

MỤC LỤC

	Trang
MỞ ĐẦU	1
I. Định nghĩa	1
II. Đối tượng của sinh thái học	1
III. Mối quan hệ giữa sinh thái học với các môn học khác	2
IV. Phương pháp nghiên cứu sinh thái học	2
V. Lược sử phát triển sinh thái học	3
VI. Ý nghĩa của sinh thái học	4
Chương 1 MÔI TRƯỜNG VÀ CÁC YẾU TỐ SINH THÁI	6
I. Khái niệm và chức năng của môi trường	6
II. Các yếu tố môi trường và nhân tố sinh thái	6
III. Một số qui luật cơ bản của sinh thái học	7
IV. Phản ứng của sinh vật lên các tác động của các yếu tố môi trường	8
V. Các mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường	8
Chương 2 QUẦN THỂ SINH VẬT	22
I. Định nghĩa	22
II. Cấu trúc của quần thể	22
III. Mối quan hệ của các cá thể trong quần thể	28
Chương 3 QUẦN XÃ SINH VẬT	37
I. Một số khái niệm chung	37
II. Cấu trúc của quần xã sinh vật	37
Chương 4 HỆ SINH THÁI	47
I. Định nghĩa.	47
II. Cấu trúc của hệ sinh thái	48
III. Các ví dụ về hệ sinh thái	49
Chương 5 SINH QUYỂN VÀ CÁC KHU SINH HỌC	73
I. Sự tiến hoá của sinh quyển và thế giới sinh vật	73
II. Các khu sinh học (Biome)	78
Chương 6. DÂN SỐ, TÀI NGUYÊN VÀ MÔI TRƯỜNG	88
I. Dân số và nạn nhân mãn	88
II. Tài nguyên và sự suy thoái tài nguyên	93

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.

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.

Theo Haeckel E, 1869: “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

Sinh thái học nghiên cứu 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. Theo từ điển Webstere: “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.

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. 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..

- 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 tảo, sinh thái học nấm, sinh thái học chim, sinh thái học thú.... 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”.

Ngoài ra, sinh thái học có liên hệ 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

- 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.

Những công trình có đề cập đến sinh thái học như: Aristote (384 - 322 TCN) và các triết gia cổ Hy Lạp trong những công trình của mình đều có nhiều dẫn liệu mang tính chất sinh thái khá rõ nét. 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.

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 ...

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 : A. Humboldt (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.

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 Senhicov, 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.

MÔI TRƯỜNG VÀ CÁC YẾU TỐ SINH THÁI

I. Khái niệm và chức năng của môi trường

1. Khái niệm

Có nhiều khái niệm về môi trường đã được đưa ra như sau:

- Môi trường bao gồm các vật chất hữu cơ và vô cơ quanh sinh vật. Theo định nghĩa này thì không thể 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 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)

- Về khía cạnh sinh thái học, theo Vũ Trung Tạng (2000) thì 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. 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.

Môi trường tự nhiên được cấu trúc gồm 4 thành phần cơ bản như sau :

- Thạch quyển (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): 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): là lớp không khí bao quanh trái đất.

- Sinh quyển (Biosphere): gồm tất cả các loài sinh vật sống.

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:

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

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

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

* Chức năng lưu trữ và cung cấp thông tin cho con người

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

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

1. Tổng quát về các yếu tố môi trường và nhân tố sinh thái

Các yếu tố môi trường bao gồm các yếu tố vô sinh (đất, nước, nhiệt độ, ánh sáng,...) và hữu sinh (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.

Các nhân tố sinh thái khi tác động lên đời sống của sinh vật, chúng sẽ phản ứng lại phụ thuộc vào các đặc trưng sau:

+ Bản chất của nhân tố tác động

+ Cường độ tác động

+ Tần số tác động

+ Thời gian tác động

2. Phân loại các yếu tố sinh thái

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

* 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.

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

* Yếu tố con người: 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, con người tác động vào tự nhiên có ý thức và 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 vì vậy con người được xem như là một nhân tố sinh thái trong tự nhiên.

