về khai thác hải sản của nó không thể vượt quá 100 triệu tấn năm. Do vậy, để đáp ứng nhu cầu của con người ngày một tăng thì chiến lược tới đối với nghề biển của thế giới là phát triển nuôi trồng hải sản (Mariculture) kể cả vùng nước lợ và biển gần bờ.

Nước ta nằm ngay trên bờ biển Đông với bờ biển dài trên 3260 km và một thềm lục địa rộng lớn ước tính khoảng 1 triệu cây số vuông, cùng với trên 3000 đảo và quần đảo, trong đó quần đảo lớn phải kể đến là Hoàng Sa và Trường Sa. Do nằm ở vùng nhiệt đới gió mùa và kề với trung tâm phát sinh và phát tán của hệ động vật Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương nên biển có mức đa dạng cao; thực vật nổi hiện biết 573 loài, tảo lớn 650 loài, động vật nổi trên 470 loài, động vật đáy 6.400 loài, chủ yếu là thân mềm và giáp xác. Cá gần 2.000 loài, rùa biển 5 loài, rắn biển trên 10 loài, và thú biển trên 10 loài, trong đó loài bò biển (*Dugong dugong*) là dạng đặc hữu cho tổng vùng nước nhiệt đới Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương. Nguồn lợi hải sản tập trung trong các hệ sinh thái đặc trưng như cửa sông (Estuary), rừng ngập mặn (Mangrove), các rạn san hô (Coral reef), các bãi cỏ biển (Seagrass), rong tảo và tạo nên sản lượng khai thác đáng kể.

Theo các đánh giá hiện nay, trữ lượng cá vào khoảng 3 triệu tấn, khả năng khai thác trên 1,1 triệu tấn. Từ năm 1981 đến năm 1997 sản

lượng hải sản khai thác tăng từ 400 đến 1087 nghìn tấn, gấp trên 2 lần. Song, nghề cá nước ta tập trung chính ở vùng sát bờ, nên nguồn lợi hải sản bị giảm sút ở mức báo động. Nghề nuôi trồng cũng đã đạt gần đến giới hạn chịu đựng của bờ biển, lại nuôi quảng canh, năng suất thấp, đang trở thành yếu tố hủy hoại nhiều hơn (Vũ Trung Tạng, 1998). Nguồn lợi hải sản nước ta, nhất là ở vùng nước gần bờ, đang đứng trước những thử thách lớn: khai thác quá mức, khai thác bằng nhiều công cụ mang tính hủy diệt như dùng chất độc, dùng thuốc nổ và xung điện; môi trường bị xáo động và bắt đầu bị ô nhiễm bởi dầu, các kim loại nặng trên một số vùng.

Biển và đại dương nói chung đang còn nhiều điều bí ẩn, chẳng kém gì vũ trụ, là niềm hy vọng của nhân loại trong tương lai, song cũng đang phải đối mặt với nạn ô nhiễm ngày càng trầm trọng và sự khai thác quá mức của con người.

## TÀI LIỆU THAM KHẢO

### I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Trần Kiên, Phan Nguyên Hồng. 1990. Sinh thái học đại cương. NXB Giáo dục Hà Nội.
2. Vũ Trung Tạng. 2000. Cơ sở Sinh thái học. NXB Giáo dục, Hà Nội.
3. Mai Đình Yên. 1990. Cơ sở Sinh thái học. Tủ sách Trường Đại Học Tổng Hợp Hà Nội.

### II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH.

4. Keeton, W. T., J. L. Gould and C. G. Gould. 1993. Biological (5<sup>th</sup>. ed.). W. W. Norton and Company, New York London.
5. Kormondy, E. J. 1996. Concepts of Ecology (4<sup>th</sup>. ed.). Prentice Hall. Upper saddle River, New Jersey.
6. Morin P. J. 1999. Community Ecology. Blackwell.

