

V Ò T R U N G T Ạ N G



CƠ SỞ

SINH THÁI HỌC



N H Æ X U Á T B Á N G I Á O D U C

VŨ TRUNG TẠNG

CƠ SỞ SINH THÁI HỌC

*Giáo trình dùng cho sinh viên khoa Sinh học,
trường Đại học Khoa học tự nhiên - Đại học Quốc gia Hà Nội*

(Tái bản lần thứ hai)

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

LỜI NÓI ĐẦU

Sinh thái học là khoa học nghiên cứu về các mối quan hệ thống nhất giữa sinh vật thuộc các mức tổ chức khác nhau (quần thể, quần xã sinh vật...) với môi trường và trở thành một khoa học về cấu trúc của thiên nhiên. Tuy mới ra đời cách chúng ta vừa tròn một thế kỷ, nhưng sinh thái học, tương tự như các lĩnh vực khoa học khác đã có những đóng góp to lớn cho nền văn minh nhân loại, đặc biệt trong việc quản lý tài nguyên thiên nhiên, quản lý cả hành vi của con người đối với thiên nhiên, quản lý và bảo vệ môi trường cho sự phát triển một xã hội bền vững.

Chính vì vậy, sinh thái học thực sự trở thành nhu cầu của sự hiểu biết để con người có thể sống hòa hợp với thiên nhiên, tạo nên những kỳ tích trên con đường phát triển và tự hoàn thiện mình. đương nhiên, ở nhiều nước trên thế giới sinh thái học được giảng dạy không chỉ cho sinh viên ngành sinh học hay những ngành khác có liên quan mà còn được giảng dạy phổ cập cho học sinh thuộc các cấp học phổ thông.

Từ đầu những năm 1959-1960, tại trường Đại học Tổng hợp Hà Nội, sinh thái học đã được trang bị cho sinh viên ngành sinh học dưới dạng các chuyên đề "Sinh thái học thực vật" và "Sinh thái học động vật". Đầu những năm 1970, sinh thái học chuyển thành môn học cơ sở, tương tự như các môn sinh học cơ sở khác (di truyền, hóa sinh, sinh lý thực vật...), đồng thời hình thành nên nhiều môn sinh thái học chuyên ngành sâu như sinh thái học côn trùng, sinh thái học cá, sinh thái học động vật trên cạn... dạy trong các chuyên ngành tương ứng.

Cuối những năm 1980, sinh thái học thực sự được thừa nhận như một chuyên ngành đào tạo trong trường Đại học Tổng hợp và các trường Khoa học cơ bản khác với mã số 01.05.20. Theo mã số trên, khoa Sinh học, trường Đại học Khoa học tự nhiên, Đại học Quốc gia Hà Nội, đã hoàn thiện khung và chương trình môn học cho việc đào tạo các chuyên gia về sinh thái học ở bậc cao học và tiến sỹ, đồng thời đến nay, 3 khóa cao học đã bảo vệ thành công luận án và tốt nghiệp ra trường.

Ở nước ta, sinh thái học không chỉ được giảng dạy ở bậc phổ thông trung học và ở đại học mà ngày càng thâm nhập vào nhiều lĩnh vực hoạt động khoa học và kinh tế khác. Hiện tại, những tài liệu về sinh thái học khá phong phú, được in trong nhiều công trình nghiên cứu. Tuy nhiên, giáo trình giảng dạy về sinh thái học cơ sở còn rất ít. Ấn phẩm đầu tiên ra đời là cuốn "Sinh thái

học thực vật" của Giáo sư Dương Hữu Thời (NXB Giáo dục, 1962). Sau đó các ấn phẩm khác: Bài giảng cơ sở sinh thái động vật của Mai Đình Yên, 1969. Giáo trình sinh thái học thực vật (Phan Nguyên Hồng và Vũ Văn Dũng, 1976), Sinh thái học đại cương (Trần Kiên và Phan Nguyên Hồng, 1990), bài giảng cơ sở sinh thái (Mai Đình Yên, 1990), Sinh thái học động vật (Trần Kiên, 1996) được lần lượt xuất bản. Một ấn phẩm gần đây nhất, "Cơ sở sinh thái học" do giáo sư Dương Hữu Thời biên soạn trước khi qua đời (1989) được các học trò của ông tu chỉnh và giới thiệu (1998). Đó là những giáo trình đầu tiên, có giá trị trong lĩnh vực giảng dạy sinh thái học ở bậc đại học, ở bậc trung học phổ thông (THPT). Sinh thái học cũng được biên soạn thành một phần quan trọng trong sách giáo khoa Sinh học của lớp 11 và trở thành một trong những nội dung của các đề thi tuyển chọn học sinh giỏi Quốc gia và Olympic Sinh học Quốc tế.

Cùng với những ấn phẩm trên, cuốn "Cơ sở sinh thái học" của Odum E., một trong những nhà sinh thái học nổi tiếng, cũng được tập thể cán bộ giảng dạy trường Đại học Tổng hợp trước đây (Trường Đại học Khoa học tự nhiên hiện nay) dịch từ bản tiếng Nga sang tiếng Việt làm tài liệu tham khảo cho các thầy giáo và sinh viên trong và ngoài trường.

Để làm phong phú thêm nguồn tài liệu giảng dạy và những hiểu biết về sinh thái học ở bậc đại học, tác giả biên soạn và giới thiệu với bạn đọc, trước hết đối với thầy giáo và sinh viên sinh học thuộc các trường khoa học cơ bản cuốn sách "Cơ sở sinh thái học".

"Cơ sở sinh thái học" còn có thể là tài liệu tham khảo bổ ích cho các thầy giáo giảng dạy ở bậc THPT, những cán bộ khoa học có liên quan đến lĩnh vực sinh thái học, quản lý thiên nhiên và bảo vệ môi trường.

Ngoài những khái niệm và những nguyên lý sinh thái cơ bản không thể thiếu được trong bất kỳ giáo trình sinh thái nào, nội dung cuốn sách còn đề cập tuy không nhiều, tới một số khía cạnh mới: Sinh thái học người, tập tính của sinh vật và vấn đề nóng hổi hiện nay là dân số, tài nguyên, môi trường và sự phát triển bền vững.

Sách được thừa kế những kiến thức sinh thái công bố trong các công trình gần đây nhất, cũng như được làm phong phú thêm bằng những thực tế sinh động của nước ta.

Tác giả xin chân thành cảm ơn các ý kiến đóng góp của GS, TS Phan Nguyên Hồng. Lần đầu tiên xuất bản chắc chắn cuốn sách không thể tránh khỏi những thiếu sót, tác giả mong nhận được các ý kiến đóng góp để sửa chữa và bổ sung.

Tác giả

BÀI MỞ ĐẦU

Sinh thái học là một khoa học trẻ, song nhờ kế thừa những thành tựu của các lĩnh vực khoa học sinh học cũng như của các ngành khác nó đã trở thành công cụ để con người khám phá tự nhiên, sống hài hòa với tự nhiên. Chính thế mà nhà sinh thái học người Mỹ, Robert E. Rickleft (1976) đã viết ngay trên bìa cuốn "The Economy of Nature" của mình "... Nếu chúng ta muốn đạt được sự hòa thuận nào đó với thiên nhiên, trong đa số trường hợp buộc chúng ta phải chấp thuận những điều kiện của nó."

1. Sự ra đời của sinh thái học

Khi con người ra đời, trước hết họ phải biết tìm nơi ở, chỗ kiếm ăn, tránh thú dữ và các điều kiện bất lợi của môi trường. Những điều đó đã gắn bó con người với tự nhiên và "dạy" cho con người những hiểu biết về tự nhiên, về mối quan hệ của động vật, thực vật với nhau và với môi trường. Chẳng hạn, họ phải phân biệt cây nào, con nào có thể ăn được, cây nào, con nào là có hại, chúng sống ở đâu và xuất hiện vào lúc nào, con này lấy thịt, con kia lấy da lông, cây này lấy sợi, lấy nhựa để làm tên độc chống chọi với thú dữ... Như vậy, những kiến thức mà nay ta gọi là kiến thức sinh thái học đã thực sự trở thành nhu cầu hiểu biết của con người. Trong tiến trình lịch sử, chúng được tích lũy và truyền lại từ thế hệ này sang thế hệ khác. Từ khi tìm ra lửa và biết chế tạo công cụ, con người càng làm cho thiên nhiên biến đổi và khi thiên nhiên biến đổi mạnh thì con người lại phải hiểu tại sao và tìm mọi biện pháp vừa để phát triển nền văn minh của mình, vừa duy trì sự ổn định của thiên nhiên. Do đó, những kinh nghiệm và hiểu biết về mối quan hệ của con người với thiên nhiên rời rạc ban đầu được tích lũy và phát triển để trở thành những khái niệm và nguyên lý khoa học thực sự, đủ năng lực để quản lý mọi tài nguyên, quản lý thiên nhiên và quản lý cả hành vi của con người đối với thiên nhiên. Đó cũng là con đường đưa đến sự ra đời và phát triển một lĩnh vực khoa học mới "Sinh thái học" và cũng là con đường để sinh thái học tự hoàn thiện cả về nội dung phương pháp luận của mình.

Vậy sinh thái học là gì? *Sinh thái học là một khoa học cơ bản trong sinh vật học, nghiên cứu các mối quan hệ của sinh vật với sinh vật và sinh vật với môi trường ở mọi mức tổ chức, từ cá thể, quần thể đến quần xã sinh vật và hệ sinh thái.*

Thuật ngữ sinh thái học bắt nguồn từ tiếng Hy Lạp: Oikos nghĩa là nhà hay nơi ở, còn logos là môn học, sinh thái học (Ecology) tức là khoa học nghiên cứu về "nhà", "nơi ở" hay rộng hơn, là môi trường sống của sinh vật, phản ánh nội dung cơ bản của định nghĩa trên.

Thuật ngữ sinh thái học xuất hiện từ giữa thế kỷ thứ XIX. Một định nghĩa chung lần đầu tiên về sinh thái học được nhà khoa học người Đức, tên là Haeckel E. viết ra năm 1869. Theo ông "Chúng ta đang hiểu về tổng giá trị kinh tế của tự nhiên: nghiên cứu tổ hợp các mối tương tác của con vật với môi trường của nó và trước tiên là mối quan hệ "bạn bè" và "thù địch" với một nhóm động, thực vật mà con vật đó tiếp xúc trực tiếp hoặc gián tiếp. Nói tóm lại, sinh thái học là môn học nghiên cứu tất cả mối quan hệ tương tác phức tạp mà 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 A.Leuvenhook và những người khác.

Thời kỳ Haeckel được xem như thời kỳ tích lũy kiến thức để sinh thái học thực sự trở thành một khoa học độc lập (từ khoảng 1900). Song chỉ mấy chục năm lại đây, thuật ngữ đó mới mang đầy đủ tính chất phổ cập của mình. Như viện sỹ Viện Hàn lâm khoa học Liên Xô cũ, 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 quan hệ 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."

Hiện nay, mọi người đều hiểu sâu sắc tầm quan trọng của sinh thái học đối với sự nghiệp duy trì và nâng cao trình độ của nền văn minh hiện đại.

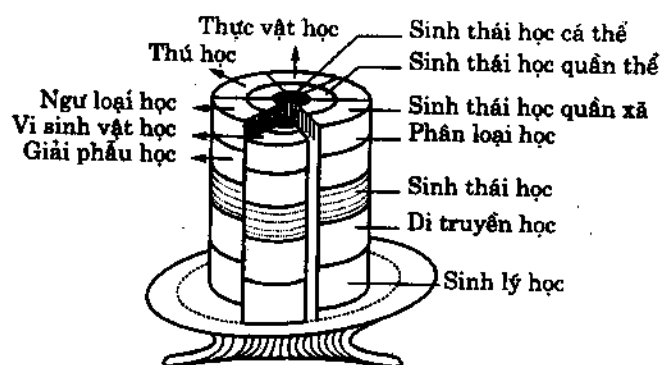
2. Đối tượng nghiên cứu của sinh thái học

Đối tượng nghiên cứu của Sinh thái học là mối quan hệ của sinh vật với môi trường hay cụ thể hơn, nghiên cứu sinh học của một nhóm cá thể và các quá trình chức năng của nó xảy ra ngay trong môi trường của nó. Lĩnh vực nghiên cứu của sinh thái học hiện đại là nghiên cứu về cấu trúc và chức năng của thiên nhiên. Như E. P.Odum (1983) đã nói, trong những năm cuối cùng của thế kỷ XX, nhiệm vụ của Sinh thái học đặc biệt phù hợp với một trong những định nghĩa của từ điển Webster "Đối tượng của sinh thái học- đó là tất cả các mối liên hệ giữa cơ thể sinh vật với môi trường", ta cũng có thể dùng khái niệm mở rộng "sinh học môi trường" (Environmental Biology).

Học thuyết tiến hóa của Darwin bằng con đường chọn lọc tự nhiên buộc các nhà sinh học phải quan sát cơ thể trong mối quan hệ chặt chẽ với môi trường sống của nó như hình thái, tập tính thích nghi của cơ thể với môi trường. Như vậy, ở ngày đầu, sinh thái học tập trung sự chú ý của mình vào lịch sử đời sống của các loài động vật, thực vật... gọi là sinh thái học cá thể hay "tự sinh thái" (Autoecologia). Đến cuối thế kỷ 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 và môi trường. Những nghiên cứu sinh thái học được tập trung ở các mức tổ chức sinh vật cao hơn như quần xã sinh vật (Biocenose hay Community) và hệ sinh thái (Ecosystem), được gọi là "tổng sinh thái" (synecologia). 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..., còn quần xã gồm các loài động vật, thực 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 hóa của cá thể nằm trong sự chi phối của quần xã. Cơ thể hay quần xã trong quá trình tiến hóa đều liên hệ chặt chẽ với môi trường và phản ứng một cách thích nghi với những biến động của môi trường để tồn tại một cách ổn định. Vào những năm 40 của thế kỷ này, các nhà sinh thái bắt đầu hiểu rằng, xã hội sinh vật và môi trường của nó có thể xem như một tổ hợp rất chặt, tạo nên một đơn vị cấu trúc của 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 và khí quyển, một mặt khác, giữa thực vật với động vật và vi sinh vật, do đó, năng lượng được tích tụ và chuyển hóa. 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 dần dần trở thành khoa học chính xác do sự xâm nhập của nhiều lĩnh vực khoa học như di truyền học, sinh lý học, nông học, thiên văn học, hóa học, vật lý, toán học..., cũng như các công nghệ tiên tiến giúp cho sinh thái học có những công cụ nghiên cứu mới, hiện đại.

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, thực vật... hay sâu hơn nữa như sinh thái học cá, sinh thái học chim, thú, sinh thái học tảo v. v... Mối quan hệ của sinh thái học với các lĩnh vực khoa học của sinh vật học được mô tả ở hình I.1.



Hình 1.1. Mối quan hệ của sinh thái học (STH) trong các lĩnh vực sinh học

Mô hình gồm 3 khối: khối bổ dọc - đặc trưng cho các khoa học thuộc các nhóm ngành sinh vật; lát cắt ngang - đặc trưng cho các lĩnh vực khoa học cơ bản như sinh thái học, di truyền học, sinh lý học; còn các vòng đồng tâm mô tả mức độ nghiên cứu của sinh thái học (cá thể, quần thể và quần xã sinh vật).

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...

3. Phương pháp nghiên cứu của sinh thái học

Phương pháp nghiên cứu của sinh thái học gồm nghiên cứu thực nghiệm, nghiên cứu thực địa và phương pháp mô phỏng.

Nghiên cứu thực nghiệm được tiến hành trong phòng thí nghiệm hay bán tự nhiên, nhằm tìm hiểu những khía cạnh về các chỉ số 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. 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 hóa bằng phương pháp thống kê. Tất cả những kết quả của 2 phương pháp nghiên cứu trên là cơ sở cho phương pháp mô phỏng hay mô hình hóa, dựa trên công cụ là toán học và thông tin được xử lý trên máy tính. 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.

4. Ý nghĩa và vai trò 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 2 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 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 hóa 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 hủy hoại đến đời sống của 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 nhiều lĩnh vực hoạt động của mình 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 hóa 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 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.

Chương I

CÁC MỐI QUAN HỆ TƯƠNG TÁC GIỮA CƠ THỂ VÀ MÔI TRƯỜNG

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

Trong mối tương tác giữa cơ thể và môi trường, sinh vật đều trả lời lại sự biến đổi của các yếu tố môi trường bằng những phản ứng thích nghi về sinh lý, sinh thái và tập tính thông qua hoạt động của hệ thần kinh-thể dịch, đồng thời chủ động làm cho môi trường biến đổi nhằm giảm thấp tác động bất lợi của các yếu tố môi trường, hơn thế nữa còn cải tạo chúng theo hướng có lợi cho sự tồn tại của mình (các nhà sinh thái gọi hiện tượng đó là "yếu tố bù"). Sinh vật sống trong tổ chức càng cao (quần thể, quần xã...) thì sự thích nghi và sức cải tạo môi trường càng có hiệu quả. Sự thích nghi của sinh vật với môi trường là cụ thể, được hình thành nên trong quá trình tiến hóa và mang tính tương đối. Nếu tác động của các yếu tố vượt khỏi ngưỡng thích nghi của sinh vật, buộc sinh vật rơi vào tình trạng diệt vong, nếu chúng không tìm được những điều kiện thích ứng ở một nơi nào khác để tồn tại, hoặc buộc sinh vật phải biến đổi cấu tạo, hoạt động chức năng và lối sống của mình cho phù hợp với điều kiện môi trường mới. Lịch sử hình thành và phát triển của thế giới sinh vật đã chứng minh điều đó. Tất nhiên, quá trình tiến hóa thích nghi của các loài diễn ra không phải nhanh chóng mà trải qua chặng đường dài, dưới sự kiểm soát của quy luật chọn lọc tự nhiên.

1. NHỮNG KHÁI NIỆM SINH THÁI HỌC CƠ BẢN TRONG MỐI QUAN HỆ GIỮA CƠ THỂ VÀ MÔI TRƯỜNG

Những vấn đề trình bày ở đây là một số khái niệm chung nhất, song rất quan trọng mang tính chìa khóa để tiếp tục đi sâu vào các vấn đề khác của

sinh thái học. Đó là ngoại cảnh và môi trường, sinh cảnh, các yếu tố của môi trường, ổ sinh thái...

1.1. Ngoại cảnh hay thế giới bên ngoài

Ngoại cảnh hay thế giới bên ngoài là thiên nhiên, con người và những kết quả hoạt động của nó, tồn tại một cách khách quan như trời mây, non nước, thành quách, lăng tẩm...

1.2 Môi trường

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 một loài khác. Chẳng hạn, mặt biển là môi trường của sinh vật màng nước (*Pleiston* và *Neiston*), song không là môi trường của những loài sống ở đáy sâu hàng ngàn mét, và ngược lại. Ngay 2 thực thể, trong trường hợp này là "môi trường" của nhau, trong trường hợp khác chúng chẳng có mối quan hệ gì. Chứng minh cho điều này G.V.Nikolski (1963) đã đưa ra ví dụ về mối quan hệ của *Cyclops* và cá chép. Trong bể đẻ, *Cyclops* là đối tượng hủy hoại trứng cá chép, khi trứng nở, ấu trùng cá chép và *Cyclops* có quan hệ trung tính hay bàng quan. Khi ấu trùng cá chép chuyển sang dinh dưỡng thức ăn bên ngoài thì *Cyclops* là con mồi của nó, nhưng khi lớn lên, cá chép chuyển xuống ăn đáy, lúc này cả hai đối tượng lại không có quan hệ gì với nhau. Quan hệ giữa cơ thể và môi trường không hoàn toàn đơn giản, nếu ta không lưu ý tới những phản ứng thích nghi của cơ thể với tác động, dù trực tiếp hay gián tiếp của các yếu tố môi trường lên nó.

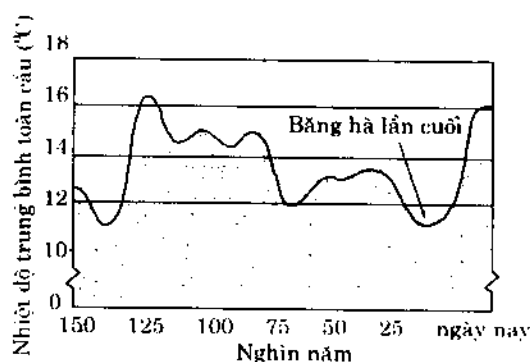
Đối với con người, môi trường chứa đựng nội dung rộng hơn. Theo định nghĩa của UNESCO (1981) thì môi trường của con người bao gồm toàn bộ các hệ thống tự nhiên và các hệ thống do con người tạo ra, những cái hữu hình (đô thị, hồ chứa...) và những cái vô hình (tập quán, nghệ thuật...), trong đó con người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

Đi sâu hơn, người ta còn chia môi trường thành hai loại: môi trường vô sinh và môi trường hữu sinh. Môi trường vô sinh chỉ gồm những yếu tố không sống, đơn thuần mang những tính chất vật lý, hóa học và khí hậu; còn môi trường hữu sinh gồm các thực thể sống (động vật, thực vật và vi sinh vật). Từ "môi sinh" thực sự phản ánh bản chất của môi trường loại này.

Trong thiên nhiên người ta cũng phân biệt 3 loại môi trường theo nội dung khác: môi trường đất, môi trường nước và môi trường khí.

Tất nhiên, những phân chia trên hoặc còn sâu hơn nữa chỉ là tương đối, thích hợp với mục đích xác định của người nghiên cứu hay sử dụng trong một lĩnh vực cụ thể nào, bởi vì môi trường trên hành tinh là liên tục và các quá trình lớn của thiên nhiên xảy ra trong đó cũng liên tục.

Môi trường hay đúng hơn là các yếu tố của môi trường thường xuyên biến động với cường độ khác nhau, sự ổn định chỉ là tương đối. Sự biến động của các yếu tố môi trường: lúc nắng, lúc mưa, khi nóng, khi lạnh... được gây ra chủ yếu bởi năng lượng bức xạ Mặt Trời, cái quyết định đối với tất cả mọi biến đổi của thể sống và thể không sống. Năng lượng phân bố trên hành tinh không đều theo vĩ độ và độ cao, theo ngày đêm và theo mùa do Trái Đất quay quanh trục của mình và quay quanh Mặt Trời với một góc nghiêng giữa trục của nó với mặt phẳng quỹ đạo $23^{\circ},30'$. Do vậy, nhiệt độ trên bề mặt Trái Đất cũng biến đổi, từ đó dẫn đến những biến đổi thứ cấp khác: gió, mưa, độ ẩm, khả năng phong hóa đối với đất, đá... Hơn nữa, trong tiến trình lịch sử, bức xạ Mặt Trời trải xuống hành tinh cũng rất khác nhau. Ngay ở thế Cánh Tân (Pleistocene) thuộc kỷ Thứ Tư, Bắc Bán cầu đã xảy ra ít nhất 4 lần phủ băng và tan băng, và giờ đây nhân loại đang sống ở kỷ nóng nhất trong vòng 600 năm qua, trong đó hai thập kỷ cuối cùng của thế kỷ này là những thập kỷ nóng hơn tất cả (hình I.2).



Hình I.2. Sự biến đổi của nhiệt độ toàn cầu trong vòng 150.000 năm qua (Hileman, 1989)

Bề mặt Trái Đất cũng không ổn định, đặc biệt trong các chu kỳ tạo núi lớn xảy ra: vùng nâng lên, vùng hạ xuống; núi lửa thành những vành đai, lúc âm ỉ, lúc bùng nổ dữ dội; đại lục Pangea tách đôi; Gondwanaland tan rã, các lục địa trôi dạt từ vùng băng giá Nam Bán cầu về xích đạo...

Hiện tại, hoạt động của con người cũng tác động rất mạnh đến các quá trình tự nhiên: làm tăng hiệu ứng nhà kính, chọc thủng tầng ôzôn, cạo trọc phần lớn độ che phủ rừng trên Trái Đất...

Tất cả những vấn đề nói trên muốn nhấn mạnh một điều: Môi trường trên hành tinh là thể thống nhất, luôn biến động trong suốt quá trình tiến

hóa, sự ổn định chỉ là tương đối, năng lượng Mặt Trời là động lực cơ bản nhất gây nên những biến động; hoạt động của con người giờ đây cũng tạo nên sự mất cân bằng của các yếu tố tự nhiên, thúc đẩy thêm tốc độ biến đổi của các quá trình xảy ra ngay trên bề mặt Trái Đất. Do vậy, sinh giới tồn tại trên hành tinh này đã trải qua những thử thách ghê gớm, nhiều nhóm loài đã tuyệt diệt, những nhóm loài nào chịu được các biến cố bằng cách thay đổi hình dạng, cấu tạo, tập tính và thích nghi cao hơn mới có thể tồn tại và phát triển hưng thịnh cho đến ngày nay

1.3. Sinh cảnh (Biotop)

Sinh cảnh là một phần của môi trường vật lý mà ở đó có sự thống nhất của các yếu tố cao hơn so với môi trường, tác động lên đời sống của sinh vật. Tuy nhiên cũng có người lầm lẫn sử dụng từ sinh cảnh để chỉ một quần xã thực vật, trong đó tồn tại một quần thể động vật nào đó (Aguesse, 1978)

1.4. Hệ đệm hay hệ chuyển tiếp (Ecotone)

Hệ đệm là mức chia nhỏ của hệ sinh thái, mang tính chuyển tiếp từ một hệ này sang một hệ khác do phụ thuộc vào các yếu tố vật lý như địa hình, chế độ khí hậu-thủy văn...

Chẳng hạn, hệ sinh thái của sông (Estuary), hệ chuyển tiếp giữa đồng cỏ và rừng, hệ *Pleiston* và *Neiston* (chuyển tiếp nước-khí), *Pelagobenthos* (chuyển tiếp đáy-nước)... Do vị trí giáp ranh nên không gian của hệ đệm thường nhỏ hơn các hệ chính; số loài sinh vật thấp, nhưng đa dạng sinh học (*biodiversity*) lại cao hơn so với các hệ chính do tăng khả năng biến dị trong nội bộ các loài (tức là đa dạng di truyền cao).

1.5. Các yếu tố môi trường và các yếu tố sinh thái (Environmental and ecological factors)

Các yếu tố môi trường là các thực thể hay hiện tượng tự nhiên cấu trúc nên môi trường. Khi chúng tác động lên đời sống của sinh vật mà sinh vật phản ứng lại một cách thích nghi thì chúng được gọi là các yếu tố sinh thái. Các yếu tố môi trường tùy theo nguồn gốc và ảnh hưởng tác động của chúng lên đời sống sinh vật mà được phân chia thành mấy loại sau:

- Các yếu tố vô sinh như (muối dinh dưỡng, nước, nhiệt độ, lượng mưa...)
- Các yếu tố hữu sinh (vật ký sinh, vật dữ (vật ăn thịt), con mồi, mầm bệnh...), bao gồm trong đó cả con người và tác động của con người. Cũng có người tách con người và tác động của con người thành một loại yếu tố riêng, song xu hướng này giờ đây không được ủng hộ vì đa số các nhà sinh thái cho rằng, con người cũng chỉ là một thành viên trong hệ sinh thái (Aguesse, 1978).

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. Các yếu tố vô sinh thường (không phải là tất cả) 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, dịch bệnh 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 hoặc quá đông... Các yếu tố hữu sinh thường (tuy không là tất cả) là những yếu tố phụ thuộc mật độ.

Các yếu tố môi trường tác động lên đời sống của cá thể, quần thể, quần xã... không phải đơn lẻ mà là một tổ hợp, đồng thời; nói một cách khác, cá thể, quần thể, loài... cùng một lúc phải phản ứng lại với tác động tổ hợp của các yếu tố môi trường. Tuy nhiên, trong nghiên cứu để làm sáng tỏ bản chất của các yếu tố, các nhà sinh thái phải nghiên cứu riêng rẽ từng yếu tố một bằng cách cô lập nó khỏi ảnh hưởng của các yếu tố khác trên cơ sở duy trì các yếu tố khác ở trạng thái ổn định trong tiến trình thí nghiệm.

Mỗi yếu tố môi trường khi tác động lên đời sống sinh vật được thể hiện trên mấy khía cạnh sau:

- Bản chất của yếu tố đó. Nhiều yếu tố thể hiện bản chất của mình một cách đơn giản, như nhiệt độ chẳng hạn, chỉ là nóng hay lạnh, nhưng ánh sáng thì khác vì gồm nhiều tia đơn sắc với các bước sóng khác nhau, nên khi nghiên cứu phải chỉ ra loại ánh sáng nào, tia nào.

- Cường độ hay liều lượng tác động (cao thấp, nhiều hay ít).

- Độ dài của sự tác động (ngày dài, ngày ngắn...)

- Phương thức tác động: liên tục hay đứt đoạn, chu kỳ tác động (mùa hay thưa...)

Do vậy, sự phản ứng của sinh vật đối với các tác động của một yếu tố hay tổ hợp của các yếu tố cũng "trăm phương ngàn kế", song rất chính xác và có hiệu quả tới mức kỳ diệu.

Trong sinh thái học liên quan tới tác động của các yếu tố môi trường xuất hiện 2 định luật cơ bản: định luật tối thiểu và định luật chống chịu.

Định luật tối thiểu được nhà hóa học, người Đức Justus von Liebig đề xuất vào năm 1840 trong công trình "Hóa hữu cơ và sử dụng nó trong sinh lý học và nông nghiệp", ở đây ông lưu ý rằng, năng suất mùa màng

giảm hoặc tăng tỷ lệ thuận với sự giảm hay tăng các chất khoáng bón cho nó ở đồng ruộng. Như vậy, sự sinh trưởng của thực vật bị giới hạn bởi số lượng của muối khoáng. Khi hình thành định luật tối thiểu của mình, Liebig chỉ ra rằng, "Mỗi một loài thực vật đòi hỏi một loại và một lượng muối dinh dưỡng xác định, nếu số lượng muối là tối thiểu thì sự tăng trưởng của thực vật cũng chỉ đạt mức tối thiểu".

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

Vào năm 1911, dựa trên những khái niệm của định luật tối thiểu và định luật của các yếu tố giới hạn của Bleckman (1905), nhà khoa học người Mỹ Victor E. Shelford đã kết hợp đặc tính sinh lý sinh thái của cơ thể và môi trường địa lý đưa ra định luật về tính chống chịu.

Khi áp dụng định luật chống chịu đối với sự phân bố địa lý của sinh vật, Shelford chỉ ra rằng, "Các trung tâm phân bố thường là những vùng mà ở đó các điều kiện là tối ưu (*optimum*) giành cho một số lượng tương đối lớn của các loài".

Theo định luật của Shelford, mỗi cá thể, quần thể, loài... Chỉ có thể tồn tại trong một khoảng giá trị xác định của yếu tố bất kỳ, chẳng hạn, cá rô phi sống được ở biên độ nhiệt từ 5,6 đến 41,5°C, các loài thủy sinh vật thường sống ở giá trị pH từ 6,5 đến 8,5. Khoảng xác định đó gọi là "khoảng chống chịu" hay "giới hạn sinh thái" hay "trị số sinh thái". Trong giá trị này có 2 điểm giới hạn: giới hạn dưới (tối thiểu *minimum*) và giới hạn trên (tối đa *maximum*) và một khoảng cực thuận (*optimum*) mà ở đây sinh vật sinh sống bình thường nhưng mức tiêu phí năng lượng thấp nhất. Hai khoảng ở 2 phía của cực thuận là các khoảng chống chịu.

Nếu một sinh vật có trị số sinh thái lớn đối với yếu tố nào đó thì ta nói sinh vật đó "rộng" với yếu tố đó, chẳng hạn "rộng nhiệt", "rộng muối"; còn nếu có trị số sinh thái thấp, ta nói sinh vật đó "hẹp", như "hẹp nhiệt", "hẹp muối"... Trong sinh thái học người ta hay dùng các tiếp đầu ngữ hẹp (*Cteno-*), rộng (*Eury-*), ít (*Oligo-*), nhiều (*Poly-*) đặt kèm với tên yếu tố (nhiệt độ, độ muối, độ sâu...) để chỉ một cách định tính về mức thích nghi sinh thái của sinh vật với các yếu tố môi trường (hình I.3).

Trong mỗi quan hệ giữa cơ thể và môi trường, người ta còn phát hiện một số nguyên tắc như những điều mở rộng hay bổ sung cho định luật Shelford:

- Một sinh vật có trị số sinh thái rộng đối với nhiều yếu tố thường có vùng phân bố rộng, trở thành loài phân bố toàn cầu (*cosmopolis*).

- Một sinh vật có thể có trị sinh thái rộng đối với yếu tố này, song lại hẹp đối với các yếu tố khác, loài đó sẽ có vùng phân bố hạn chế.

- Khi một yếu tố này trở nên kém cực thuận cho đời sống thì giới hạn chống chịu đối với các yếu tố khác cũng bị thu hẹp, chẳng hạn nếu hàm lượng muối nitơ thấp, thực vật đòi hỏi lượng nước cho sự sinh trưởng bình thường cao hơn so với ở hàm lượng nitơ cao.

- Trong thiên nhiên những sinh vật rơi vào điều kiện sống không phù hợp với vùng tối ưu thì một yếu tố (hay một nhóm yếu tố) khác trở nên quan trọng và đóng vai trò thay thế.

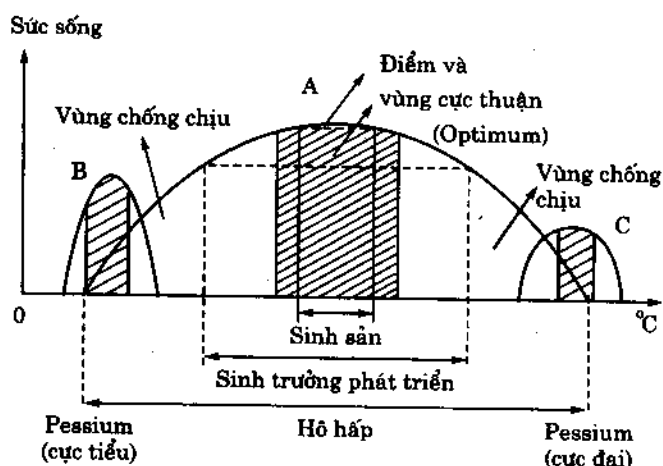
- Khi cơ thể thay đổi trạng thái sinh lý của mình (mang thai, sinh sản hay ốm đau, bệnh tật...) và những cơ thể còn ở giai đoạn phát triển sớm (trứng, ấu trùng, con non, ...) thì nhiều yếu tố của môi trường trở thành yếu tố giới hạn.

Ngay đối với một cơ thể, mỗi hoạt động chức năng cũng có những giới hạn sinh thái xác định. Sinh sản là thời điểm có sức chống chịu kém nhất so với các hoạt động khác, còn hô hấp có giới hạn sinh thái rộng nhất.

Định luật chống chịu của Shelford có ý nghĩa lý luận và thực tiễn quan trọng, cho phép chúng ta nhận biết được sự phân bố có quy luật của động, thực vật trên hành tinh cũng như sự hiểu biết về các nguyên lý sinh thái cơ bản khác trong mỗi quan hệ giữa cơ thể và môi trường.

1.6. Nơi sống (Habitat) và ổ sinh thái (Ecological niche)

Nơi sống là không gian cư trú của sinh vật hoặc là không gian mà ở đó sinh vật thường hay gặp.



Hình 1.3. Mô tả giới hạn sinh thái của loài A, B, C đối với yếu tố nhiệt độ. Hai loài B, C có trị sinh thái hẹp hơn so với loài A, nhưng loài B ưa lạnh (*Oligoctenothermal*), còn loài C ưa ấm (*Polycetenothermal*)

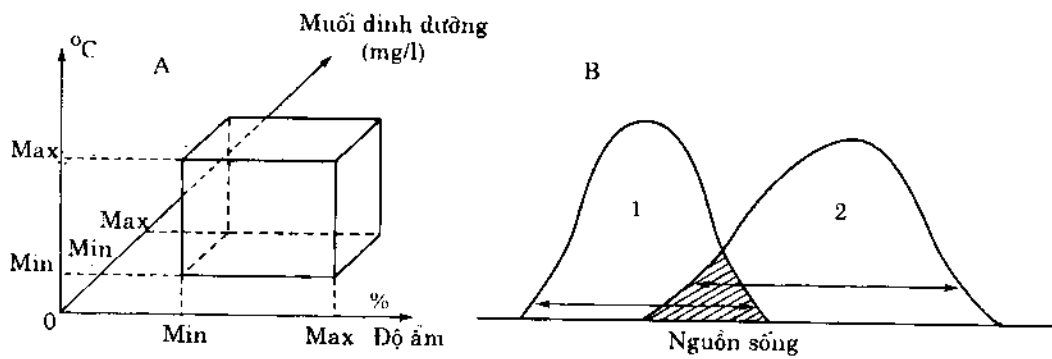
Ổ sinh thái, như Hutchinson (1957) đã định nghĩa "... là một không gian sinh thái (hay siêu không gian) mà ở đấy những điều kiện môi trường quy định sự tồn tại và phát triển lâu dài không hạn định của cá thể, loài". Đây là ổ sinh thái chung, còn ổ sinh thái thành phần là một không gian sinh thái, trong đó "các yếu tố thiết yếu đảm bảo cho hoạt động của một chức năng nào đó của cơ thể", chẳng hạn, ổ sinh thái dinh dưỡng, ổ sinh thái sinh sản... Tập hợp các ổ sinh thái thành phần sẽ có ổ sinh thái chung.

Ngoài ổ sinh thái chung và ổ sinh thái thành phần, người ta còn đưa ra khái niệm về ổ sinh thái cơ bản (fundamental niche) và ổ sinh thái thực (real niche). Khái niệm thứ nhất chỉ ra một không gian sinh thái mà loài phân bố trong đó không bị khống chế về mặt sinh học (cạnh tranh, ký sinh...), còn khái niệm thứ 2 chỉ ra một không gian mà sinh vật phân bố trong đó bị giới hạn về mặt sinh học. Chẳng hạn, giáp xác bơi nghiêng (*Gammarus duebeni*) sống "đơn độc" trong vùng nước lợ ở bờ biển nước Anh, còn trong thủy vực nước ngọt của Ireland loài này phải chung sống với một loài khác, *Gammarus pulex*.

Từ những định nghĩa trên thì nơi sống và ổ sinh thái hoàn toàn khác nhau về nội dung cơ bản của chúng và do đó, Odum (1975) đã ví nơi sống như một "địa chỉ", còn ổ sinh thái chỉ ra "nghề nghiệp" của sinh vật, cái thiết yếu đảm bảo cho sự sinh tồn của cá thể, loài.

Ổ sinh thái là một khái niệm trừu tượng, tuy là một khái niệm thông dụng, song chỉ sau G.E. Hutchinson (1965), nội dung của khái niệm mới được xác định rõ ràng.

Sinh vật sống trong ổ sinh thái nào thì thường phản ánh đặc tính của ổ sinh thái đó thông qua những dấu hiệu về hình thái của mình. Những dấu hiệu này có thể nhận biết và định lượng được, nhất là các dấu hiệu hay đặc điểm của cơ quan bắt mồi. Chẳng hạn, chiều rộng, bề dày... của mỏ chim. Chim ăn hạt có mỏ ngắn và rộng; chim hút mật có mỏ dài, mảnh; còn chim ăn thịt thì có mỏ quặp, khỏe... Trong rừng ngập mặn người ta có thể gặp 3-4 loài còng (*Uca*), những loài sống trên nền bùn ăn chất vụn hữu cơ có bộ máy hàm bình thường, còn ở những loài sống trên cát sạch, ăn thực vật sống bám (periphyton) trên các hạt cát, bộ máy hàm lại có mút lông hình thìa. Để mô tả khái niệm về ổ sinh thái, ta có thể dựng đồ thị về giới hạn sinh thái của các yếu tố để cho ta các "ổ sinh thái", từ một (tức là giới hạn sinh thái đối với một yếu tố), 2 (tức là mặt phẳng sinh thái đồ), 3 (tức là không gian 3 chiều) đến n-yếu tố (tức là không gian nhiều chiều hay siêu không gian sinh thái mà Hutchinson đưa ra), còn để chỉ "bề rộng" của ổ sinh thái ta dựng đường cong hình chuông mà ở đó trục hoành chỉ ra nguồn sống của cá thể, loài (hình I.4 A và B).



Hình 1.4. Mô tả về ổ sinh thái

A - Trên hình nêu ra 3 yếu tố cơ bản chỉ không gian 3 chiều, quy định sự tồn tại và phát triển của cá thể trong điều kiện tĩnh. Thêm n yếu tố trên trục tọa độ ta có không gian n chiều (siêu không gian).
B - Chỉ bề rộng của các ổ sinh thái của 2 loài, trong đó ổ loài 1 nhỏ hơn ổ sinh thái loài 2 và 2 loài có một phần trùng nhau về ổ sinh thái.

1.7. "Tương đồng" sinh thái (Ecological equivalence)

Những loài cùng chiếm một ổ sinh thái hay những ổ sinh thái giống nhau trong những vùng địa lý khác nhau được gọi là những loài "tương đồng" sinh thái. Một số dịch giả còn gọi đó là "đương lượng" sinh thái (Phạm Bình Quyền và nnk, 1978; Dương Hữu Thời, 1998). Trong những vùng chông chéo lên nhau thì những loài sống trong đó thường gần nhau về mặt phân loại, trong khi ở những vùng không trùng nhau thì chúng thường không có mối quan hệ họ hàng với nhau. Ở những vùng rộng lớn của hệ động vật và hệ thực vật, các quần xã sinh vật rất khác nhau về thành phần loài, nhưng ở tất cả những nơi mà các điều kiện của môi trường vật lý như nhau, không phụ thuộc vào vị trí địa lý thì thường xuất hiện những hệ sinh thái giống nhau. Những ổ sinh thái chức năng tương đồng đều chứa những nhóm sinh vật thuộc hệ động, thực vật xác định, chẳng hạn, các hệ sinh thái thảo nguyên phát triển ở những nơi có điều kiện khí hậu thích ứng, nhưng những loài *thân thảo* và động vật ăn cỏ có thể hoàn toàn khác nhau, đặc biệt nếu những vùng đó tách biệt nhau bởi những chướng ngại lớn. *Kanguru* lớn ở Ôxtrâyliya là những loài tương đồng sinh thái với bò rừng (*Bison bison*) và sơn dương (*Antelope*) của Bắc Mỹ (ở 2 lục địa này, hiện thời bò và cừu gần như thống trị)

Bảng dưới đây (bảng I.1) đưa ra ví dụ về những loài tương đồng sinh thái sống ở thảo nguyên Kansas và Chile thuộc các họ chim.

Ba loài thuộc mỗi vùng, khác nhau về ổ sinh thái dinh dưỡng được chỉ ra bằng sự khác nhau về kích thước cơ thể và kích thước của mỏ, nhưng mỗi một cặp tương đồng lại rất giống nhau về mặt hình thái, chứng tỏ chúng có ổ sinh thái giống nhau. Các loài của cặp 1 gần nhau về đặc điểm phân loại ở bậc giống, cặp 2 gần nhau ở bậc họ, còn cặp thứ 3 lại thuộc các họ khác nhau (Cody, 1974).

**BẢNG 1.1. NHỮNG LOÀI TƯƠNG ĐỒNG SINH THÁI TRONG SỐ CÁC CHIM THẢO
NGUYÊN Ở KANZAS VÀ CHILE (CODY, 1974)**

	Các cặp tương đồng sinh thái 1,2 và 3	Kích thước thân (mm)	Chiều dài mỏ (mm)	Tỷ lệ giữa bề dày và chiều dài mỏ
cặp 1	<i>Sturnella magna</i> (Kan.) <i>Pezites militaris</i> (Chil.)	236 264	32,1 33,3	0,36 0,40
cặp 2	<i>Ammatramus savannarum</i> (Kan.) <i>Sicalis luteura</i> (Chil.)	118 125	6,5 7,1	0,60 0,73
cặp 3	<i>Eromorphila alpestris</i> (Kan.) <i>Anthus correnderas</i> (Chil.)	157 153	11,2 13,0	0,50 0,42

2. CÁC MỐI QUAN HỆ CỦA CƠ THỂ VÀ MÔI TRƯỜNG

Ra đời và tiến hóa trong sinh quyển, mỗi cơ thể, quần thể... có quan hệ chặt chẽ và thống nhất với các yếu tố của môi trường để tồn tại và phát triển một cách ổn định. Dưới đây, sự chú ý của chúng ta sẽ tập trung vào mối quan hệ của sinh vật với một số yếu tố môi trường chính như nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm v. v...

2.1 Nhiệt độ và cơ thể

Nhiệt độ trên bề mặt Trái Đất nhận được chủ yếu từ Mặt Trời. Khoảng dao động nhiệt độ trên bề mặt hành tinh đạt trên 1000°C, nhưng sự sống chỉ có thể tồn tại trong giới hạn từ âm 200°C đến dương 100°C. Đa số các loài sống trong phạm vi nhiệt độ 0 - 50°C hay còn thấp hơn. Trong các suối nước nóng, một số vi khuẩn sống ở 88°C, khuẩn lam ở 80°C. Cá sóc (*Cyprinodon macularis*) ở nhiệt độ 52°C. Trong khi đó, nhiều loài lại có mặt ở điều kiện nhiệt độ rất thấp. Ấu trùng sâu ngô (*Pyrausta nubilalis*) chuẩn bị qua đông chịu được nhiệt độ - 27,2°C. Cá tuyết (*Boregonus saida*) hoạt động tích cực ở nhiệt độ - 2°C. Một số loài có giới hạn nhiệt độ rất lớn, như loài chân bụng (*Hydrobia apionensis*) từ -1 đến +60°C, còn địa phiến (*Planuria gonocephala*) từ 0,5 đến 24°C.

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

Sự phân bố nhiệt trên bề mặt Trái Đất không đều, phụ thuộc vào vĩ độ địa lý, vào thời gian ngày đêm, mùa khí hậu, đặc tính của bề mặt hấp thụ nhiệt (đất, nước, rừng, hoang mạc...), độ cao hay độ sâu (trong nước, trong đất).