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. Hầu hết các yếu tố 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

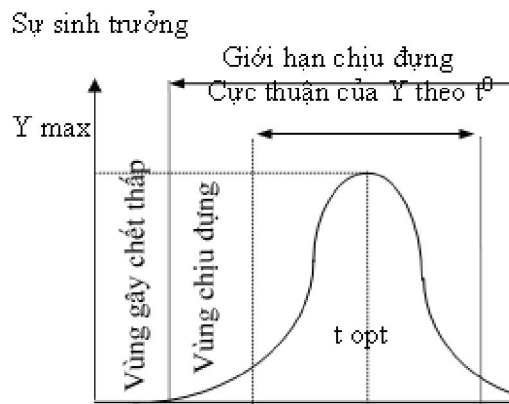
1. Quy luật tác động tổng hợp.

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.

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

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 tác động đến khả năng sống của sinh vật. 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.



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

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 gọi 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.

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”...

Ví dụ: loài chuột cát ở đài nguyên chịu đựng được sự dao động nhiệt độ không khí tới 80°C (từ -50°C đến +30°C), đó 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 hẹp muối (Stenohalin).

3. Quy luật tác động không đồng đều.

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 : nhiệt độ không khí tăng đến 40° - 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.

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. 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”.

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 phốt pho (phosphor) và năng suất, Liebig cho rằng phốt pho 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 phốt pho 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 bằng hai phương thức: hoặc là chạy trốn để tránh những tai họa của môi trường ngoài (chủ yếu ở động vật) hoặc là tạo khả năng thích nghi.

Sự thích nghi của 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.

Ngược lại, sự thích nghi di truyền được xuất hiện trong quá trình phát triển cá 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.

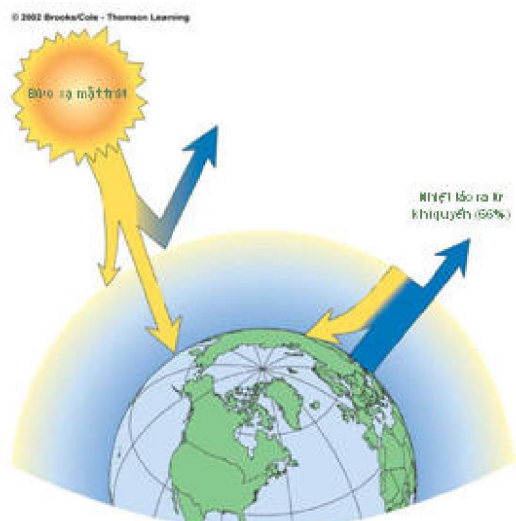
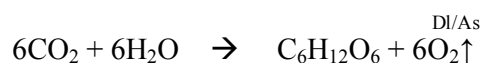
V. Các mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường

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

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:



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.

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

Bức xạ mặt trời là một dạng phóng xạ điện từ với một biên độ các bước sóng rộng lớn.

Bức 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.

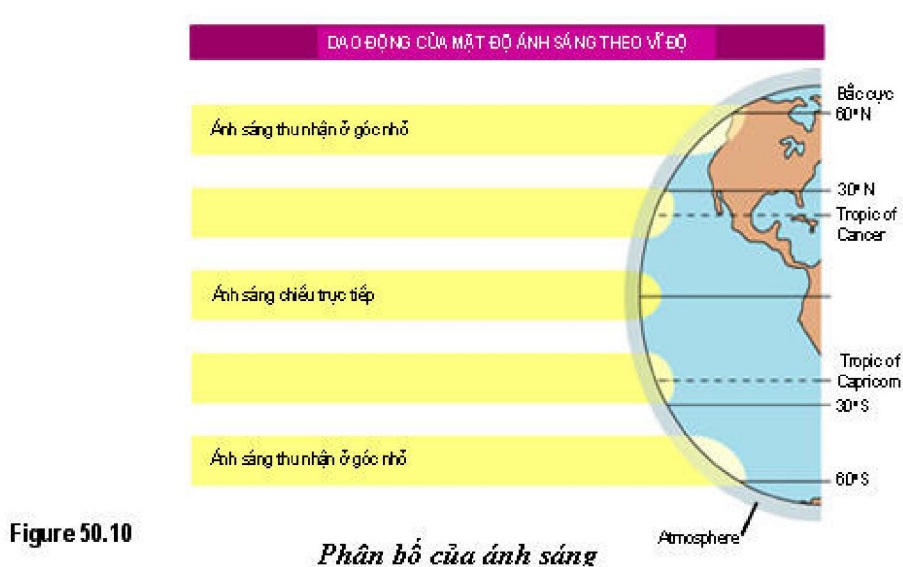


Figure 50.10

Phân bố của ánh sáng

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.