# MỞ ĐẦU

## I. Định nghĩa

Thuật ngữ sinh thái học (Ecology) bắt nguồn từ tiếng Hy Lạp: Oikos và logos, oikos là nhà hay nơi ở và logos là khoa học hay học thuật. Nếu hiểu một cách đơn giản (nghĩa hẹp) thì sinh thái học là khoa học nghiên cứu về “nhà”, “nơi ở” của sinh vật. Hiểu rộng hơn, sinh thái học là khoa học nghiên cứu mối quan hệ giữa sinh vật hoặc một nhóm hay nhiều nhóm sinh vật với môi trường xung quanh.

Hoặc một định nghĩa khác về sinh thái học: Sinh thái học là một trong những môn học cơ sở của Sinh học, nghiên cứu về mối quan hệ tương tác giữa sinh vật với sinh vật và sinh vật với môi trường ở mọi mức tổ chức khác nhau, từ cá thể, quần thể, đến quần xã và hệ sinh thái.

Thuật ngữ sinh thái học xuất hiện từ giữa thế kỷ XIX. Một định nghĩa chung lần đầu tiên về sinh thái học được nhà khoa học người Đức là Haeckel E. nêu ra vào năm 1869. Theo ông: “Chúng ta đang hiểu về tổng giá trị kinh tế của tự nhiên: nghiên cứu tổ hợp các mối tương tác của con vật với môi trường của nó và trước tiên là mối quan hệ “bạn bè” và thù địch với một nhóm động thực vật mà con vật đó tiếp xúc trực tiếp hoặc gián tiếp”. Nói tóm lại, sinh thái học là môn học nghiên cứu tất cả mối quan hệ tương tác phức tạp mà C. Darwin gọi là các điều kiện sống xuất hiện trong cuộc đấu tranh sinh tồn. Tuy nhiên lúc bấy giờ, nhiều nhà khoa học không dùng thuật ngữ sinh thái học, nhưng họ có nhiều đóng góp cho kho tàng kiến thức sinh thái học như Leuvenhook và những người khác.

Thời kỳ Haeckel được xem là thời kỳ tích lũy kiến thức để sinh thái học thực sự trở thành một khoa học độc lập (từ khoảng năm 1900). Song chỉ vài chục năm trở lại đây, thuật ngữ đó mới mang đầy đủ tính chất phổ cập của mình. X.X. Chvartch (1975) đã viết “Sinh thái học là khoa học về đời sống của tự nhiên. Nếu sinh thái học đã xuất hiện cách đây hơn 100 năm như một khoa học về mối tương hỗ giữa cơ thể và môi trường thì ngày nay, nó trở thành một khoa học về cấu trúc của tự nhiên, khoa học về cái mà sự sống bao phủ trên hành tinh đang hoạt động trong sự toàn vẹn của mình”.

## II. Đối tượng của sinh thái học

Đối tượng nghiên cứu của sinh thái học là mối quan hệ của sinh vật với môi trường hay cụ thể hơn, nghiên cứu sinh học của một nhóm cá thể và các quá trình chức năng của nó xảy ra ngay trong môi trường của nó. Lĩnh vực nghiên cứu của sinh thái học hiện đại là nghiên cứu về cấu trúc và chức năng của thiên nhiên. Trong những năm cuối của thế kỷ XX, nhiệm vụ của sinh thái học đặc biệt phù hợp với một trong những định nghĩa của từ điển Webster: “Đối tượng của sinh thái học - đó là tất cả các mối liên hệ giữa cơ thể sinh vật với môi trường”, ta cũng có thể dùng khái niệm mở rộng “Sinh học môi trường” (Environmental Biology).

Học thuyết tiến hoá của Darwin bằng con đường chọn lọc tự nhiên buộc các nhà sinh học phải quan sát sinh vật trong mối quan hệ chặt chẽ với

môi trường sống của nó như hình thái, tập tính thích nghi của cơ thể với môi trường. Như vậy ngay từ thời kỳ đầu tiên sinh thái học tập trung nghiên cứu vào lịch sử đời sống của các loài động vật, thực vật... gọi là sinh thái học cá thể (Autoecology). Đến cuối thế kỷ thứ XIX, quan niệm hẹp đó của sinh thái học buộc phải nhường bước cho những quan niệm rộng hơn về mối tương tác giữa cơ thể với môi trường. Những nghiên cứu sinh thái học được tập trung ở các mức tổ chức sinh vật cao hơn như quần thể sinh vật (Population), quần xã sinh vật (Biocenose hay Community) và hệ sinh thái (Ecosystem), được gọi là “Tổng sinh thái” (Synecology). Tổng sinh thái nghiên cứu phức hợp của động thực vật và những đặc trưng cấu trúc cũng như chức năng của phức hợp đó được hình thành nên dưới tác động của môi trường.