Vùng xích đạo và nhiệt đới nhiệt độ thường cao, ở các vùng cực nhiệt độ lại thấp, thường dưới 0°C , nhưng sự dao động nhiệt độ của cả 2 vùng theo ngày đêm hay theo mùa nhỏ hơn so với các vùng vĩ độ trung bình. Trong môi trường nước, nhiệt độ ổn định hơn so với môi trường trên cạn thuộc cùng vĩ độ. Trên hoang mạc sự dao động nhiệt độ trong ngày đêm cực lớn. Ví dụ, ở hoang mạc Nevada (Hoa Kỳ), vào lúc 3 giờ 30 phút, nhiệt độ mặt đất 18°C , nhưng lúc 13 giờ 30 phút nhiệt độ lên đến 65°C , trong khi đó, nhiệt độ không khí tại độ cao 120cm suốt ngày chỉ dao động từ 15 đến 38°C . Nếu xuống sâu dưới đất 40 cm, nhiệt độ giảm đi và ổn định ở 30°C (Billing, 1964).

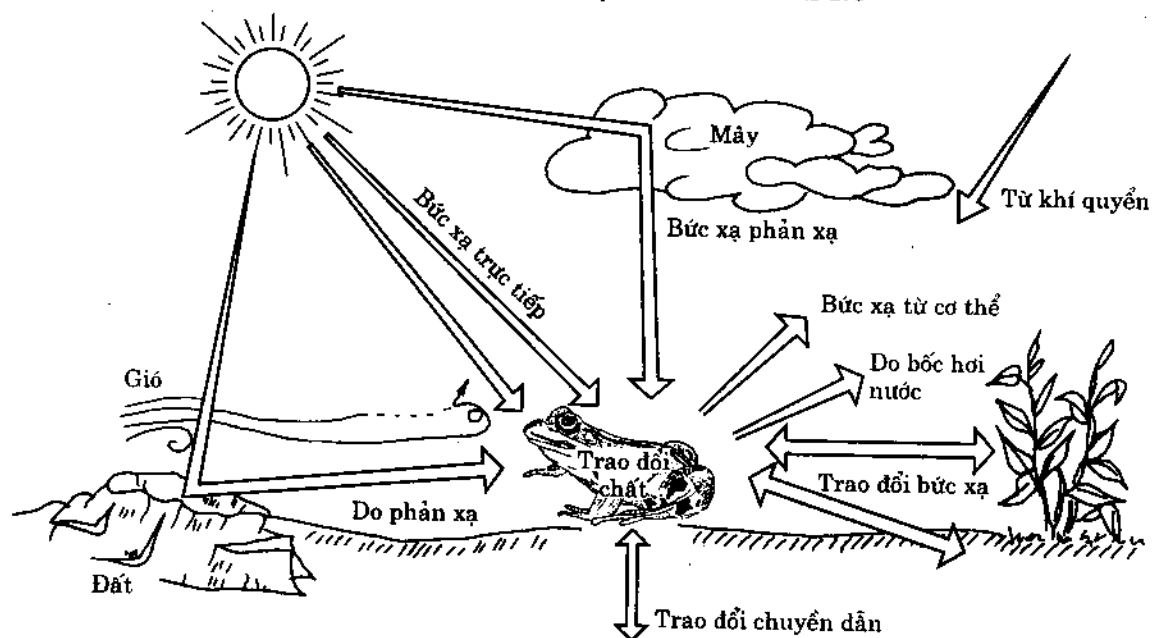
Theo độ cao, nhiệt độ cũng giảm dần (ở tầng đối lưu) với tốc độ 1°C khi lên cao 100 m ở những vùng không khí khô hay $0,6^{\circ}\text{C}/100$ m ở những vùng không khí ẩm, liên quan đến sự tăng mức "đoản khí" khi áp suất khí quyển giảm theo độ cao với tốc độ 25 mm Hg/300 m.

Ở nước, do nước có tỷ trọng cao nhất tại 4°C nên trong biến trình năm, các khối nước sâu thường xuất hiện sự phân tầng (Hình II.13, Chương II). Hiện tượng phân tầng này tồn tại vĩnh cửu ở các vùng có nhiệt độ cao (trừ nơi nước trôi, hay ở nơi nước bị nhiễu loạn mạnh...), còn ở các vùng vĩ độ ôn đới nó bị phá hủy bởi sự xáo trộn nước vào mùa xuân và mùa thu.

Nhiệt độ ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp đến đời sống của các loài, do đó, mỗi vùng nhiệt độ có những nhóm loài sinh vật đặc trưng. Liên quan với nhiệt độ, người ta chia sinh vật thành 2 nhóm lớn: nhóm biến nhiệt (*Poikilotherm*) và nhóm đẳng nhiệt (*homeotherm*). Ở nhóm đầu, nhiệt độ cơ thể biến thiên theo nhiệt độ môi trường, còn ở nhóm 2, nhiệt độ cơ thể luôn ổn định nhờ có cơ chế điều hòa nhiệt riêng hoặc những tập tính sinh thái (ngủ đông, ngủ hè, di cư...). Ở nhóm biến nhiệt, điều chỉnh nhiệt độ chỉ bằng các tập tính sinh thái (chuyển vào nơi có nhiệt độ thích hợp hoặc sống "tiềm sinh").

Liên quan đến nhiệt, sự phân chia khác thỏa đáng hơn khi dựa trên sự trao đổi nhiệt của chúng: nhóm nội nhiệt (*endotherm*) và nhóm ngoại nhiệt (*ectotherm*). Nhóm thứ nhất điều hòa nhiệt nhờ sự sản sinh nhiệt từ bên trong cơ thể của mình, còn nhóm thứ 2 dựa vào nguồn nhiệt ở bên ngoài. Nhóm nội nhiệt gồm các loài chim, thú; nhóm thứ 2 gồm các loài động vật khác, thực vật, nấm và các Protista. Cách phân chia này cũng chỉ là tương đối bởi vì nhiều loài bò sát, cá và côn trùng (chẳng hạn ong, cá miệng rộng *Stomias*, ...) lại sử dụng nhiệt từ cơ thể mình để điều hòa thân nhiệt trong một thời gian ngắn; ở một số thực vật (như *Philodendron*), nhiệt trao đổi có thể duy trì một hằng số nhiệt ở hoa, và có một số chim, thú lại giảm hay ngừng khả năng nội nhiệt ở các nhiệt độ cực trị (Bartholomew, 1982).

Cơ chế trao đổi nhiệt điển hình được chỉ ra ở hình I.5



Hình I.5. Sơ đồ cơ chế của các con đường trao đổi nhiệt giữa sinh vật ectotherm và sự biến đổi trong các lĩnh vực môi trường (Tracy, 1976, trích từ Kormondy, 1996)

Tất nhiên, không phải tất cả các loài đều dập khuôn theo sơ đồ này mà có những thay đổi nào đó, chẳng hạn, ở một số loài đặc biệt có những đặc tính cố định (như thực vật sa mạc có lá óng ánh, nhẵn bóng, phản xạ ánh sáng tốt); một số chỉ đơn giản phản ứng lại bằng tập tính (như nhiều loại bò sát tìm chỗ ẩn nấp trong bóng râm khi nhiệt độ cao), số khác lại có tập tính tinh tế hơn (như cào cào "biết" cách phơi nắng).

Những sinh vật *ectotherm*, nói nôm na, gần giống như một "hộp đen" bất động, không sống khác, nên nhiệt độ cơ thể thay đổi hoàn toàn phụ thuộc vào nhiệt độ môi trường, bởi vì năng lượng điều hòa của chúng, nhất là ở thực vật, cực kỳ hạn chế. So với nhóm *endotherm*, quá trình hình thành nhiệt hay tích tụ và thải nhiệt của động vật biến nhiệt rất thấp. Chẳng hạn, cá chép nặng 105g trong một ngày đêm thải ra 10,2 kcal/kg cơ thể dưới dạng nhiệt, trong khi một con sáo nặng 75g trong thời gian như thế thải ra 270 kcal/kg cơ thể.

Ảnh hưởng của nhiệt độ lên các loài trao đổi nhiệt ngoài (*ectotherm*) khác nhau rất khác nhau. Trong giới hạn sinh thái, tốc độ trao đổi chất của sinh vật tăng khi nhiệt độ tăng, ngược lại, tốc độ đó giảm khi nhiệt độ giảm.

Khi nghiên cứu về mối quan hệ giữa nhiệt độ và tốc độ phát triển của động vật biến nhiệt, Van t' Hoff (1887) đã đưa ra công thức tính "hệ số nhiệt" (Q_{10}) như sau:

$$Q_{10} = \left(\frac{y_1}{y_2} \right)^{\frac{10}{x_1 - x_2}}$$

$$\text{hay} \quad \log Q_{10} = 10 (\log y_1 - \log y_2) \times \frac{1}{x_1 - x_2}$$

trong đó y là tốc độ phát triển, còn x là nhiệt độ (°C).

Sau đó, J. Arrhenius (1889) lại đưa ra công thức:

$$\frac{y_2}{y_1} = e^{\frac{1}{2} \mu \left(\frac{1}{x_1} - \frac{1}{x_2} \right)}$$

$$\text{hay} \quad \mu = 4,6 (\log y_2 - \log y_1) \times \frac{1}{\left(\frac{1}{x_1} - \frac{1}{x_2} \right)}$$

Ở đây, y là tốc độ phát triển, x là nhiệt độ (°C) còn μ là hệ số.

Hệ số Q_{10} theo Van t' Hoff dao động trong khoảng 2 - 3, còn μ , theo J. Arrhenius dao động trong phạm vi 12000 - 16000.

Theo Van t'Hoff, chẳng hạn với $Q_{10} = 2,5$ có nghĩa rằng, nhiệt độ mỗi khi tăng lên 10°C thì tốc độ phản ứng (hay tốc độ tăng trưởng, tốc độ trao đổi chất) của sinh vật tăng lên 2,5 lần. Như vậy, hạn chế của cả 2 công thức trên ở chỗ, hai ông cho rằng, ảnh hưởng của nhiệt độ lên tốc độ phát triển của động vật giống như ảnh hưởng của nhiệt độ đối với các phản ứng hóa học.

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 đây:

$$Y(x-a) = k \quad (1)$$

Ở đây: Y: thời gian cần để hoàn thành một giai đoạn hay một chu kỳ phát triển của con vật tại nhiệt độ x của môi trường; a và k là các hằng số thực nghiệm, trong đó a được gọi là nhiệt độ ngưỡng của sự phát triển; x-a là nhiệt độ hữu hiệu cho sự phát triển, còn k là tổng nhiệt ngày cần cho con vật để hoàn thành chu kỳ phát triển của mình.

Tốc độ phát triển y là số nghịch đảo của Y.

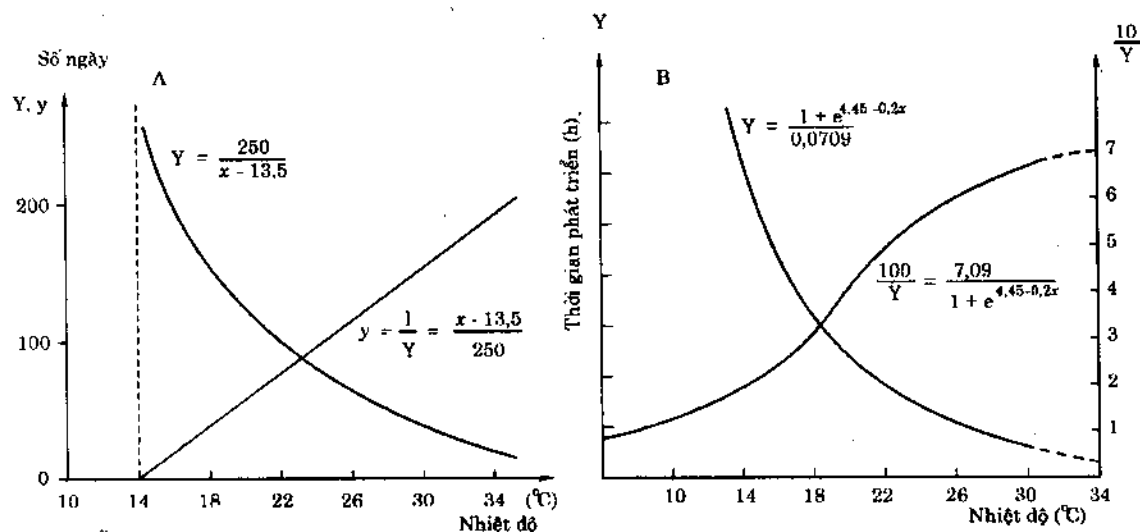
$$y = \frac{1}{Y} \quad \text{hay} \quad y = \left(\frac{k}{x-a} \right)^{-1} \quad (2)$$

Trên trục tọa độ, đường cong của (1) là đường hypecbon, của (2) là một đường thẳng.

Khi nghiên cứu tốc độ tăng trưởng của các loài côn trùng, một số tác giả như Davidson chẳng hạn, lại đưa ra công thức tính sau:

$$Y = \frac{1 + e^{(a-bx)}}{k}, \quad y = \frac{k}{1 + e^{(a-bx)}}$$

Các số a, b, k, là những hằng số thực nghiệm và trên trục tọa độ đường cong tương ứng của 2 hàm số trên có dạng đường hypecbon và sigmoit (hình I.6)



Hình 1.6. Đường cong biểu hiện thời gian phát triển Y và tốc độ phát triển của côn trùng theo phương trình 1(A) và 2(B). A: của ruồi hai quả *Ceratitidis capitata* với $a = 13,5^{\circ}\text{C}$, $k = 250^{\circ}\text{C}/\text{ngày}$. B: của ruồi giấm *Drosophila melanogaster* (giai đoạn trứng) với $a = 4,45$; $b = 0,207$; $k = 0,0709$.

Như vậy, không giống như động vật đẳng nhiệt (nội nhiệt) nói chung, trong giới hạn sinh thái của mình, động vật biến nhiệt trong phát triển đòi hỏi sự kết hợp giữa thời gian và nhiệt độ và sự kết hợp đó thường được quy vào "thời gian sinh lý" hay nói một cách khác: thời gian đối với động vật biến nhiệt là sự phụ thuộc nhiệt độ, đương nhiên, nó có thể "đứng yên" khi nhiệt độ thấp dưới ngưỡng. Khái niệm nhiệt độ-ngày là khái niệm quan trọng giúp chúng ta hiểu "cách định giờ" của sự kiện và dĩ nhiên, cả về sự biến động quần thể của động vật biến nhiệt.

Sự phản ứng của cơ thể động vật biến nhiệt với nhiệt độ không cố định. Chúng chịu tác động của nhiệt độ mà chúng đã trải qua trong quá khứ. Nếu ta đưa chúng vào nơi có nhiệt độ tương đối cao hay tương đối thấp, chúng sẽ phản ứng thuận một cách thích nghi với chiều tăng hoặc giảm nhiệt độ. Quá trình này gọi là quá trình làm hợp khí hậu đối với con vật trong điều kiện thí nghiệm (acclimation) hay thuận hóa trong điều kiện tự nhiên (acclimatization).

Những loài động, thực vật sống ở nơi nhiệt độ quá thấp (ở các cực) hoặc quá cao (ở hoang mạc) có những cơ chế riêng để duy trì cuộc sống của mình, chẳng hạn có lông dày, nhiều mỡ (ở thú) hay có các khoang chống nóng (ở côn trùng hoang mạc) và những tập tính đặc biệt. Những động vật đẳng nhiệt (hay endotherm) sống ở xứ lạnh thường giảm bớt các phần thò ra (tai, đuôi) so với những loài tương tự sống ở xứ nóng (quy tắc Allen). Đối với động vật đẳng nhiệt (chim, thú) thuộc một loài hay những loài gần nhau thì ở vĩ độ cao có kích thước có thể lớn hơn so với những dạng đó ở vĩ độ thấp, đối với động vật biến nhiệt thì có hiện tượng ngược lại do liên quan với bề mặt trao đổi chất của cơ thể (quy tắc Bergmann). Chẳng hạn, chim cánh cụt (*Aptenodytes*

forsteri) ở Nam Cực có chiều dài thân 100-120cm, nặng 34,4kg, trong khi một loài khác gần với nó (*Spheniscus mendiculus*) ở xích đạo chỉ có chiều dài thân 44,5 cm và nặng 4,5-5,0 kg. Chiều dài trung bình của đầu thỏ (*Lepus timidus*) ở Hà Lan dài 70-73 cm, ở bắc Liên Xô cũ-77,8; bắc Sibery-87,5 cm. Nhiều loài lưỡng cư, bò sát... có kích thước lớn thường gặp ở vĩ độ thấp hơn so với các nơi ở vĩ độ cao.

Gloger còn phát biểu rằng, "sự thay đổi màu sắc thân phụ thuộc vào nhiệt độ và độ ẩm. Ở hoang mạc nóng và khô ráo thân có màu vàng, còn ở vùng cực lạnh, thân có màu trắng".

Nói chung, mỗi sinh vật đều có ngưỡng sinh thái riêng, nên chúng phân bố trong những vùng khí hậu (nhiệt độ) đặc trưng. Sự phân bố của chúng bị giới hạn thường bởi các điều kiện dưới cực thuận (sub-optimum), cái đó dẫn đến giảm sức tăng trưởng và sinh sản hoặc làm tăng mức tử vong của loài. Điều kiện dưới cực thuận thường có quan hệ với các yếu tố khác để tạo nên những ảnh hưởng tổng hợp lên sinh vật. Cũng vì vậy, những quy tắc của Allen, Bergmann và Gloger.. chỉ là tương đối.

2.2. Nước và độ ẩm của môi trường trên cạnh đối với đời sống sinh vật

Mọi sự sống tồn tại được là nhờ có nước. Nước chiếm 50-70% khối lượng cơ thể, thậm chí đến 99% như ở sữa. Nước là môi trường sống của thủy sinh vật, đồng thời là môi trường cho các phản ứng sinh hóa diễn ra trong tế bào của cơ thể sống.

Dưới tác động của nhiệt độ, nước luôn bốc hơi từ mọi bề mặt, kể cả các sinh vật đẳng nhiệt và biến nhiệt, tạo nên độ ẩm của không khí. Độ ẩm càng thấp, nhiệt độ càng cao, gió càng mạnh, tốc độ bốc hơi và thoát hơi nước càng lớn. Do vậy, cơ thể luôn luôn bị mất nước, buộc sinh vật phải có cơ chế ngăn cản sự thoát hơi nước và lấy nước bổ sung từ môi trường: hút qua rễ, một phần qua thân... đối với các loài thực vật; uống nước hay lấy nước qua thức ăn... đối với các loài động vật. Tất nhiên, do nhu cầu nước khác nhau, do khả năng giữ nước của cơ thể khác nhau... mà các sinh vật phản ứng khác nhau với độ ẩm khác nhau của môi trường và phân bố rất khác nhau trên lục địa.

Độ ẩm của không khí bao hàm trong 2 khái niệm: độ ẩm tuyệt đối và độ ẩm tương đối. Độ ẩm tuyệt đối là khối lượng hơi nước bão hòa trong một đơn vị không khí (số gam nước chứa trong 1kg không khí). Do lượng hơi nước chứa trong không khí (khí bão hòa) phụ thuộc vào nhiệt độ và áp suất nên ta có khái niệm về độ ẩm tương đối. Đó là tỷ số giữa lượng hơi nước thực tế chứa trong không khí và lượng hơi nước có thể bão hòa trong cùng điều kiện nhiệt độ và áp suất.

Độ ẩm tương đối đo được bằng các loại ẩm kế, kể cả ẩm kế tự ghi.

Trong các nghiên cứu sinh thái học nói chung, ngoài việc đo độ ẩm tương đối, người ta còn sử dụng đại lượng gọi là "độ hụt bão hòa". Độ hụt bão hòa là hiệu số giữa áp suất hơi nước trong điều kiện bão hòa và áp suất hơi nước trong thực tế. Bởi vậy, sự bốc hơi nước thường tỷ lệ thuận với độ hụt bão hòa chứ không phải với độ ẩm tương đối.

Mỗi một loài sinh vật có một giới hạn chịu đựng riêng đối với độ ẩm. Người ta chia chúng thành 2 nhóm lớn: nhóm ưa ẩm (hydrophil) và nhóm ưa khô (xerophil). Giữa chúng có thể có nhóm ưa ẩm vừa (mesophil). Nhóm đầu gồm những loài thích nơi rất ẩm, còn nhóm thứ 2 thích nghi với nơi rất khô, kể cả sống trong không khí và trong đất.

Sự khô hạn là yếu tố sinh thái rất quan trọng, ảnh hưởng rất mạnh lên đời sống của sinh vật, đặc biệt là thực vật trên cạn. Động vật khi bị khô hạn có thể tìm đến những nơi thích hợp để sống, tránh sự thoát hơi nước của cơ thể.

Thực vật lấy nước từ đất qua hệ thống rễ, nhưng hầu như (97-99%) nước bị thoát khỏi bề mặt lá (hiện tượng thoát hơi nước). Đó cũng là chiến lược tổng quát của các hệ sinh thái. Nước thoát khỏi cây mới tạo nên "dòng nước" liên tục mang muối dinh dưỡng từ môi trường ngoài lên lá để thực vật tổng hợp các chất hữu cơ trong quá trình quang hợp. Nếu như nước và muối khoáng không bị hạn chế thì sự tăng trưởng của thực vật trên mặt đất tỷ lệ thuận với nguồn năng lượng trải xuống Trái Đất. Song thực tế, phần lớn năng lượng đó biến thành nhiệt, đảm bảo cho sự thoát hơi nước một cách ổn định. Do vậy, sự tăng trưởng của thực vật lại tỷ lệ thuận với sự thoát hơi nước. Ngoài việc tạo dòng dinh dưỡng đi từ môi trường qua thân lên lá, sự thoát hơi nước còn làm mát lá, tránh sự hủy hoại hoạt động của các enzym... tham gia vào quá trình quang hợp. Tất nhiên, hoạt động này lại đòi hỏi một năng lượng trao đổi chất xác định, gây nên những hạn chế đối với sự vận chuyển nước và muối dinh dưỡng. Những mối quan hệ trên hoàn toàn không đơn giản. Do vậy, ta dễ dàng hiểu được, ở đồng cỏ lượng thoát hơi nước lớn hơn ở rừng, song năng suất lại thấp. H.Odum, R.F.Pigeon (1970) còn chỉ ra rằng, nếu không khí quá ẩm (độ ẩm tương đối gần 100%), thường gặp trong các rừng nhiệt đới, thì các cây gỗ giảm sinh trưởng và có lẽ, phần lớn các loài của thảm rừng là các loài bì sinh (Epiphyta) do mất "lực hút" nước.

Khi nghiên cứu về năng suất sơ cấp của các quần xã thực vật cao đỉnh, M.L. Rosenzweig (1968) đã mô tả mối quan hệ giữa sản lượng sơ cấp tinh và lượng thoát hơi nước của thực vật bằng phương trình sau:

$$\lg P_N = (1,66 \pm 0,27) \lg AE - (1,66 \pm 0,07)$$

Ở đây, P_N : năng suất sơ cấp tinh của phân trên mặt đất (mg/m^2),
 AE : lượng thoát hơi nước thực tế hàng năm (ml).

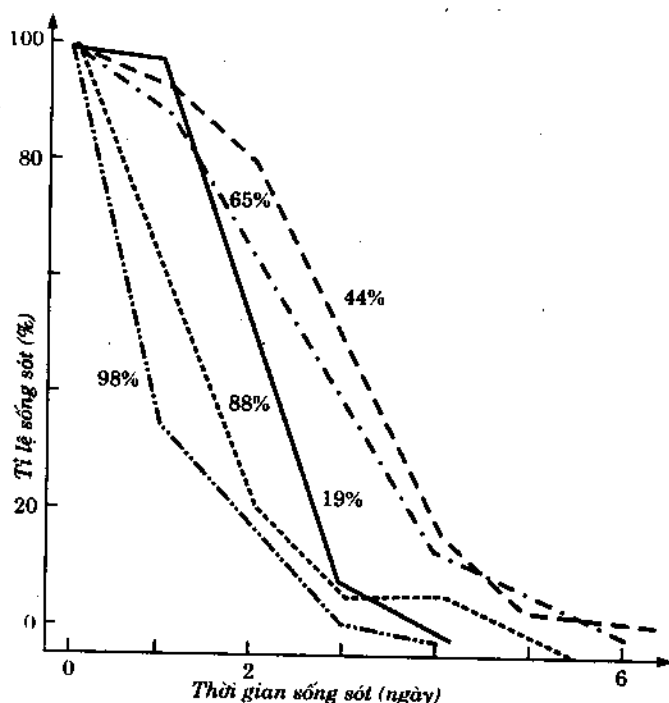
Tỷ số giữa sự tăng trưởng (năng suất sơ cấp nguyên) và lượng thoát hơi nước của thực vật gọi là "hiệu quả thoát hơi nước". Đại lượng này là số gam chất khô được tích lũy khi 1000g nước thoát hơi qua thực vật. Đối với các cây nông nghiệp và hoang dại, giá trị này đạt đến 2 hoặc nhỏ hơn, còn những cây chịu hạn, thường cao hơn.

Nước trong đất được cấp bởi nước mưa, băng tuyết và nước mao dẫn từ dưới lên tạo ra độ ẩm của đất. Nước trong đất nằm ở 2 dạng: nước tự do và nước liên kết với các cấu tượng đất. Loại nước này cây không thể hấp thụ được. Đất xốp tạo nên nhiều khe hở, làm cho đất thoáng khí, nước dễ mao dẫn và các lông hút của rễ mới len lỏi trong đất kiếm nước và muối khoáng. Song, nếu khe đất có đường kính nhỏ hơn $0,2-0,8\mu m$, rễ cây cũng không xâm nhập xuống được. Bởi vậy, đất càng mịn, khả năng giữ nước càng tốt, nhưng càng yếm khí, cây vẫn chết. Ngược lại, đất quá xốp, khả năng giữ nước kém, đất trở nên khô hạn. Liên quan đến cấu trúc vật lý của đất và độ ẩm của đất người ta đưa ra khái niệm "độ héo vĩnh viễn" của thực vật, tức là lượng nước (tính bằng %) còn trong đất mà ở đấy cây bắt đầu héo và chết. Độ héo vĩnh viễn cao ở đất than bùn rồi giảm đi ở đất limon-bùn, đạt cực tiểu ở cát thô.

Độ ẩm ảnh hưởng rất mạnh lên các quá trình sinh lý của động vật: khả năng sinh trưởng, sinh sản, mức độ tử vong và tuổi thọ, nhất là đối với các động vật trao đổi nhiệt ngoài. Ở đa số côn trùng khi độ ẩm giảm thấp, tức là độ hút bão hòa cao, tuổi thọ của chúng rút ngắn do sự mất nước. Ngược lại, khi độ ẩm quá cao ở điều kiện nhiệt độ thấp thì tỷ lệ tử vong của côn trùng lại càng lớn (hình 1.7.)

Như vậy, ta thấy rằng, ảnh hưởng của độ ẩm liên quan chặt chẽ với nhiệt độ. Chúng chi phối rất mạnh đến đời sống của sinh vật khi tác động đồng thời. Cặp nhiệt-ẩm có ý nghĩa sinh thái cực kỳ lớn, quyết định đến sự phân bố của các loài.

Sống trong những điều kiện độ ẩm khác nhau, đặc biệt trong điều kiện khô hạn, sinh vật có những thích nghi cũng rất đặc trưng.



Hình 1.7. Thời gian sống của côn trùng (*Glossina tachinoides*) tại các ngưỡng độ ẩm khác nhau ở $30^{\circ}C$

Những loài thực vật sống ở nơi khô hạn có 3 khuynh hướng thích nghi:

- Tích nước trong cơ thể hoặc ở rễ dưới dạng củ hay trong thân, trong lá (mủ xương rồng, lá mọng nước...)

- Chống sự thoát hơi nước. Phương thức này rất đa dạng: Lá thu hẹp, biến thành lá kim hay thành gai; rụng lá trong mùa khô (rừng khộp ở Tây Nguyên); hình thành lớp biểu mô sáp không thấm nước, các khí khổng ít, nằm sâu ở đáy các khoang..., một số cây ở nơi quá khô hạn chuyển sang trạng thái gần như không cần nước (cây *Platyserium*) vào mùa khô, hoặc trốn hạn (cây ra hoa, kết trái rất nhanh, trước cả khi có lá lúc có nước), tồn tại chủ yếu ở dạng hạt,...

- Tăng khả năng tìm nguồn nước: Rễ dài để chui sâu, hoặc rễ trải ra rất rộng trên sát mặt đất để "hút sương" đêm, hoặc hình thành các rễ phụ trên cây, tăng khả năng hấp thụ nước (cây si, da...)

Khả năng thích nghi của động vật đối với điều kiện khô hạn cũng đa dạng không kém, nhất là những tập tính sinh lý sinh thái. Ở chúng có vỏ bọc không thấm nước, nhiều loài (gặm nhấm, sơn dương...) sống ở hoang mạc có các tuyến mồ hôi rất kém phát triển. Chúng có nhu cầu nước thấp, lấy nước từ thức ăn, thải phân khô, bài tiết ít nước tiểu, một số (lạc đà) sử dụng cả nước nội bào (oxy hóa mỡ dự trữ). Những động vật kém chịu hạn hay ưa độ ẩm cao thường hoạt động vào ban đêm, trong các bóng râm và trốn tránh vào các hang hốc... trong những lúc khô nóng...

2.3. Tác động tổng hợp của nhiệt độ - độ ẩm lên đời sống sinh vật

Như trên đã chỉ ra, nhiệt độ và độ ẩm (hay lượng mưa) là 2 yếu tố rất quan trọng của khí hậu, song ảnh hưởng của yếu tố này lên sinh vật còn bị chi phối bởi yếu tố khác. Trong mối tác động tương hỗ giữa chúng lên đời sống thì ảnh hưởng của chúng không chỉ phụ thuộc vào những giá trị tương đối mà cả vào những giá trị tuyệt đối của mỗi yếu tố. Chẳng hạn, nhiệt độ có thể trở thành yếu tố giới hạn đối với cơ thể nếu độ ẩm lại gần với các cực trị của nó, nghĩa là cực cao hoặc cực thấp. Cũng đúng như vậy, độ ẩm tác động mạnh lên cơ thể khi nhiệt độ hoặc quá cao hoặc quá thấp.

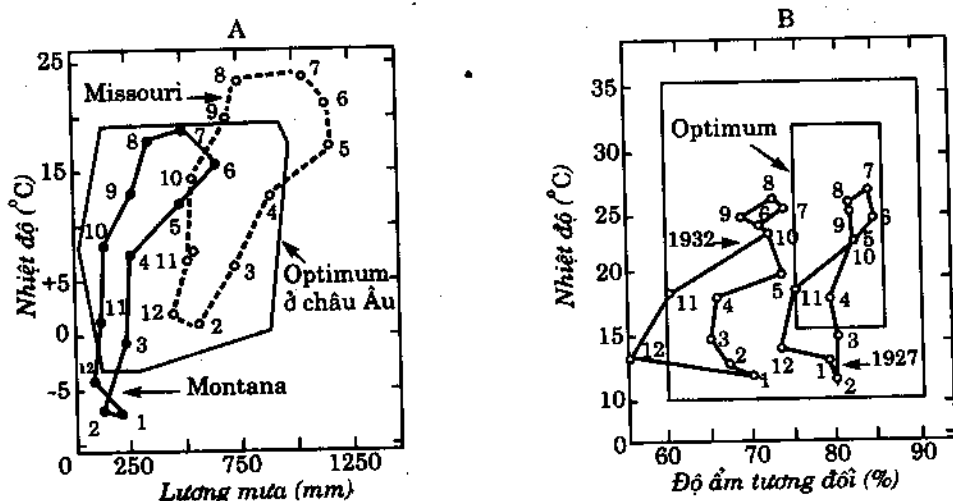
Sự tác động tổng hợp của nhiệt độ - độ ẩm quyết định đến bộ mặt khí hậu của một vùng địa lý xác định và do đó, quy định giới hạn tồn tại của các quần xã sinh vật, trước hết đối với thảm thực vật. Sự phân bố của các khu sinh học (đồng rêu, rừng lá rộng, rụng lá theo mùa, hoang mạc) là dẫn xuất chính của hai yếu tố nhiệt độ - lượng mưa của các vùng trên Trái Đất.

Khí hậu của một vùng phụ thuộc vào nhiều yếu tố, song sự tương tác giữa lục địa - biển trực tiếp cũng làm cho nền khí hậu thay đổi cơ bản. Do những đặc tính vật lý của nước (hấp thụ nhiệt và thải nhiệt chậm; tỏa nhiệt khi đóng băng, thu nhiệt khi tan băng và bay hơi...), nên khí hậu vùng biển hay ven các hồ lớn dịu hơn. Dựa vào mối tương tác đó, trên tổng thể khí hậu

được phân thành khí hậu lục địa và khí hậu duyên hải (khí hậu biển). Khí hậu lục địa được đặc trưng bởi nhiệt độ và độ ẩm đều có các giá trị tại các giới hạn cực trị, còn khí hậu duyên hải dịu hơn, biên độ dao động của nhiệt - ẩm đều thấp, thuận lợi cho đời sống của sinh vật.

Để mô tả mối quan hệ nhiệt - ẩm quy định đời sống của một loài hay ở mức tổ chức cao hơn (quần xã) người thiết lập bản đồ nhiệt - ẩm hay còn gọi là khí hậu đồ. Trên các trục của hệ tọa độ thường, ta đặt các điểm tương quan giữa nhiệt độ và độ ẩm (hay lượng mưa) theo giá trị trung bình của chúng hàng tháng rồi nối chúng lại với nhau, ta sẽ có một hình 12 góc. Đó là khí hậu đồ của một vùng sinh thái xác định trong năm (hình 1.8). Khí hậu đồ được ứng dụng trong nhiều mục đích như để so sánh khí hậu của các vùng với nhau giúp cho việc thuần hóa, di giống các đối tượng vật nuôi và cây trồng, hoặc so sánh điều kiện khí hậu thuộc những năm khác nhau để dự báo sự biến động số lượng của động vật, nhất là tình hình sâu bệnh. Khí hậu đồ còn giúp ta thiết lập nên các phòng thí nghiệm về sinh thái học để nghiên cứu các yếu tố sinh thái riêng biệt và nhịp điệu của chúng nhằm hiểu chức năng đích thực của chúng trong điều kiện tự nhiên.

Người ta còn thành lập biểu đồ của các cặp yếu tố khác như nhiệt - muối ở môi trường biển. Do vậy, biểu đồ của các cặp yếu tố còn có tên chung là "Sinh thái đồ".



Hình 1.8. Khí hậu đồ

A. Nhiệt độ và lượng mưa trung bình tháng của vùng Havre (bang Montana) nơi mà loài chim trĩ *Perdix perdix* nhập vào có khả năng sinh sản tốt và của vùng Columbia (bang Missouri), nơi không thể thuần hóa được loài chim trên khi so sánh với vùng phân bố phổ biến của *Perdix perdix* ở Trung Âu (Twomey, 1936).

B. Điều kiện nhiệt độ - độ ẩm ở Tel - Avis (Israel) trong những năm khác nhau so với vùng tối ưu (hình vuông trong) và vùng thuận lợi (hình vuông ngoài) đối với loài ruồi Địa Trung Hải *Ceratitis capitata* Bodenheimer, 1937).

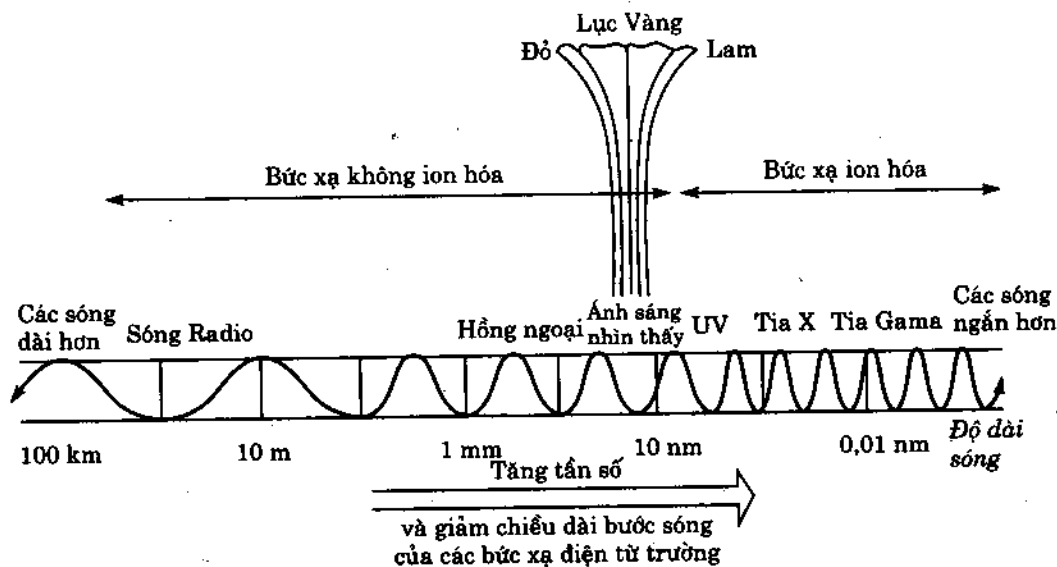
2.4. Ánh sáng và đời sống sinh vật

Ánh sáng cũng như nhiệt độ, độ ẩm... vừa là yếu tố điều chỉnh vừa là yếu tố giới hạn đối với đời sống sinh vật, đặc biệt là thực vật. Thực vật cần ánh sáng như động vật cần thức ăn, cho nên ánh sáng được coi là "nguồn sống" của nó (Tilman, 1982).

Bức xạ Mặt Trời là một "dãy nguồn" liên tục, gồm một phổ rộng các dải sóng, từ cực ngắn (tần số cao) đến các tia có bước sóng rất dài (tần số thấp) (hình 1.9).

Tuy nhiên, quang hợp của thực vật chỉ xuất hiện ở phổ ánh sáng mà mắt người có thể nhìn thấy được với các bước sóng từ 3800 đến 7100 Å (thường 4000 - 7000 Å). Ánh sáng này được gọi là "bức xạ quang hợp tích cực" và chiếm 44% tổng bức xạ Mặt Trời chiếu xuống Trái Đất. Trong tự nhiên, một số sắc tố của vi khuẩn (gọi là bacterioclorophin) có đỉnh hấp thụ ánh sáng ở bước sóng 8000, 8500 và 8700-8900 Å. Do vậy, nguồn sống hay năng lượng được sử dụng trong quang hợp cũng bị giới hạn.

Năng lượng bức xạ Mặt Trời chiếu xuống mặt Trái Đất không đều, phụ thuộc vào hàng loạt yếu tố (xem thêm ở chương IV).



Hình 1.9. Phổ sóng các tia bức xạ từ Mặt Trời

Trong môi trường nước, ánh sáng chiếu qua bị thay đổi rất lớn về thành phần các bước sóng, cường độ chiếu sáng và độ dài của ngày. Theo độ sâu, ở nước thật sạch, cường độ bức xạ của tia đỏ giảm đến 1% tại độ sâu 4m, trong

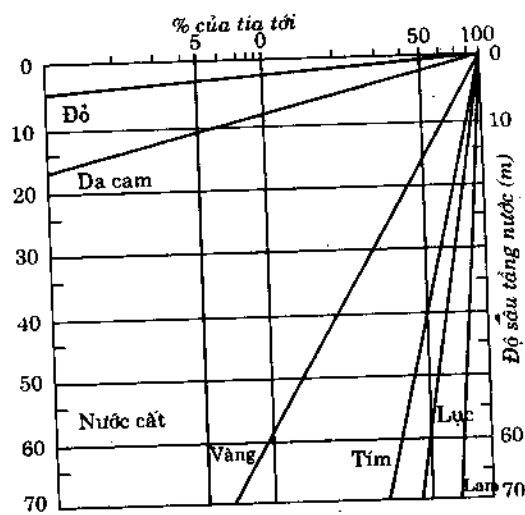
khi đó ánh sáng lam (blue) chỉ giảm khoảng 70% tại độ sâu 70m (hình I.10). Ánh sáng tím (violet) và đỏ ở hai cực của phổ nhìn thấy lại mất đi nhanh hơn so với các tia nằm giữa chúng.

Đối với thực vật, khả năng quang hợp của lá biến động đến hàng trăm lần. Khả năng đó được xác định như tốc độ quang hợp khi bức xạ tới bão hòa, nhiệt độ ở điều kiện cực thuận, độ ẩm tương đối cao, còn hàm lượng CO_2 , O_2 bình thường.

Khả năng quang hợp của các loài thực vật C_3 và C_4 khác nhau rất đáng kể. Ở thực vật C_4 , nhịp điệu quang hợp tiếp tục tăng khi cường độ bức xạ quang hợp tích cực vượt ngoài cường độ bình thường trong thiên nhiên (như ở *Zea mays*, *Saccharum officinale*, *Sorghum vulgare* v.v.). Nhóm thực vật C_4 có tới hàng nghìn loài thuộc 17 họ, nhiều nhất là các họ *Amaranthaceae*, *Protulacaceae* và *Chenopodiaceae*. Ở thực vật C_3 , nhịp điệu quang hợp tăng khi cường độ chiếu sáng rất thấp, nhất là ở các cây ưa bóng (như rêu). Thực vật C_3 gồm *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium repens*, tất cả các cây *Quercus*, *Fagus*, *Beluta* và *Pinus*...

Liên quan đến cường độ chiếu sáng, thực vật được chia thành nhóm cây ưa sáng và cây ưa bóng. Cây ưa sáng tạo nên sản phẩm quang hợp cao khi điều kiện chiếu sáng tăng lên, nhưng nói chung, sản phẩm quang hợp đạt cực đại không phải trong điều kiện cường độ chiếu sáng cực đại mà ở cường độ vừa phải (optimum). Ngược lại, cây ưa bóng cho sản phẩm quang hợp cao ở cường độ chiếu sáng thấp. Những cây chịu bóng là những dạng vừa sống được ở nơi có cường độ chiếu sáng thấp và cao, nhưng nhịp điệu quang hợp tăng khi sống ở nơi chiếu sáng tốt. Do đặc tính đó mà thực vật sống phân tầng, tạo nên những tầng ưa sáng và vượt sáng, dưới chúng là các cây ưa bóng. Nơi ít ánh sáng là những cây chịu bóng.

Liên quan với độ dài chiếu sáng, thực vật còn được chia thành nhóm cây ngày dài và cây ngày ngắn. Cây ngày dài là cây ra hoa kết trái cần pha sáng nhiều hơn pha tối, còn ngược lại, cây ngày ngắn đòi hỏi độ dài chiếu sáng khi ra hoa kết trái ngắn hơn. Những loài thuộc ngành Tảo đỏ (*Rhodophyta*) sống ở



Hình I.10. Sự suy giảm của các tia đơn sắc trong nước cất

thêm lục địa không chỉ thích nghi với cường độ chiếu sáng rất thấp mà cả độ dài chiếu sáng cũng rất ngắn vì chúng có nhóm sắc tố quang hợp bổ sung (Phycoerythrin), hấp thụ được nguồn năng lượng rất thấp của bức xạ Mặt Trời.

Khác với thực vật, ánh sáng không có "giới hạn thích hợp" đối với động vật. Hầu hết các loài động vật đều có khả năng phát triển trong tối và ngoài sáng, mặc dầu tác động của các loại bức xạ ánh sáng không phải không ảnh hưởng đến các quá trình trao đổi chất của động vật. Tia tử ngoại ở liều lượng nhất định thúc đẩy quá trình tạo thành vitamin D, còn ở liều lượng cao gây ra sự hủy hoại chất nguyên sinh, ung thư da... Các tia cực ngắn (tia x, α , β) còn gây cho cơ thể những đột biến về gen. Tuy nhiên, động vật cũng được chia thành 2 nhóm: nhóm ưa hoạt động về đêm và nhóm ưa hoạt động ban ngày. Nhóm hoạt động 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 chim, thú. Do vậy, động vật thường có màu sắc, đôi khi rất sặc sỡ (côn trùng) như những tín hiệu sinh học. Ở những loài ưa hoạt động ban đêm, màu sắc không phát triển và thân thường xỉn đen. 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 tại những vùng không có ánh sáng, cơ quan thị giác tiêu giảm hoàn toàn, nhường cho sự phát triển của cơ quan xúc giác và cơ quan phát sáng. Cơ quan phát sáng phát ra ánh sáng lạnh, gọi là ánh sáng sinh học, để nhận biết đồng loại hoặc sử dụng trong các mục đích khác như để bắt mồi...