- Ảnh hưởng của ánh sáng lên thực vật

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 nhất định đến hình thái và cấu tạo của cây.

Ánh sáng còn ảnh hưởng đến hệ rễ của cây.

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.

Ánh sáng cũng tác động đến đặc điểm hình thái, giải phẫu của thực vật.

Ánh sáng có ảnh hưởng đến quá trình sinh lý của thực vật. Cường độ quang hợp lớn nhất khi chiếu tia đỏ là tia mà diệp lục hấp thụ nhiều nhất.

Liên quan đến cường độ chiếu sáng, thực vật được chia thành các nhóm cây ưa sáng, cây ưa bóng và cây chịu bóng.

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.

- Ảnh hưởng của ánh sáng đối với 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. Có màu sắc không phát triển và thân thường có màu xỉn 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.

Nhiều loài động vật định hướng nhờ ánh sáng trong thời gian di cư. Ví dụ: những loài chim trú đông bay vượt qua hàng ngàn kilômét đến nơi có khí hậu ấm hơn nhưng không bị chệch hướng.

Thời gian chiếu sáng của ngày có ảnh hưởng đến hoạt động sinh sản của nhiều loài động vật.

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 khi thời gian chiếu sáng không thích hợp sẽ xuất hiện hiện tượng đình dục (diapause).

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°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°C .

2.2. Cận nhiệt đới (á nhiệt đới): Nhiệt độ tháng lạnh nhất không dưới 4°C , tháng nóng nhất cao hơn 20°C . Nhiệt độ tối thiểu có khi xuống dưới 0°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 hòa 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 mọt, nhím, chuột sóc, chim én, dơi, chim hút mật.

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°C , vi khuẩn lam ở 80°C . Cá sóc (*Cyprinodon macularis*) sống ở nhiệt độ 52°C . Trong khi đó 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°C . Hoặc một số loài sinh vật có giới hạn nhiệt độ rất lớn, như loài chân bụng (*Hydrobia ulvae*) từ $-1 - +60^{\circ}\text{C}$, còn địa phiến (*Planuria gonocephala*) từ $0,5 - 24^{\circ}\text{C}$,....

- 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.

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 mầm 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.

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.

- 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.

- 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.

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.

- 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.

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 638mm² lá khoai tây nhưng nếu ở nhiệt độ hạ thấp xuống (16°C) thì chỉ ăn hết 215mm² 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 thể 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. 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.

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) sẽ làm giảm cường độ sinh sản hoặc làm cho quá trình sinh sản đình trệ, vì nhiệt độ môi trường đã ảnh hưởng đến chức năng của cơ quan sinh sản.

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.

Ví dụ như ong, khi nhiệt độ trong tổ thấp hơn nhiệt độ môi trường ngoài, để cân bằng nhiệt chúng đồng loạt 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.

- 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 1m³ không khí tính bằng gam ở một thời điểm nhất định và tính theo công thức sau :

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

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, (α là hệ số nở của các chất khí bằng 1/276, 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.

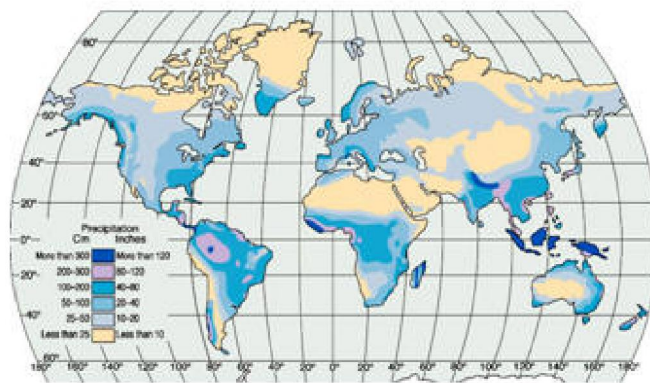
Đối với động vật, khi độ ẩm tương đối thấp làm chậm sự trao đổi chất, ngoài ra độ ẩm còn ảnh hưởng đến hoạt động chung của động vật. Muỗi *Culex fatigans* chỉ hút máu khi độ ẩm tương đối trên 40%. Loài cánh cứng ăn gỗ *Passalus cornutus* sống thành từng nhóm nhỏ dưới vỏ cây khô, khi độ ẩm tăng hoạt động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

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.