Giữa quần xã sinh vật và cơ thể có những nét tương đồng về cấu trúc. Cơ thể (hay cá thể của một tập hợp nào đó) có các bộ phận như tim, gan, phổi..., còn quần xã gồm các loài động vật, thực vật, vi sinh vật...; cơ thể được sinh ra, trưởng thành rồi chết thì quần xã cũng trải qua các quá trình tương tự như thế, tuy nhiên sự phát triển và tiến hoá của cá thể nằm trong sự chi phối của quần xã. Cơ thể hay quần xã trong quá trình tiến hoá đều liên hệ chặt chẽ với môi trường và phản ứng một cách thích nghi với những biến động của môi trường để tồn tại một cách ổn định. Vào những năm 40 của thế kỷ này, các nhà sinh thái bắt đầu hiểu rằng, xã hội sinh vật và môi trường của nó có thể xem như một tổ hợp rất chặt, tạo nên một đơn vị cấu trúc tự nhiên. Đó là hệ sinh thái (Ecosystem) mà trong giới hạn của nó, các chất cần thiết cho đời sống thực hiện một chu trình liên tục giữa đất, nước, không khí, một mặt khác giữa động vật, thực vật và vi sinh vật, do đó năng lượng được tích tụ và chuyển hoá. Hệ sinh thái lớn và duy nhất của hành tinh là Sinh quyển (Biosphere), trong đó con người là một thành viên. Từ nửa đầu của thế kỷ XX, sinh thái học đã trở thành khoa học chính xác do sự xâm nhập nhiều lĩnh vực khoa học như di truyền học, sinh lý học, nông học, thiên văn học, hoá học, vật lý, toán học..., cũng như các công nghệ khoa học tiên tiến giúp cho sinh thái học có những công cụ nghiên cứu mới và hiện đại.

Từ đối tượng nghiên cứu của sinh thái học, có thể chia sinh thái học ra các phân môn sau :

- Sinh thái học cá thể (Autoecology): Nghiên cứu ảnh hưởng của các tác động môi trường đối với hoạt động sống của từng cá thể riêng lẻ.. Từ đó biết được các giới hạn thích hợp và điều kiện cực thuận của các nhân tố sinh thái của môi trường đối với sinh vật. Đồng thời nghiên cứu ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái của môi trường lên hình thái cấu tạo, sinh lý, tập tính của sinh vật.

- Song vào những năm sau, nhất là từ cuối thế kỷ thứ XIX, sinh thái học nhanh chóng tiếp cận với hướng nghiên cứu về cấu trúc và chức năng hoạt động của các bậc tổ chức cao hơn như quần thể sinh vật, quần xã sinh vật và hệ sinh thái. Người ta gọi hướng nghiên cứu đó là tổng sinh thái (Synecology). Chính vì vậy, sinh thái học trở thành một “khoa học về đời sống của tự nhiên..., vào cấu trúc của tự nhiên, khoa học về cái mà sự sống

bao phủ trên hành tinh đang hoạt động trong sự toàn vẹn của mình” (Chvartch, 1975).