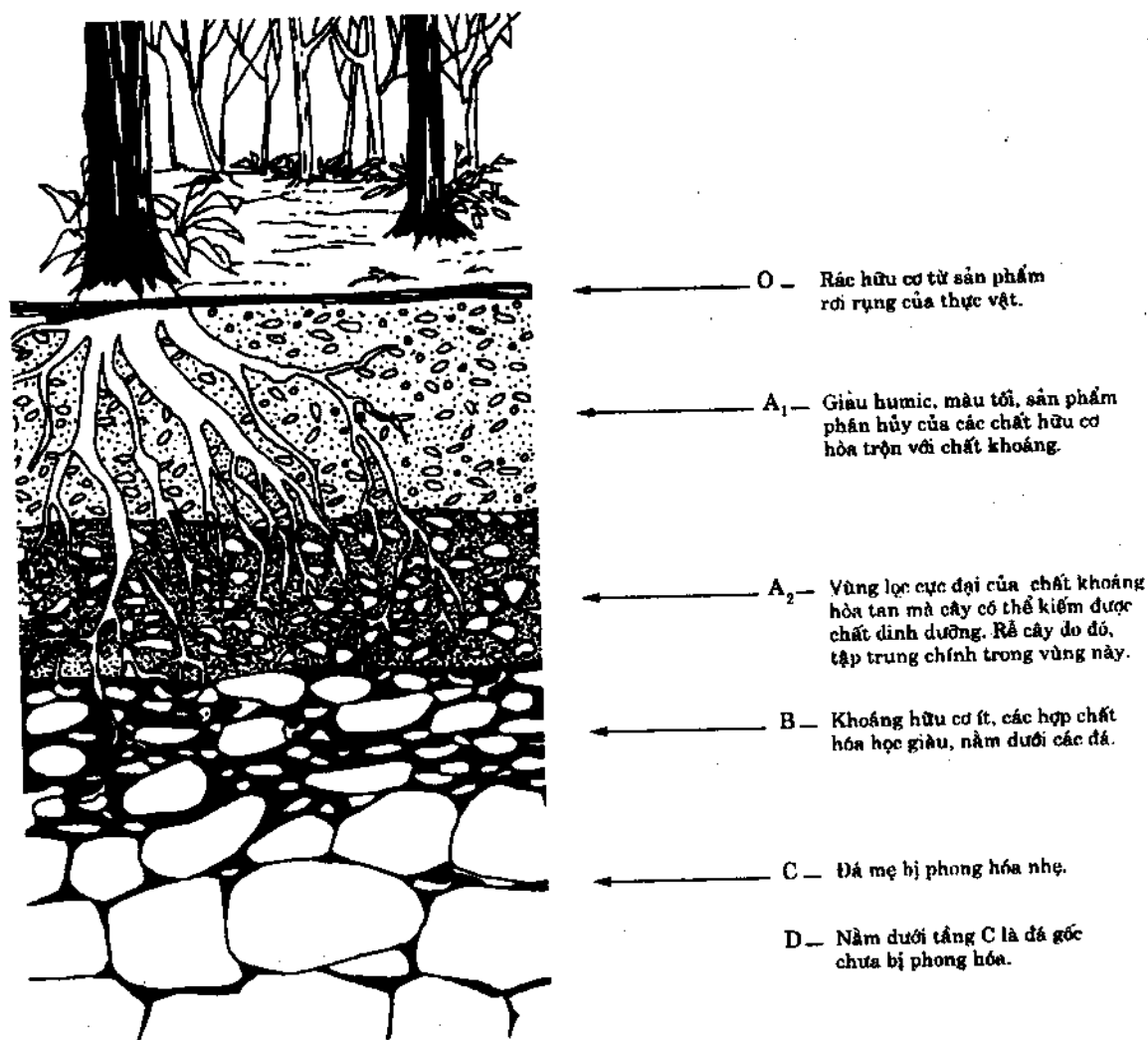
Ánh sáng thay đổi có chu kỳ: chu kỳ ngày đêm, chu kỳ tuần trăng, chu kỳ mùa. Tính nhịp điệu của ánh sáng khắc sâu vào đời sống của sinh vật, tạo nên ở chúng một nhịp điệu sinh học chuẩn xác, được mệnh danh là "đồng hồ sinh học" (được mô tả kỹ ở mục 2.10).

2.5. Đất

2.5.1. Đất là vỏ ngoài rất mỏng của thạch quyển (littosphere) và có thể tách thành quyển riêng gọi là địa quyển (Pedosphere). Cũng như các quyển khác, những đặc trưng của đất được quy định bởi các phản ứng sinh thái và mối tương tác của các sinh vật cũng như của cả hệ sinh thái với các chu trình chính. Tất cả các thành phần trong đất đều liên quan chặt chẽ với nhau. Đất bao gồm lớp vỏ phong hóa với các sinh vật và những sản phẩm phân hủy của chúng. Như E.P.Odum (1983) đã chỉ ra, nếu trên Trái Đất không có sự sống thì có thể nó chỉ có "đất", không khí và nước, nhưng cả không khí và nước, đặc biệt là "đất" cũng khác hoàn toàn với những cái đang

tồn tại hiện nay. Do vậy, đất không chỉ là "yếu tố" của môi trường mà còn là sản phẩm hoạt động sống của sinh giới; đất là kết quả tổng hợp của các tác động khí hậu và sinh vật, đặc biệt là thực vật trên vật liệu gốc tức là giá thể khoáng đã được nghiền vụn. Không gian giữa các phần tử đất, không khí và nước với các muối hòa tan trong nước là nơi sống, nguồn dinh dưỡng cho các loài động, thực vật.

Các thành phần khoáng và chất hữu cơ của đất được phân hóa thành các lớp với chiều sâu khác nhau. Mỗi một lớp được đặc trưng bởi hình thái, cấu trúc vật lý, sinh học và hóa học. Các lớp được xếp sắp theo vị trí xác định trong phẫu diện đất cũng như bởi các quá trình động lực xảy ra trong đó. Cấu trúc của một phẫu diện đất được thừa nhận rộng rãi như hình vẽ dưới đây (hình I.11).



Hình I.11. Phẫu diện tổng quát của đất

Do sự khác nhau về nguồn gốc, thành phần và sự tạo thành, phẫu diện đất điển hình trên có những thay đổi trong những điều kiện khác nhau. Lớp đất thường được phân chia thành các cấp thấp hơn, chi tiết hơn.

2.5.2. Thành phần của đất

Các vật liệu khoáng, chất hữu cơ, không khí và nước là 4 thành phần chính của đất. Trong đất đầu bảng, vật liệu khoáng chiếm tỷ lệ khoảng 45% của đất, chất hữu cơ 5% còn nước và khí mỗi loại 25% (Bridges, 1978)

- Vật liệu khoáng: Chất khoáng của đất nhận được từ sự phong hóa của đá mẹ (C) và các chất hòa 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, từ hạt rất nhỏ ($<0,002$ mm đường kính) đến cát (đến 2,0 mm). Mặc dù ở đây cũng có mặt những phần tử có kích thước lớn hơn hoặc sỏi, đá, nhưng chúng không có vai trò đáng kể trong động thái của đất.

- Vật chất hữu cơ: vật liệu này có được từ mảnh vụn và sự phân hủy các chất hữu cơ trong lớp O. Tùy thuộc vào điều kiện môi trường, rác rưởi và mảnh vụn của tầng 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 hủy chúng là giun đất. Chúng ăn các chất hữu cơ và khoáng, rồi thải ra "phân". Trong mùa nóng vừa và khô ở Sudan, giun đất thải ra 475g/m^2 (khối lượng khô), còn trong mùa mưa đạt đến 24000g/m^2 . Các động vật sống hang: chó đồng cỏ, chuột túi (*Geomys bursarius*), sóc đất (*Citellus*) chuyển và xáo trộn đất từ tung. Hơn nữa, cùng với nấm, mốc phân hủy các chất hữu cơ từ động, thực vật ở lớp O và A₁ lại còn có mặt những quần xã sinh vật với các sinh vật quang hợp nhỏ bé, tạo nên các vi hệ thực vật (microflora hay microphyta). Chúng là rêu, địa y, tảo... Vai trò của chúng trong các hoạt động sinh thái chưa hoàn toàn hiểu hết (West, 1990)

- Không khí và nước: không khí và nước xâm chiếm không gian giữa các cấu tử đất. Song, 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 ôxi thường thấp còn CO₂ lại cao do các chất hữu cơ bị phân giải bởi nấm và vi khuẩn. Nhiều trường hợp đất trở nên yếm khí. Nước được lưu trong đất phụ thuộc vào cấp hạt của đất. Đất thô dễ mất nước, đất mịn giữ nước tốt hơn. Nước chứa các chất vô cơ và hữu cơ hòa tan tạo nên "dung dịch đất", thuận lợi cho sự sử dụng của sinh vật, đặc biệt rễ của cây cỏ.

- 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 còn là nguồn dinh dưỡng của thực vật. Mùn-sét hoạt động như một anốt để lôi cuốn các cation khoáng về mình (Mg^{++} , Ca^{++} , K^+ , Na^+ , NH_4^+ , H^+). Ở đây, mỗi một cation có khả năng trao đổi với một cation khác, do đó, sự trao đổi của các muối dinh dưỡng, thường biến động.

2.5.3. Sự tạo thành của đất

Sự tạo thành của đất là một quá trình động, phụ thuộc vào khí hậu, sinh vật, địa hình, vật liệu gốc và rất quan trọng là thời gian (Jenny, 1941) và nhiều quá trình khác nữa (sự phong hóa, thấm lọc...).

Tổ hợp của nhiệt độ và mưa đóng vai trò quan trọng trong sự hình thành đất. Mưa làm tăng sự vận động của chất khoáng và hòa tan chúng. Khi lượng mưa vượt lên sự bốc hơi thì xuất hiện sự thấm lọc các muối hòa tan và làm nghèo muối trong đất. Nhiệt độ đóng vai trò lớn trong quá trình phong hóa đá gốc do sự giãn nở vì nhiệt của khối đá không đều. Phong hóa hóa học xuất hiện do nước mưa chứa axit. Axit được hình thành từ quá trình phân hủy các chất hữu cơ trên mặt đá rồi từ đó hủy hoại dần dần đá gốc.

Những hoạt động của sinh vật thường đưa đến sự gắn kết các vật liệu hữu cơ với đất khoáng. Dinh dưỡng của mối và các động vật chân khớp khác đi kèm với quá trình phân hủy bởi nấm, vi khuẩn và sau chúng là hoạt động hòa trộn của giun đất cũng như sự xói đảo của động vật đào hang... là những yếu tố đóng góp lớn lao trong quá trình tạo thành đất.

Khuẩn lam (*Cyanobacteria*) sống trong các vết rạn nứt của đá gốc đã giải phóng các sản phẩm trao đổi chất để tham gia vào quá trình phong hóa đá mẹ. Những nghiên cứu của M. Shachak và cs. (1987) chỉ ra rằng, 2 loài ốc sên (*Euchondrus albulus* và *E. desertorum*) ăn địa y, loại thức ăn phát triển tốt tại khe sâu 1-3 mm dưới bề mặt đá vôi thuộc hoang mạc Negev (Israel). Qua hoạt động dinh dưỡng, ốc sên trở thành yếu tố phong hóa và tạo thành đất. Tốc độ của đá trên mặt bị chuyển đi là $15 \text{ mm}^3/\text{ốc sên/ngày}$ hay tới 4% diện tích đá của vùng đến chiều sâu 1 mm trong một năm. Với nhịp điệu đó, sự phong hóa đá gốc do sên trên toàn hoang mạc được đánh giá từ 69,5 đến $110,4 \text{ g/m}^2$ (hay 0,695 đến 1,104 tấn/ha/năm).

Vai trò của địa hình rất quan trọng trong sự hình thành đất. Ngay nhiệt độ, độ ẩm cũng phụ thuộc vào địa hình. Ở nơi cao của vùng cuối gió độ ẩm thường cao, nhưng lạnh hơn do đó làm tăng quá trình phong hóa đá gốc, ngược lại, quá trình phân hủy các chất hữu cơ diễn ra chậm và do đó, tầng hữu cơ trở nên dày hơn.

Đá mẹ là nguồn vật liệu ban đầu để hình thành đất dù bất kỳ ở đâu, song để bị phong hóa và biến thành đất phải trải qua các năm tháng không

ngắn. Đất trẻ khác với đất thuần thực ở chỗ chúng còn mang nhiều đặc tính của đá mẹ, còn đất thuần thực chứa số lượng lớn các chất hữu cơ đang biến đổi và thể hiện rất rõ trên các lớp của phẫu diện. Tất nhiên, sự hình thành đất còn phụ thuộc vào hàng loạt các nhân tố khác, cũng như hoạt động canh tác của con người.

2.5.4. Phân loại đất

Từ năm 1900 nhà khoa học Nga V.V.Dakuchaev đã đưa ra sơ đồ phân loại đất đầu tiên cùng với hàng loạt thuật ngữ sử dụng trong phân loại. Tiếp theo nhiều cách sắp xếp và phân loại đất khác ra đời. Năm 1978 E.M. Bridges đưa ra một bảng phân loại mới, kế thừa cách phân loại truyền thống của Nga tức là đất thuộc các vùng vĩ độ khác nhau, do đó, nó gắn liền với chế độ khí hậu rộng lớn cũng như gắn với sự phân bố của các khu sinh học (Biomes) (bảng I.2)

BẢNG I.2. PHÂN LOẠI ĐẤT THEO VÙNG (BRIDGES, 1978)

Vùng vĩ độ	Vùng sinh học-khí hậu	Đất theo vùng
• Đất của vùng vĩ độ cao • Đất thuộc vĩ độ trung bình, khí hậu lạnh • Đất vĩ độ trung bình, khí hậu ẩm	• Tundra • Rừng thông phía Bắc và đất hoang, đất rừng gỗ rụng lá • Thảo nguyên cây gỗ - Rừng cây gỗ hỗn tạp, ẩm thường xanh • Rừng gỗ hỗn hợp, khô thường xanh • Sồi hỗn tạp, thông với mưa hè • Đất cỏ thảo nguyên, đất cỏ thảo nguyên khô • Bán hoang mạc • Hoang mạc • Rừng mưa nhiệt đới và rừng rụng lá • Đồng cỏ nhiệt đới • Đất biến đổi do con người	• Đất nâu Bắc Cực; đất glây Bắc Cực. • Pôtzôn; đất pôtzôn màu nâu; đất nâu; đất nâu argillic. • Đất xám - Đất nâu Địa Trung Hải; Đất đỏ Địa Trung Hải • Đất cinnamon • Đất pôtzôn đỏ, pôtzôn vàng • Đất chernozem, chestnut • Sierozem • Đất khoáng thô • Đất ferrallit; pôtzôn • Đất rỉ sắt, vertisol và laterit • Đất chua phèn, đất lúa.

2.6. Muối khoáng và 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 hóa học có trong thành phần chất sống. Trong số các nguyên tố trên, 15 nguyên tố đóng vai trò thiết yếu đối với mọi 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, hydro, cacbon, nitơ, silic, photpho... thành phần trung bình của các hợp chất trên rất phức tạp, có thể biểu diễn bằng một công thức tổng quát: $H_{2960} O_{1480} C_{1480} N_{16} P_{1.8} S$.

Các muối khoáng được sinh vật lấy từ đất hay từ môi trường nước xung quanh mình (đối với sinh vật ở 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 hòa 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 hòa 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 muối để tồn tại và phát triển. Mối quan hệ giữa các loại muối khoáng 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 kiếm được muối photpho, mặc dù trong vùng, muối photpho không hiếm. Đương nhiên, nước-muối-tỷ lệ các muối trở thành một công thức, đảm bảo cho thực vật có thể sinh trưởng và phát triển bình thường. Trong "dung dịch đất", thành phần và tỷ lệ của 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 (axít) thì nhôm, sắt, mangan, đồng, kẽm ... ở trạng thái hòa tan nhiều trong dung dịch, đôi khi gây độc hại cho thực vật. Đất có pH = 6,5 ÷ 7,0 thì sắt, nhôm kết tủa hoàn toàn. Thành phần cation đặc trưng liên quan chặt chẽ với phản ứng của dung dịch đất: cation trao đổi H^+ , Al^{3+} chiếm ưu thế trong hầu hết đất chua (axít), còn Ca^{2+} , Mg^{2+} chiếm ưu thế đối với đất trung tính và Na^+ đối với đất kiềm. Phản ứng của dung dịch đất còn ảnh hưởng tới hoạt động của hệ vi sinh vật đất, qua đó ảnh hưởng đến nguồn muối dinh dưỡng trong đất và cuối cùng đối với đời sống của thực vật.

Nói chung, đất thuận lợi cho đời sống của sinh vật bởi vì thành phần và tỷ lệ các muối dinh dưỡng khá ổn định nhờ đất có một "cơ chế đệm" rất tốt. Cơ chế này gồm sự trao đổi cation trong đất, tính đệm của một axit yếu và muối của chúng, cuối cùng và rất quan trọng là trong dung dịch đất chứa một số chất có khả năng trung hòa, chẳng hạn canxi cacbonat (CaCO_3), các hợp chất photphat - Fe, Al, Ca, oxyt và hydroxyt - Fe, Al, Mn...

Trong quang hợp của thực vật và trao đổi chất của động vật nhờ các enzym, các muối 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 2 nhóm: Nhóm 1 là các nguyên tố chứa 1% theo khối lượng khô của chất hữu cơ như cacbon, oxy, hydro, nitơ và photpho; nhóm thứ 2 chỉ chiếm từ 0,2 đến 1,0% như lưu huỳnh, clo, kali, natri, canxi, magiê, sắt và đồng. Chúng đóng vai trò rất quan trọng như thành phần cấu trúc của chất nguyên sinh, duy trì sự ổn định axit-bazơ trong dịch tế bào, xoang cơ thể... Chẳng hạn magiê tham gia cấu trúc của clorophin và chuyển hóa năng lượng từ ATP đến ADP; sắt cần cho sự chuyển vận electron trong quang hợp và là nguyên tố cấu tạo của hemoglobin...

Những nguyên tố vi lượng đã biết gồm nhôm, asenic, bo, brom, crom, coban, fluo, iot, mangan, molybden, niken, selen, silic, stronti, thiếc, titan, vanadi, và kẽm. Thực tế, một số nguyên tố có thể là đại lượng đối với một số loài này, ngược lại, một số của nguyên tố đại lượng thuộc nhóm thứ hai lại là vi lượng đối với một số loài khác, chẳng hạn, Na và Cl là vi lượng đối với thực vật.

Các nguyên tố vi lượng nói chung đóng vai trò chìa khóa trong hoạt động của các enzym. Chẳng hạn, bo liên quan chặt với quá trình phân chia tế bào, sự di chuyển của nước trong thực vật và trao đổi hydrat cacbon; nhôm rất cần cho sự phát triển bình thường của dương xỉ; Silic tham gia vào cấu trúc của vỏ tảo silic; coban trong nốt sần họ Đậu cần cho các vi khuẩn cố định đạm hoạt động. Nhiều nguyên tố vi lượng có vai trò như các vitamin, tham gia với tư cách như chất xúc tác.

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

Trong môi trường nước, tỷ lệ của các loại muối cũng khá ổn định, duy trì sự sinh sống bình thường của các thủy sinh vật theo 2 khía cạnh: Chất dinh dưỡng và điều hòa 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 (NaCl) của nước, sinh vật biển được chia thành 3 nhóm:

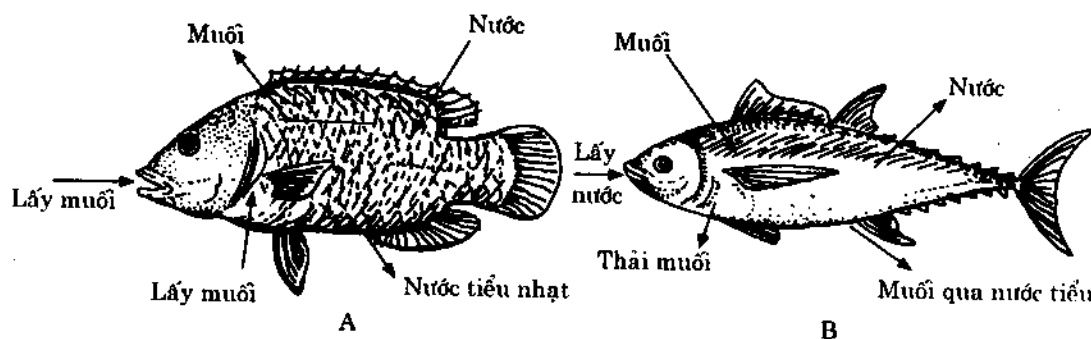
- Sinh vật biến thẩm thấu (poikiloiosmotic)
- Sinh vật đồng thẩm thấu (Homoiosmotic)
- Sinh vật giả đồng thẩm thấu (pseudohomoismotic)

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 riêng để chống lại sự biến thiên đó (hình 1.12). 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 những sinh vật ở nước lợ, rộng muối.

Giữa nước ngọt và nước mặn, ta 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.



Hình 1.12. Các cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu ở cá nước ngọt (A) và cá biển (B)

2.7. Các chất khí và ảnh hưởng của chúng đối với đời sống

Thành phần các khí của khí quyển từ lâu đã ổn định một cách tuyệt vời, trừ việc con người đang hủy hoại sự cân bằng đó bằng các hoạt động của mình (bảng 1.3)

BẢNG I.3. THÀNH PHẦN (%) CỦA CÁC LOẠI KHÍ CỦA KHÍ QUYỂN THEO ĐỘ CAO

Độ cao (km)	Oxy	Nitơ	Argon	Heli	Hydro	Áp suất (mmHg)
0	20,94	78,09	0,93	-	0,01	760
5	20,94	77,89	0,93	-	0,01	405
10	20,99	78,02	0,94	-	0,01	168
20	18,10	82,24	0,59	-	0,04	41
100	0,11	2,97	-	0,56	96,31	0,0067

Trong khí quyển (atmosphere), trữ lượng khí chính nằm trong một lớp mỏng gần mặt đất gọi là tầng đối lưu (troposphere) với bề dày 15 km ở xích đạo và 9 km ở các cực. Tầng này 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.
- Lớp trên là khí quyển tự do (tropopause).

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

Phía trên tầng đối lưu là tầng bình lưu (stratosphere). Ở đây sự phân bố của khí phụ thuộc vào mật độ của chúng. Độ cao của tầng này lên đến 80 km với nhiệt độ từ -10 đến -40°C.

Đáy của tầng bình lưu là lớp ôzôn mỏng, đóng vai trò như một màng lọc tia tử ngoại, nó hấp thụ và phản xạ lại vũ trụ 90% lượng bức xạ này, giúp cho sinh vật sống trên mặt đất một cách an toàn. Tầng ôzôn hiện tại đang bị hủy hoại và thủng thành các lỗ lớn do hoạt động của con người. Đó là một hiểm họa (xem chương VI).

Ngoài giới hạn của tầng bình lưu là tầng ion (ionosphere) chứa hỗn hợp các khí nhẹ (heli, hydro) và nhiệt độ lại tăng dần. Giới hạn của lớp này kéo dài đến 1000 km. Cuối cùng của không gian là ngoại quyển (exdosphere) không có giới hạn.

2.7.1. Khí cacbon dioxyt (CO_2)

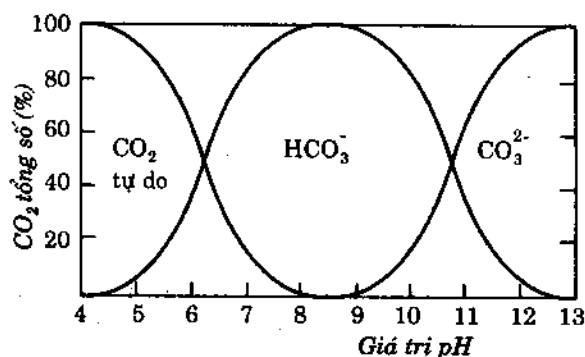
Khí cacbon dioxyt chiếm một lượng nhỏ trong khí quyển khoảng 0,03% về thể tích. Hàm lượng này trong khí quyển hiện đại là quá giới hạn đối với nhiều loài thực vật bậc cao. Ở nhiều loài cường độ quang hợp tăng khi hàm lượng CO_2 tăng lên, song còn chưa rõ ràng, khi hàm lượng oxy giảm đi trong điều kiện thí nghiệm có đưa đến sự gia tăng của quang hợp hay không. Thí nghiệm của Bjorkman (1966) lại chỉ ra rằng, ở cây đậu hàm lượng oxy bao

quanh lá giảm đến 5% thì cường độ quang hợp tăng lên 50%. Khác với thực vật C_3 , ở thực vật C_4 quang hợp không bị ức chế trong điều kiện hàm lượng oxy cao, chẳng hạn như các cây họ lúa C_4 (ngô, mía...). Có lẽ, những cây C_3 lá rộng đã từng xuất hiện và phát triển trong thời kỳ mà hàm lượng CO_2 trong khí quyển cao hơn, còn hàm lượng oxy lại thấp hơn so với hiện tại.

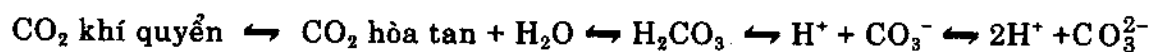
Trong những lớp đất sâu, khi hàm lượng CO_2 tăng còn O_2 giảm thì quá trình phân hủy các chất bởi vi sinh vật sẽ chậm lại hoặc sản phẩm cuối cùng của sự phân hủy sẽ khác đi so với điều kiện thoáng khí.

Mặc dầu hàm lượng CO_2 trong khí quyển thấp, song CO_2 lại hòa tan tốt trong nước, hơn nữa, trong nước còn được bổ xung CO_2 từ hoạt động hô hấp của sinh vật và từ sự phân hủy các chất hữu cơ, từ nền đáy... do vậy, giới hạn cuối cùng (minimum) của CO_2 không có giá trị gì so với oxy. Hàm lượng

CO_2 cũng rất biến động theo không gian và theo thời gian. Sự dư thừa hoặc quá cao của CO_2 trong nước thường bất lợi cho đời sống động vật, nhất là khi hàm lượng O_2 trở nên thiếu hụt. Song, điều đáng quan tâm ở chỗ, CO_2 hòa tan trong nước đã tạo nên một hệ đệm, duy trì sự ổn định của giá trị pH ở mức trung bình, thuận lợi cho đời sống của sinh vật (hình 1.13)



Hình 1.13. Sự cân bằng của các dạng CO_2 , HCO_3^- và CO_3^{2-} phụ thuộc vào ptt của nước.



Nguồn dự trữ CO_2 quan trọng trong nước hay trong khí quyển nói chung rất lớn, tồn tại dưới dạng $CaCO_3$ và các hợp chất hữu cơ chứa cacbon (các nhiên liệu hóa thạch, 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 (xem chương IV và VI).

2.7.2. Khí oxy

Sự xuất hiện của khí oxy đánh dấu một giai đoạn cách mạng trong sự phát triển của sinh quyển, cho phép sinh quyển chuyển từ sự tiến hóa dị dưỡng sang tiến hóa tự dưỡng. Sự có mặt của Fe_2O_3 trong các trầm tích địa chất đã chỉ ra sự xuất hiện của oxy trên bề mặt Trái Đất khoảng 2 tỷ năm về trước, nhưng chỉ 20 triệu năm lại đây, hàm lượng của nó trong khí quyển mới đạt gần 21% thể tích. Theo mức độ xuất hiện của O_2 mà lớp ôzôn được tạo thành và giữ ở trạng thái ổn định tương đối.

10-0
201-10
Các nghiên cứu khẳng định rằng, hoạt động của con người không làm thay đổi sự cân bằng của oxy trong khí quyển. Những kết quả khảo sát từ năm 1910 đến 1970 đều thấy tỷ lệ khí O_2 đạt mức 20,946%.

Khí O_2 tham gia vào quá trình oxy hóa hóa học và oxy hóa sinh học. Hô hấp hiếu khí, sinh vật sử dụng O_2 tự do, song các dạng hô hấp khác cũng đều cần oxy thứ cấp, tức là tách oxy ra từ các hợp chất vô cơ và hữu cơ để tạo ra năng lượng trong hoạt động sống của mình.

Đối với khí quyển, oxy ít khi trở thành yếu tố giới hạn, song trong môi trường nước, ở nhiều trường hợp lại rất thiếu, đe dọa đến cuộc sống của nhiều loài, nhất là trong các vực nước nông hoặc ở dưới tầng hypolimnion hoặc trong các vực nước phì dưỡng (eutrophication). Như V.I. Vernaski (1967), một nhà khoa học người Nga đã nói, "cuộc sống của thủy sinh vật là cuộc đấu tranh sinh tồn vì oxy". Quả vậy, hàm lượng oxy trong nước rất biến động do hô hấp của sinh vật, do sự phân hủy hiếu khí các chất hữu cơ bởi vi sinh vật và do các quá trình oxy hóa hóa học hay yếu tố vật lý khác. Nhiệt độ nước và hàm lượng muối tăng thì hàm lượng oxy giảm, nhiều trường hợp đạt đến số 0, nhất là khi mặt nước bị phủ váng dầu, trong khối nước chứa nhiều hợp chất hữu cơ đang bị phân hủy...

Những sinh vật sống trong nước có nhiều hình thức thích nghi với những biến đổi của hàm lượng oxy như có vỏ mỏng, dễ thấm oxy, 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 oxy giảm, có quá trình hô hấp nội bào hoặc sống "tiềm sinh" khi thiếu oxy, nhiều loài còn có khả năng tiếp nhận oxy 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 *Clariidae*, *Ophiocephalidae*, *Anabantidae*...), một số cây ngập mặn vùng ngập triều, yếm khí còn phát triển hệ thống rễ thở như các loài thuộc họ Mắm (*Avicenniaceae*), họ Bần (*Sonneratiaceae*). Những động vật vùng triều còn thích nghi với cách trữ khí, tức là trữ một lượng nước hòa tan oxy đủ dùng trong thời gian phơi bãi, động vật vùng ôn đới giảm hoạt động khi mặt nước bị phủ băng để sống qua ngày "đói" oxy. Tuy nhiên, trong hoàn cảnh quá khắc nghiệt (thời kỳ băng giá kéo dài ở vùng ôn đới hay sự sinh sôi nảy nở quá mạnh của thực vật rồi chết đi trong mùa hè ở vùng vĩ độ thấp) thường xảy ra nạn chết hàng loạt mùa đông hay mùa hè của các thủy sinh vật, trước hết là cá. Mỗi lần xuất hiện hiện tượng El-Nino ở vùng biển Peru là một lần hàng loạt động vật nổi bị chết do nước ấm lên, hàm lượng oxy giảm đột ngột, kéo theo nó là sự suy giảm nghiêm trọng của cá cơm và sự chết đói hàng loạt các loài chim biển sống nhờ vào cá.

2.7.3. Khí nitơ

Khí nitơ là một khí trơ, chiếm tỷ lệ lớn trong khí quyển, song tham gia vào thành phần cấu tạo của protein qua sự hấp thụ NO_3^- và NH_4^+ của thực vật. Những nghiên cứu của C.C. Delwiche (1970) chỉ ra rằng, do sự cố định sinh học, hằng năm trong khí quyển hình thành 92 triệu tấn nitơ liên kết và cũng bị mất đi do các phản ứng phản nitrit 93 triệu tấn.

Quá trình điện hóa và quang hóa hằng năm cũng tạo thành cho sinh quyển khoảng 40 triệu tấn nitơ 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 oxyt (NO_2) cũng có thể làm tăng quá trình tổng hợp protein thông qua dãy khử NO_2^- đến amon và axit amin, song nitơ oxyt nói chung rất nguy hiểm, chúng như 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 clorophin bị tổn thương, kìm hãm việc chuyển các điện tử và làm nhiễu loạn hệ enzym có liên quan đến quá trình quang hợp.

2.8. Dòng và áp suất

Trong khí quyển và dưới nước đều tồn tại các hệ thống dòng gây ra bởi sự chênh lệch áp suất giữa các vùng cũng như do các yếu tố động lực khác. Dòng trên cạn là dòng khí, chuyển động theo chiều thẳng đứng (khí thăng, khí giáng) và chiều ngang (gió), ở biển là các dòng hải lưu, dòng nước trời, nước lặn, dòng triều (cả chuyển động theo mặt phẳng ngang và chiều thẳng đứng); trong lục địa các dòng sông là dòng nước điển hình do nước vận động từ nơi cao đến nơi thấp (hồ hay biển).

Dòng vận động với tốc độ khác nhau, trở thành yếu tố điều chỉnh và giới hạn đối với đời sống của sinh vật như nhiều yếu tố sinh thái khác.

Ảnh hưởng của dòng lên đời sống sinh giới không chỉ trực tiếp mà còn gián tiếp, khi làm biến đổi các yếu tố khác của môi trường.

Dòng nói chung, phân bố lại các yếu tố như oxy, cacbonic, nitơ... cả trong không khí và cả trong nước. Nhờ có sự vận động thẳng đứng của nước mà tất cả nguồn muối dinh dưỡng, nhiệt độ... ở những vực nước sâu được xáo trộn đồng đều trong khối nước. Đó là sự xóa bỏ hiện tượng phân tầng nhiệt trong các vực nước ở vùng vĩ độ cao hay trên các núi cao thuộc vùng vĩ độ thấp hoặc trong các vùng nước trời ở đại dương (xem thêm chương II).

Ở biển nơi có hoạt động của thủy triều thì dòng triều làm biến đổi độ muối của vùng cửa sông và ven bờ, làm xáo trộn khối nước, tức là phân bố lại thành phần sống và các yếu tố dinh dưỡng khác. Khi triều rút, dòng nước

201.101
dem ra biến tất cả các cận bã và sản phẩm trao đổi chất của khối nước nông sát bờ, làm cho môi trường luôn trong sạch và luôn được đổi mới. Tại các vùng cửa sông nước ta, hoạt động của thủy triều làm thay đổi tới 90% khối lượng nước của chúng (Vũ Trung Tạng, 1994), do đó, năng suất sinh học cũng rất cao. Trong khi các đầm nuôi tôm do dề bao bọc, cống lấy nước và thoát nước ít, lượng nước trao đổi giữa đầm và biển chỉ chừng 10-30%, đầm trở nên tù đọng, nghèo dinh dưỡng, nhiều cây ngập mặn nổi tiếng như đước, mắm, bần... lần lượt bị chết, sản phẩm nuôi rất thấp. Hiện tượng nước tù đọng kéo dài, nhiều chất độc xuất hiện như chua phèn, tích tụ khí sunphua ở đáy..., đầm mất năng suất và bị bỏ hoang. Dòng triều xâm nhập vào sâu trong các sông còn tạo nên những "đại lộ" cho sự di nhập của các nhóm sinh vật biển vào nước ngọt, nhất là các sông vùng nhiệt đới, để tham gia vào việc hình thành hệ động vật nước ngọt trước đây cũng như hiện nay (Đặng Ngọc Thanh, 1980; Vũ Trung Tạng, 1994).

Những dòng hải lưu trong các đại dương cũng có vai trò tương tự, giúp cho sinh vật xâm nhập rất xa từ một trung tâm này đến các vùng khác, tạo nên những phức hệ động, thực vật có nguồn gốc khác nhau, tồn tại trong một không gian xác định.

Khu hệ cá vịnh Bắc Bộ, chẳng hạn, gồm những loài có nguồn gốc chủ yếu của vùng Ấn Độ-Tây Thái Bình Dương chung sống với nhiều loài xuất xứ từ Biển Đỏ, Địa Trung Hải, Đại Tây Dương ở phía Tây hay những đại diện của vùng nước ấm ôn đới nam Nhật Bản ở phía Bắc và những loài sinh sống cả ở biển Fiji, trung tâm Thái Bình Dương ở phía Đông. Cá tầm (*Acipenser chinensis*) từ vùng cửa sông Dương Tử hay loài giáp xác chân chèo (*Calanus sinensis*) ở biển Hoa Đông (Trung Quốc) xâm nhập tới tận biển Nam Trung Bộ hay xa hơn đến biển Vũng Tàu, khi chúng di chuyển theo dòng nước lạnh ven bờ từ biển Hoa Đông chảy dọc bờ biển nước ta xuống phía nam.

Gió là sự chuyển dịch của khối không khí từ nơi áp suất cao đến nơi áp suất thấp, kéo theo nó là sự di chuyển của hơi nước (mây) gây mưa trên những vùng rộng lớn này, nhưng tại làm khô hạn những nơi khác mà khối khí đi qua khi chưa bão hòa hơi nước. Đại hoang mạc phân bố từ vĩ độ 5° đến các chí tuyến Bắc và Nam bán cầu là những trường hợp điển hình về sự mất nước do gió. Tốc độ gió lớn và gió đổi chiều xâm nhập vào vùng áp thấp thường hình thành các trận bão lớn với cấp 11, 12 hoặc trên cấp 12. Bão đi kèm với mưa lớn gây ngập lụt và rủi ro lớn cho các vùng có bão đi qua. Những trận gió lốc trên đất liền cũng có sức công phá rất mạnh, nếu lốc (hay gió xoáy) xảy ra trên biển thường tạo nên các "vòi rồng" mang nước, tôm cá... đi rất xa, làm ra các trận "mưa cá".

Tốc độ gió thấp hay trung bình là yếu tố quan trọng trong sự phân bố của côn trùng trên cạn, phát tán nòi giống của thực vật và giúp cho hoa thụ phấn.

Ở những nơi trảng gió, sự sinh trưởng của nhiều loài thực vật giảm. Chẳng hạn, ở bãi cát biển thường xuất hiện các dạng cây bụi, phân nhánh nhiều, sát mặt đất, rễ cắm chắc vào lòng đất như cây từ bi biển (*Vitex trifolia* var. *simplisifolia*) hoặc thân bò như muống biển (*Ipomoea pes-caprae*) v.v. Tại những đảo trống chải, côn trùng có cánh thường ít do gió thổi chúng ra biển và bị chết, bởi vậy, những loài cánh ngắn hoặc không có cánh thích nghi được trở thành những loài thay thế và phát triển hưng thịnh.

Nước ta nằm ở vùng nhiệt đới gió mùa với 2 hướng gió thịnh hành là gió đông bắc thổi trong mùa đông, từ tháng XI đến tháng V năm sau và gió tây nam, thổi trong mùa hè, từ tháng V đến tháng X; tháng IV và tháng X là thời kỳ chuyển tiếp. Hai mùa gió trên chi phối điều kiện khí hậu ở nước ta cũng như các nước trong vùng Đông nam Châu Á, tạo nên nhịp điệu mùa rất đặc sắc của khí hậu và trong đời sống sinh giới cũng như tập quán lao động sản xuất của cả con người. Trong thời kỳ gió mùa Tây nam, nước ta cũng thường hứng chịu nhiều cơn bão lớn, trung bình 6 - 9 trận mỗi năm, trong đó 40% bão xuất hiện ở Biển Đông. Bão bắt đầu từ tháng V, kéo dài đến tháng XII, trước hết đổ bộ vào bờ biển Miền Bắc, càng dịch xuống phía nam bão càng muộn dần và giảm cả về tần suất và cường độ. Các tỉnh Tây Nam Bộ hầu như không có bão. Tuy nhiên, trong vài năm lại đây, ở các tỉnh Nam Trung Bộ nhiều trận bão tràn qua, đặc biệt cơn bão Linda đổ bộ vào Tây Nam Bộ ngày 31.XI.1997 gây ra những thiệt hại to lớn về người và của cho nhân dân trong vùng.

Áp suất cũng là yếu tố ảnh hưởng đến sự phân bố và đời sống của sinh giới, nhất là áp suất cao trong khối nước biển. Càng lên cao, áp suất không khí càng giảm, ngược lại ở nước, cứ xuống sâu 10 mét áp suất tăng lên 1 atm. 80% diện tích đáy đại dương có độ sâu trên 1000 m, cũng có nghĩa rằng, ở đó áp suất cột nước đạt đến trên 100 atm. Hệ động vật biển cũng bao gồm những loài rộng sâu và hẹp sâu (eury- và stenobathus). Những loài hẹp sâu sống ở độ sâu lớn thường có hiện tượng "khổng lồ hóa" cơ thể hoặc tăng diện tích bề mặt cơ thể bằng cách hình thành màng da nối các phần riêng lẻ với nhau, như màng da nối các "tay" của bạch tuộc. Ở chúng quá trình phân bào xảy ra rất chậm, tốc độ tăng trưởng kém, do đó tuổi sinh sản lần đầu muộn. Bộ xương của động vật được cấu tạo không phải bằng vôi mà được thay thế bởi các chất khác do nước không bão hòa CaCO_3 ở độ sâu lớn. Chẳng hạn, ở trùng lỗ (*Foraminifera*) xương là chất hữu cơ hoặc được cấu tạo bởi bari cacbonat, ở Thân lỗ lại từ silic...

Nói chung, áp suất khí quyển và áp suất của nước là yếu tố giới hạn rất lớn đối với sự phân bố và đời sống của hầu hết các loài động, thực vật. Do đó, càng lên cao hay càng xuống sâu thành phần loài và sự phát triển số lượng, sinh vật lượng của chúng càng trở nên nghèo nàn.

2.9. Lửa như một yếu tố sinh thái

Lửa là một yếu tố quan trọng và có thể nói, lửa là một phần của "khí hậu". Trong nhiều vùng trên Trái Đất nó đã tham gia vào lịch sử hình thành nên hệ thực vật. Các quần xã sinh vật, do đó, cũng có những thích nghi đặc trưng với yếu tố lửa, tương tự như đối với nhiệt độ, độ ẩm. Chẳng hạn, cây rừng khộp Tây Nguyên, có lớp vỏ dày chịu được những hỏa hoạn tràn qua trong mùa khô khi cây đã trút hết lá. Vỏ cây bị xém, xạm đen... song vào mùa mưa, cây lại sinh lộc, đâm chồi nhanh hơn. Sậy, lau đầm lầy, cỏ... sau mùa sinh dưỡng trở nên cần khô khi bị cháy lướt qua, phần trên mặt nước, mặt đất bị cháy trụi, nhưng phần thân ngầm, gốc... dưới nước, dưới đất không bị thương tổn lại phát triển nhanh và tốt hơn vào mùa sinh dưỡng sau, nhờ tro cháy đã trả lại cho đất nhiều khoáng dinh dưỡng. Nhiều vùng ở đồng bằng Nam Bộ sau vụ gặt, bà con nông dân thường "đốt đồng". Việc làm có điều khiển này rất có ích do đất không bị vất kiệt các sản phẩm của mình đã được chất lọc và tích tụ trong cây. Những đám cháy lướt qua còn thúc đẩy hoạt động phân giải xác sinh vật của vi sinh vật, nhanh chóng chuyển hóa các nguyên tố khoáng thành dạng có lợi cho việc sử dụng của các thế hệ thực vật mới. Tác dụng sinh thái của các đám cháy, cũng như nhiều yếu tố thiên nhiên khác (bão, lụt...) thường làm chậm quá trình diễn thế hay làm cho các hệ sinh thái trở lại.

Tuy nhiên, phải thừa nhận rằng, những đám cháy lớn hay sự "đốt rừng", "đốt đồng" cỡ không được quản lý lại là yếu tố giới hạn rất lớn, thậm chí gây hủy hoại nghiêm trọng đối với các hệ sinh thái, làm thất thoát tài nguyên, đe dọa đến tính mệnh và đời sống của con người. Những "dịch" cháy rừng lớn ở Ấn Độ, ở Hoa Kỳ, Argentina, Ôxtrâyliá... trong mấy năm qua cũng như hàng trăm vụ cháy rừng ở nước ta là những bằng chứng hùng hồn về tác hại ghê gớm của hỏa hoạn, trong đó nhiều trường hợp được gây ra bởi hoạt động của con người (đốt than, đốt rừng làm nương rẫy...).

2.10. Không gian và thời gian như những yếu tố sinh thái

Đương nhiên không gian là nơi sinh sống của các loài sinh vật, đồng thời là kho dự trữ mọi thứ thiết yếu cho nhu cầu cuộc sống của muôn loài, nơi biến đổi của vật chất thành dạng thuận lợi cho việc sử dụng của sinh vật. Do vậy, từ "không gian" ở đây được sử dụng như từ chiếc "vali", trong

đó chứa đựng những cái cần thiết cho đời sống sinh vật chứ không có nghĩa không gian đơn thuần.

Trong không gian mọi yếu tố sinh thái, mọi nguồn sống được sắp xếp theo đặc tính của chúng. Kéo theo đó là sự phân bố của các loài. Những loài thực vật cần ánh sáng cho quang hợp buộc phải phân tầng để chia nhau nguồn bức xạ, rễ phải phát triển dưới dạng nào để có thể kiếm được nước và muối khoáng. Như vậy, ngoài những thích nghi về hình thái, cấu tạo cơ thể và sinh lý, các loài thực vật còn phải chia sẻ và cạnh tranh với nhau về không gian.

Trên các savan, cây gỗ (Acacia, bao báp...) sống rất thưa nên thỏa sức vươn cành, xòe tán để tiếp nhận ánh sáng, còn ở rừng nhiệt đới xích đạo, cây cối phải vươn cao, tán bị khép lại do các cây ưa sáng chen chúc nhau trong một không gian hẹp. Những loài ốc sên (*Chthamalus stellatus* và *Balanus balanoides*) sống trên bờ đá cũng thích nghi với kiểu chia sẻ không gian để có thể cùng sống trong một vùng (hình III.12, chương III).

Tính lâ nh thổ của những loài động vật, nhất là chim và động vật bậc cao đã quy định cho chúng những không gian xác định mà ở đó đủ điều kiện duy trì sự tồn tại và phát triển của chúng một cách ổn định.

Thời gian không chỉ nói lên độ dài của đời sống đối với mỗi cơ thể và các bậc tổ chức cao hơn (quần thể, quần xã và hệ sinh thái) mà còn là điều kiện cần và đủ để có thể tích lũy các yếu tố của môi trường, hoàn thành các pha, các giai đoạn phát triển của mình, đồng thời góp nhặt mọi "kinh nghiệm" và "vốn sống" để phản ứng lại mọi biến đổi của môi trường. Do vậy, thời gian thực sự trở thành yếu tố "vật chất" đối với đời sống, không hề mang nét trừu tượng hoặc mơ hồ nào.

Những sinh vật biến nhiệt, tổng nhiệt độ ngày gần như một hằng số, trong điều kiện cụ thể của môi trường (như nhiệt độ) số ngày là yếu tố quyết định để sinh vật hoàn thành một giai đoạn hay toàn bộ đời sống của mình. Chẳng hạn tổng nhiệt ngày cho sự phát triển của trứng cá hồi là 410°C ngày, nếu nhiệt độ hữu hiệu là 2°C ngày thì số ngày cần cho sự ra đời của ấu trùng là 205 ngày, nếu giá trị trên không phải là 2°C mà 5 hay 10°C ngày thì lượng thời gian cần cho trứng nở tương ứng là 82 hay 41 ngày.

Cá vền (*Abrammis bramma*) ở biển Aral sau sinh sản thường vỗ béo để tích lũy chất dự trữ suốt mùa ấm nóng. Trong trường hợp nguồn thức ăn dồi dào, cá tiến hành di cư trước thời hạn so với bình thường, mặc dù dấu hiệu trú đông (nhiệt độ xuống thấp) chưa tới, ngược lại, trong điều kiện nguồn thức ăn giảm sút, cá chưa tích lũy đủ chất dự trữ, thời gian vỗ béo phải kéo

dài hơn so với bình thường, mặc dù nhiệt độ đã xuống thấp. Do vậy, phần quần thể này rơi vào cảnh chết rét do thiếu chất dự trữ hay thiếu thời gian để tích lũy chất dự trữ.

Các sinh vật chỉ có thể sinh sản lần đầu ở những kích thích và tuổi xác định, liên quan với sự sinh trưởng của chúng. Ngừng sinh trưởng hay ngừng sinh sản ở đa số các loài, nhất là đối với động vật bậc cao cũng rơi vào những thời điểm xác định của đời sống.