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.



Lượng mưa trung bình trên thế giới

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 mọc 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.

- 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 mọc nước và dạng cây lá cứng.

+ Dạng cây mọc nước bao gồm các cây thân thảo, cây nhỏ trong các họ Thài lấu (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.

Hoạt động sinh lý của cây mọc nước yếu và do trao đổi chất với môi trường ngoài ít nên sinh trưởng rất chậm. Cây mọc 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 mọc 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. 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

manh; 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.

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, 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).

- 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. Phần lớn các loài động vật ở vùng ôn đới và nhiệt đới gió mùa thuộc nhóm này.

4. Đất với đời sống sinh vật

4.1. Khái niệm

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). Tùy 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”.

(Lớp O, A1,...là tên gọi các lớp đất từ trên xuống dưới theo phẫu 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 O₂ thường thấp, còn CO₂ lại cao do các chất hữu cơ bị phân giải bởi nấm vi khuẩn,... 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 20µm, limon: 2 - 20µm và

các hạt keo đất nhỏ hơn $2\mu\text{m}$. 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...

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 ($\text{pH} < 7$) hoặc kiềm ($\text{pH} > 7$), 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 mối 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 đông 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 cỏ mọc 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 hiếm 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.

- 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.

- 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. 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 phần 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 bóc xạ (*Spalax*), chuột hốc thảo nguyên (*Ellobius*), chuột chũi A, 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, lipid 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 - bazơ 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.

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 biển 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 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 (O₃) 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)...chi 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 CO_2 trong khí quyển thấp, song CO_2 hoà tan cao trong nước, ngoài ra trong nước còn được bổ sung 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 CO_2 không có giá trị gì so với O_2 . Hơn nữa 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 CO_2 quan trọng trong nước hay trong khí quyển nói chung rất lớn, tồn tại dưới các dạng $CaCO_3$ 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 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 Nitơ (Nitrogen - N_2)

Khí 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 NO_3^- và 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 N_2 liên kết và cũng mất đi do các phản ứng phân 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 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 (NO_x) khá lớn, trên 70 triệu tấn mỗi năm. Nitơ dioxyt (NO_2) cũng có thể làm tăng quá trình tổng hợp protein thông qua dãy khử NO_2^- đến amôn và axit amin, song nitơ dioxyt nói

chung rất nguy hiểm, chúng là chất tiền sinh của peroxyaxetyl 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	Khi, 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, Báo	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 bông	Giun, Erechis
7	Tiền hợp tác (Pro-Tocooperation)	+	+	Cả hai loài có lợi nhưng không bắt buộc	Sáo	Trâu
8	Cộng sinh hay hô sinh (Symbiose, Mutualism)	+	+	Cả hai đều có lợi, nhưng bắt buộc phải sống với nhau	Nấm, San hô, Vi sinh vật	Tảo, Trâu, bò

Trong 8 mối quan hệ trên ta có thể gộp lại thành 3 nhóm lớn: Mối quan hệ bàng 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.

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.

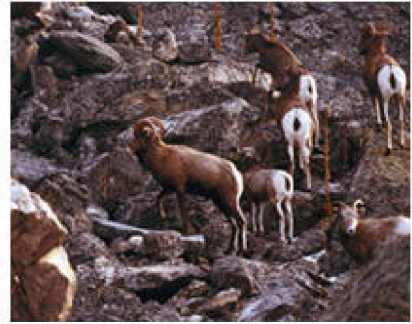
Ví dụ: quần thể cá mè cỏ hoa (*Clupanodon thrissa* L.) di cư vào sông Hồng để sinh sản, quần thể cây thông (*Pinus merkusiana* Cool et Gaus.) sống ở đồi Thiên An.

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...

Những loài nào có vùng phân bố hẹp, điều kiện môi trường khá đồng nhất thường hình thành một quần thể (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 (loài đa hình: *Polymorphis*). 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 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.

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).



Quần thể cừu sừng lớn (*Ovis canadensis*)

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.... Nguồn dinh dưỡng là nhân tố kiểm soát số lượng quần thể và kích thước của các cá thể.

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 .

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 xuất cư.

1.2. Mật độ của quần thể

Mật độ của quần thể là số lượng, khối lượng, năng lượng của quần thể tính trên một đơn vị diện tích hay thể tích mà quần thể đó sinh sống. Tùy theo mục đích nghiên cứu mà người ta sử dụng các đơn vị đo lường mật độ khác nhau.