### **III. Mối quan hệ giữa sinh thái học với các môn học khác**

Sinh thái học là môn khoa học cơ bản trong sinh vật học, nó cung cấp những nguyên tắc, khái niệm cho việc nghiên cứu sinh thái học các nhóm ngành phân loại riêng lẻ như sinh thái học động vật, sinh thái học thực vật... hay sâu hơn nữa như sinh thái học thảo, sinh thái học nấm, sinh thái học chim, sinh thái học thú.... Đồng thời sinh thái học sử dụng các kiến thức của các môn học này mà sinh thái học có thể giải thích những đặc điểm thích nghi về mặt cấu tạo và chức năng của sinh vật trong những điều kiện sống nhất định. Đặc biệt sinh thái học đã sử dụng kiến thức về phân loại học (phân loại thực vật, phân loại động vật) khi nghiên cứu các quần thể, quần xã và hệ sinh thái. Vì nếu không biết được tên khoa học chính xác của một loài sinh vật nào đó thì khó tìm ra mối liên hệ giữa loài hay giữa các loài. Phân loại học còn giúp cho sinh thái học hiểu rõ sự tiến hóa trong sinh giới. E. Odum (1971) đã nói : “Sinh thái học là môn cơ bản của sinh học, cũng là một phần của từng bộ phận và của tất cả môn phân loại học”.

Bên cạnh đó, sinh thái học có liên quan chặt chẽ với các môn học về thổ nhưỡng, khí tượng và địa lý tự nhiên, vì sinh thái học sử dụng kiến thức và kết quả nghiên cứu về khí hậu, đất đai, địa mạo và ngược lại sinh thái học đã giúp cho các môn học này giải thích được nhiều hiện tượng tự nhiên.

Sinh thái học còn sử dụng các trang thiết bị phân tích chính xác của vật lý học, thống kê xác suất và các mô hình toán học. Đặc biệt gần đây môn điều khiển sinh học (Biocybernetic) đã xem khoa học về hệ sinh thái là một phần của môn này.

Nhờ sự phát triển của sinh thái học hiện đại và sự kế thừa thành tựu của các lĩnh vực khoa học sinh học và các khoa học khác như toán học, vật lý học... trong sinh học cũng hình thành nên những khoa học trung gian liên quan đến sinh thái học như sinh lý - sinh thái, toán sinh thái, địa lý - sinh thái...còn bản thân sinh thái học cũng phân chia sâu hơn: Cổ sinh thái học, Sinh thái học ứng dụng, Sinh thái học tập tính...

Hiện nay, khi nghiên cứu về năng suất và sinh thái con người, nhiều nhà sinh thái học đã sử dụng các kiến thức về xã hội học và kinh tế học, ngược lại các môn này ngày càng sử dụng nhiều kiến thức sinh thái học.

### **IV. Phương pháp nghiên cứu sinh thái học**

Phương pháp nghiên cứu của sinh thái học gồm nghiên cứu thực địa, nghiên cứu thực nghiệm và phương pháp mô phỏng.

- Nghiên cứu thực địa (hay ngoài trời) là những quan sát, ghi chép, đo đạc, thu mẫu...tài liệu của những khảo sát này được chính xác hoá bằng phương pháp thống kê.

- Nghiên cứu thực nghiệm được tiến hành trong phòng thí nghiệm hay bán tự nhiên, nhằm tìm hiểu những khía cạnh về các chỉ tiêu hoạt động chức

năng của cơ thể hay tập tính của sinh vật dưới tác động của một hay một số yếu tố môi trường một cách tương đối biệt lập.

Tất cả những kết quả của 2 phương pháp nghiên cứu trên là cơ sở cho phương pháp mô phỏng hay mô hình hoá, dựa trên công cụ là toán học và thông tin được xử lý. Khi nghiên cứu một đối tượng hay một phức hợp các đối tượng, các nhà sinh thái thường sử dụng nhiều phương pháp và nhiều công cụ một cách có chọn lọc nhằm tạo nên những kết quả tin cậy, phản ánh đúng bản chất của đối tượng hay của phức hợp đối tượng được nghiên cứu.

## **V. Lược sử phát triển sinh thái học**

Có thể tóm tắt lược sử phát triển sinh thái học học như sau

- Thời kỳ trước thế kỷ XIX :

Ngay từ những thời kỳ lịch sử xa xưa con người đã có những hiểu biết nhất định về “Sinh thái học” dù rằng họ không biết thuật ngữ này.