Sự chuyển các pha, các giai đoạn phát triển đòi hỏi một lượng thời gian cần thiết, đủ cho sinh vật tích lũy vật chất để có thể chuyển đổi tiệm tiến về mặt số lượng hoặc thay đổi mang tính nhảy vọt về chất lượng phù hợp với sự chuyển các pha hay chuyển giai đoạn của đời sống. Do vậy, khi nói đến thời gian tức là nói đến khái niệm tổng hợp "sinh trưởng-thời gian" của sinh vật.

Ngoài ra, thời gian đã khắc sâu trong đời sống của sinh vật những dấu ấn của mình. Đó là những nhịp điệu thời gian trong đời sống, được gọi là "nhịp điệu sinh học" hay các "chu kỳ sinh học".

Chu kỳ sinh học ngày đêm được biểu hiện trong đời sống của tất cả các loài. Ở các loài hoạt động ban ngày, các quá trình sinh lý diễn ra mạnh mẽ vào ban ngày, còn vào ban đêm chúng đều rơi vào tình trạng bị ức chế hay "ngủ" và ngược lại, chẳng hạn, những con nhím ban ngày cuộn mình nằm như bất động, song ban đêm sục sạo kiếm mồi và tìm bạn. Những con dơi ban ngày treo mình dưới các mỏm đá trong hang động hay dưới các cành cây, nhưng sẩm tối hoạt động rất sôi động. Hoa mười giờ, hoa nhài, hoa quỳnh... đều nở vào những thời điểm xác định liên quan với nhiệt độ, độ ẩm và sự chiếu sáng. Các quá trình sinh lý sinh thái của con người cũng bị chi phối bởi chu kỳ ngày đêm. Nếu những hoạt động không phù hợp với quy luật đó thường làm cho con người trở nên mệt mỏi, thậm chí đau ốm do sự rối loạn của các hoạt động sinh lý bình thường.

Chu kỳ thủy triều liên quan đến các pha Mặt Trăng rất đều đặn, tạo nên nhịp điệu sống rất chặt và tinh tế đối với sinh vật vùng triều. Chu kỳ mùa và những chu kỳ nhiều năm cũng tạo nên những nhịp điệu sinh học tương tự như ngủ đông, ngủ hè, di cư theo mùa của các loài chim, thú... (xem chương II)

2.11. 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 phát tán năng lượng trong các hệ sinh thái. Chúng được xếp trong tám nhóm chính sau đây (bảng I.4)

BẢNG I.4. CÁC MỐI QUAN HỆ CHÍNH GIỮA SINH VẬT VỚI SINH VẬT

TT	Các mối tương tác	Các loại		Đặc trưng của mối tương tác	Ví dụ	
		1	2		Loài 1	Loài 2
1	Trung tính (neutralism)	0	0	Hai loài không gây ảnh hưởng cho nhau	khỉ, hổ	chồn, bướm
2	Hãm sinh (amensalism)	0	-	Loài 1 gây ảnh hưởng lên loài 2, loài 1 không bị ảnh hưởng	Cyano-bacteria	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, dê, nai	mèo, hổ, báo
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, còn loài được hội sinh không có hại và chẳng có lợi.	cua, cá bống,...	giun Erechis
7	Tiền hợp tác (protocooperation)	+	+	Cả hai đều có lợi, nhưng không bắt buộc	sáo	trâu
8	Cộng sinh hay hỗ sinh (symbiose, mutualism)	+	+	Cả 2 đều có lợi, nhưng bắt buộc phải sống với nhau.	nấm, san hô, vi sinh vật	tảo, tảo, trâu bò

Trong 8 nhóm trên ta có thể gộp lại thành 3 nhóm lớn: Mối quan hệ bằng quan (hay trung tính), các mối tương tác âm (hãm sinh, cạnh tranh, vật dữ-con mồi, ký sinh-vật chủ) và các mối tương tác dương (hội sinh, tiền hợp tác và cộng sinh. Những mối tương tác trên sẽ được mô tả kỹ ở chương II và chương III.

3. TẬP TÍNH VÀ CƠ SỞ SINH LÝ HỌC CỦA TẬP TÍNH Ở SINH VẬT

Các quá trình trao đổi chất của cơ thể có hiệu quả nhất khi chúng diễn ra trong những điều kiện ổn định. Tuy nhiên, yếu tố bên ngoài luôn biến động

theo không gian và theo thời gian, do đó, chúng gây nên những trạng thái dao động bên trong của cơ thể, nếu như trạng thái đó không được điều chỉnh. Đặc điểm chung của sự điều chỉnh này một phần được xác định bằng chu kỳ dao động trung bình của các điều kiện bên ngoài. Nếu chu kỳ dao động lớn hơn nhiều so với tuổi thọ của đời sống thì sự điều chỉnh xảy ra ở mức di truyền và những dao động lớn đó là nguyên nhân diệt vong của loài này đồng thời lại là động lực cho sự ra đời của loài mới khác có mức tiến hóa cao hơn, chẳng hạn, các chu kỳ khí hậu băng giá và gian băng. Đối với những biến đổi của điều kiện môi trường diễn ra trong khoảng đời sống của một cá thể thì từng cơ thể sẽ thích ứng, tức là cơ thể trả lời lại những biến đổi chậm chậm, nhưng tương đối kéo dài bằng sự thay đổi dần các chức năng sinh lý, như người luyện tập để leo núi hay tập trước khi bay vào vũ trụ chẳng hạn. Trong trường hợp điều kiện môi trường biến đổi đột ngột thì sự điều hòa của cơ thể được thực hiện bằng những phản ứng nhanh chóng. Chúng có thể là những phản ứng sinh lý (hồi hộp, tức giận, ngây ngất...) hoặc là những phản ứng tập tính (chạy trốn, tấn công...). Tập tính là một trong những biện pháp để thích ứng với những điều kiện khác nhau của môi trường ngoài cũng như những biến đổi của chúng.

Vậy tập tính là gì? Tập tính chính là một loạt hoạt động phối hợp của cơ. Đôi khi chúng có liên quan đến cử động của một bộ phận nào đó của cơ thể: chó vẫy đuôi, chim hót; đôi khi đó là một phức hợp nhiều động tác, trong đó cần có sự tham gia của toàn cơ thể, chẳng hạn, sự đổi tư thế hay đi lại. Nhiều phản ứng tập tính, trong đó con vật trở nên bất động: con bạch tuộc nằm ép xuống bãi đá hòa mình với sỏi cát, tránh bị tấn công hoặc mèo chum chân nằm bất động chờ chuột đến gần. Mặc dù, các tập tính thường được thực hiện nhờ các cơ (dựng lông, co chân, vẫy đuôi...) nhưng cũng có thể có sự tham gia của các cơ quan hoạt động khác như sự phát điện của cá đuối điện, sự phun hỏa mù của mực, bạch tuộc...

Tập tính, đó là sự trả lời lại những biến đổi của môi trường xung quanh, chẳng hạn đối với sự biến đổi của các yếu tố vật lý, hóa học như ánh sáng, nhiệt độ, sự ô nhiễm bởi thuốc trừ sâu diệt cỏ, nồng độ muối... cũng như các yếu tố sinh học: con mồi trốn chạy khỏi vật ăn thịt, vật ăn thịt đuổi bắt con mồi.

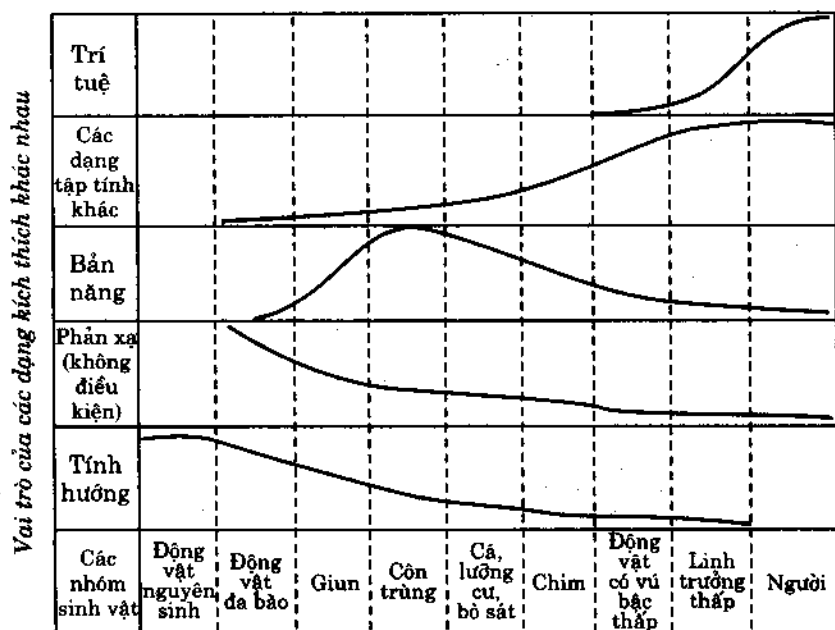
Sự biến đổi của môi trường xung quanh mà sinh vật phải phản ứng lại một cách thích nghi còn được gây ra do chính sinh vật, ví dụ, sự tiêu hao oxy, làm tăng hàm lượng cacbonic, cây cối làm biến đổi nền đất và tiểu khí hậu... Sự biến đổi không chỉ xảy ra ở môi trường ngoài mà còn xảy ra ở ngay bên trong cơ thể sinh vật. Ví dụ, khi đói thì ở bên trong cơ thể lượng đường của máu giảm, dạ dày co bóp nhiều hơn... do đó, con vật trở nên lo lắng, đi lại, lục sạo tìm mồi. Sau khi ăn no, trạng thái bên trong cơ thể lại thay đổi, sự lo lắng không còn nữa, con vật trở nên "phấn chấn", thỏa mãn hoặc buồn ngủ, tìm chỗ đi nằm.

Như vậy, các phản ứng tập tính mang tính thích nghi, nghĩa là làm cho cá thể hoặc cho loài tồn tại và phát triển một cách ổn định, lâu dài. Song, tập tính ở các cá thể khác nhau thì không hoàn toàn giống nhau và hơn thế nữa, tập tính mang tính chất đặc trưng cho loài, tương tự như những dấu hiệu về hình thái (kích thước, hình dạng, màu sắc...), mặc dù, những biến đổi của môi trường xung quanh về cơ bản đều giống nhau đối với tất cả các loài. Chẳng hạn, 2 loài (hay dưới loài) dế (*Nemobius*), khá giống nhau, duy chỉ có tiếng kêu của chúng là rất khác nhau; tiếng hót của chim chích chòe khác tiếng hót của chim vàng anh, chim yến sử dụng vật liệu xây tổ khác với nhiều loài chim làm tổ khác, trong khi đó tu hú lại không biết tự làm lấy tổ nhưng có tập tính hất trứng khỏi tổ của loài khác rồi để "trộm" trứng của mình vào đó để chim biết làm tổ ấp và nuôi con cho mình; ba ba (hay họ hàng nhà rùa) chỉ biết "ấp bóng"... Ngay cùng một cơ thể, trong những hoàn cảnh khác nhau thì phản ứng tập tính cũng không giống nhau. Ví dụ ở bọ cạp, trước khi giao phối, bọ cạp cái hiện từ, chấp nhận sự nhảy múa "khoe mẽ" của con đực, những khi giao phối xong, lập tức vỗ lấy con đực và ăn ngấu nghiến, nếu như con đực không kịp chạy trốn.

Tập tính thường được phản ánh trong các phản ứng vận động hay ngừng vận động và tiết các chất... khi trả lời lại những biến đổi nào đó của môi trường bên ngoài và bên trong cơ thể, do vậy, cơ sở cần thiết của tập tính không chỉ riêng các cơ quan (các tác quan) trả lời lại mà còn là một hệ thống phản ứng của các giác quan và hệ thần kinh; nói cách khác, tập tính được thực hiện là nhờ sự tham gia của các hệ thống thụ quan, hệ thống các tác quan và hệ thần kinh-thể dịch. Mỗi hệ thống tham gia vào phản ứng tập tính theo một đặc điểm xác định của nó. Vai trò của yếu tố môi trường, nghĩa là các kích thích phụ thuộc vào sự tương tác giữa chúng với các phản ứng của cơ thể, và hơn thế nữa, việc tổ chức của hệ thống phản ứng được thiết kế một cách xác định để khi nhận được kích thích nó trả lời lại như một chương trình đơn giản nhưng hoàn toàn tự động. Hoạt động của cơ chẳng hạn, lại được kiểm tra chặt chẽ và liên tục bằng các tín hiệu cảm giác phát sinh khi cơ hoạt động và sự kiểm tra đó lại có tác dụng điều chỉnh hoạt động của cơ. Kích thích như là những "tín hiệu" để gây ra những phản ứng phức tạp mà chúng đã được chương trình hóa đầy đủ trong hệ thần kinh trung ương, mang tính di truyền.

Trong quá trình phát triển tiến hóa của sinh vật, đặc biệt với giới động vật, tập tính sinh học ngày càng phức tạp trên cơ sở của sự phát triển chung của hệ thần kinh. Ở đa số các động vật có xương sống "nền cơ bản" của tập tính là các phản xạ, những động tác định hình (hay bản năng) và tính hướng (hướng quang, hướng động, hướng lên, hướng xuống...). Trong quá trình tiến

hóa của giới động vật, các dạng tập tính trên ngày càng bị chèn ép bởi các dạng tập tính cao hơn dựa trên cơ sở học tập của từng cá thể (hình I.14).



Hình I.14. Những biến đổi về ý nghĩa của các loại tập tính thích nghi trong quá trình tiến hóa

3.1. Tính hướng (hay theo) là dạng tập tính đơn giản nhất xuất hiện chủ yếu dựa trên những phản ứng trả lời lại các nhu cầu sinh lý đơn giản của thực vật, các loài động vật bậc thấp. Ví dụ, cây mọc rễ buộc phải đâm xuống đất, mầm phải hướng lên không khí. Sự "vận động" của thực vật hướng về phía có ánh sáng gọi là quang hướng động dương (lá lạc, hoa hướng dương, cỏ sữa lá lớn). Ở nền đất khi thế oxy hóa khử giảm đến âm thì *Chironomus dorsalis* chuyển động từ chỗ tối đến chỗ sáng, tức là từ tầng đáy lên phía tầng mặt. Tính "hướng động" còn gặp ở nhiều loài động vật không xương sống khác như thủy tức (*Hydra*) và nhiều côn trùng.

Sự vận động dưới một kích thích nhất định mà động vật di chuyển để tránh điều kiện không thuận lợi là những dạng vận động không định hướng, song cũng có thể hiểu "hướng" của nó là từ nơi bất lợi đến nơi thuận lợi. Chẳng hạn, sinh vật rời khỏi vùng bị ô nhiễm bởi chất độc hoặc bị thiếu hụt oxy ở đáy...

3.2. Tập tính dựa trên cơ sở các phản xạ không điều kiện

Trong trường hợp đơn giản nhất, kích thích thường gây ra một phản ứng nhất định, nó có thể làm cho một cơ hay một nhóm cơ hoạt động. Ở đây, tập tính được xác định chỉ bằng sự có mặt của một cơ quan cảm giác tương ứng và một cơ hay một nhóm cơ liên hệ với cơ quan cảm giác bằng các mối liên hệ thần kinh. Ở những động vật có tổ chức phức tạp, nhiều phản ứng tập tính cơ

bản được thực hiện bởi sự hoạt động của những chuỗi nơron rất phức tạp. Ở đây, các cung phản xạ là cơ sở của các phản ứng cơ bản mà không phải là những "công tắc" đơn giản bởi vì các xinap nối đường vào với đường ra của mạch còn có khả năng làm thay đổi tín hiệu truyền vào. Ví dụ, khi có sự ngưng trệ của xinap, nếu thời gian này kéo dài thì cường độ kích thích sẽ tăng lên.

Trong hoạt động tập tính dựa trên các phản xạ còn xuất hiện hiện tượng tiếp diễn do có "điện thế tiếp diễn" trong xinap của các chuỗi thần kinh hay hiện tượng "tập cộng thời gian" và "tập cộng không gian". Chẳng hạn, khi ta chạm vào lông đuôi của gián, gián bắt đầu chạy, nếu ta thôi kích thích, con gián vẫn tiếp tục chạy chứ không dừng do sự tiếp diễn điện còn duy trì ở xinap của chuỗi thần kinh bụng. Sự tập cộng thời gian hay không gian có liên quan với những kích thích nhẹ dưới ngưỡng hoạt hóa của các nơron thần kinh, song nếu kích thích được kéo dài hay xảy ra trên nhiều vùng của con vật thì những cách đó lại có tác dụng hoạt hóa các nơron làm cho con vật phản ứng lại.

Những kích thích từ ngoài vào cơ thể có thể gây ra những phản xạ với sự tham gia của các xinap khác nhau, có khi hoạt động của chúng đối nhau: cái kích thích, cái kìm hãm. Khi số lượng xinap trong cung phản xạ tăng lên thì mức độ phức tạp của tập tính cũng tăng lên rất nhiều. Khi tăng cường độ kích thích thì sự mở rộng các vùng tham gia vào phản ứng đối với các kích thích đó được gọi là hiện tượng "khuếch tán", đồng thời trong các phản ứng phức tạp còn xuất hiện sự điều hòa các phản xạ nhờ các mối "liên hệ ngược". Ví dụ, con bọ ngựa rình mồi, khi con ruồi xuất hiện trước thị trường của nó thì lập tức nó quay đầu về phía con mồi, rồi xoay cả thân theo hướng đó. Khi ruồi đến gần, ở một khoảng cách xác định mà bọ ngựa "ước đoán" được vừa tầm với, nó dùng hai chân trước vỗ ruồi nhanh như chớp, chỉ trong khoảng 0,01 đến 0,03 giây. Như vậy, bọ ngựa khi phát hiện được mồi liền xác định cả hướng, khoảng cách và điều khiển hành động thông qua các cơ quan thị giác, thông tin được dẫn đến "thụ quan bản thể" nằm giữa ở phần nối đầu-ngực và sự hoạt động được thực hiện nhờ các cơ chân.

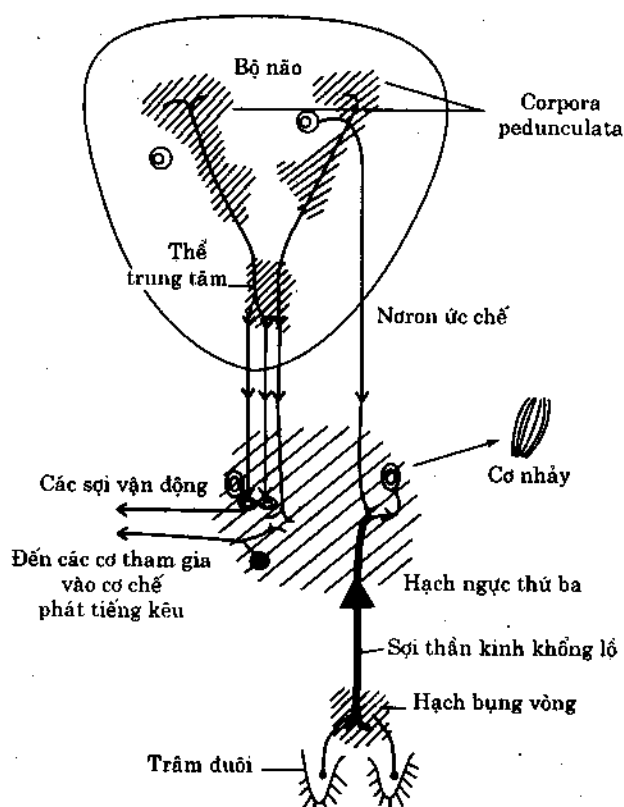
3.3. Hoạt động tự phát

Hoạt động của loại "kích thích-phản ứng" là các phản xạ, chúng đòi hỏi cả một chuỗi nơron và sự tác động nối tiếp nhau của các kích thích, do vậy, mang tính giới hạn.

Trong sự hình thành tập tính còn có đóng góp của "hoạt động tự phát" của hệ thần kinh và các cơ chế "lập trình trung ương". Trong trường hợp thứ nhất các dạng tập tính phát sinh không phụ thuộc vào các kích thích từ bên ngoài, còn ở trường hợp thứ hai thì các kích thích từ bên ngoài được coi như là những "tín hiệu" gây ra những hoạt động của các chương trình đã mã hóa.

Tập tính của những động vật bậc thấp mới có "hạch thần kinh" đều là những hoạt động tự phát. Chẳng hạn ở sứa, trên nhiều chỗ của mép dù có các tập hợp nơron và cơ quan thăng bằng (bình nang), tại đó thường phát sinh những sóng hưng phấn gây ra sự co bóp nhịp nhàng của dù làm cho sứa vận động. Ở giun *Arenicola marina* sống trong các hang dưới bùn, nhờ sự cử động nhịp nhàng của thân mà nước đi qua, giun kiếm được thức ăn, oxy sinh sống. Sự co bóp của sứa hay vận động của giun không phải là những phản ứng được gây ra trực tiếp bởi các kích thích mà phụ thuộc vào sự co bóp của cơ dưới ảnh hưởng của các xung động phát ra từ các hạch thần kinh khác nhau, hoạt động tự động như những chiếc "đồng hồ thần kinh". Để duy trì các hoạt động này con vật không cần thiết "não bộ". Nếu các phần được tách rời ra khỏi cơ thể con vật, chúng vẫn có khả năng hoạt động co bóp bình thường.

Tập tính ở đa số các động vật không xương sống còn được xác định bằng các xung động vận động mà trình tự của chúng đã được chương trình hóa trong hệ thần kinh trung ương và không cần những thông tin ngược chiều từ ngoại vi truyền vào trung tâm. Các kích thích đặc hiệu đối với chúng chỉ có thể có vai trò như các tín hiệu phát động (đôi khi là những tín hiệu điều khiển). Ví dụ, sự điều hòa tiếng kêu của dế mèn đã được chương trình hóa trong hệ thần kinh hay là tập tính "kiểu định hình". Các nghiên cứu chỉ ra rằng, trình tự phức tạp của các động tác cơ cơ cần cho các dạng âm thanh phát ra của dế phụ thuộc vào sự "quyến rũ" hay sự "dọa dẫm"... mà phần lớn đã được



Hình 1.15. Sự tác động qua lại giữa các hạch điều khiển vận động phát thanh ở dế.

Kích thích dòng điện vào một trong các nhân của bộ não được coi là corpora pedunculata sẽ gây ra 1 loại tiếng kêu bình thường và đồng thời lại kìm hãm hoạt động của các nơron vận động, điều khiển vận động nhảy. Thế trung tâm trong não thực hiện các dạng tiếng kêu khác nhau nên khi kích thích nó sẽ gây được những âm thanh lạ thường. Khi kích thích hạch ngực thứ 3, có thể tạo ra trạng thái hưng phấn không đồng nhất trong các nơron vận động. Nếu kích thích một cách thận trọng vào các lông đuôi (cơ quan tiếp nhận âm và nhạy cảm với sự di động của không khí) có thể làm cho tiếng kêu ngừng hẳn. Nhờ vậy mà âm thanh tự mình phát ra không làm cho con vật lo lắng.

xác định ngay trong não. Nếu dòng điện kích thích vào một vùng nhất định trong não sẽ phát tiếng kêu với tần số xác định. Vùng này gửi tín hiệu điều khiển đến một vùng khác của não, ở đây một "kế hoạch" hoạt động đặc hiệu đã được thiết lập và truyền đến cho các nơron vận động của hạch ngực. Khi kích thích dòng điện vào vùng thứ hai này, loại tiếng kêu khác với tiếng kêu trên được phát ra. Rõ ràng, "sự quên rũ" hay "dọa nạt" là những tín hiệu khác nhau, tương tự như dòng điện trong thí nghiệm, làm cho để thay đổi "giọng hát" (hình I.15)

Cần nhớ rằng, vai trò của những kích thích trong các quá trình điều khiển tập tính cũng rất khác nhau, giống như sự khác nhau của chính các quá trình đó. Hơn nữa, các động vật khác nhau tiếp nhận thế giới xung quanh hoàn toàn khác nhau qua thị giác, khứu giác, xúc giác. Chẳng hạn, chó đánh hơi tốt, còn dơi "nghe" được siêu âm, con rắn có thể nhạy cảm với bức xạ nhiệt sóng dài nên đêm tối vẫn xác định chính xác vị trí con mồi, cá phát điện có thể phát hiện được các chướng ngại theo sự thay đổi điện trường do nó phát ra, cá heo *Denphil* sử dụng bộ máy phát âm để định hướng dưới nước... Rõ ràng, các thành phần của thế giới xung quanh có ý nghĩa khác nhau đối với các động vật khác nhau. Song mỗi con vật không phải phản ứng lại với tất cả các biến đổi của môi trường mà chỉ chọn lọc những yếu tố "đặc hiệu" đối với đời sống của nó thông qua các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương. Tuy nhiên, những tập tính quan trọng của chúng thường xuất hiện liên quan với những dấu hiệu rất cơ bản như con mồi, vật dữ, những cá thể khác giới... mà những loại này được thể hiện rất đa dạng để con vật có thể thu nhận được bằng "tay", "mắt", "tai", "mũi", "lưỡi"...

Trên đây chúng ta mới nói về các dạng tập tính ổn định và không biến đổi theo thời gian và hệ thần kinh. Mặc dù, các hệ thống phản xạ đơn giản hoạt động theo kiểu dập khuôn, nhưng không thể nói rằng, trong thực tiễn không còn hệ thống nào khác. Kích thích lúc này gây ra một phản ứng nhất định, nhưng ở thời điểm khác có thể hoàn toàn không gây ra một hiệu quả nào hoặc thậm chí còn gây ra một phản ứng ngược lại, bởi vì cơ thể thường rơi vào những trạng thái khác nhau. Có những phản ứng trước các kích thích thì gây hưng phấn, song nếu kích thích lặp đi lặp lại có thể tạo ra quá trình kim hãm hoặc bị dập tắt. Chẳng hạn con tò vò đục (*Mormoniella*) khoe mẽ trước con cái, nếu được con cái hưởng ứng thì khoe mẽ càng tăng, song nếu con cái không đáp ứng trở lại thì động tác đó nhanh chóng ngừng hẳn. Những con chèo bẻo (*Fringilla coelebs*) trông thấy cú (*Aegolius fuscus*) thì xúm lại khiêu khích, nhưng nếu cú xuất hiện nhiều lần, thì phản ứng của chèo bẻo yếu hẳn đi.

Trong một số trường hợp, việc kích thích nhiều lần có thể làm cho phản ứng bị dập tắt, song cũng có trường hợp kích thích lặp lại đó lại gây nên một phản ứng mới hoặc phản ứng tăng lên. Những hiện tượng này có liên quan đến "trạng thái hưng phấn trung ương" hay "phản ứng thức tỉnh" hay "phản ứng phòng vệ".

3.4 Tập tính có động lực

Đó là những biến đổi liên quan đến sự xuất hiện một nhu cầu nào đó trong đời sống của động vật, chẳng hạn đói, khát, sự giao phối, làm tổ, bảo vệ lãnh thổ, nuôi con...

Nét đặc trưng nhất của tập tính có động lực là sự liên quan chặt chẽ với trạng thái nhất định của cơ thể và với các kích thích xác định. Trong trường hợp điển hình, khi xuất hiện tập tính có động lực, nghĩa là dưới ảnh hưởng của nhu cầu nào đó, con vật bắt đầu tìm kiếm đối tượng cần thiết. Điều đó không có nghĩa con vật "tìm kiếm" một cách có ý thức đối tượng mà nó "biết" được mục đích của các hành động nó làm. Thực ra, có lúc tập tính không được các kích thích bên ngoài điều chỉnh và chỉ trong bước diễn biến, con vật mới tìm được nguồn cần thiết cho các kích thích tiếp theo. Chẳng hạn, con mèo đói liên tục sạo khắp nơi. Khi nó nhìn hay ngửi thấy chuột thì hành động của nó được chuyển thành dạng hoạt động có định hướng. Khi vồ được chuột, ở con mèo xuất hiện một nhu cầu trực tiếp: nhu cầu thức ăn. Ăn xong mèo không còn tập tính sạo nữa, tập tính nhu cầu mất.

Mức độ của động lực có thể được đánh giá theo ngưỡng của phản ứng đối với các kích thích thích ứng, theo mức hoạt động chung, theo số lượng công việc mà con vật có thể làm để đạt được mục đích hoặc theo cường độ của kích thích gây ra trạng thái khó chịu mà con vật phải tiếp nhận để có thể đạt được mục đích.

Theo thời gian, tập tính thường biến đổi và thường mang tính chu kỳ dài, ngắn khác nhau: chu kỳ ngày đêm, chu kỳ chiếu sáng của pha Mặt Trăng, chu kỳ mùa... Ngoài đó ra, theo sự phát triển của cơ thể, các tập tính không chỉ biến đổi (hoặc mất đi, hoặc mới xuất hiện thay thế) mà có những tập tính còn được củng cố và hoàn thiện. Sự hoàn thiện liên quan với sự phát triển của hệ thần kinh. Chẳng hạn, khi sờ vào lòng bàn chân người lớn thì các ngón chân co lại, song ở trẻ 8-9 tháng, kích thích đó lại làm cho ngón chân cái vểnh lên (phản xạ Babinski). Sự khác nhau này liên quan với sự hoàn thiện của hệ thần kinh, đặc biệt với sự hình thành các màng myelin ở các sợi thuộc bó tháp. Ở trẻ em còn bé màng chưa hình thành. Một ví dụ khác, nếu đặt trẻ 2 tháng tuổi nằm ngửa trên giường và đột ngột vồ vào giường thì đứa trẻ dang tay và xò ngón một cách vụng về như muốn lấy một vật gì. Phản xạ

này liên quan với phản ứng "tiền đình", tức là phản ứng phát sinh do lay động đầu (phản xạ Moro). Ở trẻ 3 tháng phản ứng trên không còn.

Cùng với sự hoàn chỉnh của các phản ứng tập tính liên quan với sự phát triển của hệ thần kinh thì hoocmon có vai trò quan trọng trong việc điều hòa tập tính. Các hoocmon của các tuyến nội tiết làm thay đổi môi trường bên trong, trong đó có hệ thần kinh đang hoạt động. Hoocmon gây ảnh hưởng lên tập tính bằng nhiều con đường:

- Kích thích sự phát triển của các cơ quan được sử dụng dưới các dạng khác nhau của tập tính.
- Ảnh hưởng lên các giai đoạn phát triển sớm của hệ thần kinh.
- Gây biến đổi trong các cơ quan ngoại vi tham gia vào sự kích thích hệ thần kinh trung ương bằng con đường của cảm giác.
- Tác động lên các trung khu đặc biệt của não.
- Gây ảnh hưởng không đặc hiệu lên cơ thể động vật nói chung.

Ví dụ đầu tiên của các cơ chế đó là sự phát triển chiếc mỏ ở gà trống trưởng thành để sử dụng trong tập tính sinh dục. Một ví dụ khác là ảnh hưởng của prolactin lên sự nuôi con của chim bồ câu. "Sữa" bồ câu thực chất được tiết ra từ các tế bào niêm mạc của diều. Đến lúc chim non sắp nở, dưới ảnh hưởng của prolactin, diều lớn lên và các kích thích cảm giác phát sinh, tạo ra quá trình hưng phấn "bản năng" nuôi con của bồ câu.

Các hoocmon gây ảnh hưởng lên tập tính bằng cách thay đổi trạng thái chung của cơ thể hay lên các bộ phận đặc hiệu của hệ thần kinh trung ương. Ở động vật có vú, bộ phận này là vùng dưới đồi. Chẳng hạn, trong giai đoạn động dục, mèo cái có những hành động xác định để tỏ tình như vẩy đuôi về một phía và kiễng hai chân sau. Giữa 2 lần động dục, mèo cái thường đuổi mèo đực khi mèo đực lại gần. Trong thời kỳ động dục, mèo cái không chỉ có sự thay đổi về tập tính mà còn có những biến đổi về hình thái trong hệ thống sinh dục. Những động vật bị thiếu, tức là triệt tiêu hoocmon sinh dục, sẽ không còn tập tính sinh dục nữa. Ngược lại, ở động vật chưa trưởng thành sinh dục, nếu được tiêm hoocmon sinh dục, chúng sẽ phát dục sớm.

Sự tác động qua lại giữa trạng thái hoocmon và các yếu tố bên ngoài có vai trò rất quan trọng trong sự điều chỉnh tập tính và thường rất phức tạp. Hoocmon ảnh hưởng lên các phản ứng do các kích thích bên ngoài gây ra, các kích thích này đến lượt mình lại ảnh hưởng lên quá trình tiết của hoocmon. Ví dụ, những đàn cá di cư sinh sản được bắt đầu khi tuyến sinh dục đã phát triển tới ngưỡng. Sự phát triển này lại phụ thuộc vào hoạt động của tuyến yên. Hoạt động sinh dục, mang thai và nuôi con ở động vật có vú được điều phối bởi cả hệ thống điều tiết thần kinh-thể dịch rất nhịp nhàng và phức tạp.

Tất cả các ví dụ nêu trên đều là những biến đổi của tập tính liên quan với những biến đổi về cấu trúc và sinh lý diễn ra cùng với sự phát triển của cơ thể và chu kỳ sinh sản. Tuy nhiên, cần nhớ rằng, động vật khi thực hiện nhiều lần một chương trình tập tính nào đó bao giờ cũng có được những kinh nghiệm nhất định. Do đó, trong sự phát triển tập tính rất khó phân biệt được quá trình trưởng thành theo nghĩa đen của nó với sự tích lũy kinh nghiệm. Sự tác động của 2 yếu tố này liên quan với nhau rất chặt đến nỗi không thể tách riêng chúng ra.

Nhiều hoạt động tập tính đặc hiệu xuất hiện ngay sau lúc sinh như tập tính há mồm đòi mớm hay nằm "bất động" khi nghe báo hiệu nguy hiểm của chim... Người ta còn thí nghiệm, khi én con ra đời, một số con được nhốt trong lồng chật không cho chúng tập cử động cánh. Sau ít ngày thả én ra, én vẫn bay không kém những con không bị nhốt. Những điều nói trên chứng minh rằng, kinh nghiệm thực tiễn không chỉ được tích lũy trong cuộc sống mà còn được "thực hành" ở một mức nhất định nào đó ngay trong trứng hay ngay ở thời kỳ phát triển của phôi. Như vậy, tập tính được bắt đầu không phải từ lúc sinh hay lúc nở khỏi trứng, mà còn sớm hơn nữa, ngay "trong bụng mẹ". Người ta đã làm nhiều thí nghiệm để chứng minh về vai trò của kinh nghiệm cũ được phát triển ở bên trong cơ thể mẹ. Ví dụ tập tính co chân của đứa trẻ mới sinh có thể mang các "dấu vết" kinh nghiệm của phôi. Ở tuần cuối trước khi sinh, phôi đứa trẻ nằm ở vị trí bình thường thì khi châm kim vào lòng bàn chân, đứa trẻ co chân lại, còn khi sờ nhẹ vào lòng bàn chân thì đứa trẻ duỗi thẳng chân ra. Trong trường hợp đẻ ngược thì các phản xạ phụ thuộc vào vị trí của chân lúc thử nghiệm, nếu chân đang duỗi thì đứa trẻ phản ứng lại tác dụng của kim bằng cách duỗi chân, còn chân đang co thì chân càng co thêm. Vai trò thực tiễn và kinh nghiệm trong quá trình phát triển tập tính có thể thấy rõ khi nghiên cứu sự phối hợp cảm giác-vận động. Khi con vật trong một thời gian dài không nhận được các thông tin cảm giác và không thể vận động thì khả năng giải quyết các nhiệm vụ và các kỹ năng vận động của nó sẽ kém đi nhiều. Để các chức năng vận động bình thường con vật cần phải tiếp nhận bằng thị giác những điều có liên quan với sự vận động.

Ngoài vai trò của kinh nghiệm cũ, thì sự "bất chúc", nghĩa là cách làm theo các cá thể khác chiếm vị trí quan trọng trong sự phát triển tập tính. Ngoài đời, trong quá trình phát triển cá thể, động vật luôn quan sát tập tính của bố mẹ, anh chị nó. Nếu chúng sống cách ly thì kinh nghiệm ở chúng càng trở nên nghèo nàn. Chẳng hạn, chim chích (*Fringilla coelebs*) sống cách ly chỉ có một điệu hót giản đơn so với chim sống đàn. Một số loài chim khác không

thể có được "bài hát" của mình nếu không bắt chước các cá thể khác. Một số loài chim "học nói" tiếng người. Những con mèo, hổ, báo... còn "biết" dạy con cái mình học cách săn mồi. Hổ, báo, mèo... con khi sống bên mẹ cũng rất năng luyện tập những kỹ xảo đó. Ở khỉ *Macaca rhesus* không được sống với khỉ mẹ và anh chị, không thể có tập tính sinh dục và tập tính làm mẹ bình thường.

3.5. Sự học tập

Sự học tập là việc thành lập những biến đổi tương đối bền vững trong tập tính do quá trình tích lũy kinh nghiệm của cá thể có liên quan với sự duy trì và hồi tưởng những thông tin đã nhận được. Học tập thường được xem như là sự biến đổi tập tính và được thể hiện dưới nhiều hình thức khác nhau, liên quan đến các cơ chế khác nhau. Các quá trình học tập có thể có mấy loại: thói quen (tập quán), sự tập luyện kinh điển (hay thành lập các phản xạ có điều kiện kinh điển), tập luyện bằng dụng cụ (hay thành lập các phản xạ có điều kiện dụng cụ) và sự học tập bằng cách thử nghiệm và sai lầm.

Thói quen là sự mất các phản ứng được hình thành trước đây chứ không phải là sự thành lập các phản ứng mới. Chẳng hạn, sự thuần dưỡng động vật. Khi con vật đã thuần dưỡng nó "quen" với người, đồng thời mất đi nhiều phản ứng cũ (tiếng kêu báo động, cách chủ động săn mồi...). Tuy nhiên, trở lại cảnh cũ, những phản ứng trước đây cũng có thể dần hồi phục, tùy thuộc vào quá trình thuần hóa dài hay ngắn.

Một dạng học tập đơn giản nhất là sự thành lập các phản xạ có điều kiện kinh điển của Pavlov. Dạng học tập khác có tính chất liên hợp là sự luyện tập dụng cụ (hay sự thành lập các phản xạ có điều kiện loại II hay học tập bằng cách thử nghiệm và sai lầm).

Các phản xạ có điều kiện kinh điển và phản xạ có điều kiện loại II này dựa trên những phản xạ không điều kiện; còn các kích thích có điều kiện (như tiếng chuông, mùi, vị, những thành công, thất bại hay sai lầm)... tác động đến mà con vật "nhận thức" được trong quá trình tập luyện sẽ thiết lập nên mối quan hệ giữa kích thích vô quan (trước đây không có "ý nghĩa" gì) với những kích thích có điều kiện, bao gồm cả những thành công (sự thưởng chẳng hạn) và thất bại (sự phạt chẳng hạn) hay những sai lầm mà con vật mắc phải gọi là những phản xạ có điều kiện. Các phản xạ có điều kiện trở thành cơ sở của nhận thức. Trong tự nhiên tồn tại nhiều yếu tố tương tự nhau và nhiều yếu tố rất khác nhau. Khi tác động lên cơ thể, chúng không chỉ tạo nên các phản xạ có điều kiện thuộc loại "phổ cập" (do các yếu tố kích thích tương tự nhau) mà còn giúp con vật biết phân biệt (do các yếu tố khác nhau). Nhiều phản xạ có

thông qua các cơ quan cảm giác. Cá sống đàn nhận biết ra nhau bằng "màu sắc đàn". Tầm dực nhận biết cá thể khác giới bởi chất tiết bombicon được tiết ra từ con cái. Các loài hươu, cây mướp, cây hương... có những tuyến tiết "hương" ở hốc mắt, ở gốc đuôi, xung quanh vùng hậu môn. Nhiều loài còn sử dụng cả nước tiểu, phân như là những tín hiệu để nhận biết nhau hay để "đánh dấu" vị trí. Nhiều loài sử dụng âm thanh như côn trùng, ếch nhái... Các chất hóa học sử dụng làm phương tiện thông tin được gọi là các pheromon. Những tín hiệu nhận biết qua thị giác không chỉ là màu sắc mà còn là bộ điệu của các con vật khác giới, đặc biệt là hiện tượng "khoác áo cưới", các cử chỉ "khoe mẽ" như nhảy múa và những động tác "kịch cỡm", không đúng lúc, không phù hợp khác của con đực. Ví dụ, sự rửa lông, uống nước không đúng lúc của chim đực trước sự có mặt của chim cái; việc "cắn móng tay", "vuốt tóc", "gãi gáy"... hay những động tác vụng về... của các chàng trai trẻ trước người bạn gái đang muốn "đặt vấn đề".

Tổ chức xã hội có thể là những "gia đình", những "bộ tộc"... tạo nên một "xã hội" lớn. Trong thiên nhiên cũng gặp những xã hội không phải của một loài. Chẳng hạn, nhóm khỉ và hươu sao. Những con khỉ nhờ cặp mắt tinh tường có thể thông tin về những nguy hiểm nhìn thấy được, còn các con hươu sao nhờ sự nhạy cảm của khứu giác có thể phát hiện những nguy hiểm ẩn khuất. Sống trong "xã hội" động vật có nhiều lợi ích trong khai thác môi, bảo vệ nhau khỏi vật dữ, mặc dù trong đó cũng có những thua thiệt nhất định.

Nhiều "xã hội" có sự lãnh đạo tập thể, song nhiều xã hội có con đầu đàn chỉ huy. Việc xác lập con đầu đàn là những trận "đọ sức" của các cá thể đực. Do sự "đấu đá" mà sinh vật sống kiểu xã hội cũng có sự phân chia thành những nhóm đàn nhỏ có "lãnh địa" riêng. Nhờ vậy mà chúng khai thác nguồn thức ăn tương đối đồng đều. Ở những động vật có tập tính xã hội cao, lãnh thổ của chúng là chung chứ không phải cho từng "gia đình", chiếm diện tích 7-15 km². Diện tích, vị trí lãnh thổ ít khi thay đổi qua nhiều thế hệ nếu như nguồn dinh dưỡng và nước vẫn được duy trì. Những loài sống trên cây, khó xác định địa bàn bằng "bước chân", chúng sử dụng cả tiếng kêu. Chẳng hạn, khỉ *Revun* hàng sáng trong khoảng 30 phút thường hú lên những tiếng dài để báo cho đàn khác biết phạm vi lãnh thổ của mình.

Tổ chức xã hội theo trật tự lệ thuộc là đặc tính của hầu hết các động vật sống thành đàn, trong đó ở động vật có xương sống, tổ chức xã hội kiểu này đạt đỉnh cao nhất. Những con đực trở thành con đầu đàn nhờ sức mạnh của cơ thể, tính hung hãn và nhờ những "chiến công" của nó trong các cuộc đấu. Sau nó là những kẻ sống lệ thuộc.

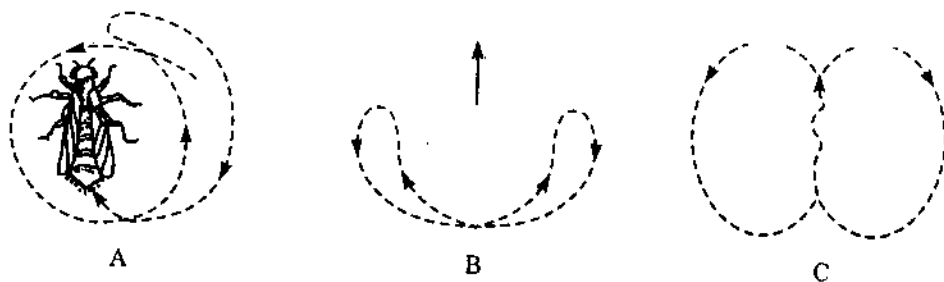
Những loài côn trùng sống thành xã hội xác lập nên những dạng xã hội phát triển rất cao và rất cổ như mối, ong, kiến. Trong kiểu sống này, không chỉ con cái sống dựa vào bố mẹ mà ngược lại sau này, bố mẹ lại dựa vào con cái. Hiện tại, trong thiên nhiên có thể tìm thấy các dạng sống chuyển tiếp từ đơn độc đến xã hội có tổ chức chặt chẽ. Những loài sống đơn độc hoặc không biết chăm sóc con cái (muỗi, chuồn chuồn) hoặc biết tìm nơi có nguồn thức ăn sẵn cho con cái (ruồi, bướm), hoặc đẻ trứng vào các đối tượng mà sau này con cái có thức ăn (ong ký sinh), hoặc biết làm tổ, cất giấu thức ăn rồi đẻ trứng vào đó (tò vò) hoặc tích trữ thức ăn và chăm sóc trứng (nhiều loài cánh cứng).

Ở kiến, mối, ong trong cuộc sống xã hội, thức ăn luôn được chuẩn bị sẵn, những thành viên trong xã hội còn chăm sóc các "ấu thể", "em" mình.

Trong xã hội của chúng bao giờ cũng có "bà chúa" được "suy tôn", còn các thành viên của xã hội là con của chúa, do đó về mặt kiểu gen genotip thì chúng đồng nhất.

Những loài kiến sống "du mục" thường không có tổ cố định. Khi di chuyển, chúng kéo đàn, kéo lũ và trên đường đi chúng tiêu diệt những gì mà chúng ăn được. Có loài kiến sống trong tổ, biết trồng "nấm" để sinh sống (như trên đã nói đến)

Xã hội ong mật là một xã hội phức tạp, song cũng là loại "nề nếp nhất". Chúng có khả năng truyền tin cho nhau rất tinh vi về những nguồn thức ăn. Con chúa là linh hồn của đàn và chỉ làm nhiệm vụ sinh sản. Các thành viên khác làm nhiệm vụ chăm sóc sức khỏe của chúa và "thông báo" tình trạng đó cho tập đoàn qua pheromon do ong chúa tiết ra từ tuyến dưới hàm. Các con ong "gác cổng" luôn vây cánh không chỉ làm cho tổ được thoáng khí mà còn làm lan tỏa pheromon cho các con khác định hướng mang phấn hoa và mật trở về tổ.



Hình 1.16. Ba điệu múa của ong để thông tin

A- Vận động theo vòng tròn; B- Vận động theo hình lưỡi liềm; C- Điệu nhảy "uốn lượn"

Hệ thống truyền tin của ong rất tinh tế và phức tạp. Chẳng hạn, khi một cá thể nào tìm được nguồn phấn hoa ở gần tổ (nhỏ hơn 50 - 100 m) nó sẽ bay về và biểu diễn điệu múa "vòng" đặc biệt. Những ong khác quan sát điệu múa, đến ngửi mùi hoa và nhận biết được nơi có mật (hình 1.16).