Mật độ 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 khoả 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.

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.

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 tỏa ra vùng xung quanh để kiếm ăn hay để thỏa 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 chịu với gió to, sóng lớn, giảm sự thoát hơi nước, duy trì nguồn lá rụng làm “phân bón” khi bị phân hủy, 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 chịu 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 hòa 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, hợp đàn trong trú đông, trong sản môi.

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 hợp, 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 thể 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 thể 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 cùng 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.

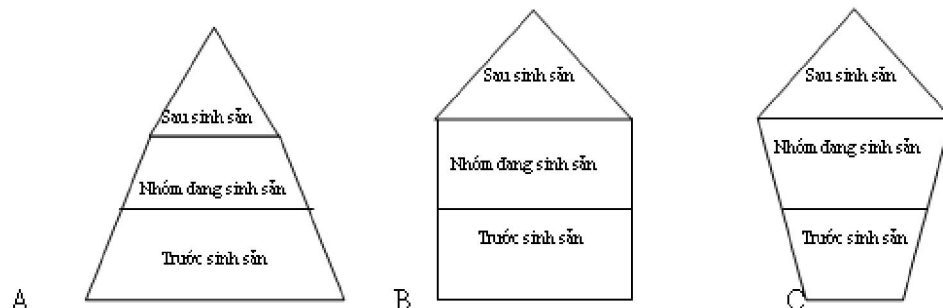
Do đó trong quần thể hình thành 3 nhóm tuổi tương ứng. Mỗi nhóm có ý nghĩa sinh thái khác nhau, tham gia vào cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể.

- 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 thể 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.



Các dạng tháp tuổi đặc trưng: A: Đang phát triển; B: Phát triển ổn định; C: Đang suy giảm.

Từ hình trên 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 như 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 chấu 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. Tỷ 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 (*Salvillagus*) có cấu trúc giới tính bậc III là 60 đực/40 cái. Những loài đa thê (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.

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.

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 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.

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 vẹt, cá thể đực có mỏ 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.

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.

1. Những mối tương tác âm

1.1. Cạnh tranh trực tiếp

Cạnh 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 bọ 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

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 tự tinh cho cá thể cái trong mùa sinh sản.

1.3. Quan hệ con môi - 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 mối 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 Δt (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 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 hồ (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 Δt thì số lượng cá thể tử vong là ΔN . 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. 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 y 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.

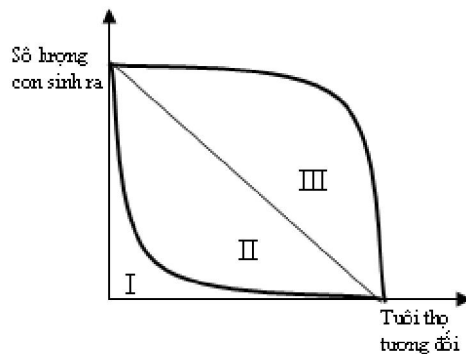
3.2.2. Mức sống sót

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). 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 lõm (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:

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

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:

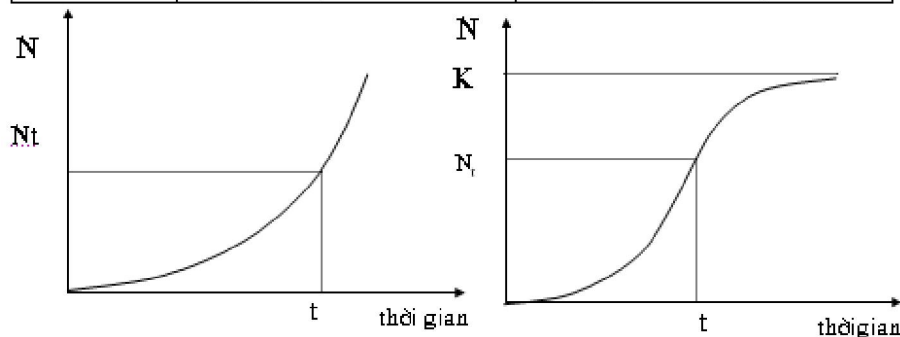
$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \frac{K - N}{K} \\ &= rN - rN^2/K = rN(1 - N/K) \text{ hay } N_t = Ne^{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)t} \\ \text{hoặc: } N &= \frac{K}{1 + e^{-\alpha - rt}} \end{aligned}$$