Có thể nêu lên những công trình có đề cập đến sinh thái học như sau: Trong những công trình của nhà bác học Aristote (384 - 322 TCN) và các triết gia cổ Hy Lạp đều có nhiều dẫn liệu mang tính chất sinh thái khá rõ nét. Trong công trình của mình, Aristote đã mô tả 500 loài động vật cùng với các đặc tính như di cư, sự ngủ đông của các loài chim, khả năng tự vệ của mực, các hoạt động và xây tổ của chim ... Hoặc như E. Theophrate (371-286 TCN), người khai sinh môn học thực vật học đã chú ý đến ảnh hưởng của thời tiết, màu đất đến sự sinh trưởng, tuổi thọ của cây và thời kỳ quả chín, tác động qua lại giữa thảm thực vật với địa hình, địa lý. Ông đã sử dụng các đặc điểm sinh thái làm cơ sở cho việc phân loại thực vật.

Trong thời kỳ Phục Hưng (thế kỷ XV - XVI) A. Caesalpin (1519-1603) là người xây dựng hệ thống phân loại thực vật dựa vào những đặc điểm quan trọng của cây. D. Ray (1623 - 1705), G. Tournefort (1626 - 1708) và một số người khác đã đề cập đến sự phụ thuộc của thực vật, điều kiện sinh trưởng và gieo trồng phụ thuộc vào nơi sinh sống của chúng ...

Trong công trình nghiên cứu về sâu bọ của A. Reomur (1734), ông đã đề cập đến các khái niệm về tập quán, kiểu sống của động vật. J.L. Bupphon (1707-1788) đề cập đến các yếu tố môi trường đã biến một loài này thành một loài khác và xem đó là nguyên tắc cơ bản của sự tiến hoá của các loài sinh vật.

B.G. Lamark (1744-1829) là người đưa ra học thuyết tiến hóa đầu tiên, ông đã cho rằng ảnh hưởng của các yếu tố môi trường là một trong những nguyên nhân quan trọng đối với sự thích nghi và sự tiến hóa của sinh vật.

- Thời kỳ thế kỷ XIX : Phải nói đây là thời kỳ phồn thịnh của sinh thái học, trong thời kỳ này đã có nhiều công trình nghiên cứu, nhiều tư liệu về sinh thái học. Có thể nêu ra một số nhà khoa học tiêu biểu :

A. Hurmboldt (1769 - 1859) chú ý đến những điều kiện địa lý đối với thực vật. K. Glogher (1833) viết về sự thay đổi của chim dưới ảnh hưởng của khí hậu. T. Faber (1826) chú ý đến đặc điểm sinh học của chim phương Bắc; K. Bergmann (1848) nói về qui luật thay đổi kích thước của các động vật

máu nóng theo vùng phân bố địa lý; A. Decandole (1806-1891) trong công trình “Địa lý thực vật” công bố năm 1855, đã mô tả rất chi tiết ảnh hưởng của từng nhân tố môi trường (nhiệt độ, độ ẩm, ánh sáng ...) đối với thực vật và độ dẻo dai về sinh thái của thực vật so với động vật. Công trình nghiên cứu sinh thái điển hình và sâu sắc đầu tiên ở nước Nga về thế giới động vật ở một vùng, đó là công trình “Hiện tượng phân giai đoạn trong đời sống động vật hoang dại, chim, bò sát ở huyện Vôrônêđơ” công bố vào năm 1855 của K. F. Rele (1814-1858).

C. Darwin (1809-1872) với tác phẩm nổi tiếng “Nguồn gốc của các loài do chọn lọc tự nhiên hay là sự bảo tồn các nòi thích nghi trong đấu tranh sinh tồn” cùng với một số công trình khác là những bằng chứng phong phú và hùng hồn cho học thuyết tiến hóa của ông. Đó cũng là nền móng của sinh thái học.

Người đề xuất thuật ngữ “Sinh thái học” là nhà sinh học người Đức - E. Haeckel (1834-1919) trong quyển sách “Sinh thái chung của cơ thể”. Ông xác định sinh thái học là khoa học chung về quan hệ giữa sinh vật và môi trường. Ông cũng chính là người ủng hộ tích cực học thuyết tiến hóa của C. Darwin.