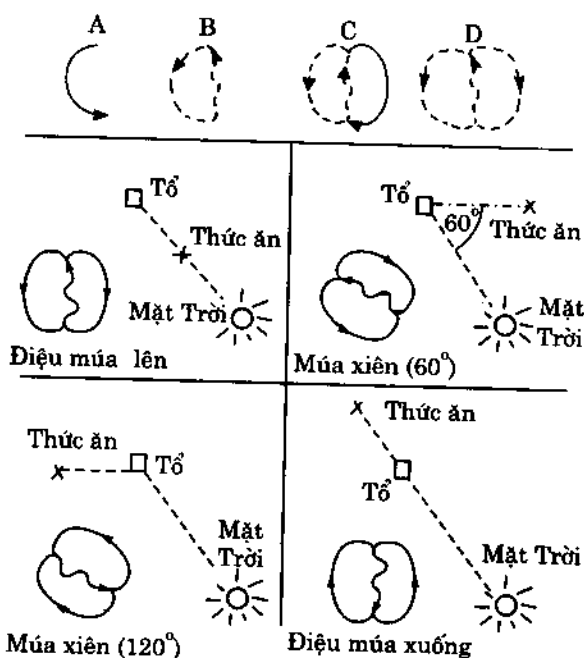
Khi khoảng cách xa hơn 50 - 100m, các động tác nhảy múa càng trở nên phức tạp để thông báo hướng, vị trí, khoảng cách nơi có nguồn thức ăn (hình I.17).

Các tập đoàn ong, kiến như trình bày ở trên được xuất hiện từ các gia đình nhỏ, gồm 1 con cái và con cháu của chúng. Đối với xã hội con người, ở giai đoạn tiền sử cũng mang những nét tương tự, nhưng càng về sau điều này không lặp lại nữa.

Những "kinh nghiệm", tập tục của lối sống của côn trùng và người đều di truyền cho các thế hệ con cái, kể cả việc sử dụng công cụ (ấu trùng tiết tơ để kết lá làm tổ), việc thuần dưỡng các đối tượng có lợi cho cuộc sống (kiến nuôi rệp cây, trồng nấm...), thực hiện việc truyền thông tin cho nhau...

Sự khác biệt cơ bản giữa lối sống xã hội của con người và của côn trùng là con người có khả năng thích nghi với mọi điều kiện và tình huống xảy ra trong môi trường. Để đạt đến mục đích này con người sử dụng khả năng học tập và sự tư duy trừu tượng của mình. Chính điều này làm cho xã hội loài người trở nên mềm dẻo và linh hoạt, còn ở côn trùng, trong quá trình tiến hóa đã phân hóa chức năng cho các thành viên rất chặt như những khuôn mẫu. Chúng giúp cho xã hội hoạt động đồng bộ, song rất cứng nhắc.

Bộ óc phát triển, bàn tay lao động khéo léo, ngôn ngữ và chữ viết đã đưa con người vượt xa tất cả các sinh vật khác và trở thành "chúa tể" của muôn loài.



Hình I.17. Sự truyền tin về hướng bay đến nguồn thức ăn bằng các điệu nhảy.

Khoảng cách được chỉ bằng số lần uốn trên đoạn đường giữa số 8. Nguồn thức ăn nằm trên trục tổ - Mặt Trời, ở trước tổ thì ong "múa lên" còn sau tổ, ong múa xuống, còn lệch khỏi tổ thì "đường múa" tạo với đường chỉ hướng trọng lực 1 góc tương ứng.

QUẦN THỂ SINH VẬT (POPULATION)

1. ĐỊNH NGHĨA

Quần thể là nhóm cá thể của một loài (hay 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 để sản sinh ra các thế hệ mới.

Quần thể là một tổ chức ở mức cao hơn, 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 của quần thể. Những hệ thống sinh học mà trong đó các cá thể loài sinh vật tồn tại và phát triển đều là những hệ cấu trúc chức năng, có khả năng tự điều chỉnh. Do đó, những thành phần cấu trúc và những hoạt động chức năng khác của hệ thống được xem như là những thông số, có khả năng biến đổi một cách thích nghi với những biến cố của môi trường, duy trì sự ổn định cho cả hệ thống. Chẳng hạn, điều kiện dinh dưỡng của một quần thể nào đó tăng hay giảm thì lập tức mức sinh trưởng của các cá thể trong quần thể tăng nhanh hay chậm lại, kéo theo nó là dãy tuổi sinh sản lần đầu thu hẹp hay mở rộng và tốc độ sinh sản của các cá thể tăng lên hay giảm đi một cách tương ứng, do đó, kích thước quần thể đạt được trạng thái cân bằng với nguồn sống của môi trường.

Do là một nhóm cá thể của loài nên những loài nào có vùng phân bố hẹp, điều kiện môi trường khá đồng nhất thường hình thành một quần thể. Đó là những loài đơn hình (monomorphis). Ngược lại, những loài có vùng phân bố rộng, điều kiện môi trường không đồng nhất ở những vùng khác nhau của vùng phân bố thì thường tạo nên nhiều quần thể thích nghi với các điều kiện đặc thù của từng địa hương. Đó là các loài đa hình (polymorphis). Trong những trường hợp như thế, ở những quần thể, nhất là những quần thể sống xa với quần thể ban đầu sẽ xuất hiện những khác biệt lớn, trước hết là những khác biệt về các đặc tính sinh thái, sinh lý,... sau nữa là sự khác biệt về di truyền, tạo nên các chủng sinh thái, chủng địa lý và cuối cùng là những loài mới khi chúng không còn khả năng trao đổi gen với nhau.

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. Hơn nữa, những quần thể có cấu trúc phức tạp sống trong điều kiện môi trường không ổn định thích nghi tốt hơn so với những quần thể có cấu trúc đơn giản. Do vậy, ở vĩ độ ôn đới thường gặp những quần thể kích thước lớn, cấu trúc phức tạp; còn ở vùng vĩ độ thấp hay trong các điều kiện ổn định thường thấy xuất hiện các quần thể có kích thước nhỏ, cấu trúc đơn giản hơn.

Trong những điều kiện cụ thể, chẳng hạn, sinh vật màng nước (Neuston) thuộc các vực nước, dòng nước thường chuyển sinh vật đi rất xa và làm xáo trộn các cá thể trong giới hạn vùng phân bố của loài và ngăn cản sự hình thành các quần thể độc lập thực thụ (independent population) mà lại tạo ra các quần thể phụ thuộc (dependent population), tức là quần thể trong một thời gian tương đối dài không có khả năng tái sản xuất những cá thể mới cho mình, phải nhận một bộ phận cá thể từ quần thể độc lập (Constantinov, 1984).

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

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

2. CẤU TRÚC CỦA QUẦN THỂ

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

2.1. Kích thước và mật độ của quần thể

2.1.1 Kích thước

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

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

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

Một điều rất quan trọng là mỗi quần thể đều có một kích thước xác định với 2 cực trị: tối thiểu và tối đa. Kích thước tối thiểu đặc trưng cho loài, đảm bảo cho quần thể đủ khả năng duy trì và phát triển số lượng cũng như duy trì vai trò của nó trong thiên nhiên. Nếu số lượng của quần thể dưới mức cho phép, các chức năng trên không thực hiện được, quần thể tất phải rơi vào trạng thái diệt vong. Trong thực tế, nhiều quần thể động thực vật, thậm chí cả loài, do bị khai thác quá mức đã hoặc đang dần bị biến mất khỏi sinh quyển. Chẳng hạn, 3 trong số 8 phân loài của hổ *Panthera tigris*: *Panthera tigris virgata*, *P.t. sondaica* và *P.t. balica* ngày nay không còn (Nowell and Jackson, 1996). Quần thể cá mè còi hoa (*Clupanodon thrissa*), ở vùng cửa sông châu thổ Bắc Bộ, cá cháo lớn (*Megalops cyprinoides*) ở vùng cửa sông Cửu Long đã hoàn toàn mất sản lượng khai thác trong vòng hơn 30 năm nay (Vũ Trung Tạng, 1983, 1994). Hàng loạt quần thể và loài động, thực vật có giá trị kinh tế khác do bị đánh bắt, do mất nơi ở hoặc môi trường nơi chúng kiếm ăn và sinh sản bị thu hẹp, xáo động mạnh hoặc bị ô nhiễm.. đang có nguy cơ đe dọa bị diệt chủng đã được ghi trong các Sách Đỏ Việt Nam (1992).

Cực trị thứ 2 về số lượng cá thể của quần thể được quy định bởi nguồn sống của môi trường và các yếu tố sinh thái khác (cạnh tranh, bệnh tật, sức

ép của vật dữ...). Quy luật chung của các loài là sự phát triển số lượng của mình hướng tới vô hạn, song không gian, nguồn sống vừa có hạn, vừa bị chia sẻ cho nhiều loài khác cùng tồn tại và phát triển nên kích thước của quần thể chỉ có thể đạt được mức tối đa cho phép, cân bằng với khả năng chịu đựng của môi trường.

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

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

Ở đây 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 lượng cá thể do quần thể sinh ra trong quãng thời gian từ t_0 đến t .

D : số lượng cá thể của quần thể bị chết trong khoảng thời gian từ t_0 đến t .

E : số lượng cá thể nhập cư trong khoảng thời gian từ t_0 đến t .

I : số lượng các thể di cư khỏi quần thể trong khoảng thời gian từ t_0 đến t .

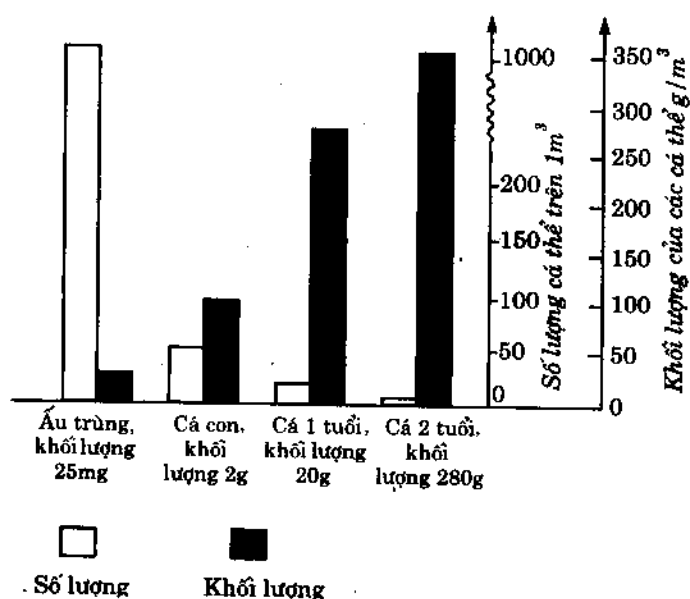
Trong công thức trên, bản thân mỗi số hạng cũng mang những thuộc tính riêng, đặc trưng cho loài và biến đổi một cách thích nghi với sự biến động của các yếu tố môi trường.

2.1.2. Mật độ của quần thể

Mật độ của quần thể là số lượng cá thể (hay khối lượng, năng lượng) tính trên một đơn vị diện tích hay thể tích mà quần thể đó sinh sống. Ví dụ, mật độ của một loài sâu hại lúa được dự báo là 8 con/m², mật độ động vật nổi trong hồ là 17.000 cá thể/ lít nước, mật độ dân số ở thủ đô Hà Nội là 2446 người/km²... Mật độ được biểu diễn bằng số lượng cá thể chỉ ra khoảng cách trung bình giữa các cá thể với nhau; khối lượng chỉ ra mức độ tập trung của chất sống; còn năng lượng chỉ ra đặc tính nhiệt động học của quần thể. Như vậy, tùy theo mục đích nghiên cứu mà người ta sử dụng các đơn vị đo lường mật độ khác nhau.

Mật độ của quần thể có ý nghĩa sinh học rất lớn. Nó thể hiện sự cân bằng giữa tiềm năng sinh sản và sức chịu đựng của môi trường. Về phía mình, sức chịu đựng của môi trường lại phụ thuộc vào khả năng và tốc độ tái tạo của nguồn sống. Thông số này cũng không ổn định, liên quan với sự ăn mòn của vật sử dụng và các điều kiện đảm bảo khác của môi trường. Chẳng hạn, mật độ của cá nổi và cơ sở thức ăn của nó là giáp xác chân chèo (*Copepoda*). Hai chỉ số này liên quan mật thiết với nhau, chi phối lẫn nhau và phụ thuộc vào các điều kiện môi trường.

Mật độ quần thể quy định tổng lượng trao đổi chất của quần thể. Khi kích thước của cơ thể giảm, cường độ trao đổi chất của nó tăng lên và ngược lại, khi kích thước của cá thể tăng, cường độ trao đổi chất lại giảm. Do vậy, tổng lượng trao đổi chất đóng vai trò xác định trong việc giới hạn mật độ của quần thể, liên quan với sự phát triển về số lượng và sinh vật lượng của quần thể đó (hình II.1)



Hình II.1. Các mức nuôi thả ấu trùng, cá con, cá một và hai tuổi của *Cyprinus carpio* trên $1m^3$ nước đầm nuôi (Constantinov, 1984)

Hình II.1 chỉ ra rằng, trong ao nuôi, nuôi cá chép có kích thước nhỏ với số lượng đông, nhưng sinh vật lượng chung lại thấp, còn nuôi cá chép có kích thước lớn tuy số lượng không nhiều, nhưng sinh vật lượng chung lại cao khi tổng lượng trao đổi chất trong ao hầu như không thay đổi.

Mật độ quần thể còn chi phối đến các hoạt động chức năng của cơ thể (dinh dưỡng, hô hấp, sinh sản...) cũng như trạng thái tâm sinh lý của các cá thể trong quần thể. Chẳng hạn, tốc độ lọc nước của thân mềm *Sphaerium corneum* trong những mật độ khác nhau cũng rất khác nhau.

Số lượng (con):	1	5	10	15	20
Tốc độ lọc (ml/h):	3,4	6,9	7,5	5,2	3,8

Nhiều loài động vật có tập tính sống đàn, khi phải sống đơn lẻ, cường độ dinh dưỡng giảm đi, còn nhu cầu oxy lại tăng lên. Sự phụ thuộc của các hoạt động chức năng vào mật độ quần thể làm xuất hiện cái gọi là "hiệu suất nhóm", có lợi cho sự chung sống của các cá thể trong quần thể như giảm nhu cầu oxy, tăng sức chống đỡ với các tác động của môi trường, sử dụng có hiệu quả nguồn thức ăn...

Mật độ quần thể như một chỉ số sinh học quan trọng báo động về trạng thái số lượng của quần thể cần phải tăng hay giảm. Khi mật độ quá cao, điều kiện sống suy giảm, trong quần thể xuất hiện những tín hiệu dẫn đến sự giảm số lượng như thực hiện di cư của một bộ phận quần thể, giảm khả năng

sinh sản và độ mắn đẻ của các cá thể cái, giảm mức sống sót của các cá thể non và già... Khi mật độ thưa, quần thể có cơ chế điều chỉnh số lượng theo hướng ngược lại. Nếu mật độ quá thấp thì điều kiện gặp gỡ giữa các cá thể khác giới trong sinh sản càng trở nên khó khăn, do đó khả năng sinh sản, độ thụ tinh, sức sống của con non giảm và khả năng bảo vệ khỏi kẻ thù cũng như sức chống chọi với sự biến động của các yếu tố môi trường cũng giảm.

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 và động vật nổi (phyto 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 hiển vi, kính lúp...

- Đối với thực vật, động vật đáy (loại ít di động) mật độ được xác định trên các ô tiêu chuẩn. Những ô này được phân bố trên những điểm và tuyến chìa khóa trong vùng nghiên cứu.

- Đối với cá trong các vực nước người ta sử dụng phương pháp đánh dấu, bắt lại để tính kích thước quần thể rồi từ đó suy ra mật độ theo công thức sau:

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

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

Ở đây N: Số lượng cá thể của quần thể ở thời điểm đánh dấu.

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.

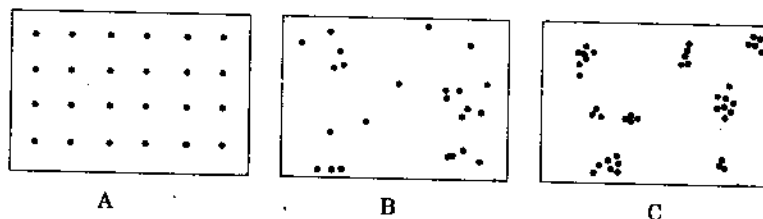
R: Số cá thể có dấu xuất hiện ở lần thu mẫu thứ 2.

- 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... Tất nhiên, 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 lặp đi lặp 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...).

2.2. Cấu trúc không gian của quần thể

2.2.1. 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 phân bố trong không gian theo 3 cách sau đây: phân bố đều, phân bố theo nhóm (hay điểm) và phân bố ngẫu nhiên.



Hình II.2. Ba dạng phân bố chủ yếu của các cá thể, một cặp hay một nhóm cá thể trong quần thể
A. Phân bố đều; B. Phân bố ngẫu nhiên; C. Phân bố theo nhóm (điểm)

Phân bố đều gặp ở những nơi môi trường đồng nhất và sự cạnh tranh về không gian giữa các cá thể rất mạnh hoặc tính lãnh thổ của các cá thể rất cao. Thông thường trong thiên nhiên, người ta hay gặp sự hình thành các kiểu tập trung khác nhau. Tuy nhiên, các cá thể trong quần thể có khuynh hướng tạo nên những nhóm với một đại lượng xác định (chẳng hạn, các cặp ở động vật hay tập đoàn sinh dưỡng ở thực vật) thì sự phân bố của chính các nhóm đó lại gần với kiểu phân bố ngẫu nhiên, thậm chí gần với cả dạng phân bố đồng đều.

Phân bố ngẫu nhiên được quan sát trong trường hợp khi môi trường đồng nhất, còn các cá thể không có tính lãnh thổ cao, cũng không có xu hướng hợp lại với nhau thành nhóm. Kiểu phân bố này phù hợp với dạng đường cong chuẩn mà những phương pháp thống kê thường ứng dụng.

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.

Để xác định kiểu phân bố của các cá thể trong không gian thuộc dạng nào, người ta phải thiết lập một kế hoạch thực nghiệm tỷ mỉ và số lượng mẫu lựa chọn phải đủ lớn, nhất là khi các cá thể không phân bố theo nhóm. Khi sử dụng phương pháp thống kê, giá trị của tỷ số V/m cho ta biết các cá thể phân bố theo dạng nào. Nếu $V/m > 1$ thì các cá thể phân bố theo nhóm, nếu $V/m < 1$ thì các cá thể phân bố đồng đều, còn $V/m = 1$ các cá thể phân bố ngẫu nhiên. Ở đây, V là sai số chuẩn với $V = \sqrt{\frac{m}{n} - 1}$, còn m : số lượng cá thể trung bình, n : tổng lượng mẫu (bảng II.1)

BẢNG II.1. SỐ LƯỢNG TRUNG BÌNH, SAI SỐ CHUẨN VÀ SỰ PHÂN BỐ CỦA 2 LOÀI HAI VỎ Ở VÙNG TRIỀU (JACKSON, 1968)

Loài và lứa tuổi	Số lượng trung bình (m)	Sai số chuẩn (V)	Mối quan hệ của V/m
<i>Mulinia lateralis</i> (của tất cả nhóm tuổi)	0,27	0,26	Phân bố ngẫu nhiên
<i>Gemma gemma</i>			
Tất cả các nhóm tuổi	5,75	11,83	Phân bố theo nhóm
Nhóm 1 tuổi	4,43	7,72	Phân bố theo nhóm
Nhóm 2 tuổi	1,41	1,66	Ngẫu nhiên

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

Trong cấu trúc nội tại của đại đa số quần thể ở những thời gian khác nhau thường xuất hiện những nhóm 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.

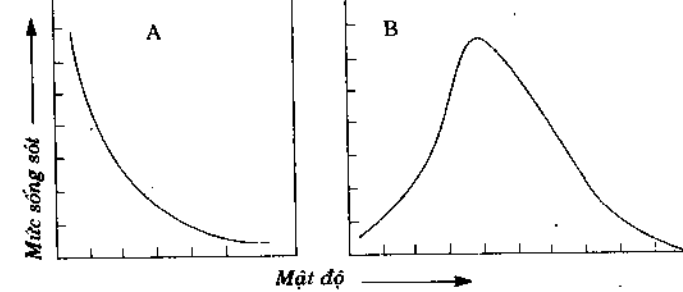
Dạng tụ hợp đặc biệt gọi là sự "hình thành vùng cư trú an toàn". Ở đây, những nhóm động vật có tổ chức xã hội thường cư trú ở phần trung tâm thuận lợi nhất, từ đó chúng tỏa ra vùng xung quanh để kiếm ăn hay để thỏa mãn các nhu cầu khác rồi lại trở về trung tâm. Một số trong những loài động vật thích 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 sự sinh sản. Trong điều kiện tụ hợp, thực vật chống chọi với gió to, sóng cả, 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 chọi với kẻ thù tốt hơn, nhiều loài (như cá chẳng hạn) 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 (1951) 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. Nguyên lý Allee được mô tả khái quát ở hình II.3.



Hình II.3. Sơ đồ mô tả nguyên lý Allee

Trong các quần thể có kích thước nhỏ, tốc độ tăng trưởng và mức sống sót đạt tối đa (A) còn trong các quần thể khác, sự hợp tác nguyên thủy làm cho quần thể đạt được hiệu quả cao nhất ở mật độ trung bình (B). Hình 3B cũng chỉ ra ảnh hưởng giới hạn của "sự thưa dân" hay "quá đông dân" (Allee & al, 1949).

2.2.3. 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 không phổ biến như những yếu tố tạo nên sự tụ hợp. Hơn nữa, những yếu tố này rất quan trọng, không chỉ nâng cao sự thích nghi mà có thể còn tham gia vào sự điều chỉnh số lượng của quần thể. Thông thường, sự cách ly xuất hiện 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 hóa học (chất kháng sinh...) ở thực vật, vi sinh vật và các động vật bậc thấp. Trong cả 2 trường hợp, điều đó 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 cá thể hay của gia đình. Nếu phần này được bảo vệ nghiêm ngặt, không chông chéo sang phần của "láng giềng" thì được gọi là lãnh thổ.

Tính lãnh thổ được bộc lộ rất 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 bảo đảm những cái cần cho

những chu kỳ sinh sản phức tạp (ở chim), nhưng điều này đạt được, có lẽ, do tính ưu việt kiếm được trong cách sống hợp tác. 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 săn mồi.

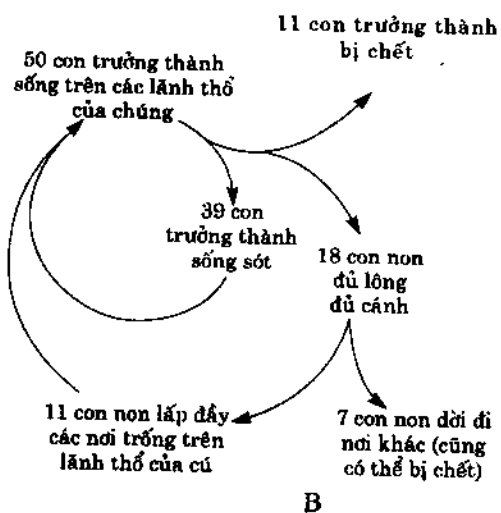
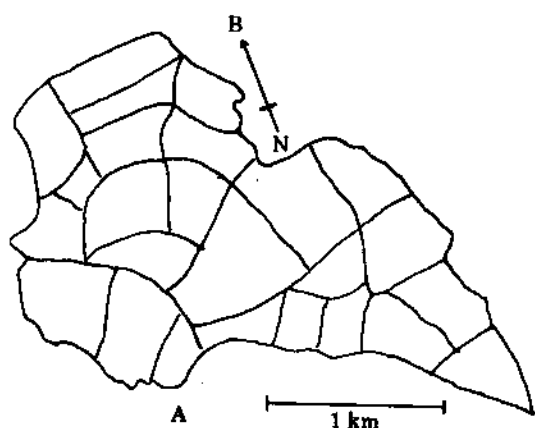
Ở những nhóm tuổi khác nhau hay khác nhau về giới tính, các cá thể cũng chọn cách sống khác nhau, chẳng hạn con non thích sống tụ hợp, còn con trưởng thành ưa sống cách ly.

Lãnh thổ và tính lãnh thổ lần đầu tiên được Elliot Howard mô tả trong cuốn sách "Lãnh thổ trong đời sống của chim" (1920). Ngoài chim, tính lãnh thổ còn được nghiên cứu ở nhiều nhóm động vật khác. Tính lãnh thổ là cách điều chỉnh việc sử dụng nơi sống và nguồn sống. Nó thường được phát hiện trong sự phân bố của các nhóm động vật cả ở trên cạn và dưới nước. Ví dụ, loài thân mềm *Lottia gigantea* sống ở vùng triều và dinh dưỡng bằng lớp tảo phủ trên đáy, đã duy trì lãnh thổ kiếm mồi của mình vào khoảng 300-900cm². Khi con vật lớn lên thì lãnh thổ của nó cũng được mở rộng. Những con cua đực ở bãi biển Hawaii (Hoa Kỳ) ngăn cản không cho những cá thể khác làm tổ trong phạm vi bán kính 70 cm cách tổ của mình bằng cách dùng càng đẩy chúng ra xa.

Những loài ăn thịt và săn mồi thường có lãnh thổ rộng.

Tính lãnh thổ gây ảnh hưởng xác định đến sự thích nghi di truyền, bởi vậy, ở những loài có tập tính lãnh thổ, những cá thể không duy trì được lãnh thổ của mình thì không sinh sản được. Tính lãnh thổ giúp cho con vật sống ổn định lâu dài trong vùng phân bố, do vậy, những loài có tập tính lãnh thổ cũng có phương thức điều chỉnh sự sinh sản và chuyển nhượng nơi ở một cách hợp lý. Chẳng hạn, những con cú sống và săn mồi vào ban đêm có một lãnh thổ đủ rộng để có nguồn thức ăn ổn định là chuột và cho phép chúng sống trong một số năm. Nghiên cứu của H.N. Souther được W.T. Keeton và J.L. Gould (1993) dẫn ra rằng, trong một năm điển hình, tại nơi sống, 8 trong số 25 đôi cú thường trú không sinh sản, 9 đôi khác có đẻ, nhưng không chịu ấp trứng ngay từ đầu, 2 đôi khác đẻ, nhưng lại bỏ con chết đói và 6 đôi còn lại trung bình đẻ 3 trứng/đôi; mức đẻ tối đa của quần thể là 4 trứng/đôi. Như vậy, kết cục chỉ có 18 trong số 100 trứng có thể trở thành cú con đủ lông đủ cánh. Trong vùng phân bố, trung bình trong 1 năm, 11 cá thể trưởng thành bị chết, để lại 11 chỗ cư trú. Số con non sống sót tuy ít, nhưng cũng làm tăng kích thước quần thể mà nơi sống không đủ dung nạp. Do vậy, 7 con không có chỗ ở buộc phải rời đi nơi khác. Tất nhiên, kết quả nêu trên còn nghèo song rõ ràng rằng, sự cạnh tranh trong nội bộ loài về nơi ở và nguồn sống đã duy trì một

lượng cú ăn đêm ở mức ổn định. Ví dụ trên cung cấp cho chúng ta những hiểu biết về sự cạnh tranh trong nội bộ loài, vùng lãnh thổ và tính lãnh thổ của cú, về sự tụ họp (nhóm cá thể trong vùng phân bố chung, cặp các cá thể trong những điểm riêng biệt), về cơ chế điều chỉnh số lượng quần thể (nhịp điệu sinh sản, sự tách đàn của con non) và tất cả các hiện tượng xảy ra trên là đặc tính thích nghi của loài, mang tính di truyền nhằm giúp cho loài khai thác không gian, khai thác nguồn sống để tồn tại và phát triển một cách ổn định (hình II.4. A,B).



Hình II.4A: Các đôi cú phân chia lãnh thổ của mình trong vùng phân bố của loài. Ranh giới được "vạch ra" do chúng tương đối ổn định từ năm này đến năm khác. Nơi sống đủ duy trì cho một quần thể 50 con (25 cặp)
 B- Sơ đồ chỉ ra sự chia sẻ nơi ở của các cá thể cú (Keeton and Gould, 1993).

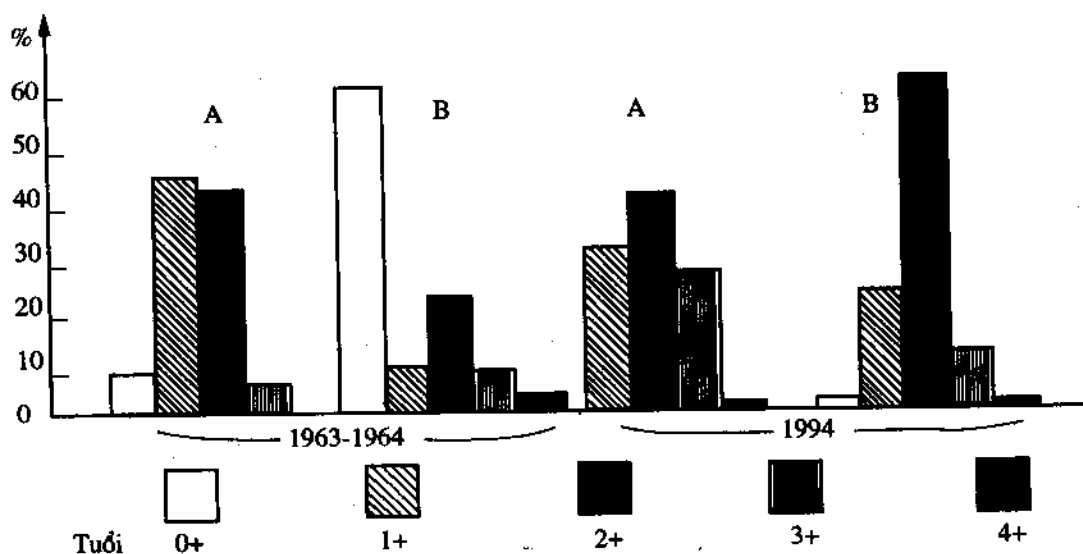
2.3. Cấu trúc về tuổi

Quần thể gồm nhiều nhóm tuổi, chúng có quan hệ với nhau rất mật thiết về mặt sinh học, tạo nên cấu trúc tuổi của quần thể. Tỷ lệ giữa các nhóm tuổi của từng thế hệ có ý nghĩa quan trọng trong nghiên cứu sinh thái học và trong thực tế sản xuất. Nếu xếp chồng số lượng của các nhóm tuổi theo các thế hệ từ non đến già ta có tháp tuổi (hay tháp dân số trong nghiên cứu dân số học)

Hệ thống các nhóm tuổi cũng là hệ thống các yếu tố cấu trúc nội tại của quần thể, phản ứng khác nhau với những biến động của điều kiện sống, duy trì sự ổn định cho cả quần thể. Chẳng hạn khi nguồn nuôi dưỡng suy giảm, điều kiện khí hậu xấu đi, tỷ lệ con non và con già đều giảm đi nhanh chóng, kích thước của quần thể bị thu hẹp. Nhóm tuổi trung bình còn lại thừa hưởng nguồn thức ăn được giải phóng nên đã vượt qua bước khó khăn tạm thời để rồi lại nhanh chóng khôi phục lại số lượng của mình, quần thể được duy trì.

Ngược lại, trong điều kiện thuận lợi, nguồn thức ăn phong phú, tỷ lệ của nhóm tuổi trẻ tăng, khả năng bổ sung cho đàn sinh sản lớn, do đó, kích thước của quần thể tăng lên.

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 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 đến 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, 1971, 1997)(Hình II.5).



Hình II.5. Cấu trúc tuổi của quần thể cá mè di cư vào sông Hồng (A) và quần thể cá sống ở biển (B) trong các năm 1963-1964 và 1994 (Vũ Trung Tạng, 1971, 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 hay chu kỳ tuần trăng và chu kỳ mùa...) liên quan với sự hình thành những thế hệ mới theo chu kỳ.

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

Cấu trúc tuổi cũng thay đổi dưới sức ép của vật dữ. Ở những đối tượng kinh tế, cấu trúc tuổi còn biến động do hoạt động khai thác. Đối với cá và

nhiều loài thủy sinh vật khác ở vĩ độ thấp ưu thế thuộc về các quần thể có chu kỳ sống ngắn, cấu trúc tuổi đơn giản, khả năng khôi phục số lượng nhanh. Điều đó cho phép chúng chịu đựng nổi mức tử vong đáng kể gây ra do vật dữ ăn. Trong vùng cực và ôn đới bắc (boreal) các quần thể có nhiều nhóm tuổi. Do đó, chúng có khả năng duy trì được sự ổn định trong quá trình tái sản xuất ở điều kiện môi trường biến động (Nikolski, 1974).

Như vậy, rõ ràng rằng, cấu trúc tuổi của quần thể như là một hệ thống tự điều chỉnh, có khả năng tái lập một cách thích nghi thông qua sự thay đổi nhịp điệu tăng trưởng, mức độ thành thực và độ dài đời sống của các cá thể trong quần thể.

Các nghiên cứu cũng khẳng định, 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.

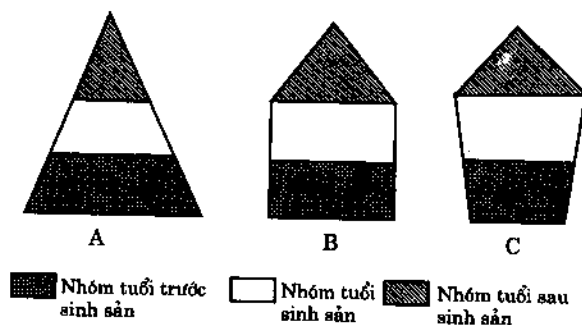
Trong nghiên cứu sinh thái học người ta chia đời sống của cá thể thành 3 giai đoạn: trước sinh sản, đang sinh sản và sau sinh sản, do đó, trong quần thể hình thành nên 3 nhóm tuổi tương ứng. Mỗi nhóm có ý nghĩa sinh thái khác nhau, tham gia vào cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể.

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 dần phát triển để đạt đến trạng thái thành thực ở dạng trưởng thành. Nhóm này là lực lượng bổ sung cho nhóm đang 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 một 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 (sẽ mô tả kỹ ở các chương sau).

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

Khi xếp chúng kế tiếp nhau, cũng tương tự như khi xếp các thế hệ, ta có tháp tuổi, song ở đây cho phép ta dễ dàng đánh giá được xu thế phát triển số lượng của quần thể và nhiều điều mới mẻ khác (hình II.6).



Hình II.6. Các trạng thái cấu trúc tuổi của quần thể
A. Quần thể trẻ đang phát triển; B. Quần thể ổn định;
C. Quần thể suy thoái

Từ hình II.6. 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 trước sinh sản và đang sinh sản xấp xỉ như nhau, nghĩa là cứ 1 cặp bố mẹ rời khỏi lứa tuổi sinh sản sẽ được thay thế bằng một cặp con cái; 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 săn bắt, trước hết là nghề đánh cá, nếu như trong mẻ lưới đánh lên, tỷ lệ những cá thể già chiếm ưu thế, còn con non rất ít thì ta hiểu rằng, nghề cá chưa khai thác hết tiềm năng cho phép, ngược lại, trong mẻ lưới tỷ lệ nhóm tuổi già quá thấp, còn tỷ lệ cá thể chưa sinh sản lại quá cao thì có nghĩa nghề cá đã rơi vào tình trạng khai thác quá mức. Việc khai thác cứ tiếp tục được duy trì như thế, quần thể cá sẽ suy kiệt và sớm muộn cũng bị diệt vong.

Trong sinh giới không phải tất cả các loài đều có 3 nhóm tuổi. Một số loài như cá chình (*Anguilla sp.*); cá hồi (*Salmo sp.*), cá cháo lớn (*Megalops cyprinoides*) không có nhóm sau sinh sản vì khi đẻ trứng xong, chúng kiệt sức và chết ngay lập tức. Hơn nữa, độ dài (tuổi) của mỗi nhóm sinh thái ở các loài khác nhau hoàn toàn không giống nhau và thậm chí còn thay đổi ngay trong một loài, liên quan với điều kiện sống, sự chăm sóc lứa tuổi còn non và tuổi già. Chẳng hạn, 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 tồn tại 4 tuần và chỉ đẻ trong 1 hoặc 2 ngày. Ở nhiều loài chim và thú có thời gian sau sinh sản dường như rất ngắn. Ví dụ, nai đuôi đen ở đồng cỏ cứng có khả năng sinh sản cho tới khi chết ở tuổi thứ 10. Do năm đầu không sinh sản nên cấu trúc tuổi của quần thể bị thu hẹp với hình một cái chuông đặc biệt: 42% số cá thể của quần thể thuộc nhóm trước sinh sản, bộ phận sinh sản chiếm 58%, trong đó 29% thuộc nhóm tuổi 1-3 và 29% thuộc tuổi 3-10. Ở rận người, theo A.C.Evans và F.Smith (1952), cấu trúc tuổi ổn định gồm 5,69% là dạng trưởng thành; 26,43% là ấu trùng và 67,88% thuộc dạng trứng.

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 "vị thành niên" kéo dài tối thiểu 20 năm. Nói chung, thời kỳ trước sinh sản của thực vật Hạt kín so với đời sống có tỷ lệ là 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 (hay tháp dân số) ở người cũng không sai khác với các tháp chuẩn 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 quốc gia có dân số "già" (xem kỹ ở chương VI)

2.4. Cấu trúc giới tính và cấu trúc sinh sản

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

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

Khi nghiên cứu về giới tính và sự sinh sản của sinh vật người ta nhận thấy rằng, nhịp điệu tái sản xuất của quần thể tăng lên khi tăng số lượng các cá thể cái, song trong điều kiện đó sức sống của thế hệ con non giảm. Bởi vậy, trong điều kiện môi trường thuận lợi, ở nhiều loài động vật tỷ lệ cá thể cái thường cao, thậm chí có trường hợp trong quần thể chỉ toàn những cá thể cái. Chẳng hạn, trong quần thể giáp xác bậc thấp (*Cladocea*) và trùng bánh xe (*Rotatoria*) vào mùa hè vắng bóng con đực. Những quần thể này sinh sản theo kiểu đơn tính hay còn gọi là trinh sản (Parthenogenese). Khi điều kiện môi trường xấu đi, số lượng tương đối của con đực trong quần thể lại tăng lên, làm tăng sức sống của con non, chống chịu có hiệu quả hơn với những khó khăn của môi trường.

Ở những loài động vật sinh sản lưỡng tính, nhất là động vật sống trong nước, có sự biến đổi luân phiên đều đặn giữa 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 ở mùa sinh sản tiếp sau. 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 cá thể cái trong quần thể phụ thuộc trước hết vào đặc điểm di truyền của loài, nhưng trong mức độ đáng kể còn chịu sự kiểm soát của điều kiện môi trường như nhiệt độ, độ chiếu sáng và thời gian chiếu sáng, sự khai thác có chọn lọc của vật dữ đối với con đực hoặc con cái trong quần thể. Chẳng hạn, trong điều kiện thí nghiệm với giáp xác bơi nghiêng (*Gammarus duebeni*) với thời gian được chiếu sáng dài 16 giờ, số lượng cá thể đực nhiều gấp 3 - 12 lần cá thể cái. Quần thể *Gammarus salinus* khi nuôi ở điều kiện nhiệt độ 5°C, số con đực trong quần thể lớn gấp 5 lần số con cái, nhưng nếu trong nhiệt độ 23°C thì bức tranh ngược lại hoàn toàn, số cá thể cái nhiều gấp 13 lần cá thể đực.

Tỷ lệ giới tính của quần thể còn biến đổi khác nhau trong những giai đoạn khác nhau của đời sống, nhất là ở các giai đoạn trước sinh sản, đang sinh sản và sau sinh sản. Những thống kê về trẻ sơ sinh trong bệnh viện và

thống kê dân số đã chỉ ra rằng, ở trẻ sơ sinh, số cháu trai nhiều hơn đôi chút so với cháu gái (105/100), nhưng ở tuổi trưởng thành, tỷ lệ đó xấp xỉ như nhau, ở cuối đời số lượng các cụ ông ít hơn các cụ bà.

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 các 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 "một vợ một chồng" kiểu sống "đa thê", "đa phu"... Nhiều loài chim sống thành đôi (chim cánh cụt, yến...), nhiều loài thú như voi biển, hải cẩu... sống kiểu gia đình, một con đực, vài ba con cái với lũ con của mình, trong khi đó loài cá Hồi *Oncorhynchus gorboscha* 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 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 đực lớn đánh đuổi nhóm đực nhỏ ra khỏi tổ và làm nhiệm vụ bảo vệ tổ. (Nikolski, 1974).

Rõ ràng, cấu trúc giới tính và cấu trúc sinh sản có ý nghĩa thích nghi, đảm bảo cho sự sinh sản của quần thể đạt hiệu quả cần thiết trong điều kiện môi trường không ổn định. Để phù hợp với điều kiện đó, cấu trúc giới tính và cấu trúc sinh sản được xác lập lại một cách thích nghi, đảm bảo tỷ lệ tối ưu đối với quá trình tái sản xuất của quần thể.

2.5. Sự phân dị của các cá thể trong quần thể

Sự phân dị của các cá thể trong quần thể chính là sự khác biệt về chất của các cá thể, về các đặc điểm hình thái và sinh lý. Đó là một trong những thích nghi quan trọng trong việc sử dụng có hiệu quả nguồn sống tiềm tàng của môi trường. Như Darwin đã nói, "tổng giá trị cao nhất của sự sống được đảm bảo bởi tính đa dạng nhất của nó. "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 cả những biến đổi về gen" (McNeely và nnk, 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 của nó 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, cấu trúc giới tính và sinh sản, trạng thái mùa và nhiều dấu hiệu khác nữa. Ngay trong giới hạn của một dạng nào đó (tuổi, giới tính...), các cá thể ở mỗi thời điểm cũng không

giống nhau và mức độ biến đổi của chúng theo từng dấu hiệu mang đặc tính thích nghi, do đó, chúng dễ dàng tồn tại và phát triển. Chẳng hạn, trong quần thể cá *Coregonus lavaretus* tần suất xuất hiện những cá thể có que mang dài, ngắn rất khác nhau; trong quần thể vẹt, cá thể đực có mỏ lớn và khỏe hơn so với những con cái... liên quan đến việc khai thác các loại thức ăn khác nhau. Trong hoàn cảnh nguồn thức ăn suy giảm, ở quần thể cá cũng xảy ra sự biến dị về kích thước: một bộ phận giảm tốc độ tăng trưởng, kích thước nhỏ hơn, một bộ phận cá tăng trưởng bình thường. Nhờ vậy, quần thể mở rộng phổ thức ăn, tránh sự căng thẳng về dinh dưỡng trong nội bộ loài. Khi điều kiện môi trường được cải thiện, sự phân dị về kích thước hay nhịp điệu tăng trưởng của các bộ phận cá thể trong quần thể cũng mất đi. Những biến đổi như thế như được "mã hóa" trong cơ thể sinh vật và là hệ quả của những biến dị di truyền. Nhiều biến đổi về hình thái, sinh lý... của cá thể được thể hiện dưới dạng các kiểu gen (genotip) nghĩa là đã có sự kết hợp và chọn lọc của các gen đặc trưng, tạo nên sự khác biệt giữa các cá thể trong quần thể.

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 (Ecoton) như bìa rừng, cửa sông... Ngược lại, sự đa dạng về điều kiện môi trường trong không gian và theo thời gian (bao gồm cả nguồn sống) đã có ảnh hưởng quyết định đến tính đa dạng của sinh vật. Hơn nữa, quá trình phân hóa và tiến hóa để có được một thế giới sống phong phú và ổn định như ngày nay đã được hình thành nên trong quá trình tiến hóa của các loài, dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quy luật chọn lọc tự nhiên.

3. 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. Khác với mối quan hệ khác loài, mối quan hệ này hướng đến việc nâng cao tính ổn định của cả hệ thống và làm tối ưu hóa mối tương tác của quần thể với môi trường, cũng như khả năng đồng hóa và cải tạo môi trường tốt hơn. Mối quan hệ trong quần thể cũng rất đa dạng, không kém gì mối quan hệ giữa các loài, bao gồm các mối tương tác dương và tương tác âm. Mối tương tác âm có khi cũng rất gay gắt, song là những thích nghi đặc biệt giúp cho loài vượt qua được những thử thách khắc nghiệt của điều kiện sống và duy trì sự tồn tại và phát triển hưng thịnh của loài.

Những tín hiệu sinh học để tạo nên sự liên kết giữa các cá thể trong quần thể là các pheromon. Pheromon được chia thành pheromon hợp đàn, pheromon sinh sản, pheromon báo động, pheromon làm dấu, dọa nạt... Trong điều kiện mật độ cao, những chất tiết, tiếng rú, kể cả những tác động tâm sinh lý... lại là những tín hiệu kìm hãm nhau.

3.1. Những mối tương tác âm

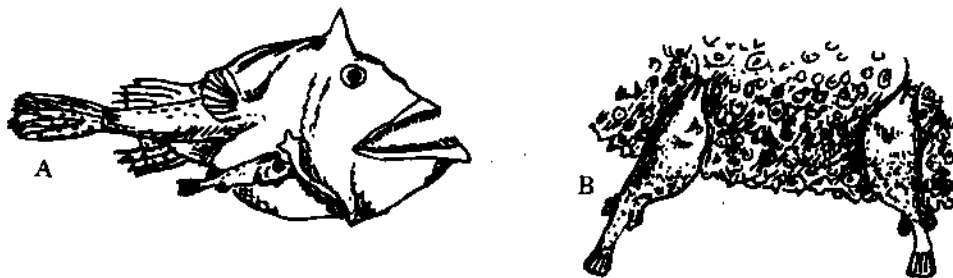
3.1.1. Đấu tranh trực tiếp

Đấu tranh trực tiếp giữa các cá thể trong quần thể xảy ra do tranh giành về nơi ở, nơi làm tổ trong mùa sinh sản, vùng dinh dưỡng... Trong thiên nhiên có rất nhiều ví dụ về vấn đề này, ở đó, sự phân chia về nơi sống của cá (hình III.4) là một bằng chứng rõ ràng.