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 α - 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	$N_t = N_0 e^{rt}$	$N_t = N_0 e^{r\left(1-\frac{N}{K}\right)t}$
0	100	100
1	$100.(e^{0.5.1})=165$	$100.(e^{0.5(1-100/1000)1})=155$
2	$100.(e^{0.5.2})=272$	$100.(e^{0.5(1-155/1000)2})=232$
3	$100.(e^{0.5.3})=448$	$100.(e^{0.5(1-232/1000)3})=332$
...
15	$100.(e^{0.5.15})=180.564$	$100.(e^{0.5(1-995/1000)15})=995$



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...)

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

3.4.1 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 chẽ 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 gầy 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 vừng 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, 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.

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 vừng 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 mật, 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.

QUẦN XÃ SINH VẬT

I. Một số khái niệm chung

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.*

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.... 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 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.

- 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.

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 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 như quần xã sinh vật bãi triều, quần xã sinh vật núi đá vôi... hay 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 sò dẻ...

II. Cấu trúc của quần xã sinh vật

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

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.

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 \bar{H} (Shannon và Weaver, 1949; Margalef, 1986) như sau:

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

ở đây, n_i là vai trò của một loài i nào đó, N tổng giá trị các vai trò trong quần xã, \bar{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).

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, ngoài ra tính đa dạng có thể giảm đi do sự cạnh tranh ở những quần xã già trong môi trường ổn 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. Ở những quần xã đang suy thoái hay phân bố theo chiều hướng ngược 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).

Sự đa dạng có quan hệ trực tiếp với tính ổn định hay sự cân bằng động của hệ sinh thái. Sự đa dạng của quần xã có thể do các yếu tố sau.

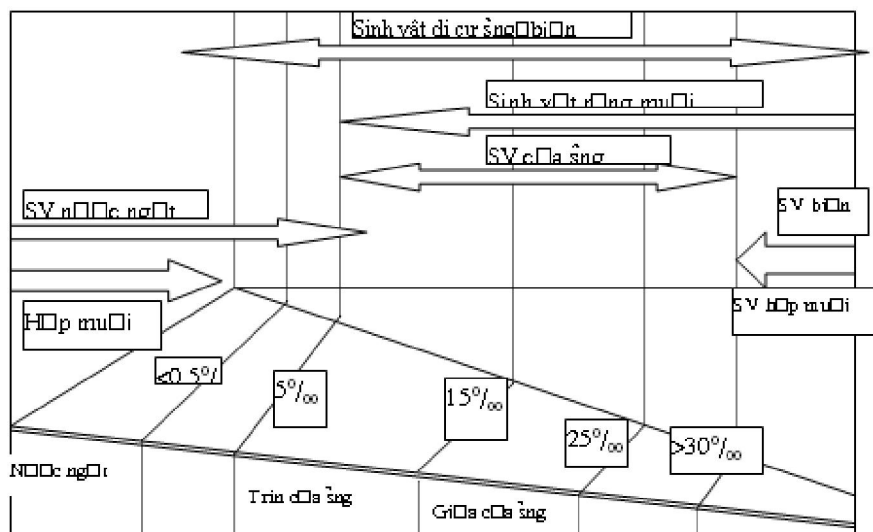
- Yếu tố lịch sử.
- Yếu tố khí hậu.
- Sự không đồng nhất không gian. Môi trường càng phức tạp thì các quần xã càng đa dạng, trong đó yếu tố địa hình đóng vai trò quan trọng trong sự đa dạng của môi trường và sự hình thành các loài (Mayr, 1963).
- Ảnh hưởng của sinh sản. Sinh vật sinh sản cao thì sự đa dạng lớn
- Ảnh hưởng của cạnh tranh và phá hoại.

2. Cấu trúc về không gian của quần xã

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 quần thể, 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: (Theo Vũ Trung Tạng, 2000).



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 ô

sinh thái có thể gộp lên nhau. Phân loại theo cách khai thác môi trường, quần hợp này có thể so sánh với các chi (genus) trong sơ đồ phát sinh chủng loại (phylogenese).

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.