Từ nửa sau của thế kỷ XIX, nội dung nghiên cứu của sinh thái học chủ yếu là các nghiên cứu về đời sống của động thực vật và sự thích nghi của chúng với nhân tố khí hậu. Tiêu biểu như E. Warming (Đan Mạch) trong công trình “Địa lý sinh thái thực vật” (1895). A.N. Bekesov (Nga) đã làm sáng tỏ mối quan hệ giữa hình thái và giải phẫu của thực vật với sự phân bố địa lý. D. Allen (1877) đã đưa ra qui luật về sự biến đổi tỷ lệ cơ thể và các phần liên quan của động vật có vú và chim ở Bắc Mỹ đối với sự thay đổi về địa lý và khí hậu.

Ngoài ra trong thời gian này, đã bắt đầu một hướng nghiên cứu trong sinh thái học, đó là nghiên cứu các quần xã. K. Mobius (Đức) đã nghiên cứu quần thể San hô (1877). Hai nhà khoa học người Nga C. I. Korzinski và I. K. Pachovki đã đề ra hướng nghiên cứu quần xã thực vật học (Phytocenology).

Thời kỳ từ thế kỷ XX đến nay: Đây là thời kỳ sinh thái học ngày càng được nghiên cứu sâu và rộng hơn.

Hội nghị quốc tế về thực vật lần thứ 3 ở Bruxelle (Bi) vào năm 1910, đã tách sinh thái học thực vật thành hai bộ môn riêng : Sinh thái học cá thể (Autoecology) và sinh thái học quần xã (Synecology). Theo E. Odum (1971) thì sinh thái học quần xã nghiên cứu các nhóm cá thể tạo thành thể thống nhất xác định. Nhiều công trình, tác phẩm về sinh thái học ra đời trong thời kỳ này, tiêu biểu như công trình của B. Senphor về quần xã động vật trên mặt đất (1913), của C.A. Zernova về thủy sinh vật (1913).

Từ những năm 20 của thế kỷ này, người ta đã tổ chức các Hội sinh thái học và ra tạp chí sinh thái. Môn sinh thái học bắt đầu được giảng dạy ở các trường đại học.

Vào những năm 30 trở đi khuynh hướng nghiên cứu quần xã, đặc biệt là các quần xã thực vật được phát triển ở nhiều nước trên thế giới. Chẳng hạn như I. Braun Blanquet (Thụy Sĩ), F. Clement (Mỹ), H. Walter (Đức), Pavlopki (Balan), G. Du Riez (Thụy Điển), V.N. Xucasov, Lavrenko, A.P Senhikov, V.V Aliokhen (Liên Xô). Cũng trong thời kỳ này đã có những tổng kết đầu tiên về sinh thái học động vật và những vấn đề lý luận chung về sinh thái học của K. Friderich (1930), F. Bodehejmer (1938) ...

Năm 1935 A. Tansley (Anh) đã đưa ra một hướng nghiên cứu mới là hệ sinh thái (Ecosystem), nhưng mãi đến nửa sau của thế kỷ XX, hướng nghiên cứu này mới được quan tâm và được đẩy mạnh.

Sự phát triển của hệ sinh thái đã làm cơ sở cho một học thuyết mới về sinh quyển do nhà khoa học người Nga V.I. Vernadki đề ra. Theo ông sinh quyển là một hệ sinh thái toàn cầu dựa trên cơ sở những qui luật sinh thái tạo nên sự cân bằng vật chất và năng lượng.

Trong tác phẩm “Sinh quyển và vị trí con người” của nhà sinh thái học Bỉ P. Duvigneaud và M. Tanghe (1968) đã chỉ cho chúng ta thấy khả năng to lớn của sinh quyển đối với con người, mặt khác đã chỉ ra những thiếu sót của con người trong vấn đề sử dụng sinh quyển mà một nguyên nhân quan trọng là sự tăng dân số quá nhanh.

Do đứng trước một thực trạng xã hội loài người đang bị đe dọa bởi sự thiếu hụt tài nguyên, lương thực, môi trường bị ô nhiễm ... Một chương trình sinh học thế giới đã hình thành từ năm 1964. Chương trình này đã đề ra trước xã hội loài người hiện nay một nhiệm vụ to lớn là phải ngăn ngừa sự phá vỡ cân bằng sinh thái trên toàn cầu ... mà sinh thái học là cơ sở lý thuyết chủ yếu để thực hiện nhiệm vụ này.