Đấu tranh trực tiếp còn biểu hiện trong việc tranh giành con cái của các cá thể đực trong mùa sinh sản. Ta có thể gặp các cuộc chiến của các cá thể đực thuộc nhiều loài động vật, từ động vật không xương sống đến có xương sống như bọ hung, cá chọi, chim, hươu tuần lộc. Tuy đấu tranh quyết liệt, nhưng những con thua cuộc thì bỏ chạy, còn những con thắng cuộc coi đó là thành công, không đến mức tiêu diệt kẻ yếu như trong đấu tranh khác loài. Hơn nữa, đây cũng là cách chọn lọc con đực khỏe trong giao phối, giúp cho thế hệ con sinh ra có sức sống cao hơn.

3.1.2. Quan hệ ký sinh-vật chủ

Sống ký sinh vào đồng loại là hiện không phải không có trong các quần thể, nhưng hiếm gặp. Ở một số loài cá sống 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 hóa biến đổi thành ống chứa dịch; miệng biến thành giác hút, bám vào cơ thể con cái và hút dịch, trừ cơ quan sinh sản là phát triển, đảm bảo đủ khả năng thụ tinh cho cá thể cái trong mùa sinh sản (hình II.7).



Hình II.7. Cá thể đực sống ký sinh ở cá thể cái thuộc các đại diện của *Ceratoidei*
A- *Edriolychnus schmidtii*: Con đực ký sinh ở sau nắp mang dưới của con cái.
B- *Ceratias sp.*: Hai con đực ký sinh ở dưới phần bụng con cái (Nikolskii, 1974).

3.1.3. Quan hệ con mồi-vật dữ

Mối quan hệ này thể hiện dưới dạng ăn 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 cái làm mồi, bởi vì cá vược trưởng thành là cá dữ, không có khả năng khai thác nguồn thức ăn khác là plankton như các con cái của mình. Ăn con cái để duy trì phản trường thành của quần thể nhằm sớm bước vào tái sản xuất khi điều kiện dinh dưỡng thuận lợi được tái lập.

Cá sụn (*Chondrichthyes*) chủ yếu thụ tinh trong, đẻ ít, trứng và ấu thể phát triển trong tuyến sinh dục của cơ thể mẹ. Ở đây có hiện tượng là ấu thể nở ra trước ăn trứng chưa nở, ấu thể khỏe ăn ấu thể yếu. Do vậy, trong noãn sào con mẹ có thể 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 khỏe mạnh, dễ dàng chống chọi với cuộc sống khắt khe của thế giới bên ngoài.

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 nơi nuôi con tránh bị ô nhiễm.

Bên cạnh các mối tương tác âm như trên, các mối tương tác dương trong quần thể thường chiếm ưu thế.

3.2. Những mối tương tác dương

3.2.1. 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 sản mồi, đấu tranh chống lại vật dữ, để sinh sản...) hoặc lâu dài đối với nhiều loài cá, chim... 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*, *Dendrostei*... dinh dưỡng bằng cách ăn lọc (section). 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 tập đoàn. Hơn nữa, con trưởng thành nằm trên còn có trách nhiệm bảo vệ những lớp con non nằm dưới chúng.

Ở loài cá voi không răng và *Delphin* những con khỏe luôn chăm sóc con ốm, yếu bằng cách hợp tác nâng con yếu khi bơi, khỏi chìm. 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.

Tính tụ hợp còn gặp nhiều ở động vật và thực vật.

3.2.2. 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 thể thức nguyên khai của lối sống xã hội trên 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". Tất nhiên điều bất lợi xuất hiện trong lối sống cộng đồng là sự cạnh tranh trong nội bộ về không gian, nguồn dinh dưỡng và tranh giành cá thể cái trong mùa sinh sản... Để giải quyết những bất đồng trên, chúng cũng phân ly ổ sinh thái ở mức rất tinh tế. Chẳng hạn, phổ thức ăn của con non hẹp hơn con trưởng thành, ở quần thể cá tuyết (*Gadus*) con đực và cái đều có râu để tìm thức ăn ở mặt đáy, nhưng râu con đực dài hơn. Khi cơ sở thức ăn ở mặt đáy sa sút, con đực có khả năng tìm nguồn thức ăn trong tầng đáy (*endobenthos*), giảm sự cạnh tranh về dinh dưỡng trong nội bộ loài. Điều kiện thức ăn được cải thiện, những cá thể đực và cái lại cùng kiếm ăn trên mặt đáy.

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 một cách hưng thịnh.

4. SẢN LƯỢNG CHẤT HỮU CƠ VÀ CÂN BẰNG NĂNG LƯỢNG

Chức năng quan trọng của quần thể là tổng hợp các chất hữu cơ cho riêng mình để thực hiện mọi quá trình sống, đặc biệt để sinh sản, tăng số lượng, duy trì sự tồn tại và vai trò của mình trong sinh giới. Những hoạt động như thế sẽ làm cho năng lượng tích tụ trong quần thể, đồng thời phát tán theo những kênh riêng trong đời sống của quần xã sinh vật.

4.1. Nhịp điệu và hiệu suất của quá trình sản xuất

Nhịp điệu sản xuất chất hữu cơ của quần thể được đặc trưng bởi "tốc độ" và "cường độ" của quá trình hình thành chất hữu cơ

Mức độ chung của sự sản xuất được thể hiện bằng đại lượng "sản lượng sinh vật" (Biological production), tức là số lượng chất hữu cơ được tích lũy trong các cá thể trong suốt khoảng thời gian quan sát. Đại lượng này nếu tính trên đơn vị thời gian sẽ cho "tốc độ sản xuất". Thông thường, đại lượng chung và tốc độ sản xuất được tính không phải đối với toàn bộ quần thể mà chỉ đối với một phần của nó trên đơn vị diện tích hoặc thể tích (m^2 , m^3 hay lít...), còn "sinh vật lượng" hay "sinh khối" (biomass) chỉ là sản lượng tức thời của sinh vật trên đơn vị không gian (m^2 , m^3 , lít...) khi thu mẫu. Giữa sinh khối và sản lượng sinh vật có mối liên hệ với nhau.

$$P(t_1 - t_2) = B(t_2) - B(t_1) + P'$$

Ở đây: $P(t_1 - t_2)$: Sản lượng sinh vật trong khoảng thời gian từ t_1 đến t_2

$B(t_1)$ và $B(t_2)$: Sinh vật lượng ở thời điểm t_1 và t_2

P' : Sản lượng sinh vật đã bị hao hụt trong khoảng thời gian $t_1 - t_2$

Nói cách khác, sinh vật lượng của quần thể ở một thời điểm nào đó (chẳng hạn, t_2) chỉ được coi là tổng của sinh vật lượng ở thời điểm trước đó (chẳng hạn, t_1) cộng với sản lượng sinh vật mới được sản sinh ra trong khoảng thời gian $t_1 - t_2$, trừ đi khối lượng sinh vật bị hao hụt trong thời gian đó (do chết, bị ăn mòn...). Sinh vật lượng được biểu diễn dưới dạng:

$$B(t_2) = B(t_1) + P(t_1 - t_2) - P'$$

"Chỉ số" của cường độ sản xuất là "sản lượng riêng" (specific production), tức là lượng chất hữu cơ được quần thể tạo ra trong đơn vị thời gian và trên đơn vị sinh vật lượng. Để chỉ cường độ sản xuất chất hữu cơ người ta còn sử dụng "hệ số P/B". Đó là sự tăng trưởng sinh khối sau một khoảng thời gian của một đơn vị sinh khối trung bình được tính trong khoảng thời gian ấy.

Các chỉ số sản xuất của quần thể phụ thuộc chặt chẽ vào cấu trúc của quần thể và đặc điểm về loài của các cá thể hình thành nên quần thể. Những loài có tuổi thọ cao và kích thước cá thể lớn thì cường độ sản xuất lại thấp so với những loài có tuổi thọ ngắn và kích thước nhỏ. Chẳng hạn, hệ số P/B của *Phytoplankton* lớn hơn P/B của *Zooplankton*, của chuột lớn hơn của thú móng guốc... Hệ số P/B của các loài giáp xác bơi nghiêng có tuổi khác nhau thể hiện như sau:

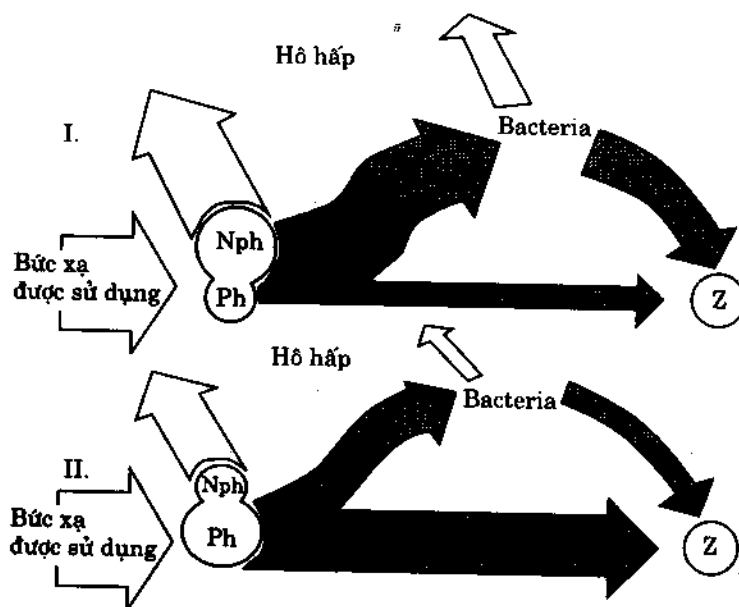
Loài	Tuổi (năm)	Hệ số P/B
<i>Gammarus locusta</i>	1	0,0480
<i>G. lacustris</i>	2	0,0055
<i>Acanthogammarus grewingki</i>	10	0,0004

Các hệ số này tăng lên khi quần thể được nuôi dưỡng tốt và tăng tuyến tính với sự gia tăng của nhiệt độ trong điều kiện tối ưu. Vì vậy, những quần thể của một loài có vùng phân bố rộng thì quần thể ở phương Nam (Bắc Bán Cầu) có hệ số P/B cao hơn so với các quần thể sống ở phương Bắc.

4.2. Cân bằng năng lượng của quần thể

Cân bằng năng lượng của quần thể phản ánh đặc tính quan trọng của quần thể và phụ thuộc vào những yếu tố nội tại cũng như những yếu tố bên ngoài. Năng lượng đi vào các cá thể của quần thể qua thức ăn được chi dùng

cho nhiều mục đích sau đó phát tán ra môi trường dưới nhiều dạng, đặc biệt là mất nhiệt.



Hình II.8. Dòng năng lượng từ Phytoplankton (Ph-Microphytoplankton, Nph-Nannophytoplankton) đến Zooplankton (Z) trong hồ giàu dinh dưỡng (eutrophic) (I) và hồ nghèo dinh dưỡng (oligotrophic) (II). Theo Gliwicz (1969).
Chiều rộng mũi tên chỉ ra cường độ của dòng năng lượng đi theo các kênh trong 2 hồ (Barthelmes, 1981)

Sự tích tụ và giải phóng năng lượng liên quan chủ yếu đến 2 quá trình lớn trong các cơ thể là đồng hóa và dị hóa, hay nói một cách khác, đại lượng phát tán năng lượng của quần thể một mặt tỷ lệ thuận với sinh vật lượng của nó, một mặt, tỷ lệ thuận với cường độ trao đổi chất đặc trưng cho các cá thể cấu trúc nên quần thể. Bởi vậy, khi giảm kích thước của cơ thể thì cường độ trao đổi chất lại tăng (hình II.8). Trong 2 quần thể có sinh vật lượng như nhau, nhưng quần thể nào gồm những cá thể có kích thước nhỏ thì sự phát tán năng lượng sẽ cao hơn so với quần thể gồm những cá thể lớn. Cũng không nên quên rằng, ngoài kích thước của cá thể, quá trình phát tán năng lượng còn phụ thuộc vào mức trao đổi chất khác nhau của từng loài (loài biến nhiệt và loài đồng nhiệt).

Những chỉ số về sản xuất và cân bằng năng lượng trong quần thể có ý nghĩa thực tiễn quan trọng, cho phép ta đánh giá đúng đắn vai trò của các quần thể trong các quá trình sinh thái và triển vọng thu hoạch trong nghề chăn nuôi và trồng trọt.

5. ĐỘNG HỌC VÀ SỰ DAO ĐỘNG SỐ LƯỢNG CỦA QUẦN THỂ

Mỗi một quần thể đều là một hệ thống với nhiều thông số rất 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 điều kiện tồn tại. Quần thể không chỉ trả lời những biến động của môi trường để tồn tại và phát triển mà còn hơn thế nữa, cải tạo môi trường có hiệu quả hơn. Sự tối ưu hóa trạng thái quần thể chủ yếu dựa trên tính tổ chức của hệ thống trong điều kiện tác động không có tổ chức của các yếu tố môi trường, đồng thời, dựa trên sự huy động tối đa khả năng có được của quần thể để đồng hóa hoàn hảo nhất nguồn sống nhằm chuyển năng lượng vào hệ thống.

Tổ chức càng cao, năng lượng đưa vào hệ thống càng lớn hay nói một cách khác, số lượng cá thể càng đông, cường độ hoạt động chức năng càng mạnh, là điều kiện quan trọng nhất để nâng cao tính tổ chức của quần thể, nhờ đó quần thể có khả năng thích nghi cao hơn với mọi biến đổi của điều kiện 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 vật lượng 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.

5.1. Mức sinh sản 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_1} , sau khoảng thời gian Δt (từ t_1 đến t_2) số lượng quần thể là N_{t_2} , vậy số lượng con mới sinh là $\Delta N = N_{t_2} - N_{t_1}$. Tốc độ sinh sản trung bình của quần thể sẽ là $\Delta N / \Delta t$. Nếu tốc độ đó tính trên đầu cá thể của quần thể ta có "tốc độ sinh sản riêng tức thời" (ký hiệu là b) và:

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

Người ta cũng hay dùng khái niệm "tốc độ sinh sản nguyên" hay "tốc độ tái sản xuất cơ bản" (ký hiệu R_0) chỉ tính các cá thể được sinh ra theo đầu 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 tập hợp của một nhóm tuổi thuộc quần thể sống sót đến cuối khoảng thời gian xác định (ngày, tháng, năm...); m_x : sức sinh sản riêng của nhóm tuổi x . Để minh họa cho điều này, E.P.Odum (1983) đã dẫn ra 2 bảng (bảng II.2 và II.3).

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.

BẢNG II.2. MỨC SỐNG SÓT CỦA MỘT QUẦN THỂ GIẢ ĐỊNH VỚI CHU KỲ SỐNG NGẮN

Tuổi (năm)	Mức sống sót riêng	Mức tử vong riêng	Mức sinh sản riêng (Số lượng con trên 1 con cái ở tuổi x)	
x	l_x	d_x	m_x	$l_x \cdot m_x$
0	1,00	0,20	0	0,00
1	0,80	0,20	0	0,00
2	0,60	0,20	1	0,60
3	0,40	0,20	2	0,80
4	0,20	0,10	2	0,40
5	0,10	0,05	1	0,10
6	0,05	0,05	0	0,00
7	0,00			$R_0 = 1,9$

**BẢNG II.3. MỨC SỐNG SÓT CỦA MỘT QUẦN THỂ THỰC NGHIỆM THUỘC
LOÀI MỘT THÓC (*CALANDRA ORYZAE*) TRONG ĐIỀU KIỆN CỤC THUẬN
(29°C, ĐỘ ẨM CỦA LÚA 14%, TỶ LỆ GIỚI TÍNH 1)**

Tuổi trung bình (tuần lễ)	Mức sống sót riêng	Mức sinh sản riêng, số lượng con non tính trên 1 con cái ở tuổi x)	
		m_x	$l_x \cdot m_x$
x	l_x		
4,5	0,87	20,0	17,400
5,5	0,83	23,0	19,090
6,5	0,81	15,0	12,150
7,5	0,80	12,5	10,000
8,5	0,79	12,5	9,875
9,5	0,77	14,0	10,780
10,5	0,74	12,5	9,250
11,5	0,66	14,5	9,570
12,5	0,59	11,0	6,490
13,5	0,52	9,5	4,940
14,5	0,45	2,5	1,125
15,5	0,36	2,5	0,900
16,5	0,29	2,5	0,800
17,5	0,25	4,0	1,000
18,5	0,19	1,0	0,190
$R_0 = \sum l_x \cdot m_x = 113,560$			

5.1.1. 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 sinh dưỡng, sinh sản đơn tính (trình sản), sinh sản hữu tính, sinh sản xen kẽ thế 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 hay dạng sinh sản khác phù hợp với điều kiện môi trường lúc đó. Chẳng hạn, trong hoàn cảnh thuận lợi trùng bánh xe (*Rotatoria*) và giáp xác râu chẻ (*Cladocera*) vốn có khả năng sinh sản hữu tính và đơn tính sẽ chọn kiểu sinh sản đơn tính, còn khi môi trường trở nên bất lợi đối với đời sống, chúng lại sinh sản hữu tính, nhờ đó sức sống của thế hệ con cái được nâng cao do có sự phối hợp gen của 2 cá thể đực và cái. Ở những nhóm sinh vật này, tần suất xuất hiện của các thế 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. Người ta cũng phát hiện thấy rằng, sự luân phiên từ sinh sản hữu tính sang sinh sản vô tính dạng điển hình của chúng (hình thức phân bào đơn giản) gặp phổ biến ở quần thể của nhiều động vật nguyên sinh (*Protozoa*) và tảo đơn bào (Constantinov, 1984). Hầu hết các loài động vật tiến hóa cao đều chọn cho mình dạng sinh sản hữu tính.

Dù sinh sản ở dạng nào, các quần thể đều thích nghi với việc nâng cao hiệu quả của đàn bổ sung và làm tăng kích thước của mình.

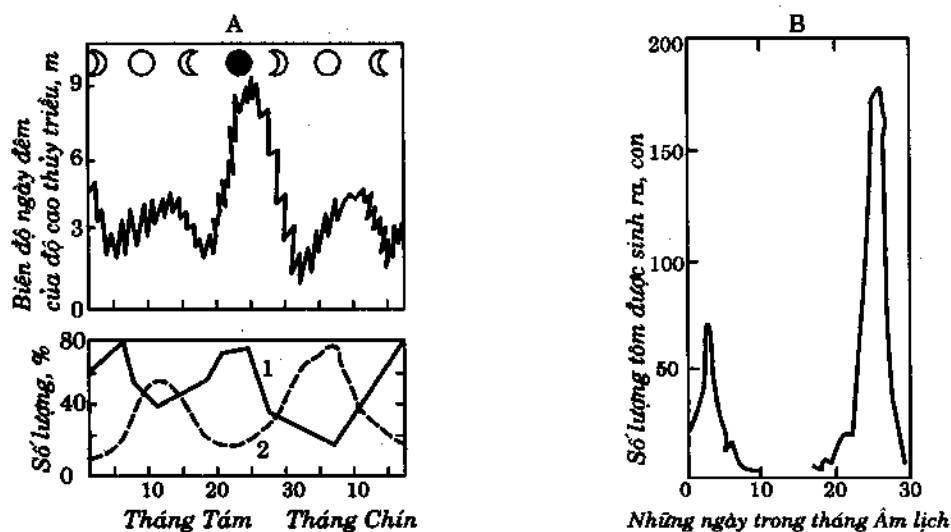
5.1.2. Nhịp điệu sinh sản

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 đàn con có cơ sống sót cao nhất, và phát triển tốt nhất, như nguồn thức ăn giàu có, nhiệt độ môi trường thích hợp, tránh 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.

5.1.2.1. Chu kỳ ngày đêm

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

5.1.2.2. Nhịp điệu theo pha Mặt Trăng và thủy triều



Hình 11.9. Sự sinh sản theo chu kỳ tuần trăng của *Macoma baltica* (A) và *Anchistoides antiquensis* (B). 1. Những cá thể thành thực; 2. Những cá thể đã đẻ (Moore, 1958).

Mặt Trăng không chỉ thay đổi cường độ chiếu sáng của mình xuống mặt đất một cách có chu kỳ (thượng huyền, hạ huyền, trăng tròn, không trăng) mà còn gây ra hiện tượng thủy triều trên các vùng biển, tác động trực tiếp đến quá trình sinh sản của động vật (hình II.9). 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".

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

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

Những nghiên cứu chỉ ra rằng, sự thay đổi có tính chu kỳ của cường độ ánh sáng trong tháng thường gây ảnh hưởng đến sinh sản của một số loài động vật bậc cao. Sự thụ thai của loài thỏ rừng lớn ở Malaixia trùng vào ngày trăng tròn. Những ngày trăng tròn như thế cũng làm tăng hơn sự xúc cảm ở cá voi và người, và chu kỳ kinh nguyệt 28 ngày của phụ nữ, có lẽ, được di truyền từ tổ tiên là động vật có vú mà ở chúng nhiệt độ cơ thể thay đổi phù hợp với các pha của Mặt Trăng (Peter Farb, 1971).

5.1.2.3. Chu kỳ mùa

Tập trung sinh sản vào mùa xác định trong năm là hiện tượng phổ biến trong đời sống của các quần thể sinh vật. Cây ra hoa kết trái; chim, thú đua nhau làm tổ, sinh sản; sâu bệnh... thả sức hoành hành 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 nó là sự biến đổi của nhiệt độ, độ chiếu sáng rất rõ rệt, tạo nên 4 mùa: xuân, hạ, thu, đông. 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 dưới nước do mưa bào mòn, rửa trôi đem vào các vực nước (kể cả biển) nguồn dinh dưỡng khổng lồ. Đó là điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài tảo, kéo theo chúng là sự phát triển số lượng của các sinh vật dị dưỡng khác.

Dường như, tập tính sinh sản có chu kỳ ở động, thực vật đã được mã hóa trong cơ thể của chúng. Do vậy, khi bị di chuyển khỏi vùng sống quen thuộc những tập tính đó khó bị xóa bỏ.

5.2. Mức tử vong và mức sống sót

5.2.1. 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 , sau khoảng thời gian Δt thì lượng tử vong là ΔN . Tốc độ chết trung bình của các quần thể được tính là $\Delta N / \Delta t$. Nếu tốc độ chết được tính theo đầu của các cá thể trong quần thể thì tốc độ đó là "tốc độ tử vong riêng tức thời" (ký hiệu là d) với công thức:

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

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 (bã o, lụt, cháy, rét đậm...) 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 kinh tế.

Nếu chỉ do chết vì già thì khoảng thời gian mà cá thể trải qua, từ lúc sinh ra 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 bé, tuổi thọ rất thấp, có thể tính theo giờ, theo ngày; còn những loài động vật có kích thước lớn, tuổi thọ dài hơn và tính được theo năm, chục năm, trăm năm. Việc xác định tuổi thọ sinh lý của các loài không đơn giản, cho nên ít có những ví dụ để minh họa. Người ta cũng sử dụng nhiều phương pháp để dự

doán 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 loài sống đến 102 năm, gặm nhấm loại nhỏ sống 2 - 3 năm, cá tầm (*Huso huso*) sống đến 100 tuổi...

Tuổi thọ của người phụ thuộc vào môi trường, xã hội, mức sống, trình độ khoa học và vệ sinh y tế. Trước thế kỷ XVIII, tuổi thọ trung bình của loài người chưa đầy 30 tuổi. Điều này liên quan đến bệnh đậu mùa vô phương cứu chữa. Sau năm 1796 khi có vacxin chữa chạy, tuổi thọ được nâng cao đến 40. Đây là bước nhảy vọt lần 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 trung bình của nhân loại 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 bình quân của họ có thể vượt qua ngưỡng 80. Thật oái oăm thay, điều mong muốn chưa đạt tới thì căn bệnh thế kỷ, bệnh AIDS lại xuất hiện!

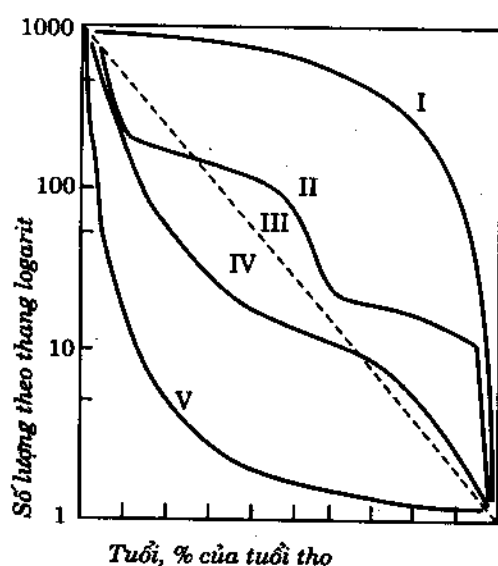
5.2.2 Mức sống sót

Mức sống sót ngược 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 rất thông dụng, đặc biệt trong dân số học.

Mức tử vong, cũng như mức sinh sản là những chỉ số sinh thái quan trọng trong cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể. Những quần thể, loài có sức sinh sản cao thì thích nghi với mức tử vong lớn, ngược lại, những loài có sức sinh sản thấp thích nghi với mức tử vong thấp (hay mức sống sót cao). Điều này liên quan đến đặc tính của loài, như biết bảo vệ và chăm sóc con cái. Những loài cá đẻ trứng nổi, do chết nhiều, 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 v.v...) đẻ không nhiều.

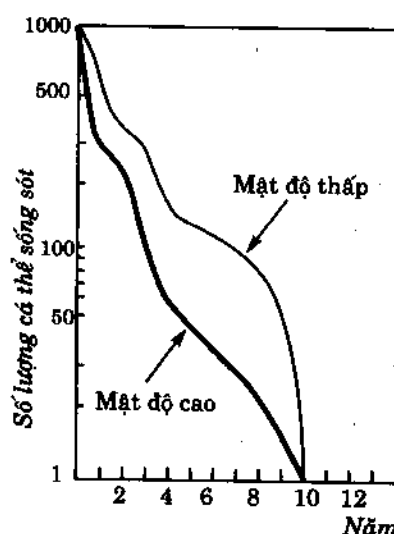
Để biểu thị mức sống sót người ta có thể lập bảng và cũng có thể xây dựng các đồ thị (hình II.10). Trên đồ thị, trục tung chỉ ra mức sống sót của quần thể dưới dạng logarit hoặc bán logarit, còn trục hoành là tuổi thọ của cá thể tính bằng giá trị tương đối (%). Dạng đường cong lồi (I) đặc trưng đối với nhiều loài động vật có xương sống bậc cao (cả của người). Dạng đường cong lõm (V) phổ biến ở những loài thân mềm (sò, vẹm...). Những loài thực vật có đường cong sống sót gần với đường cong V. Những dạng đường cong trung gian (giữa I và V) đặc trưng cho tất cả các loài mà ở chúng, mức sống sót riêng ở 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 II.11).



Hình II.10. Các dạng đường cong sống sót khác nhau.

Đường cong lồi (I) mức sống sót chỉ giảm ở cuối đời. Đường cong II mức sống sót thay đổi ở những khoảng thời gian khác nhau, nhất là những loài có các giai đoạn biến thái; đường cong III đường cong lý thuyết, tỷ lệ tử vong như nhau theo tuổi, trong tự nhiên ta gặp ở đại diện thủy tức (Hydra). Đường cong IV có dạng sigmoid, gần với dạng đường cong III. Đường cong lõm V chỉ ra mức chết rất cao ở các giai đoạn phát triển sớm.



Hình II.11. Đường cong sống sót của 2 quần thể ổn định của loài hươu đuôi đen sống ở rừng cây bụi lá cứng California (Hoa Kỳ).

Một quần thể với mật độ 40 con/km² sống ổn định ở nơi cây bụi và trảng cỏ thưa, còn quần thể khác có mật độ thấp hơn (17 con/km²) sống ở vùng canh tác, có nhiều cây bụi già (ít khi đến 10 năm). Cây non ở đây có thể đủ nuôi 57 con/km², nhưng quần thể hươu không ổn định và vì vậy, đường cong sống sót của nó không thể vẽ được theo tài liệu về tuổi (Taber và Dasmann, 1957).

5.3. 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, song nếu biết lập chúng, ta không thể thảo luận được về sự tăng trưởng số lượng và sinh vật lượng của quần thể.

Sự tăng trưởng, trước hết phụ thuộc vào tốc độ sinh sản và tử vong, trong mối liên quan:

$$r = b - d$$

Ở đây: r là hệ số hay "tốc 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 $r = b - d > 0$, quần thể phát triển; $r = 0$, quần thể ổn định về số lượng; còn $r < 0$, quần thể đang suy giảm số lượng. Từ tốc độ tăng trưởng riêng và tốc độ tử vong riêng, ta cũng có mối quan hệ:

$$\frac{\Delta N}{N \Delta t} = r \quad (1)$$

Nếu ΔN và Δt là vô cùng bé, ta có mối liên hệ:

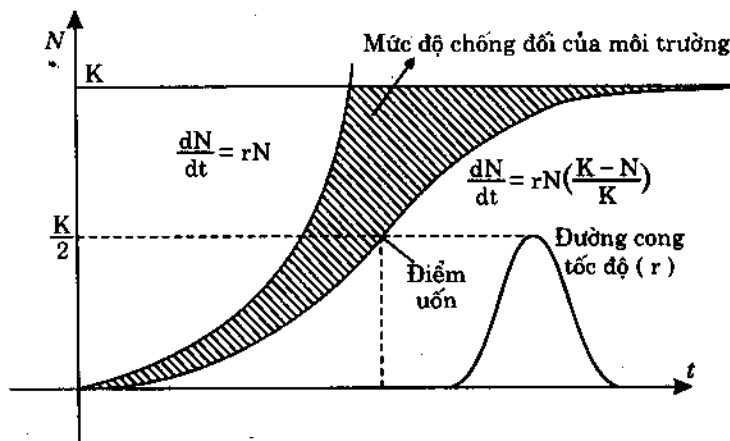
$$\frac{1}{N} \times \frac{dN}{dt} = r \quad \text{hay} \quad \frac{dN}{dt} = rN \quad (2)$$

Đây là một phương trình vi phân thể hiện sự tăng trưởng số lượng của quần thể trong điều kiện không có sự giới hạn của môi trường. Lấy tích phân cơ bản 2 vế của phương trình ta có dạng mới:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (3)$$

Ở đây N_t và N_0 là số lượng của quần thể ở các thời điểm tương ứng là t và t_0 ; e - cơ số logarit tự nhiên; t là thời gian.

Các phương trình trên là những phương trình hàm mũ với dạng đường cong là một nhánh của đường parabol, hay có dạng chữ J (hình II.12). Chúng phản ánh sự tăng trưởng số lượng của quần thể trong điều kiện không bị giới hạn của các yếu tố môi trường.



Hình II.12.- Các dạng đường cong tăng trưởng của quần thể (tăng theo hàm mũ có dạng chữ J và tăng theo hàm logic có dạng sigmoid hay hình chữ S)

Bên cạnh đồ thị mô tả sự thay đổi tốc độ (r) của sự tăng trưởng. Tốc độ này tăng dần, đạt cực đại ở điểm uốn với giá trị $K/2$, rồi sau giảm dần, đạt đến 0 ($b - d = r$ tiến tới 0) khi số lượng quần thể tiệm cận với giới hạn trên (K) của mình. Giữa hai dạng đường cong cơ bản chỉ ra sức chống đỡ của môi trường.

Nếu ta lấy log hai vế phương trình (3) và biến đổi đi một chút sẽ có:

$$r = \frac{L_n N_1 - L_n N_0}{t - t_0} \quad (4)$$

Tốc độ tăng trưởng của quần thể trong điều kiện môi trường không bị giới hạn (r) phụ thuộc vào thành phần tuổi và tốc độ tăng trưởng riêng được tạo ra bởi các nhóm tuổi khác nhau của quần thể tham gia vào sinh sản. Do đó, chỉ số về tốc độ tăng trưởng đối với ngay một loài cũng có thể khác nhau phụ thuộc vào cấu trúc của các quần thể. Chỉ khi sự phân bố của các nhóm tuổi trong quần thể được xác lập một cách ổn định vững chắc thì tốc độ tăng trưởng riêng mới ổn định và được gọi là "tốc độ tăng trưởng tự nhiên nội tại" hay "tiềm năng sinh học" của loài ký hiệu là $r_{\max}$ (Chapman, 1928).

Những nghiên cứu trong phòng thí nghiệm và ngoài thực địa chỉ ra rằng, khi biểu diễn số lượng tăng trưởng của quần thể trên đồ thị theo phương trình (4) dưới dạng bán logarit thì r là độ dốc của đường thẳng số lượng theo thời gian. Độ dốc càng dốc đứng thì tốc độ tăng trưởng nội tại càng cao.

Biên độ dao động về giá trị của tiềm năng sinh học cực kỳ lớn và thể hiện rất rõ, nếu nó được phản ánh bằng một đại lượng mà giá trị đó chỉ ra sự tăng số lượng theo hàm mũ của quần thể lên bao nhiêu lần trong một khoảng thời gian hoặc thời gian cần bao nhiêu để số lượng tăng gấp đôi. Hai thông số về mặt toán học được suy ra từ tốc độ tăng trưởng tự nhiên nội tại:

Tốc độ gia tăng cuối cùng:

$$\lambda = e^r; \quad \log_e \lambda = r; \quad \lambda = \text{antilog}_e r.$$

trong đó λ được rút ra từ phương trình sai phân của sự tăng trưởng theo hàm số mũ rời rạc:

$$N_{t+1} = \lambda N_t (r) \quad \text{hay} \\ N_{t+1} = e^r N_t.$$

Trong trường hợp này, số lượng quần thể tăng khi $\lambda > 1$, còn giảm khi $\lambda < 1$.

Thời gian để tăng số lượng quần thể lên 2 lần :

$$t = \log_e \frac{2}{r} = 0,6931/r$$

(Đại lượng này nhận được từ phương trình (3) khi thừa nhận $N_t/N_0 = 2$).

F.E.Smith (1954) cho rằng, r và thời kỳ tương ứng để tăng số lượng gấp 2 trong sinh giới có thể khác nhau trên 6 con số. Ở người vào năm 1968, nhân loại tăng gấp đôi là 35 năm (Ehrlich, 1970).

Để hiểu và thừa nhận mối quan hệ giữa r và R_0 ta cần nhớ lại phương trình (3)

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

hay cũng có thể viết dưới dạng khác

$$N_t = N_0 R^t \quad (5)$$

Ở đây, R được hiểu như là tốc độ sinh sản nguyên cơ bản (fundamental net reproductive rate), nó bao gồm sự sinh sản của những cá thể mới và những cá thể còn sống sót trong quần thể.

Ta cũng thừa nhận rằng, R_0 như một hệ số nhân, biến đổi quần thể từ kích thước này sang kích thước khác. Nếu độ dài thời gian của một thế hệ là T thì:

$$N_T = N_0 R_0$$

Từ (5), chúng ta có: $N_T = N_0 R^T$.

Do đó, $R_0 = R^T$.

Lấy loga tự nhiên của 2 vế, ta có

$$L_n R_0 = T L_n R \quad (6)$$

Số hạng $L_n R$ cũng được ký hiệu là r và gọi là tốc độ tăng trưởng riêng tức thời của quần thể. Thay $L_n R$ bằng r vào (6) ta có

$$L_n R_0 = rT \quad \text{hay} \quad T = \frac{L_n R_0}{r}$$

và $R_0 = e^{rT}$

Tóm lại, ta có mối quan hệ giữa số lượng trung bình của con non do một cá thể sinh ra trong cả đời của nó (R_0), sự gia tăng kích thước quần thể trên đơn vị thời gian ($r = L_n R$) và thời gian của một thế hệ (T). Rõ ràng rằng, với nhiều thế hệ tách biệt thì mỗi một đơn vị thời gian chính là một thế hệ. Đó là lý lẽ R_0 tương tự như R .

Trong tự nhiên các quần thể với tuổi thọ thấp, sống trong điều kiện thức ăn phong phú, ít kẻ thù... thường tăng trưởng theo hàm số mũ. Ở hoàn cảnh đó, mặc dầu mỗi cá thể trong đó vẫn giữ tốc độ sinh sản như trước, còn tốc độ tăng trưởng riêng cũng duy trì một cách ổn định. Chẳng hạn, "sự nở hoa" của nước, sự bột phát về số lượng của sâu bệnh... Tuy nhiên, sự tăng trưởng theo hàm mũ không thể kéo dài, bởi vì chúng, chỉ sau một chút, sẽ gặp phải sự đối kháng của môi trường và nhanh chóng suy giảm.

Ta nhớ lại $r = b - d$. Nếu quần thể sống trong môi trường lý tưởng thì b đạt $b_{\max}$, còn d đạt đến $d_{\min}$. Do đó r đạt được $r_{\max}$. Hiệu của $r_{\max}$ và r chính là sự "đối kháng của môi trường":

$$\text{Sự đối kháng của môi trường} = r_{\max} - r$$

Ở đây, giá trị r là tốc độ tăng trưởng riêng trong điều kiện thực tế (hay điều kiện sinh thái), còn giá trị $r_{\max}$ (tiềm năng sinh học) đặc trưng cho từng loài, mang tính di truyền.

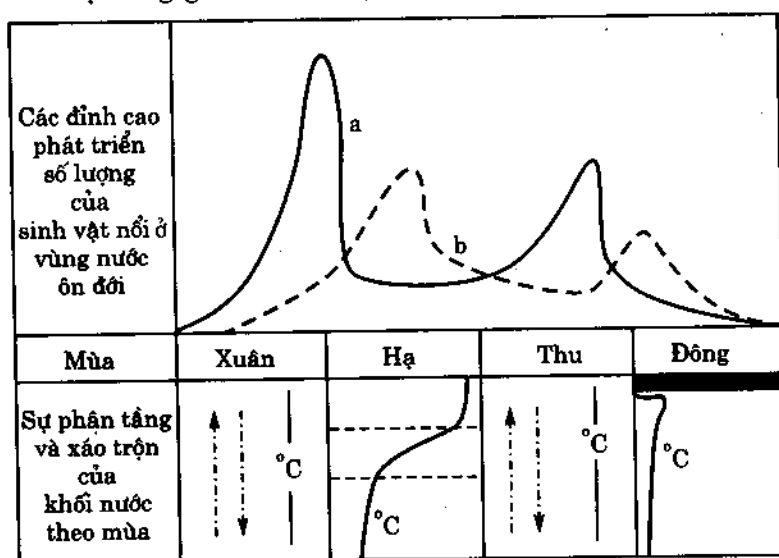
Những loài có kích thước cơ thể nhỏ, tuổi thọ thấp, tuổi sinh sản lần đầu sớm, có $r_{\max}$ lớn, do đó, khả năng khôi phục số lượng của quần thể nhanh, song chịu tác động chủ yếu của các điều kiện môi trường vô sinh và khí hậu. Những loài có kích thước cơ thể lớn, tuổi thọ cao, tuổi sinh sản lần đầu đến

muộn, có r_{max} nhỏ, do đó, khả năng khôi phục số lượng chậm, nhưng lại chịu tác động chủ yếu của các điều kiện môi trường hữu sinh (cạnh tranh, con mồi-vật dữ, ký sinh-vật chủ)

Trong các quan sát, người ta nhận thấy rằng, rệp cây ở điều kiện thuận lợi phát triển số lượng của mình theo hàm số mũ, song chỉ cần một đợt rét đến đột ngột, số lượng rệp giảm đi nhanh chóng tới mức gần như hết sạch. Khi thời tiết ấm trở lại thì số rệp sót lại, mặc dầu rất ít, phát triển rất nhanh số lượng của mình, lại tiếp tục gây hại cho cây. Cũng trong hoàn cảnh đó, những loài có kích thước lớn như chuột chẳng hạn, do r_{max} nhỏ nên sự tăng trưởng số lượng không cao, điều kiện nhiệt độ giảm như trên, không làm tăng mức tử vong của quần thể một cách trực tiếp như đối với rệp, nên số lượng quần thể ít suy giảm, nhưng nếu vì thiếu thức ăn và bị bệnh tật... thì số lượng mới giảm đi đáng kể. Chuột muốn đạt được số lượng ban đầu thì phải trải qua một thời gian dài hơn rất nhiều so với rệp.

Ở trường hợp rệp cây sự tăng trưởng số lượng của quần thể theo hàm số mũ. Tuy nhiên, trong thực tế, rệp cây cũng như những loài có r_{max} cực lớn, số lượng của chúng rất không ổn định, liên quan chặt chẽ với điều kiện môi trường thường xuyên biến động, cho nên chúng chưa kịp đạt đến số lượng cực đại có thể có đã bị giảm ngay lập tức. Chẳng hạn, ở các vực nước ôn đới, trong thời kỳ nước xáo trộn mùa xuân, thực vật nổi tăng nhanh số lượng theo hàm số mũ. Cuối xuân, đầu hè do nhiệt độ nước tăng, trong khối nước thiết lập sự phân tầng, mặc dù nhiệt độ và cường độ chiếu sáng trong nước cao, nhưng nguồn muối dinh dưỡng của khối nước bề mặt cạn kiệt, thực vật nổi nhanh chóng giảm số lượng, hình thành một khe rất thấp trong chu kỳ năm. Đến mùa thu khối nước lại được xáo trộn, muối từ đáy dâng lên, thực vật nổi lại phát triển để đạt đỉnh cao thứ 2 (thấp hơn so với mùa xuân) để rồi giảm hẳn trong mùa đông giá lạnh. Sự phát triển số lượng của các nhóm động vật ăn thực vật nổi tăng giảm theo sự tăng giảm của thực vật (hình II.13).

Hình II.13. Sự phát triển lý thuyết về số lượng của Phytoplankton (a) và Zooplankton (b) ở vực nước ôn đới, liên quan chặt chẽ với những biến đổi của các yếu tố môi trường (nhiệt độ và muối dinh dưỡng)



Như trên đã đề cập, sự tăng về số lượng của quần thể luôn chịu sự chống đối của môi trường (các yếu tố vô sinh và hữu sinh). Số lượng 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 một 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, quần thể không thể tăng vô hạn mà tuân theo một quy luật mới, được thể hiện dưới dạng một phương trình sau:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (7)$$

Đây là hàm logic, trong đó K được gọi là tiệm cận trên hay số lượng cực đại mà quần thể có thể đạt được và biểu thức $\frac{K - N}{K}$, thể hiện sự phụ thuộc của tốc độ tăng trưởng, trước hết vào mật độ của bản thân quần thể. Đường cong của phương trình có dạng sigmoit hay hình chữ S (Hình II.12).

Phương trình logic trên cũng được viết dưới các dạng sau:

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

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 nó bằng $(K - N)/N$ khi $t = 0$

Nếu phương trình viết dưới dạng

$$\frac{dN}{dt} = NL_n R \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

thì nó đặc trưng cho tốc độ gia tăng đối với một thế hệ (R)

Theo E.P.Odum (1983), sự tăng trưởng của nhiều quần thể vi sinh vật, thực và động vật trong điều kiện thí nghiệm cũng như trong tự nhiên đều có thể được mô tả bằng đường cong sigmoit, bởi vì trong tiến trình gia tăng số lượng của quần thể thì kéo theo nó là sự gia tăng của mức đối kháng (tác động âm) của môi trường, trước tiên là sự gia tăng mật độ của chính quần thể. R.G. Wiegert (1974) cũng chỉ ra rằng, đường cong logic thể hiện sự tăng trưởng có giới hạn, do các hiệu suất giới hạn, cả không gian và cả nguồn

sống, gây ảnh hưởng ngay từ đầu lên sự tăng trưởng, nghĩa là khi mật độ quần thể thấp nhất hay tại điểm mật độ bằng không, số lượng của nó tăng lên rất nhanh, sau đó chậm lại dần.

Trong đa số trường hợp, sự tăng trưởng của quần thể ít bị giới hạn ở pha đầu, sau đó theo mức tăng của mật độ, dần dần giảm. Trên hình (II.12) đường cong logic phản ánh sự tăng trưởng chậm nhất, đường cong hàm mũ - sự tăng trưởng nhanh nhất, còn đại bộ phận các quần thể có kiểu tăng trưởng số lượng nằm ở giữa hai dạng trên.

Trên đường cong hình chữ S có thể nhận thấy số lượng tăng theo bốn pha: pha 1 là tăng dương (có gia tốc), sau đó đến pha 2, số lượng tăng rất nhanh (hay tăng logarit) để đạt được tốc độ cực đại tại điểm uốn. Qua điểm uốn tới pha 3, đó là pha tăng âm (gia tốc giảm). Pha cuối cùng là pha tiệm cận ($b - d = r$ tiến dần đến 0), tức là số lượng của quần thể đạt được tối đa và ổn định ở mức cân bằng với "khả năng chịu đựng" của môi trường. Tuy nhiên, sự tăng trưởng về số lượng hoàn toàn không trùng khớp một cách chặt chẽ với đường cong lý thuyết mà biểu hiện một sự dao động xung quanh "dung tích chịu đựng" của môi trường, tức là một lúc nào đó, tạm thời $N > K$, lúc khác $N < K$, song nếu $N > K$ thì giá trị giới hạn $\frac{K - N}{K}$ mang dấu âm, với $\frac{\Delta N}{\Delta t}$ cũng mang dấu âm, mật độ quần thể có khuynh hướng giảm, thay thế cho sự gia tăng cho tới khi trở lại giá trị K hoặc thấp hơn K . Tóm lại, giá trị giới hạn tạo ra sự kiểm soát thuận nghịch đối với sự tăng, giảm của số lượng quần thể và duy trì mật độ quần thể gần với trạng thái bền vững.

Cũng từ hình II.12 cho thấy, tốc độ cực đại của sự tăng trưởng đạt được tại điểm uốn ($K/2$) mà không phải tại thời điểm quần thể đạt được số lượng cao khi bước vào thể ổn định. Mật độ quần thể tại nơi xuất hiện điểm uốn có ý nghĩa lớn đối với việc quản lý nghề săn bắt động vật, đặc biệt là nghề cá. Nó được coi là "sản lượng ổn định cực đại". Nếu khai thác làm giảm mật độ quần thể chỉ đến điểm "sản lượng ổn định cực đại" thì người ta không đáng lo ngại về sự suy giảm nguồn lợi, song nếu khai thác quá mức, tức là mật độ quần thể giảm quá thấp so với điểm "sản lượng ổn định cực đại" thì khả năng khôi phục số lượng của quần thể trở nên rất khó khăn. Quần thể sẽ rơi vào trạng thái suy kiệt.