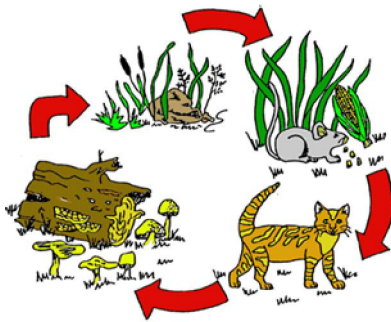
Ở ven biển, khi đi từ mép nước xuống đáy sâu, lần lượt chúng ta gặp các đại tảo lục, tảo lam rồi đến các đại tảo nâu và cuối cùng là tảo đỏ với “lá” rộng bản. Khi lên các đỉnh núi cao hay xuống các lớp đất, nước sâu, thành phần các loài và số lượng cá thể của quần thể đều thay đổi (tăng hay giảm).

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 thống 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 chu 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.

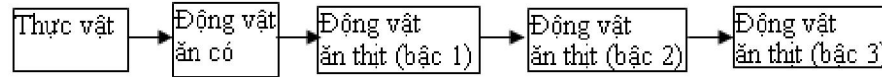
Mỗi một nhóm sinh vật trong xích thức ăn có thể khác nhau về bậc phân loại nhưng cùng sử dụng một dạng thức ăn được gọi là bậc dinh dưỡng (tức là mắt xích của xích thức ăn).

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

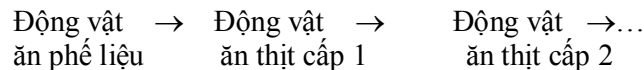
Xích thức ăn này được khởi đầu bằng thực vật, tiếp đến là những loài “ăn cỏ” rồi đến vật ăn thịt các cấp (1,2,3...)

Xích thức ăn có dạng sau:



- 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 vữa, sau đó là bậc dinh dưỡng của những loài ăn cặn vữa, rồi đến các vật ăn thịt khác:

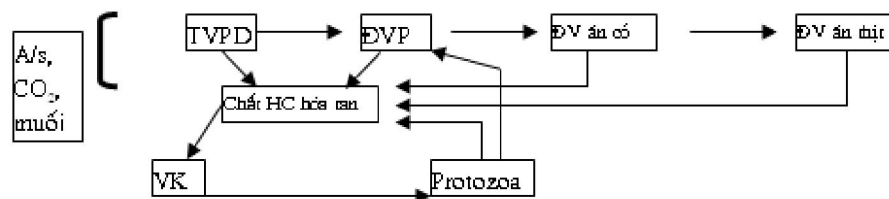


Detrit được nhiều nhóm sinh vật sử dụng như giun trong đất, còn trong vực nước là các loài thân mềm, giáp xác, giun, một số loài cá.

- 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.

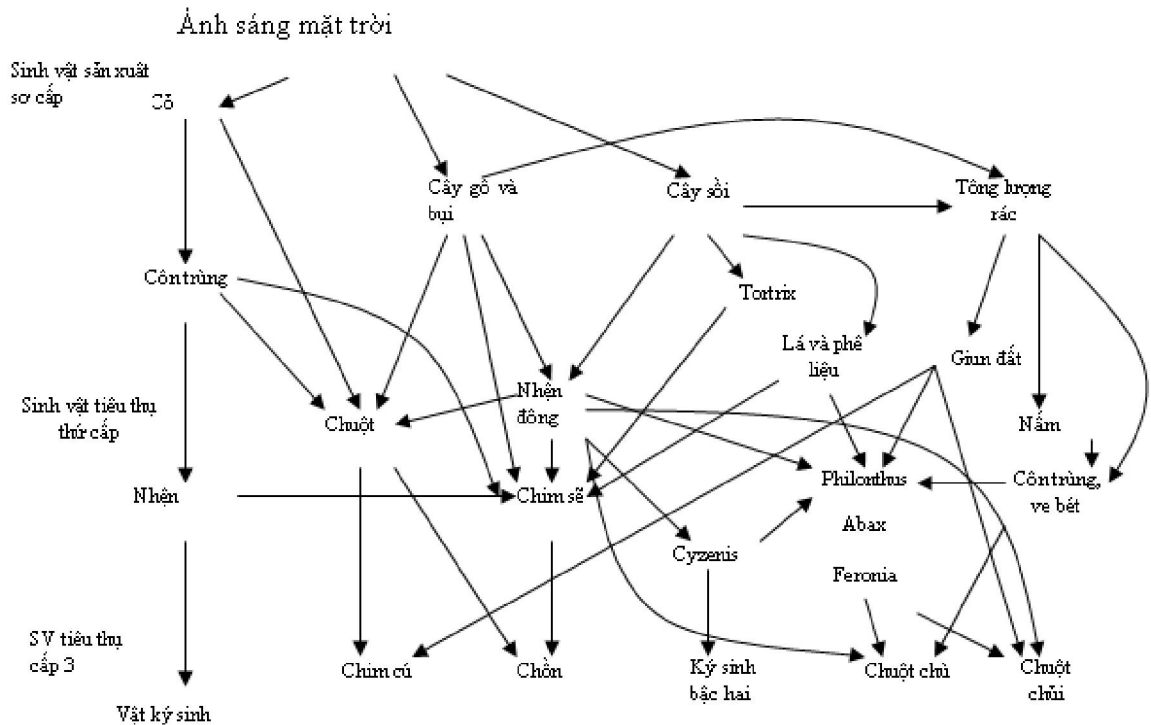
Nếu tính các nguồn thức ăn trong thủy quyển cho các loài sinh vật thủy sinh thì tỷ lệ của các chất hữu cơ hòa tan, detrit và các cơ thể sống là 100 : 10 : 1.