## **VI. Ý nghĩa của sinh thái học**

Cũng như các khoa học khác, những kiến thức của sinh thái học đã và đang đóng góp to lớn cho nền văn minh của nhân loại trên cả hai khía cạnh: lý luận và thực tiễn.

Cùng với các lĩnh vực khác trong sinh học, sinh thái học giúp chúng ta ngày càng hiểu biết sâu sắc về bản chất của sự sống trong mối tương tác với các yếu tố của môi trường, cả hiện tại và quá khứ, trong đó bao gồm cuộc sống và sự tiến hoá của con người. Hơn nữa, sinh thái học còn tạo nên những nguyên tắc và định hướng cho hoạt động của con người đối với tự nhiên để phát triển nền văn minh ngày một cao theo đúng nghĩa hiện đại của nó, tức là không làm huỷ hoại đến đời sống sinh giới và chất lượng của môi trường.

Trong cuộc sống, sinh thái học đã có những thành tựu to lớn được con người ứng dụng vào những lĩnh vực như:

- Nâng cao năng suất vật nuôi và cây trồng trên cơ sở cải tạo các điều kiện sống của chúng.
- Hạn chế và tiêu diệt các dịch hại, bảo vệ đời sống cho vật nuôi, cây trồng và đời sống của cả con người.
- Thuần hoá và di giống các loài sinh vật.



- Khai thác hợp lý tài nguyên thiên nhiên, duy trì đa dạng sinh học và phát triển tài nguyên cho sự khai thác bền vững.

- Bảo vệ và cải tạo môi trường sống cho con người và các loài sinh vật sống tốt hơn.

Sinh thái học giờ đây là cơ sở khoa học, là phương thức cho chiến lược phát triển bền vững của xã hội con người đang sống trên hành tinh kỳ vĩ này của Hệ thái dương.

# MỤC LỤC

	Trang
MỞ ĐẦU	
I. Định nghĩa	1
II. Đối tượng của sinh thái học	1
III. Mối quan hệ giữa sinh thái học và các môn học khác	3
IV. Phương pháp nghiên cứu sinh thái học	3
V. Lược sử phát triển sinh thái học	4
VI. Ý nghĩa của sinh thái học	6
CHƯƠNG 1 MÔI TRƯỜNG VÀ CÁC YẾU TỐ SINH THÁI	
I. Khái niệm và chức năng của môi trường	8
II. Các yếu tố môi trường và nhân tố sinh thái	11
III. Một số qui luật cơ bản của sinh thái học	13
IV. Phản ứng của sinh vật lên tác động của các yếu tố môi trường	15
V. Các mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường	16
CHƯƠNG 2 QUẦN THỂ SINH VẬT	
I. Định nghĩa	50
II. Cấu trúc của quần thể	51
III. Mối quan hệ của các cá thể trong quần thể	61
CHƯƠNG 3 QUẦN XÃ SINH VẬT	
I. Một số khái niệm chung	77
II. Cấu trúc của quần xã sinh vật	79
CHƯƠNG 4 HỆ SINH THÁI	
I. Định nghĩa	93
II. Cấu trúc của hệ sinh thái	95
III. Các ví dụ về hệ sinh thái	97
IV. Mối quan hệ giữa quần xã sinh vật và môi trường	99
V. Tính bền vững của hệ sinh thái	100
VI. Các chu trình vật chất và dòng năng lượng trong hệ sinh thái	101
VII. Sự phát triển và tiến hóa của hệ sinh thái	129
CHƯƠNG 5 SINH QUYỀN VÀ CÁC KHU SINH HỌC	
I. Sự tiến hóa của sinh quyền và thế giới sinh vật	138
II. Các khu sinh học	147
CHƯƠNG 6 DÂN SỐ, TÀI NGUYÊN VÀ MÔI TRƯỜNG	
I. Dân số và nạn nhân mãn	162
II. Tài nguyên và sự suy thoái tài nguyên	168
III. Những vấn đề môi trường ở Việt Nam	181