5.4. Sự dao động số lượng quần thể và sự điều chỉnh số lượng của nó

5.4.1. Sự dao động số lượng

Khi quần thể hoàn thành sự tăng trưởng số lượng của mình tức là khi $b = d$ hay khi r tiến đến số "không" 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 một "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, lụt lội, 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 ra làm mấy loại:

- 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... năm 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 là hiện tượng phổ biến của các loài *Plankton* sống trong các vực nước. 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 *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 *Zooplankton* còn bị khai thác bởi vật dữ.

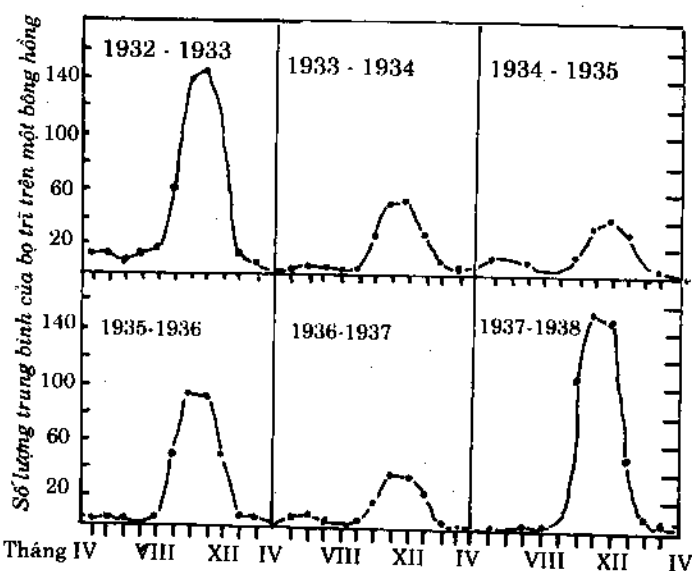
Sự dao động số lượng của quần thể theo mùa thường gặp trong thiên nhiên, nhất là những loài có thời gian sinh trưởng bị giới hạn, chẳng hạn những loài có chu kỳ sống ngắn, hoặc ở những loài phân bố trong không gian theo mùa (động vật có tập tính di cư). Vì vậy, nhiều loài như muỗi, ruồi, sẽ

đồng, ngỗng, vịt trời... 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, (hình II.14).

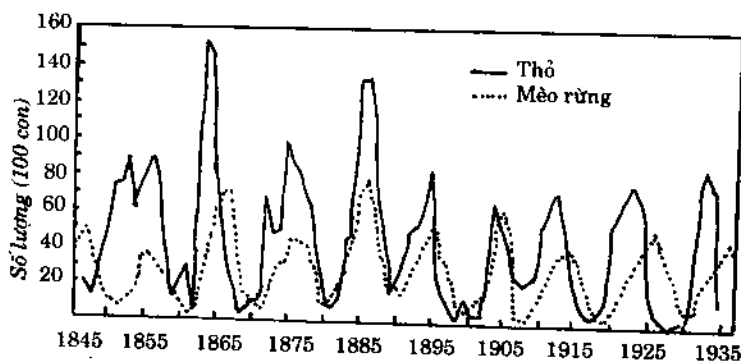
Những biến động không điều hòa có thể thấy ở loài diệc xám (*Ardea cinerea*) sống tại hai địa phương khác nhau của nước Anh (Lack, 1966). Trong khoảng thời gian dài quần thể diệc ở hai địa phương tương đối ổn định, điều đó chỉ ra rằng, những điều kiện địa phương đủ đảm bảo cho đời sống của quần thể, 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.

Sự dao động số lượng một cách "tuần hoàn" có thể gặp trong nhiều ví dụ ở chim 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-mèo rừng là một trong những ví dụ kinh điển nhất, (hình II.15).

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, để lại khe rất thấp trong một vài năm. 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.



Hình II.14. Sự dao động số lượng của bọ trĩ trưởng thành sống ở hoa hồng (Davidson và Andrewortha, 1948, trích từ Odum, 1983)



Hình II.15. Sự biến động số lượng theo chu kỳ nhiều năm của mèo rừng và thỏ Bắc Mỹ tính theo số lượng da, lông do công ty Goodsnaw thu mua được (MacLulich, 1937, trích từ Odum, 1983).

Những loài chuột *Lemmus* sống ở đồng rêu phương Bắc và những loài ăn thịt chúng 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 mật độ tăng rất cao, buộc chúng phải di cư theo một hướng xác định. Do vậy, 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 với 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).

Tất nhiên, sự dao động số lượng của quần thể gây ra bởi những tác động từ 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 điều kiện thời tiết, khí hậu, trong khi D.A. MacLulich (1973) lại phủ định. Có người cho rằng, nếu không phải các yếu tố khí hậu gây ra, thì phải tìm "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. Có lý thuyết cho rằng, sự điều chỉnh các chu kỳ số lượng được thực hiện ở bậc hệ sinh thái chứ không phải ở bậc quần thể (Schultz, 1964, 1969), tức là nằm trong tập hợp của xích thức ăn. Chẳng hạn, chuột *Lemmus* vào thời kỳ phát triển cực thịnh đã ăn trụi hết cỏ, do đó, vào năm sau, lượng khoáng dễ tiêu (đặc biệt là photpho) đã bị thu hồi tới mức cạn kiệt. Bởi thế, sự sinh trưởng và sống sót của con non rất thấp, số lượng chuột giảm. Đến năm thứ 3, thứ 4 các chất dinh dưỡng mới được trả lại (do chuột giảm), thảm thực vật được khôi phục và hệ sinh thái lại đủ sức giúp cho chuột *Lemmus* tăng mật độ một cách nhanh chóng.

Trong hoàn cảnh dư thừa dân số thì hiện tượng "stress" (sự căng thẳng tâm lý) cũng xuất hiện, gây sự gia tăng "bài tiết" của tuyến thượng thận dẫn đến sự chuyển dịch cân bằng thần kinh - thể dịch. Do đó, tập tính của động vật, tiềm lực sinh sản, sức chống chịu... thay đổi. Tổ hợp những biến đổi đó

gây giảm mật độ quần thể rất nhanh. Dĩ nhiên, số lượng của quần thể lại dần dần tăng lên khi "stress" giảm (Christian và David, 1964).

5.4.2 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 biến cố 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.

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 nếu 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. Như E.D Odum (1983), đã chỉ ra sự tác động của các yếu tố khí hậu (nhưng hoàn toàn không thường xuyên) thường không phụ thuộc vào mật độ, ngược lại, sự tác động của các yếu tố sinh học (thức ăn, bệnh tật...) thường (vẫn không phải luôn luôn) là yếu tố phụ thuộc mật độ.

Nhìn chung, đối với đại bộ phận 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 cao, sức sống của con non thấp.

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

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

Ngược lại, khi điều kiện môi trường được cải thiện thì bức tranh trên cũng 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 đông tạo ra những biến đổi về sinh lý và tập tính của các cá thể trong quần thể. Chẳng hạn, ở rệp vừng, trong 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 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 "quê cha đất tổ" để đi nơi khác. Tất nhiên trên đường di cư chúng cũng chịu các rủi ro khác.

Ở loài châu chấu (*Locustra migratoria*) trong quần thể gồm hai dạng sống. Một dạng là những cá thể của "pha di cư" 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. Trên đường di cư, do mật độ đông, chúng hủy hoại mùa màng, vườn tược... một cách tàn hại.

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 $\leftrightarrow$ vật dữ 1 $\leftrightarrow$ vật dữ 2...

Ở đây vật dữ là yếu tố "tỉa 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 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 con mồi và vật dữ.

Ký sinh - vật chủ cũng là mối quan hệ vật dữ con mồi, có tác dụng điều chỉnh số lượng của các quần thể trong quan hệ đó (xem chương III).

Cạnh tranh xảy ra trong nội bộ loài và khác loài là một trong các yếu tố giới hạn của môi trường, kìm hãm sự phát triển của số lượng quần thể khi làm giảm tốc độ tăng trưởng riêng của quần thể, buộc số lượng phải dừng lại một cách ổn định dưới mức tiệm cận K.

Trong các mối tương tác dương (hợp tác, tụ họp, sống theo đàn, tổ chức xã hội...) mỗi quần thể đều phải "lựa chọn" giữa "cái lợi" và "cái bất lợi", song "cái lợi" lớn hơn, còn điều bất lợi về không gian, nguồn sống... là điều buộc phải chia sẻ và các mối tương tác đó cũng tham gia vào sự điều chỉnh số lượng của quần thể.

Nói chung, phần lớn các yếu tố phụ thuộc mật độ đều có cơ sở sinh lý học. Chẳng hạn sự di cư được thực hiện nhờ các tín hiệu nội tiết, còn sự khác biệt trong thích nghi về sinh lý với điều kiện môi trường sẽ tạo ra hậu quả cạnh tranh giữa các cá thể trong quần thể hay các loài khác nhau trong quần xã. Trong thí nghiệm ở chuột, khi mật độ đông, vỏ tuyến trên thận sưng lên, còn tuyến ức suy thoái, sự tăng trưởng ngừng trệ, thành thực sinh dục bị chậm lại do bị ức chế. Hậu quả cuối cùng là quá trình sinh tinh giảm, chu kỳ động dục kéo dài, khả năng tiết sữa của con cái kém... Điều đó dường như là một cơ chế phản hồi nội tiết làm thay đổi nhịp điệu sinh sản của quần thể. Khi mật độ đông, con đực còn trở nên hung hãn, sự xáo động về nội tiết tăng lên, con cái bị ức chế về sinh lý, do đó hiệu quả thụ thai kém, nhịp điệu sinh sản giảm đi.

Sự biến thiên của mật độ còn làm thay đổi cách sắp xếp di truyền, do vậy, ở nhiều loài động vật khả năng thay đổi tỷ lệ giới tính của thế hệ con cái xuất hiện như một cơ chế điều chỉnh số lượng mà hai thập kỷ trước còn chưa biết đến. Trong quần thể, một đôi ưu thế nào đó sinh ra nhiều cá thể đực hơn, làm mất cân đối trong thành phần đàn con, ngược lại, cặp yếu thế lại "huống" tỷ lệ giới tính về cá thể cái và mẹ của chúng có thể phân biệt cách đối xử, ưu tiên sự chăm sóc của mình cho các "công chúa". Cơ sở thiết lập giới tính còn chưa biết nhiều ở chim và thú, song ở nhiều nhóm động vật khác được xem như một trong các cơ chế điều chỉnh số lượng của quần thể (Keeton, Gould and Gould, 1993).

QUẦN XÃ SINH VẬT (COMMUNITY)

1. MỘT SỐ KHÁI NIỆM CHUNG

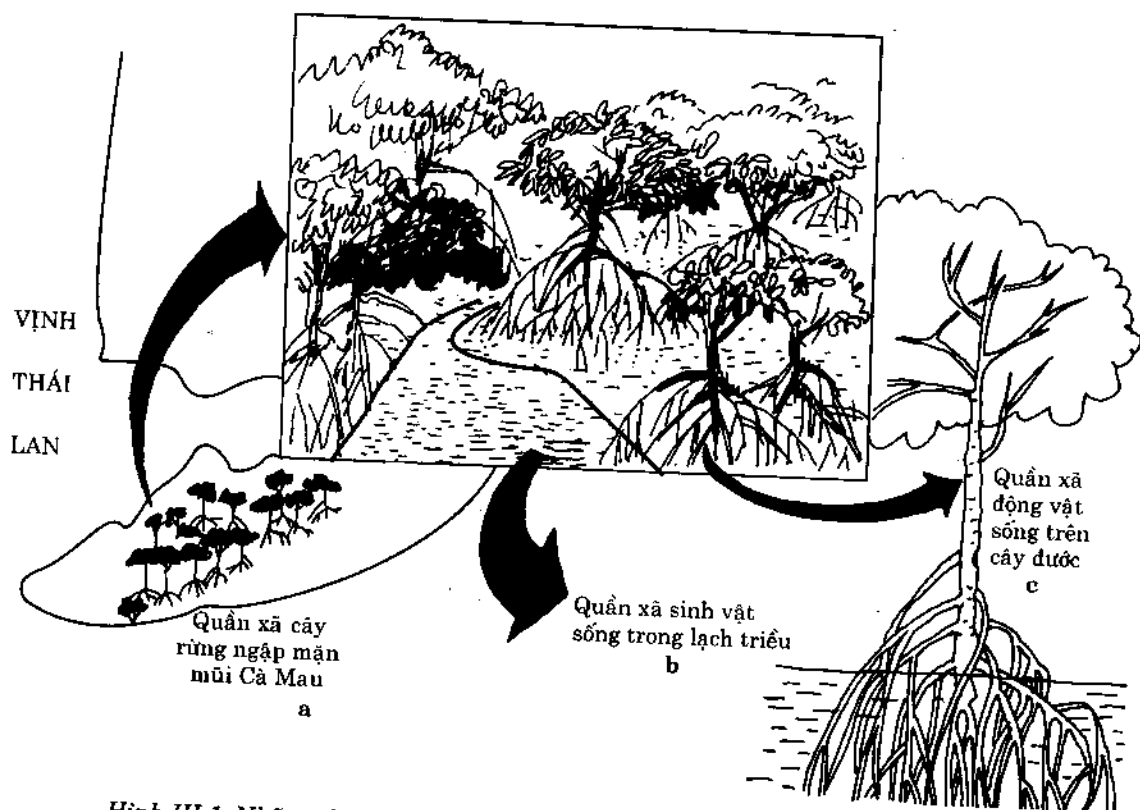
Như chúng ta đã biết, một quần thể không thể tự mình hoàn thành chức năng sống của mình nên không tồn tại độc lập mà phải dựa vào những quần thể khác, tạo nên tổ hợp các quần thể thuộc những loài khác nhau để cho ra đời một tổ chức cao hơn gọi là quần xã sinh vật (biocenose hay community). Chính xác hơn, quần xã sinh vật có thể được xem như một tổ hợp của các quần thể khác loài với những mối tương tác giữa chúng, sống trong một vùng địa lý xác định (hay sinh cảnh), hay tổ hợp của các loài mà chức năng sinh thái và sự biến động của chúng đều diễn ra trong mối quan hệ phụ thuộc lẫn nhau (Putman, 1994). Hơn nữa, quần xã sinh vật là phần sống cấu tạo thành hệ sinh thái (ecosystem), nên mọi hoạt động chức năng của nó (chu chuyển vật chất, phát tán năng lượng, tăng trưởng và phát triển của quần thể) có quan hệ chặt chẽ với môi trường vật lý mà quần xã đó tồn tại. Những mối tương tác như thế rất rõ ràng và được thể hiện trong quan hệ cạnh tranh, vật dữ-con mồi, ký sinh-vật chủ hay quan hệ hỗ trợ lẫn nhau (hội sinh, cộng sinh...) cũng như vô vàn mối quan hệ tinh tế khác, ví dụ như sự "tin cậy" của cây cỏ vào các loài động vật giúp cho chúng thụ phấn và phát tán nòi giống của mình một cách có hiệu quả (Kormondy, 1996).

Quần xã sinh học tồn tại ở mọi hình dạng, kích thước và mọi mức độ của mối tương tác giữa các quần thể cấu tạo nên nó. Nó có vai trò kiểm soát bản chất các mối tương tác của quần thể trong quần xã và xác định hiệu quả của các mối quan hệ đối với cấu trúc và hoạt động chức năng của quần xã.

Theo các nhà sinh thái học, những mối tương tác giữa các quần thể loài trong quần xã đều là thuộc tính của quần xã mà không hề có ở mức quần thể của loài. Quần xã không phải là số cộng đơn thuần của các quần thể mà bao gồm các quần thể cũng như mối quan hệ giữa chúng để tạo nên những "đặc tính nổi trội" của quần xã (Begon et al, 1995). Chẳng hạn, 1000 cây tập trung ở nơi đất dốc có những thuộc tính rất khác với 1000 cây phân tán trên đồng. Dạng đầu đưa đến sự suy giảm bức xạ xuống nền của thảm thực vật và tăng sự tích tụ của lớp lá mục, còn dạng thứ hai có hiệu quả ngược lại.

Thật vậy, sinh thái học là một khoa học khó, một phần vì sự tiến hóa đã tạo nên cả một thế giới và nó chẳng dễ dàng gì để thiết lập các thí nghiệm kiểm tra. Như D.R. Strong và nnk. (1984) đã chỉ ra, chìa khóa để giải quyết những vấn đề lý luận hấp dẫn đối với các nhà sinh thái học quần xã chính là những sự kiện được rút ra từ thực nghiệm, song, hoặc chúng làm mạnh thêm hoặc xuyên tạc lý thuyết sinh thái học. Bởi vậy, ngoài phần thực nghiệm sinh thái quần xã, thì một nhiệm vụ không kém đồ sộ là phải tiến hành các khảo sát trên đồng ruộng. Khảo sát thực địa và thí nghiệm trong phòng là những con đường để tìm ra chân lý.

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



Hình III.1. Những thứ bậc quần xã sinh vật trong những nơi sống khác nhau được lựa chọn nghiên cứu: a: Quần xã cây rừng ngập mặn mũi Cà Mau, b: Quần xã sinh vật của một lạch triều trong rừng ngập mặn, c: Quần xã động vật bám trên một cây đước của lạch triều.

Nói chung, trong tự nhiên ranh giới giữa các quần xã khó phân định rạch ròi mà chúng thường gối lên nhau, tạo nên những dạng chuyển tiếp hay vùng đệm giữa những quần xã chính, gọi là ecoton (xem mục 1.4, chương I).

Trong nghiên cứu, các nhà sinh thái thường chỉ có thể nghiên cứu một bộ phận của quần xã chứ không phải toàn bộ quần xã, nhất là ở những sinh cảnh lớn. Bởi vậy, trong các khảo sát và thu mẫu thực địa, buộc các nhà sinh thái phải biết vạch các tuyến, các ô "chìa khóa" đặc trưng, phản ánh được bản chất của cả quần xã và đáp ứng được yêu cầu nghiên cứu. Hơn nữa, các quần xã tồn tại dưới nhiều dạng, kích thước, thứ bậc khác nhau... tùy mục đích mà các nhà nghiên cứu cần lựa chọn, chẳng hạn nghiên cứu quần xã cây rừng ngập mặn hay quần xã sinh vật của một lạch triều trong rừng ngập mặn hoặc nhỏ hơn, quần xã động vật bám trên cây đước của lạch triều đó (hình III.1.)

2. CẤU TRÚC CỦA QUẦN XÃ

Cũng như bất kỳ một tổ chức nào, quần xã có cấu trúc đặc trưng, giúp cho nó thực hiện đầy đủ chức năng sống để tồn tại và phát triển ổn định. Cấu trúc của quần xã được thể hiện trong mấy vấn đề cơ bản: 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.

2.1. Đa dạng về loài, về cấu trúc và về gen

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

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

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

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

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

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

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

Từ công thức trên để tính lượng thông tin trong quần xã người ta dùng lượng thông tin trung bình ($\bar{H}$) (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 với 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 vật lượng, năng suất sinh học...) tương đối lớn và thường quyết định chiều hướng phát triển của quần xã, còn phần lớn các loài khác ít hơn (chỉ số "vai trò" thấp). Trong thiên nhiên, đôi khi loài ưu thế không xuất hiện mà thế vào đó là nhiều loài có độ phong phú ở mức trung gian.

Đa dạng về loài được thể hiện dưới hai hình thức cơ bản. Đó là "sự giàu có" hay độ "phong phú" về loài và tính "bình quân" (san 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, (d), một trong những chỉ số đa dạng về loài, R. Margalef (1958); E.F Menhinick, (1964); H.T Odum và nnk; (1960) đã sử dụng công thức:

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

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):

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

Chỉ số thứ hai của sự đa dạng là tính "bình quân", e (hay "san bằng"), hay chỉ số Pielou do E.C.Pielou nêu ra năm 1966 với công thức:

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S} \quad \text{hay} \quad e = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} \cdot \frac{1}{S}$$

ở đây, giá trị của e biến thiên từ 0 đến 1. Để diễn giải vấn đề này E.P. Odum (1983) đã đưa ra ví dụ về hai hệ thống, mỗi hệ đều có 10 loài và 100 cá thể, tức là độ phong phú hay giàu có về loài là như nhau (10%), song sự phân bố về số lượng các cá thể khác nhau. Hệ thống a:

a: 91 1 1 1 1 1 1 1 1 1 cá thể

còn hệ thống b:

b: 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 cá thể.

Ta thấy rằng, hệ thống a có mức ưu thế tối đa còn mức bình quân là tối thiểu, hệ thống b ngược lại, không có loài ưu thế còn mức bình quân là tối đa.

Từ các định nghĩa tổng quát trên, R.Margalef (1968) cho rằng, trong bất kỳ mức đa dạng nào, nhà sinh thái học cũng tìm cách biểu diễn khả năng cấu trúc của hệ thống với "mối liên hệ ngược". Trong trường hợp sự đa dạng càng lớn thì có nghĩa là các chuỗi dinh dưỡng càng dài, càng có nhiều hiện tượng cộng sinh, ký sinh...

Trong hệ thống a mức ưu thế đạt tối đa. Để tính mức ưu thế (C), người ta dùng hệ số E.H.Simpson (1949) với công thức :

$$C = \sum \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \quad \text{hay} \quad \sum n_i \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right]$$

Những tính toán trên về các chỉ số được nêu trong bảng III.1.

BẢNG III.1. NHỮNG VÍ DỤ TÍNH TOÁN CÁC CHỈ SỐ ĐA DẠNG CỦA 4 QUẦN XÃ GIẢ ĐỊNH (BEGON, HARPER, TOWNSEND, 1995).

Quần xã 1			Quần xã 2			
p_i	p_i^2	$p_i \ln p_i$	p_i	p_i^2	$p_i \ln p_i$	
0,143	0,0205	- 0,278	0,40	0,1600	- 0,367	
0,143	0,0205	- 0,278	0,20	0,0400	- 0,322	
0,143	0,0205	- 0,278	0,15	0,0225	- 0,285	
0,143	0,0205	- 0,278	0,10	0,0100	- 0,230	
0,143	0,0205	- 0,278	0,05	0,0025	- 0,150	
0,143	0,0205	- 0,278	0,05	0,0025	- 0,150	
0,143	0,0205	- 0,278	0,05	0,0025	- 0,150	
Quần xã 3			Quần xã 4			
p_i	p_i^2	$p_i \ln p_i$	p_i	p_i^2	$p_i \ln p_i$	
0,10	0,01	- 0,23	0,400	0,1600	- 0,367	
0,10	0,01	- 0,23	0,200	0,0400	- 0,322	
0,10	0,01	- 0,23	0,150	0,0225	- 0,285	
0,10	0,01	- 0,23	0,100	0,0100	- 0,230	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
0,10	0,01	- 0,23	0,025	0,0006	- 0,092	
Quần xã :			1	2	3	4
S			7	7	10	10
$D = 1/\sum p_i^2$			6,97	4,17	10,00	4,24
$E = D/S^*$			1,00	0,60	1,00	0,42
$H = -\sum p_i \ln p_i$			1,95	1,65	2,30	1,76
$e = \bar{H}/\ln S$			1,00	0,85	1,00	0,76

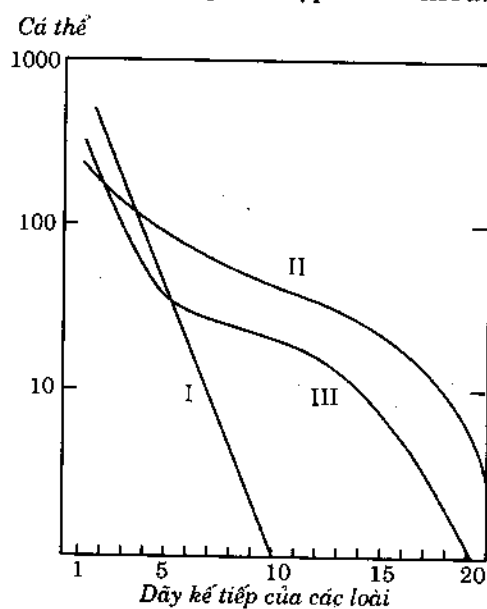
Ghi chú: $E = D/S$ là chỉ số bình quân theo E.H.Sympson (1949)

Cả hai chỉ số về đa dạng có thể biểu diễn một cách rõ ràng bằng phương pháp đồ thị, ở đây trên trục tung, theo thang logarit, đặt số cá thể (sinh vật lượng, năng suất sinh học...) cho mỗi loài, còn trên trục hoành là thứ tự các loài, từ loài phong phú nhất đến loài kém phong phú nhất. Đường nối các điểm lân cận được gọi là đường cong ưu thế - đa dạng (Whittaker, 1965, 1972), hay như Pianka (1978) gọi rất đạt là đường cong "vai trò" của các loài. Ở hình (III.2) trình bày 3 dạng đường cong được cấu tạo từ tập hợp giả định 1000 cá thể của 20 loài. Nếu loài trước lần lượt có độ phong phú gấp 2 lần loài tiếp ngay sau nó thì trên đồ thị nhận được dạng đường thẳng (I). Từ đó có thể cho rằng, loài thứ 1 chiếm 50% khoảng không gian của ổ sinh thái, loài thứ 2 chiếm 50% còn lại (tức là 25% không gian ban đầu). Nói cách khác, mỗi một loài trước hết chiếm ổ sinh thái tự do mà không chồng lên ổ sinh thái khác. Song khoảng không gian của ổ sinh thái không hình thành ngẫu nhiên mà tiếp giáp nhau, nhưng không có phần chồng lên nhau, ta nhận được một đường cong khác hoàn toàn (II). Đường cong này là "đường cong gãy", đường cong (III) dạng trung gian, nằm giữa đường cong I và II, chỉ ra tính phức tạp của phương trình vi phân và ổ sinh thái cắt nhau. Sự phân bố của các loài theo vai trò của chúng chứng minh rõ ràng cho hiện tượng trên.

Người ta cho rằng, mức đa dạng càng cao thì các quần xã cũng như các hệ sinh thái càng ổn định, chẳng hạn, rừng mưa nhiệt đới, các rạn san hô... Mối liên quan giữa sự đa dạng về loài và tính ổn định còn phức tạp hơn nhiều.

M. Huston (1979) lại đi đến kết luận, các hệ sinh thái được gọi là "không cân bằng", nghĩa là các hệ phải chịu những tác động có chu kỳ, lại có mức đa dạng lớn hơn so với những hệ "cân bằng" mà ở chúng tính ưu thế và cạnh tranh loại trừ thể hiện mạnh hơn.

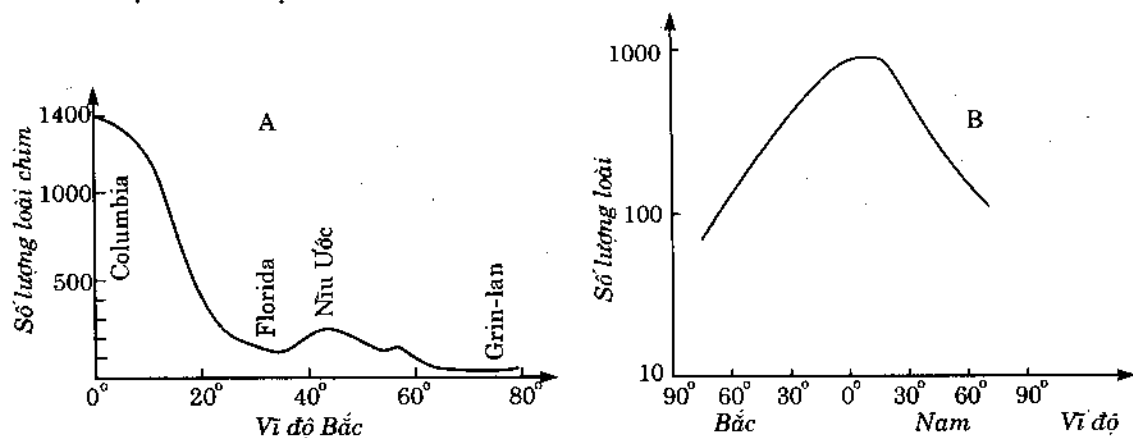
Trong quần xã sinh vật, mức đa dạng càng cao khi diện tích phân bố của quần xã càng lớn và mức đa dạng tăng lên khi di chuyển từ vĩ độ cao xuống vĩ độ thấp, song ngoài điều đó ra, tính đa dạng có thể giảm đi do sự cạnh tranh xảy ra ở những quần xã già tồn tại trong môi trường vật lý ổn định.



Hình III.2. Các đường cong "ưu thế-đa dạng" của tập hợp giả định với 1000 cá thể thuộc 20 loài mà chúng được sắp xếp như trong bài I-dãy hình học với những vị trí ưu tiên trong sự chiếm đoạt ổ sinh thái, II- các ổ sinh thái không cắt nhau, kích thước của chúng là ngẫu nhiên, III- những hệ trung gian phù hợp với dạng đường cong chữ S; những ổ đa diện và chồng chéo nhau gây ra bởi sự phân bố logarit của các loài theo vai trò của chúng (Whittaker, 1965).

Hai dạng khác nữa cũng đóng vai trò quan trọng là đa dạng về "cấu trúc" như sự phân tầng, phân lớp, tính chu kỳ, sự xuất hiện các lưới thức ăn và những khả năng sắp xếp các thành viên của quần xã trong các vi cảnh (microbiotop)... và tính đa dạng về "gen", tức là sự hiện hữu của dị hợp tử dạng kiểu gen (genotip) tính đa hình (polymorphis) và những biến dị di truyền khác được tạo ra để làm tăng khả năng thích ứng với những biến đổi của môi trường. Các nhà sinh thái học thừa nhận rằng, sự suy giảm về đa dạng loài và di truyền do hoạt động của con người là một rủi ro rất lớn đối với các hệ sinh thái tự nhiên và các hệ sinh thái nông nghiệp.

Giữa thành phần loài và số lượng cá thể của mỗi loài sống trong quần xã có những mối quan hệ xác định. Trong các quần xã đang phát triển hoặc những quần xã phân bố từ vĩ độ cao xuống vĩ độ thấp hay từ khơi đại dương vào bờ thì số lượng loài tăng lên, số lượng cá thể của mỗi loài giảm, mối quan hệ giữa chúng càng thẳng hơn. Ngược lại, ở những quần xã đang suy thoái hay phân bố theo chiều hướng đối diện với cách phân bố trên thì số lượng loài giảm, số lượng cá thể của các loài tăng, tính ưu thế cao dần, còn mức bình quân giảm, quan hệ sinh học giữa các loài bớt căng thẳng. Điều này một phần có thể được minh họa ở hình III.3.



Hình III.3. Gradient theo vĩ độ của:
A-số lượng các loài chim làm tổ trên mặt đất (Fisher, 1960);
B-số lượng các loài thân mềm Hai vỏ sống ở biển (Stehli et al, 1967).

Để đánh giá tính đa dạng của quần xã không chỉ sử dụng các chỉ số hình thái và sinh thái mà còn cả các chỉ số di truyền (gen) bởi vì các giai đoạn, các pha khác nhau trong chu kỳ sống của các dạng sống khác nhau thường chiếm những ổ sinh thái đặc trưng, tạo nên tính đa dạng chung của toàn hệ thống. Đa dạng về genotip là điều còn chưa hé mở nếu quần xã chỉ đặc trưng ở mức các loài (Odum, 1983). Theo lý luận kinh điển, những cá thể trong quần thể cần phải là dạng đồng hợp tử về alen, dạng đó sẽ cho khả năng thích nghi cao nhất. Học thuyết "đối nhau" khẳng định rằng, những cá thể là dị hợp tử theo nhiều vị trí sắp xếp gen (hay locut) và tính đa hình cao (polymorphism) sẽ được duy trì bằng các dạng khác nhau của sự lựa chọn cân bằng (như mô tả ở

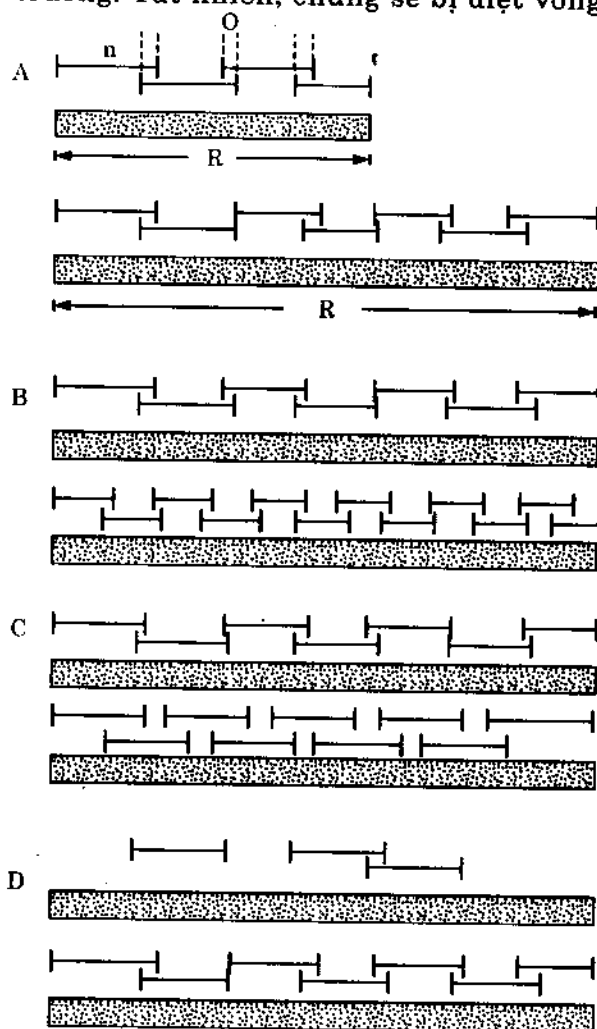
sơ đồ sau). Ở đây, người ta quan sát thấy, tính dị hợp tử thuộc về tất cả các alen, chỉ loại trừ một mà thôi và sự đa dạng của alen đạt cực đại:

$$\frac{a1 \ b5 \ c2 \ d1 \ e1 \ f5}{a3 \ b2 \ c6 \ d1 \ e2 \ f4}$$

Học thuyết "đa hình cân bằng" xem ra dễ chấp nhận hơn cả và được chứng minh bởi các phương pháp sinh hóa hiện đại. Nhờ đó, sự biến dị di truyền còn "ẩn náu" trên đã có thể được làm sáng tỏ. Điều rõ ràng rằng, các loài không có những biến dị về genotip thì không thể có khả năng thích nghi được với những biến động của môi trường. Tất nhiên, chúng sẽ bị diệt vong.

Như vậy, đa dạng về loài, các giai đoạn của chu kỳ sống và các dạng di truyền làm tăng mức đa dạng trong quần xã và hệ sinh thái.

Sự giàu có về loài được quyết định và được điều phối bởi hàng loạt các yếu tố của môi trường, đặc biệt là môi trường hữu sinh (thức ăn, vật dữ, con mồi, cạnh tranh...) M.Bergon và nnk. (1995) đã nêu ra mô hình đơn giản để thảo luận về vấn đề này. Chẳng hạn nguồn dinh dưỡng cho một quần xã được mô tả giống như đối với một thảm thực vật liên tục, ký hiệu là R, mỗi loài trong quần xã chỉ có thể sử dụng một phần nguồn sống đó và phần này được quy định bởi độ rộng của ổ sinh thái (n) của từng loài với giá trị trung bình ($\bar{n}$). Một số trong chúng, đương nhiên, sẽ gối lên nhau và phạm vi chồng chéo đó đo được là O với giá trị trung bình ($\bar{O}$). Mức giàu về loài được mô tả ở sơ đồ (hình III.4)



Hình III.4. Mô hình đơn giản của Bergon và nnk. (1995) về mức độ giàu có về loài.

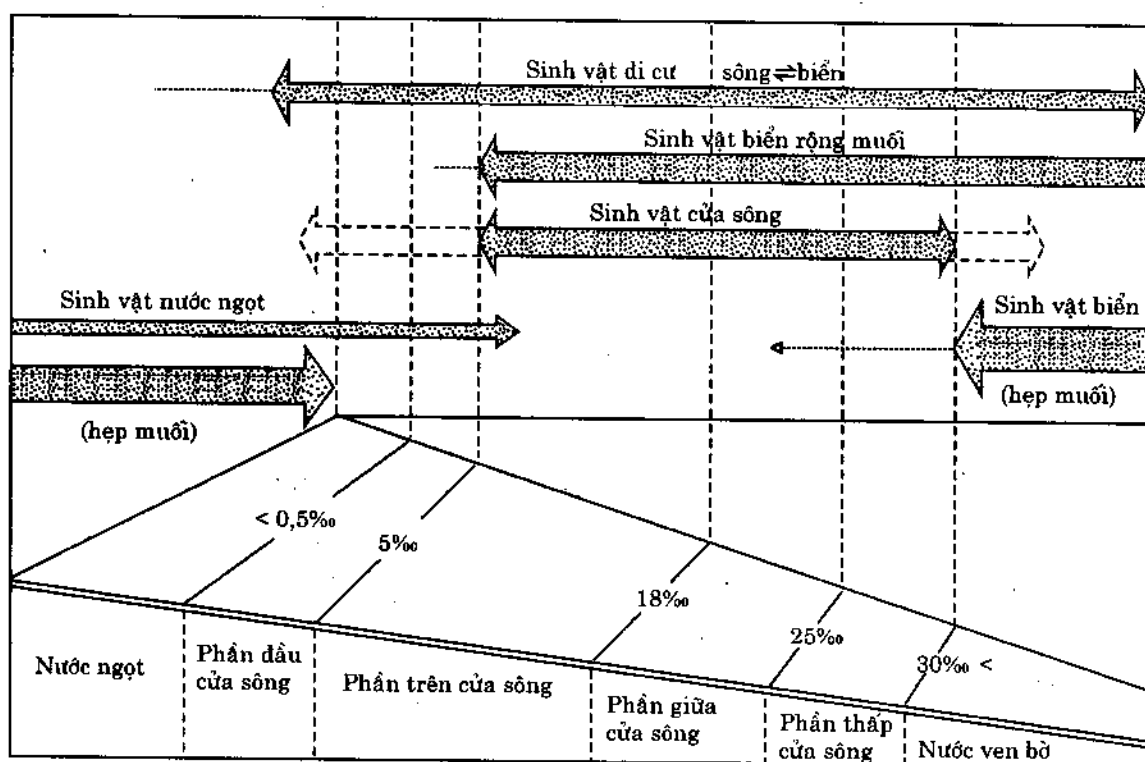
Mỗi loài đều sử dụng một phần (n) của nguồn sống có thể có (R), các ổ sinh thái có thể cắt nhau tạo nên vùng chồng chéo (O). A - Số loài càng nhiều khi R càng lớn; B - Số loài càng nhiều khi mỗi loài càng chuyên hóa (n càng nhỏ) C - Số loài càng đông thì phần chồng chéo của các ổ sinh thái (O) càng lớn; D - mức giàu có về loài càng tăng khi nguồn sống (R) càng được các loài khai thác hoàn hảo.

2.2. Cấu trúc về không gian của quần xã

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

2.2.1. 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 (hình III.5). Cũng như các cá thể trong quần thể, các quần thể loài trong quần xã phân bố theo 3 kiểu: đều, ngẫu nhiên và thành các nhóm, điểm tùy thuộc vào sự phân bố của điều kiện môi trường và bản chất sinh học của loài.



Hình III.5. Vùng cửa sông (Estuary), nơi nước mặn pha trộn với nước ngọt có mức độ do hoạt động của thủy triều, tạo nên hàng loạt các nơi sống khác nhau về độ muối, chất đáy... Tùy theo thang bậc độ muối mà các sinh vật phân bố rất khác nhau trong toàn vùng: những loài nước ngọt xâm nhập xuống phần đầu cửa sông, những loài ở biển rộng muối xâm nhập sâu vào vùng cửa sông, các loài cửa sông chính thức phân bố khắp vùng, những loài nước mặn hẹp muối phân bố ở cuối vùng cửa sông và những loài di cư qua vùng cửa sông (Vũ Trung Tạng, 1994, có sửa đổi).

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

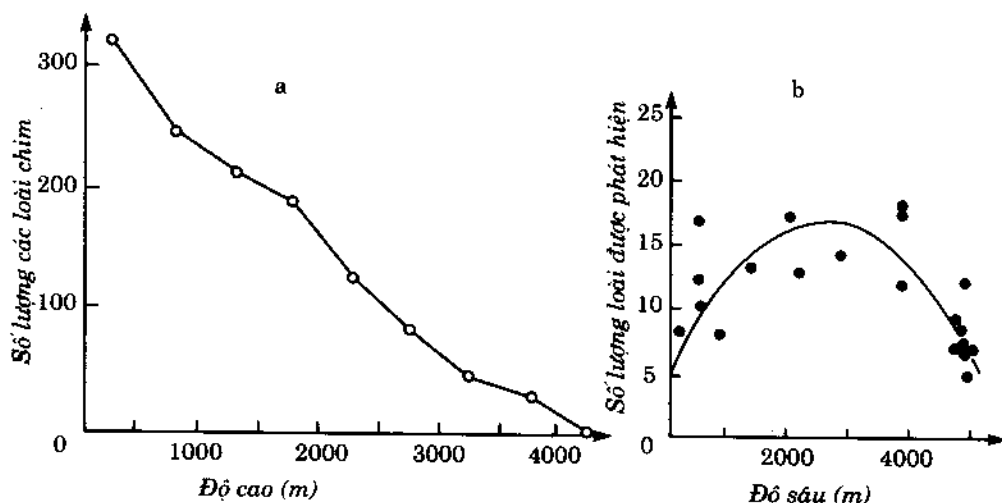
Mặc dù từ quần hợp được sử dụng cho một nhóm loài khai thác "một loại nguồn" sống theo "cách như nhau", song vẫn còn tối nghĩa khi chưa chỉ ra cách cấu tạo cơ quan bắt mồi như thế nào để có được "cùng loại" thức ăn và mức độ của sự giống nhau ra sao để hình thành "cách như nhau" trong khai thác nguồn sống. Quần hợp thể hiện một thuộc tính chức năng, do vậy nó dễ dàng lẫn lộn với khái niệm ổ sinh thái. Tuy nhiên, khái niệm này cũng như khái niệm về ổ sinh thái vẫn được sử dụng trong sinh thái học quần xã để chỉ ra sự quần tụ của một nhóm loài, gồm cả những vật cạnh tranh tiềm tàng và những vật gia nhập vào nguồn dinh dưỡng (Simberloff and Dayan, 1991).

Theo gradien khác nhau của các yếu tố môi trường, sự phân bố của các quần thể thành 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 của sông và nước biển ven bờ (hay vùng 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)

2.2.2. Phân bố 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. 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



Hình III.6. Mối quan hệ giữa số lượng loài theo độ cao
 a - Số loài chim ở New Guinea (Kikkawa và William, 1971);
 b - Số lượng loài (mẫu lấy từ 50 cá thể thu được) Chân bụng (Gastropoda) theo gradient độ sâu của đại dương (Rex, 1981)

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 giảm. Những điều nói trên được minh họa ở hình III.6

Khi nghiên cứu sự phân bố của các quần xã theo mặt phẳng ngang, các nhà sinh thái học thường sử dụng khái niệm giống nhau mà hệ số đó được viết theo công thức

$$S = \frac{2C}{A + B}$$

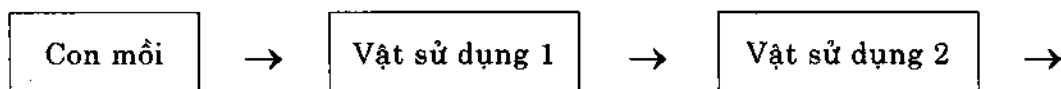
Ở đây, S - hệ số giống nhau; A - số lượng của các loài trong mẫu (hay địa điểm) A; B - số lượng các loài có trong mẫu (hay địa điểm) B; C - số lượng các loài chung cho cả A và B. Phương pháp thống kê sự phân bố của các quần thể, quần xã theo gradient của các yếu tố môi trường cũng như sử dụng hệ số giống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

2.3. Cấu trúc về dinh dưỡng

Cách sắp đặt 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. Trong phần này chúng ta có dịp tiếp cận với một số khái niệm về 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.



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

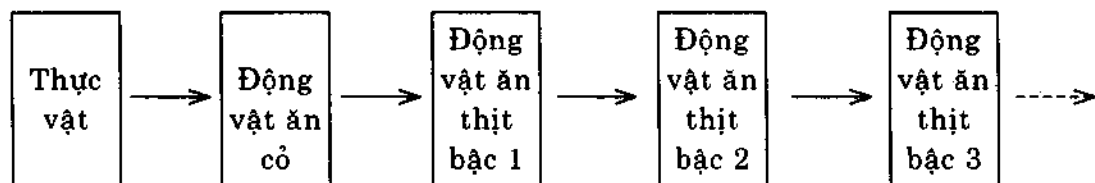
Mỗi một nhóm sinh vật trong xích thức ăn có thể khác nhau về bậc phân loại nhưng cùng sử dụng một dạng thức ăn được gọi là bậc dinh dưỡng (tức là mắt xích của xích thức ăn). Chẳng hạn thỏ, bò, cá trắm cỏ, giáp xác chân chèo... đều ăn các loài thực vật. Song ở chúng có sự phân hóa về ổ sinh thái dinh dưỡng nên hiện tượng cạnh tranh về nguồn sống giữa chúng ít khi xảy ra. Chẳng hạn, các loài cá sử dụng nguồn thức ăn thực vật nổi như tảo silic (*Bacillariophyta*) cũng phân hóa cơ quan lọc mồi. Những loài có que mang dày lọc được những loài tảo kích thước nhỏ, còn những loài có que mang thưa lại bắt được những tảo có kích thước lớn hơn. Ngoài ra, chúng còn "phân chia" cả thời gian kiếm mồi trong mùa dinh dưỡng.