Trong tự 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.

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.



Sơ đồ minh họa một lưới thức ăn

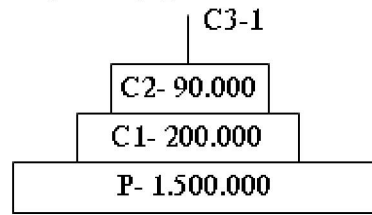
Tính chất phức tạp của lưới thức ăn được tạo ra do sự tham gia của nhiều loài sinh vật, nhất là những loài có phổ thức ăn rộng, tức là có khả năng tham gia vào nhiều bậc dinh dưỡng. Con người có thể xem là sinh vật tiêu thụ cuối cùng của xích thức ăn. Tuy vậy, con người có thể sử dụng nhiều loại thức ăn, bắt đầu từ thực vật đến các nhóm sinh vật tiêu thụ khác nhau.

2.3.3. Tháp sinh thái .

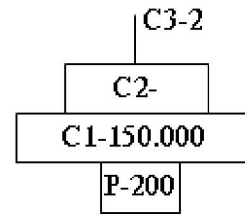
Tháp sinh thái là tên gọi chung của 3 loại tháp với cách sử dụng các đơn vị đo lường khác nhau: tháp số lượng (tính theo số lượng cá thể), tháp sinh vật lượng (tính theo đơn vị khối lượng) và tháp năng lượng (tính theo đơn vị năng lượng).

Tháp sinh thái được cấu tạo bằng cách xếp chồng liên tiếp các bậc dinh dưỡng từ thấp lên cao. Do tổng năng lượng (hoặc số lượng hay khối lượng) liên tiếp giảm giữa các bậc dinh dưỡng nên tháp có đáy to ở dưới, càng lên trên càng nhỏ dần. Tháp năng lượng luôn luôn có dạng tháp điển hình, nghĩa là tổng nguồn năng lượng của con mồi bất kỳ lúc nào cũng lớn hơn tổng nguồn năng lượng của những kẻ sử dụng chúng. Đối với hai tháp còn lại (số lượng và sinh 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

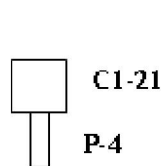


Quần xã đồng cỏ (mùa hè)

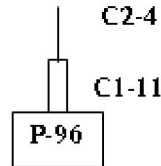


Rừng ôn đới (mùa hè)

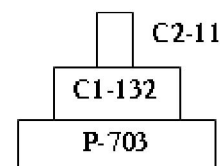
B. Tháp sinh khối (Khối lượng khô/1m³):



La Manche



Hồ Visconsin



Rạn san hô

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.

3. 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:

$$\frac{dN_1}{dt} = r \cdot N_1 - \frac{r}{K} N_1^2 \pm C N_2 N_1$$



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.

3.1. 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.

3.1.1. 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.

3.1.2. 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. . .



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.

3.1.3. Mối 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 (đẻ 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.

3.2. 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.

3.2.1. 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.

3.2.2. 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. . .

3.2.3. 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 xenulose 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 CO₂, 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 mối 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 Đâm (*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 đâm 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.