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

2.3.1.1 Xích thức ăn chăn nuôi

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

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

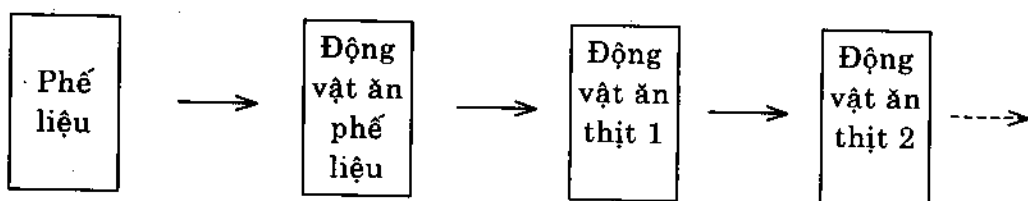


Sinh vật dị dưỡng gồm tất cả các loài động vật và phần lớn các loài vi sinh vật, trừ một số nhỏ có khả năng quang hợp hoặc hóa tổng hợp.

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

2.3.1.2. Xích thức ăn phế liệu (*detritus*)

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

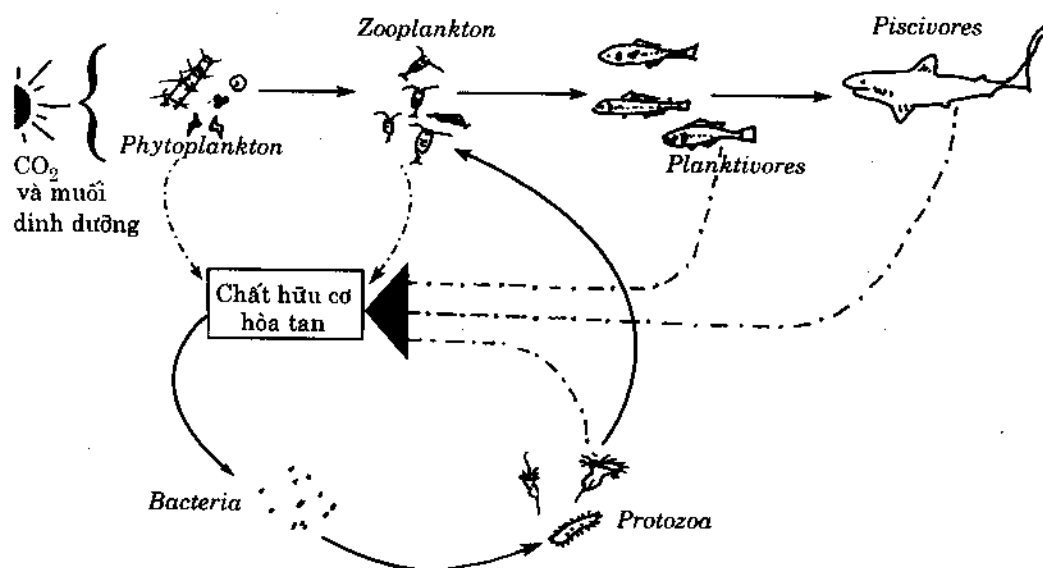


Về bản chất, mùn bã hay phế liệu là dạng thức ăn sinh học rất quan trọng trong thiên nhiên. Xác sinh vật chết cũng như các sản phẩm bài tiết của chúng nằm trong đất hoặc trong nước được các loài sinh vật nhỏ bé, đặc biệt là vi sinh vật phân hủy. Những mảnh hữu cơ vụn nát hay trên các nhân khoáng đã hấp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

Detrit được nhiều nhóm sinh vật sử dụng như giun trong đất, còn trong vực nước là các loài thân mềm, giáp xác, giun, một số loài cá. Ở các vùng cửa sông nhiệt đới, các mảnh vụn hữu cơ, *detrit* rất giàu có, tới mức tạo nên ở đây xích thức ăn quan trọng bậc nhất trong sự vận chuyển của vật chất và năng lượng (Vũ Trung Tạng, 1981, 1994). Dạng thức ăn *detrit*, tuy không thật giàu năng lượng, nhưng có khối lượng rất lớn trong sinh quyển nên đã nuôi sống một bộ phận động vật đáng kể. Trong thủy quyển, sản lượng *detrit* lên đến 40 - 70 tỷ tấn, hàm lượng của nó chỉ riêng trong đại dương cũng đạt từ 0,03 - 0,05 mgC/lit.

2.3.1.3. 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 lẽ: 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 thủy 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 hòa tan bằng con đường thâm thấu qua bề mặt thân. Ở một số không nhỏ các động vật lớn, ngoài phương thức dinh dưỡng theo kiểu bắt mồi, dinh dưỡng thâm thấu cũng đóng vai trò quan trọng (hình III.7). Nguồn chất hữu cơ hòa tan rất đa dạng: từ quá trình phân hủy xác, chất bài tiết đến các chất trao đổi được tạo ra trong hoạt động sống của thủy sinh vật. Ở đại dương trong hoạt động sống, *phytoplankton* thải vào nước 30 - 40% (trung bình 15%) tổng các chất hữu cơ tổng hợp được. Do vậy, sản lượng chung các chất hữu cơ hòa tan được đánh giá vào khoảng $2 \cdot 10^{12}$ - $4 \cdot 10^{12}$ tấn cacbon, trong đó gần 75% là các thành phần rất dễ đồng hoá. Nếu tính các nguồn thức ăn trong thủy quyển cho các loài thủy sinh vật thì tỷ lệ của các chất hữu cơ hòa tan, detrit và các cơ thể sống là 100 : 10 : 1.



Hình III.7. Sơ đồ mô tả nguồn thức ăn hữu cơ hòa tan trong thủy quyển và xích thức ăn thâm thấu (Lalli and Parsons, 1993)

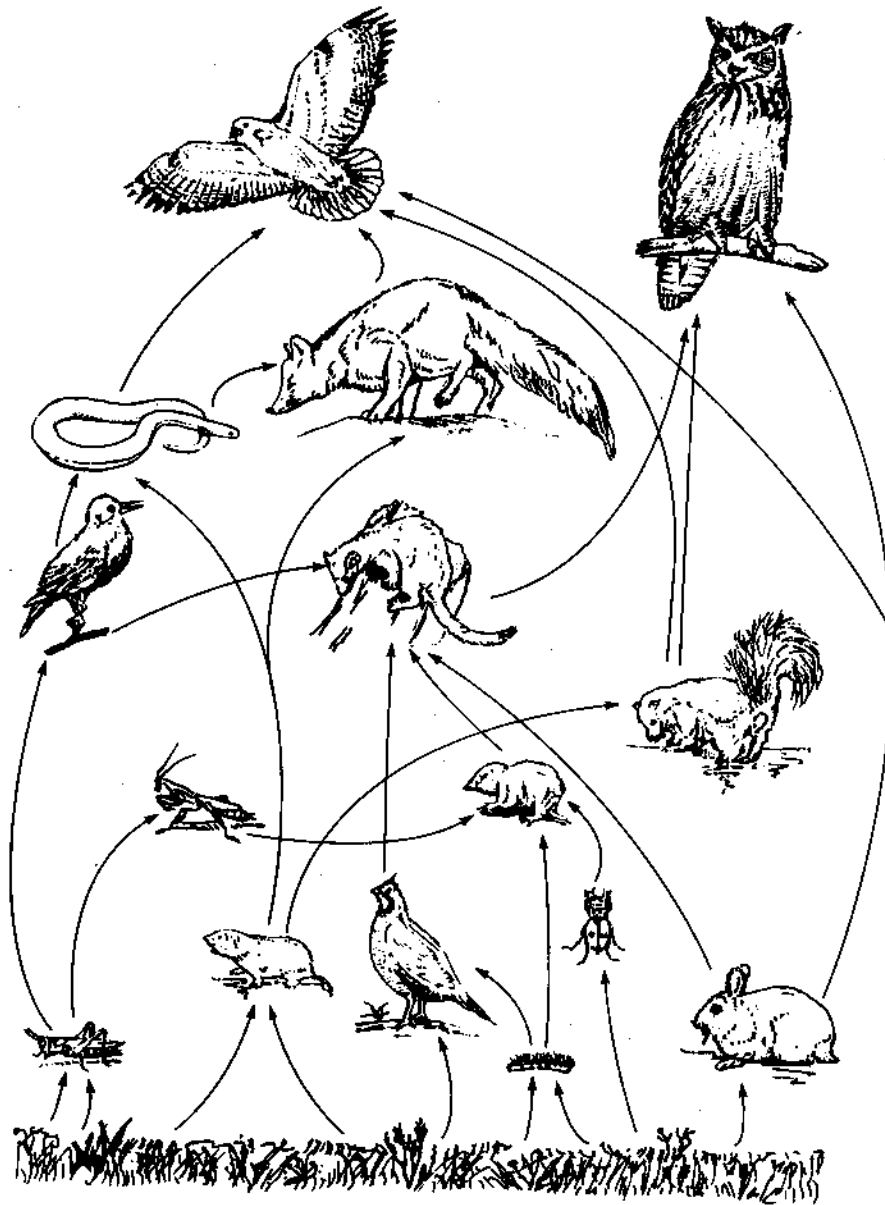
- > Con đường chuyển vận qua các bậc dinh dưỡng
- - - -> Con đường hoàn lại cho môi trường

Như vậy, trong thiên nhiên 3 xích thức ăn hoạt động đồng thời, tất nhiên, tùy môi trường và hoàn cảnh cụ thể mà xích nào trở nên ưu thế, xích nào thứ yếu, song chúng đã lôi cuốn mọi vật chất vào vòng luân chuyển và năng lượng được biến đổi một cách hoàn hảo nhất trong các phạm vi môi trường lớn nhỏ khác nhau. Hơn nữa, do sự mất mát năng lượng quá lớn qua mỗi bậc dinh dưỡng nên xích thức ăn không thể kéo dài, thường 4 - 5 bậc đối

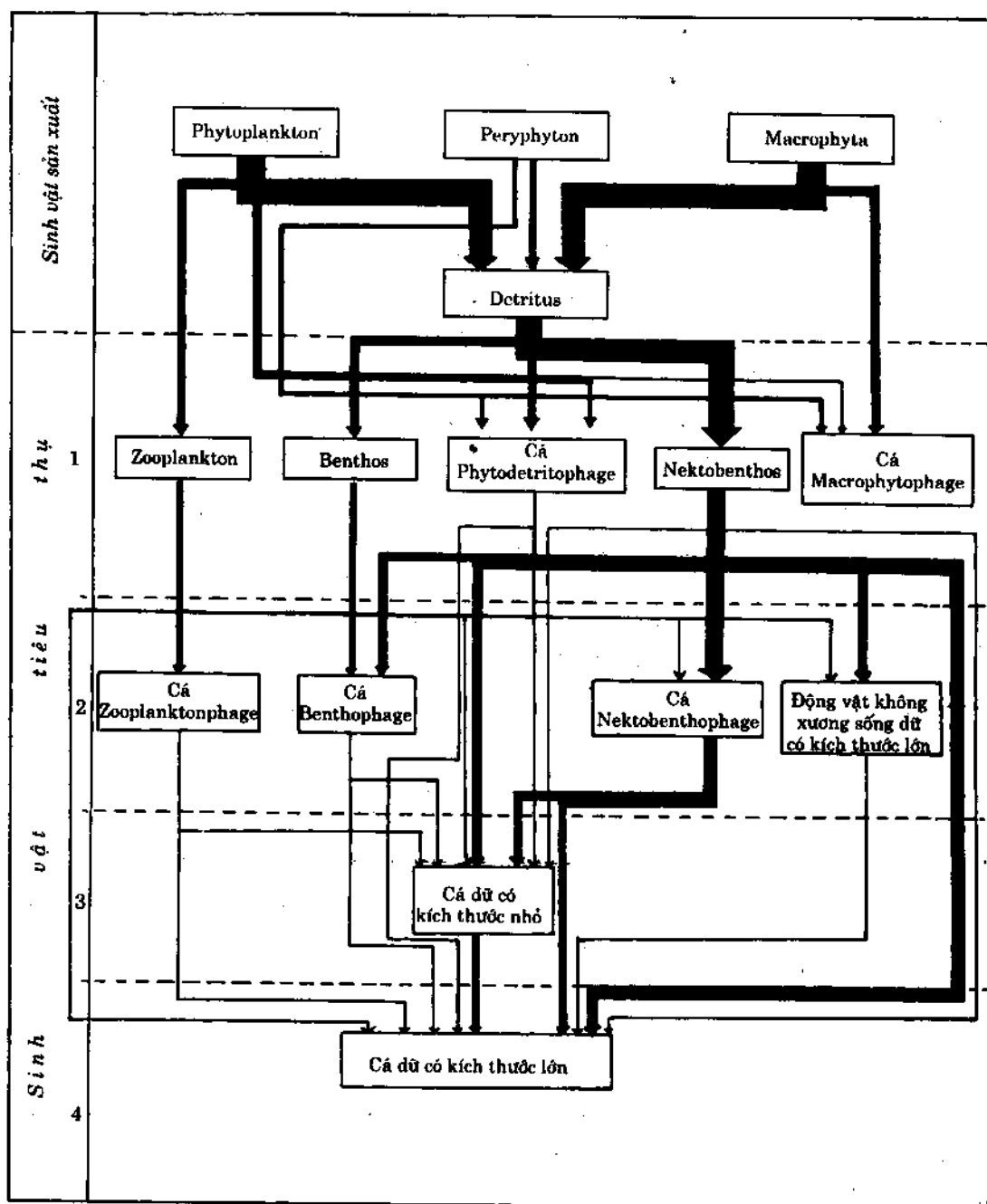
với các quần xã ở cạn và 6 - 7 bậc đối với các quần xã ở nước. F. Briand và J. E. Cohen (1987) khi kiểm tra lưới thức ăn của 113 quần xã sinh vật đã đi đến kết luận rằng, không gian của hệ sinh thái có liên quan với độ dài của xích thức ăn. Môi trường không gian 3 chiều, chẳng hạn ở rừng, tầng nước ngoài khơi đại dương... có xích thức ăn dài hơn so với môi trường không gian 2 chiều, như đồng cỏ, đồng rêu, đáy biển, bề mặt các tầng đá...

2.3.2. Lưới thức ăn

Tổ hợp các xích thức ăn sẽ cho lưới thức ăn, trong đó thể nào cũng có một số 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 (hình III.8 và III.9)



Hình III.8 - Mô hình đơn giản về lưới thức ăn trong quần xã sinh vật ở cạn.



Hình III.9. Mô hình đơn giản về lưới thức ăn trong các hệ sinh thái của sông nhiệt đới (Vũ Trung Tạng, 1994, sửa đổi từ Shubnikov, 1974)

Tính chất phức tạp của lưới thức ăn gây ra do sự tham gia của các loài, 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 coi là sinh vật tiêu thụ nằm cuối cùng của xích thức ăn, song con người có thể sử dụng nhiều loại thức ăn khác, bắt đầu từ thực vật đến các nhóm sinh vật tiêu thụ khác nhau (bò, cừu, cây, cáo, rắn, hổ, báo...).

Cũng từ việc xem xét 113 lưới thức ăn trong tự nhiên F.Briand và J.E. Cohen (1987) chỉ ra rằng, trong lưới thức ăn của quần xã, những loài thực tế gắn kết các xích thức ăn lại với nhau thay đổi rất mạnh, từ 2 đến 138 loài, trung bình vào khoảng 20 - 30 loài.

2.3.3. Tháp sinh thái

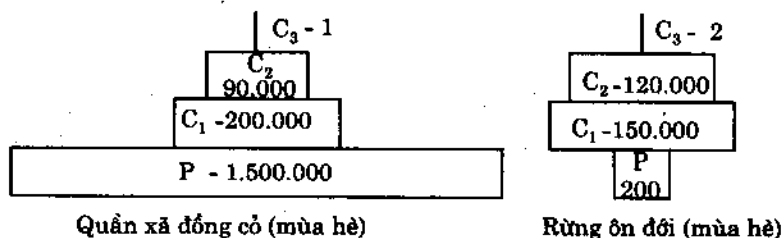
Tháp sinh thái là tên gọi chung của 3 loại tháp với cách sử dụng các đơn vị đo lường khác nhau: tháp số lượng (tính theo số lượng cá thể), tháp sinh vật lượng (tính theo đơn vị khối lượng) và tháp năng lượng tính theo đơn vị năng lượng).

Tháp sinh thái được cấu tạo bằng cách xếp chồng liên tiếp các bậc dinh dưỡng từ thấp đến 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 (hình III.10). Ở đây cần nhấn mạnh rằng, 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 kế liền, sau mới có thể phát triển bình thường, tháp trở nên mất cân đối (hình III.10).

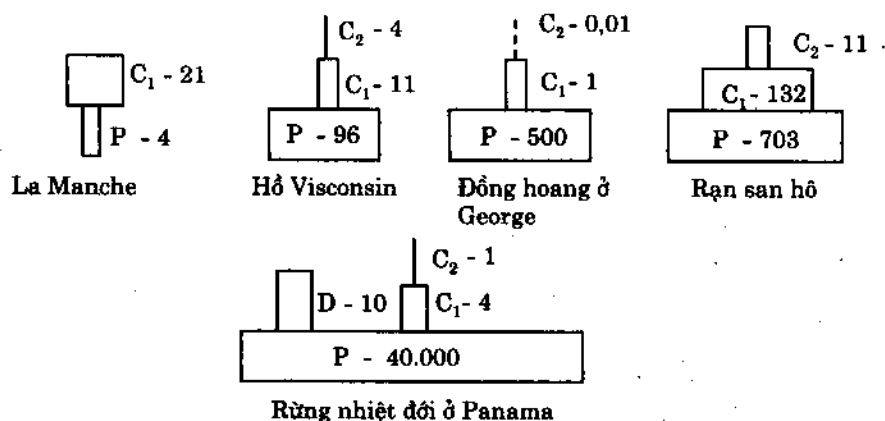
Sự mất cân đối của tháp số lượng thường gặp trong quan hệ vật chủ - ký sinh, trong đó vật chủ có kích thước lớn, còn vật ký sinh có kích thước nhỏ, nhưng số lượng đông. Đối với tháp sinh vật lượng, sự sai lệch đó gây ra do bậc cơ sở gồm những cơ thể có kích thước nhỏ hơn bậc trên, hơn nữa, bậc này vừa 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.

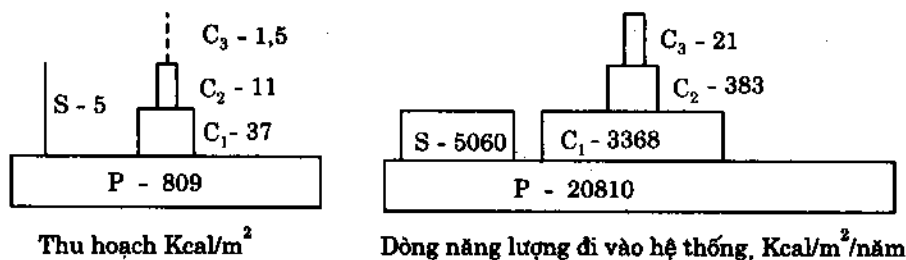
A. Tháp số lượng (trừ vi sinh vật và động vật đất) trên 0,1 ha



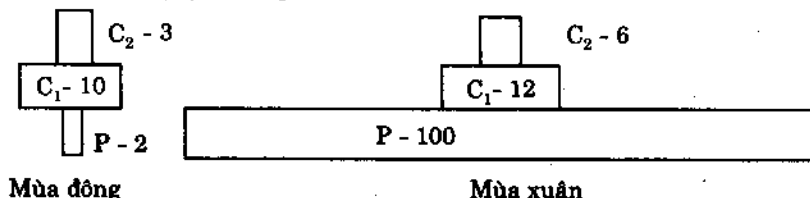
B. Tháp sinh khối (khối lượng khô/1m³)



C. So sánh thu hoạch của phần trên mặt đất và dòng năng lượng đi vào hệ thống ở vùng Silver Spring, Florida.



D. Sự biến đổi theo mùa của tháp sinh khối trong tầng nước (plankton) của một trong các hồ ở Italia, (khối lượng khô mg/m³)



Hình III.10. Các tháp sinh thái về số lượng, sinh vật lượng và năng lượng trong các quần xã sinh vật khác nhau

P: sinh vật sản xuất; C₁: sinh vật tiêu thụ bậc 1; C₂, C₃: sinh vật tiêu thụ bậc hai, bậc ba...; S: sinh vật ăn xác thối (vi khuẩn, nấm...). D: sinh vật phân hủy (vi khuẩn, nấm, và sinh vật ăn detrit) A: Quần xã đồng cỏ (dẫn liệu về thực vật của Evans, Coin, 1952; dẫn liệu về động vật của Wolcott, 1937); Rừng ôn đới gần Oxford ở Anh (Elton, 1966; Varley, 1970). B: biển Manche, (Harvey, 1950); Hồ ở Visconsin (Juday, 1942); Đồng hoang ở George (E. Odum 1957); Rạn san hô (Odum, Odum, 1955); Rừng ở Panama (Golley, Chil); C: Vùng Silver - Spring (H. Odum, 1957); D: Hồ ở Italia (Ravera, 1969).

2.4. Mối quan hệ giữa các loài trong quần xã

Mối quan hệ giữa các loài trong quần xã rất đa dạng. Một trong những mối quan hệ đó đã được đề cập đến một cách chi tiết là cấu trúc dinh dưỡng trong các xích thức ăn. Ngoài ra, là 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. Để khái quát, E.P.Odum (1983) đã mô tả những mối quan hệ đó bằng công thức sau:

$$\frac{dN_1}{dt} = r.N_1 - \frac{r}{K} N_1^2 \pm CN_2N_1$$

Từ phương trình trên, số hạng thứ 3 của vế phải hoặc mang dấu (+) hoặc dấu (-), Nếu mang dấu cộng sẽ nói lên rằng, hai quần thể N_1 và N_2 tạo thuận lợi cho nhau trong quá trình phát triển và đều đạt đến trạng thái cân bằng. Những kiểu tương tác như thế có tên chung là "tương tác dương". Ngược lại, nếu số hạng đó mang dấu (-), tức là các quần thể gây ảnh hưởng xấu lên sự phát triển số lượng của ít nhất 1 loài. Đó là các mối "tương tác âm".

Trong mô hình tương tác âm, hệ số C (trong ảnh hưởng của một loài này lên loài khác CN_2N_1) có ý nghĩa quan trọng. Nếu C đối với cả 2 loài nhỏ thì ảnh hưởng kìm hãm giữa các loài nhỏ hơn ảnh hưởng gây ra bởi chính trong nội bộ loài; khi đó, tốc độ tăng trưởng và mật độ cuối cùng của 2 loài chỉ hơi giảm; cả 2 loài có lẽ sẽ tồn tại, hay nói một cách khác, sự tương tác giữa các loài sẽ có giá trị thấp hơn so với sự cạnh tranh trong nội bộ loài. Tương tự như thế, nếu các loài tăng trưởng theo hàm mũ mà đường cong trở nên dẹt xuống, có nghĩa là giữa chúng đã xuất hiện sự cạnh tranh, do đó, quần thể vượt ra khỏi quy luật tăng trưởng đặc trưng. Song nếu C lớn thì một loài sẽ gây tác động mạnh nhất dẫn đến tình trạng hoặc tiêu diệt loài cạnh tranh với mình hoặc đuổi nó ra một nơi khác. Như vậy, về mặt lý thuyết, những loài có nhu cầu giống nhau không có thể sống cùng với nhau do sự xuất hiện cạnh tranh loại trừ.

2.4.1. Các mối tương tác âm

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

2.4.1.1. Hãm sinh

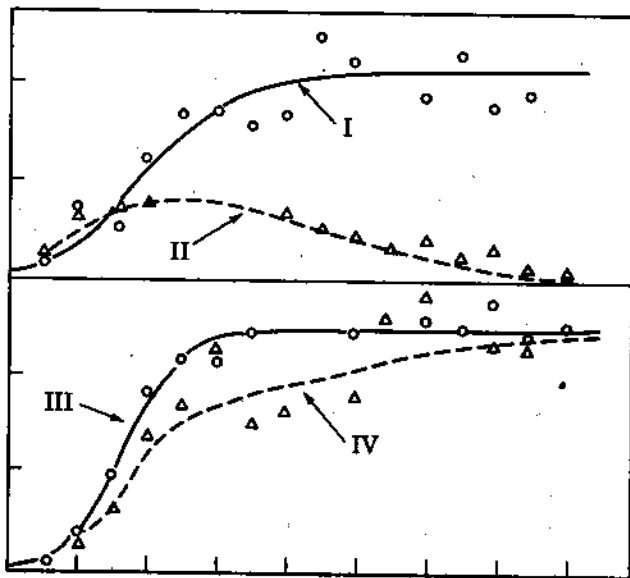
Mối quan hệ hãm sinh đã đề cập đến ở chương I. Trong mối quan hệ này ở quần xã có thể dẫn ra nhiều ví dụ khác nhau. Chẳng hạn những đại diện của tảo *Microcystis*, *Anabaena*, *Nodularia* tiết ra chất đầu độc gan (hepatotoxin), tảo *Lyngbya*, *Anabaena* tiết ra chất gây độc cho thần kinh (neurotoxin)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

2.4.1.2. Sự cạnh tranh, chung sống và mô hình Lotka - Volterra

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.

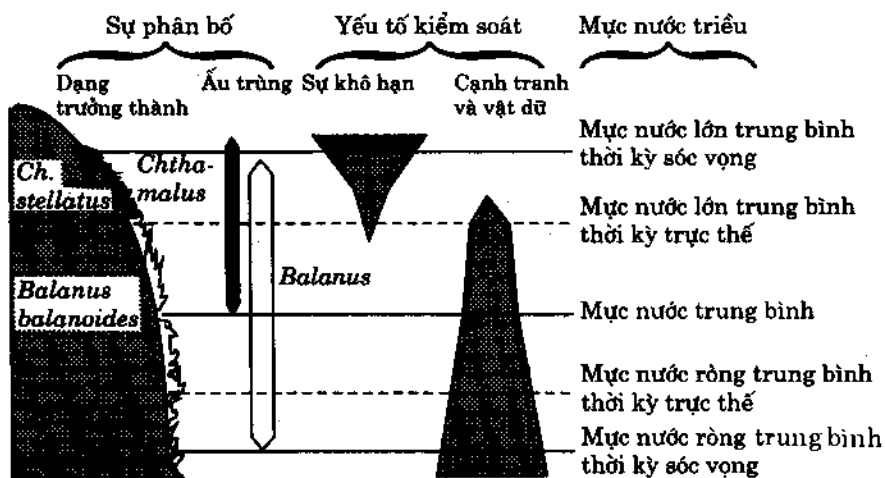
Mức độ cạnh tranh mạnh hay yếu phụ thuộc vào sự chồng chéo nhiều hay ít. Ổ sinh thái của các loài càng chồng khít lên nhau, mức độ cạnh tranh càng ác liệt, dẫn đến sự cạnh tranh "loại trừ" (Gause) tức là một trong 2 loài thua cuộc ở mức hoặc bị tiêu diệt hoặc phải dời đi nơi khác. Cạnh tranh giữa các loài xảy ra do chung nguồn dinh dưỡng, chung nơi ở...

Một trong những thí nghiệm kinh điển, có tính chất định hướng về cạnh tranh loại trừ được Gause (1934) tiến hành như sau. Ông sử dụng hai loài trùng cỏ gần nhau về nguồn gốc là *Paramecium caudatum* và *P. aurelia* nuôi trong các môi trường riêng, ổn định; loại thức ăn và mật độ thức ăn cũng ổn định như nhau (vi khuẩn là thức ăn, nhưng không sinh sản). Với điều kiện đó, cả hai loài đều tăng số lượng theo hàm logic với đường cong hình chữ S điển hình và nằm ở trạng thái ổn định. Song khi đưa hai loài vào một bể nuôi, sau 16 giờ, trong bể chỉ còn lại *Paramecium aurelia* bởi vì loài này có tốc độ tăng trưởng số lượng cao hơn loài *P. caudatum*. Trong môi trường mà nguồn thức ăn có giới hạn, loài *P. aurelia* đã chiếm đoạt hết và trở thành kẻ chiến thắng (hình III.11). Nếu nuôi loài *P. caudatum* với *P. bursaria* trong cùng một bể thí nghiệm thì hai loài này lại chung sống được. Mặc dầu chúng có cùng nguồn thức ăn, nhưng loài *P. caudatum* ưa oxy, sống gần mặt nước, còn loài *P. bursaria*, nhờ cộng sinh với một loài tảo nên có thể sống ở đáy bình, nơi nghèo oxy. Trong trường hợp này 2 loài đã có sự phân ly một phần ổ sinh thái, tức là chúng sống trong các vi cảnh (microbiotop) khác nhau trong một bể nuôi.



Hình III.11. - Sự cạnh tranh của hai loài trùng cỏ (*Paramecium caudatum* và *P. aurelia*) trong bể thí nghiệm

Đường cong I và III đặc trưng cho sự phát triển số lượng của loài thứ nhất và loài thứ hai khi nuôi riêng rẽ, đường cong II và IV đặc trưng cho 2 loài *P. caudatum* và *P. aurelia* khi nuôi chung trong một bể (từ Odum, 1983).



Hình III.12. Sự phân bố tiềm tàng và thực tế của loài *Chthamalus stellatus* và *Balanus balanoides* trong vùng triều

Sự khô hạn là nhân tố đầu tiên khống chế phần trên vùng phân bố của *Balanus*; sự cạnh tranh với *Balanus* cũng là nhân tố đầu tiên khống chế phần thấp ở nửa trên vùng phân bố của *Chthamalus*. Vật dữ *Thais lapillus* và cạnh tranh cùng loài là những nhân tố đầu tiên khống chế ở phần thấp trong vùng phân bố của *Balanus* (dựa theo Kormondy, 1996).

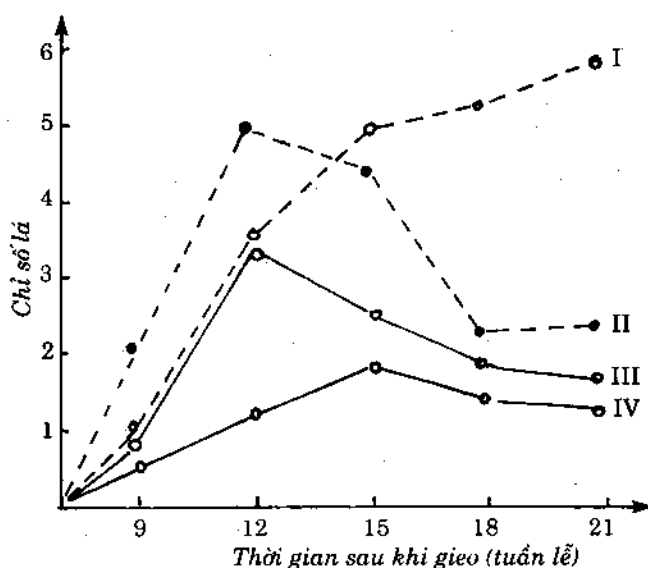
Thí nghiệm trên trong điều kiện cạnh tranh "tĩnh" (ổn định) về nguồn dinh dưỡng của hai loài. Dưới đây, một ví dụ cạnh tranh loại trừ về không gian của hai loài *Chthamalus stellatus* và *Balanus balanoides* ở bờ biển Scotland (Connell, 1961) dưới sự kiểm soát của các tác nhân vật lý và sinh học (hình III.12)

Trong vùng, ấu trùng *Chthamalus* và *Balanus* đều có khả năng phân bố rộng hơn so với các dạng trưởng thành, tuy nhiên ở loài đầu hẹp hơn, tức là ấu trùng *Chthamalus* chỉ có thể xuống đến mức triều trung bình. Trong sự có mặt của *Balanus* chúng chỉ sống thuận lợi ở khoảng trên mức nước cao trung bình trực thể (*mean high neap tide*). Connell trong nghiên cứu chỉ ra rằng, *Balanus* có tốc độ tăng trưởng nhanh, nên trong thực tế đã đánh đuổi ấu trùng *Chthamalus* khỏi bãi đá hoặc đơn giản là tăng trưởng vượt bậc so với *Chthamalus*. Đây là kiểu cạnh tranh loại trừ trực tiếp, chiếm đoạt "đất đai". Khi *Balanus*, "kẻ xâm lược", rời khỏi vùng, *Chthamalus* lại trở lại đông vui trong vùng cho tới tận mức nước triều trung bình. Trong sự vắng mặt của quần thể *Chthamalus*, *Balanus* lại khó tìm được điều kiện thuận lợi để duy trì quần thể của mình ở phần trên mức nước cao trung bình trực thể. Ở đây yếu tố khống chế có hiệu lực đối với nó là thời tiết bất lợi (ấm, dịu) nhất là trong năm đầu của đời sống. Dưới mức nước trên, kích thước của quần thể *Balanus* được điều chỉnh bởi chính nó và vật dữ (*Thais lapillus*). Khi còn non, *Balanus* tăng trưởng mạnh để chiếm đoạt không gian đến nỗi làm cho chính mình bị "chết ngạt". Hệ quả cạnh tranh cùng loài như thế cũng là một yếu tố

điều chỉnh rất quan trọng trong năm đầu của đời sống. Những cá thể có tuổi trên 6 tháng lại bị *Thais lapillus* săn bắt làm mồi, tuy vật dữ này trong mùa hè hầu như bị chết. Như vậy, những tác nhân vật lý (thời tiết) là yếu tố điều chỉnh vùng phân bố của hai loài tại phần trên của vùng triều, song hiệu quả đối với *Balanus* mạnh hơn so với *Chthamalus*. Những tác nhân sinh học đóng vai trò quan trọng ở phần thấp ở vùng triều. Cạnh tranh giữa các loài đã dẫn đến sự loại trừ *Chthamalus* bởi *Balanus*, còn cạnh tranh trong nội bộ loài của *Balanus* lại đưa đến sự loại trừ một cách có kết quả những cá thể cạnh tranh kém. Vật dữ tác động mạnh lên *Balanus* như một yếu tố điều chỉnh số lượng những kẻ sống sót của *Balanus* trong cuộc đấu tranh khác loài.

Ngược với các nhân tố điều chỉnh ở trên đối với loài *Chthamalus* và *Balanus*, các nhân tố vật lý như sự ngập triều, độ muối... lại khống chế sự có mặt và vùng phân bố của thực vật bãi triều lầy ở phần thấp, còn các nhân tố sinh học lại đóng vai trò điều chỉnh ở phần cao hay ở phần giữa của toàn vùng (Bertness và Ellison, 1987, Bertness, Gough và Shumway, 1992; Pennings và Callaway, 1992).

Trong các cuộc cạnh tranh loại trừ, người ta thấy rằng, những kẻ chiến thắng thường là những loài có vị trí cao hơn trong bậc phân loại; nếu hai loài ở cùng bậc phân loại thì loài đó phải có những ưu thế sinh học khác như đông hơn về số lượng ngay lúc khởi đầu hoặc có giới hạn sinh thái rộng hơn hay có tiềm năng sinh học lớn hơn...; nếu như một loài có vị trí phân loại cao hơn hoặc có ưu thế sinh học cao hơn cạnh tranh với một loài khác kém hơn, nhưng nó lại rất mẫn cảm với sự biến động có chu kỳ của các yếu tố môi trường, còn đối thủ của nó (loài yếu về các mặt) lại "ì" hơn trước những biến động đó thì 2 loài có thể cùng tồn tại.



Hình III.13. Sự chung sống của cỏ 3 lá (*Trifolium*)

Trên hình chỉ ra sự tăng trưởng quần thể của hai loài trong thảm cỏ thuần loại (tức là chỉ có một loài) và thảm hỗn hợp. Chú ý rằng, các đường cong tăng trưởng của hai loài trong thảm thường rất khác nhau và đạt được độ thành thực vào những thời kỳ khác nhau. Những khác biệt như thế cho phép các loài cùng tồn tại trong thảm cỏ hỗn hợp, nhưng trong đó mật độ đều giảm bởi vì trong cảnh chung đụng chúng đều gây ảnh hưởng lên nhau. Chỉ số về lá được sử dụng để đánh giá sinh khối là tỷ lệ diện tích bề mặt lá trên diện tích mặt đất (cm^2/cm^2). I: *Trifolium fragiferum* (thảm thuần); II: *T. repens* (thảm thuần); III: *T. repens* (thảm hỗn hợp); IV: *T. fragiferum* (thảm hỗn hợp) (Odum, 1983).

Những loài chung sống được với nhau còn do chúng khác nhau về những đặc điểm hình thái, sinh học, di truyền và lối sống... Những nghiên cứu của J.L. Harper (1961), J.L. Harper và nnk. (1963)... được E.P. Odum (1983) dẫn ra dưới đây (hình III.13) chỉ ra rằng, hai loài cỏ 3 lá (*Trifolium*) có thể chung sống trong cùng một môi trường. Trong hai loài thì *T. repens* tăng trưởng nhanh hơn và đạt được độ che phủ toàn phần sớm hơn. Song loài *T. fragiferum* có cuống và lá dài hơn, lá dựng cao nên sớm vươn lên tầng cao so với *T. repens*, nhất là khi tốc độ tăng trưởng của *T. repens* bắt đầu giảm. Như vậy, trong thảm cỏ hỗn hợp, do những tính chất đó mà loài này lấn át loài khác trong cuộc cạnh tranh về ánh sáng, nhưng cuối cùng, cả 2 loài đều hoàn thành được chu kỳ sống của mình và cho hạt, mặc dù mật độ của từng loài đều không cao. Từ đó J.L. Harper (1961) cho rằng, hai loài thực vật có thể chung sống với nhau, nếu chúng được điều chỉnh bằng một hoặc vài cơ chế sau: Có nhu cầu khác nhau về chất dinh dưỡng (ví dụ cây họ Đậu và cây không thuộc họ Đậu); có những nguyên nhân tử vong khác nhau (như cảm ứng khác nhau với động vật ăn thịt); khác nhau về tính miễn cảm đối với các chất độc; tính miễn cảm đối với cùng một loại nhân tố được điều chỉnh vào những thời gian khác nhau (đối với nước, ánh sáng, độ ẩm...).

Cạnh tranh là một phạm trù rất phức tạp, song rất lý thú, được nhiều nhà sinh học quan tâm. Người ta muốn tìm hiểu bản chất của vấn đề không chỉ bằng những khảo sát ở thực địa hay các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm mà bằng nhiều phương pháp khác. Một trong những hướng đó là xây dựng các mô hình để ứng dụng công cụ toán học nhằm làm sáng tỏ mối quan hệ sinh học này. Những người dẫn đầu phải kể đến là V. Volterra (1926) và A.J. Lotka (1932).

V. Volterra và A.J. Lotka khi dựa trên cơ sở phương trình tăng trưởng logic về số lượng của quần thể đã đưa ra hệ phương trình cạnh tranh giữa 2 loài hay mô hình Lotka - Volterra:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)}{K_2} \end{cases} \quad (1) \quad (2)$$

Ở đây, α_{12} - hệ số cạnh tranh của loài 2 lên loài 1; α_{21} - Hệ số cạnh tranh của loài 1 lên loài 2; N_1 và N_2 là số lượng tương ứng của quần thể 1 và 2; K_1 và K_2 là số lượng tối đa tương ứng (hay sức chịu đựng của môi trường) của loài 1 và 2.

Do vậy, ở (1) khi nhân N_2 với α_{12} tức là biến đổi nó thành số lượng của dạng "cân bằng N_1 "; với $\alpha_{12} < 1$ có nghĩa rằng, những cá thể của loài 2 có hệ số kìm hãm lên cá thể của loài 1 thấp hơn hiệu suất của chính các cá thể của loài 1 lên nhau, còn $\alpha_{12} > 1$ có nghĩa rằng, những cá thể của loài 2 có hệ số kìm

hãm lên cá thể của loài 1 mạnh hơn hệ số của chính các cá thể của loài 1 lên nhau. Ở loài thứ 2 cũng xảy ra kết quả tương tự với $\alpha_{21} < 1$ và $\alpha_{21} > 1$.

Để đánh giá thuộc tính của mô hình, ta lập biểu đồ phối hợp của N_1 và N_2 trên tọa độ, trong đó N_1 nghiêng trên trục hoành và N_2 nghiêng trên trục tung, như vậy, số lượng thấp của cả 2 loài đều hướng về đáy trái, còn số lượng cao hướng về đỉnh phải...

Sự kết hợp nào đó của N_1 và N_2 sẽ bắt đầu làm tăng số lượng của loài 1 hoặc của loài 2, còn trong một sự kết hợp khác sẽ bắt đầu làm giảm số lượng của loài 1 hoặc của loài 2, do đó, làm xuất hiện đường "đẳng trị số không" (zero isocline) cho mỗi một loài (tức là đường dọc theo nó không tăng và không giảm). Hơn nữa, nếu đường đẳng trị số không được vẽ đầu tiên thì sẽ có những tổ hợp dẫn đến làm tăng ở phía này đường và những tổ hợp làm giảm ở phía khác của nó.

Để vẽ đường đẳng trị số không cho loài 1 ta có thể lập luận rằng, trên đường đẳng trị đó $\frac{dN_1}{dt} = 0$ thì:

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2) = 0$$

Điều này có thực khi tốc độ nội tại (r_1) đạt đến 0 và khi kích thước quần thể (N_1) bằng 0, song điều quan trọng hơn trong hoàn cảnh hiện tại, nó là thực khi:

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0 \quad \text{hay}$$

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2 \quad (3)$$

Nói một cách khác, bất kỳ một điểm nào trên đường thẳng của phương trình, đều có $\frac{dN_1}{dt} = 0$. Để dựng đường thẳng của phương trình (3) ta xác định 2 điểm:

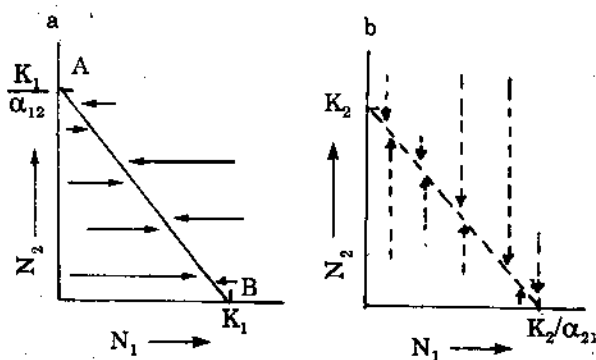
$$\text{Khi } N_1 = 0, N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}$$

(điểm A, hình III.14. a)

$$\text{Khi } N_2 = 0, N_1 = K_1$$

(điểm B, hình III.14.b)

và nối chúng lại, ta có đường đẳng trị 0 cho loài 1. Bên dưới và phía trái, số lượng của cả 2 loài tương đối thấp và loài 1 chịu sự cạnh tranh yếu nên tăng độ phong phú của mình (những mũi tên chỉ từ trái sang phải, N_1 ghi tên trục hoành).

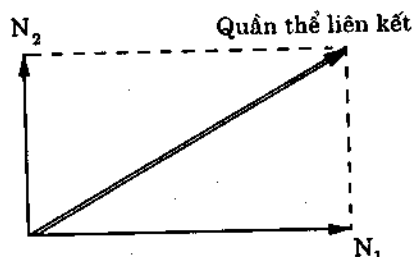


Hình III.14. Mô tả đường đẳng trị số 0 bắt nguồn từ phương trình cạnh tranh Lotka - Volterra.

a - Đường đẳng trị số 0 của N_1 ; loài 1 tăng nằm ở dưới và về phía trái của đường và giảm ở phía trên, và về phía bên phải. b - Đường đẳng trị số 0 của N_2 tương ứng

Phía trên và phía phải của đường, các số lượng đều cao và loài 1 giảm mức phong phú về số lượng (mũi tên chỉ từ phải sang trái). Trên cơ sở của phép lấy đạo hàm tương đương, hình III. 14.b có những tổ hợp dẫn đến sự tăng và giảm của loài 2. Khi đường đẳng trị số 0 của loài 2 bị tách biệt, các mũi tên (giống như trục N_2) sẽ chạy theo chiều thẳng đứng.

Cuối cùng, để xác định hậu quả của cạnh tranh trong mô hình cân hợp nhất hình III.14.a và 14.b. Cần nhớ rằng, các mũi tên trong hình III.14 là những vectơ thực thụ (cả về lực và hướng) và để xác định tác động của các quần thể N_1 và N_2 thì ta sử dụng phép cộng vectơ thông thường (hình III.15).



Hình III.15. Sơ đồ mô tả phép cộng vectơ. Với N_1 và N_2 ta có vectơ tổng của 2 quần thể liên kết.

Hình III (16 a - d) chỉ ra 4 cách khác nhau, trong chúng 2 đường đẳng trị số 0 sắp xếp gần nhau và hậu quả cạnh tranh trong mỗi trường hợp sẽ khác nhau. Những trường hợp khác nhau cũng có thể được xác định và phân biệt nhờ những điểm chặn của các đường đẳng trị số 0. Chẳng hạn, ở hình III.16 a,

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{và} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}},$$

nghĩa là $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ và $K_1 \alpha_{21} > K_2$.

Bất đẳng thức đầu tiên chỉ ra rằng, hiệu quả kìm chế trong nội bộ mà loài 1 phải chịu đựng lớn hơn hiệu quả giữa các loài mà loài 2 gây cho loài 1. Bất đẳng thức thứ 2 cũng chỉ ra rằng, loài 1 có thể gây ảnh hưởng mạnh lên loài 2 hơn là loài 2 gây ảnh hưởng lên chính mình. Do đó, loài 1 là kẻ cạnh tranh khác loài mạnh, trong khi loài 2 là kẻ cạnh tranh khác loài yếu và như vectơ trong hình vẽ III.16 a chỉ ra, loài 1 đưa loài 2 vào con đường diệt vong và đạt đến dung tích sống của mình. Tình trạng này bị đảo ngược ở hình III. 16.b. Hình III. 16.a và 16.b mô tả những trường hợp trong đó môi trường dẫn đến mức một loài này tác động liên tục lên loài khác.

Trong hình III.16.c:

$$K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad \text{và} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}},$$

nghĩa là $K_2 \alpha_{12} > K_1$ và $K_1 \alpha_{21} > K_2$.

Như vậy, những cá thể của cả 2 loài khi cạnh tranh với các cá thể khác loài sẽ mạnh hơn so với sự cạnh tranh trong nội bộ của chúng. Chẳng hạn, khi loài này sinh ra chất gây độc đối với loài khác, nhưng không có hại cho mình hoặc khi loài này tấn công, thậm chí săn bắt các cá thể của loài khác mạnh

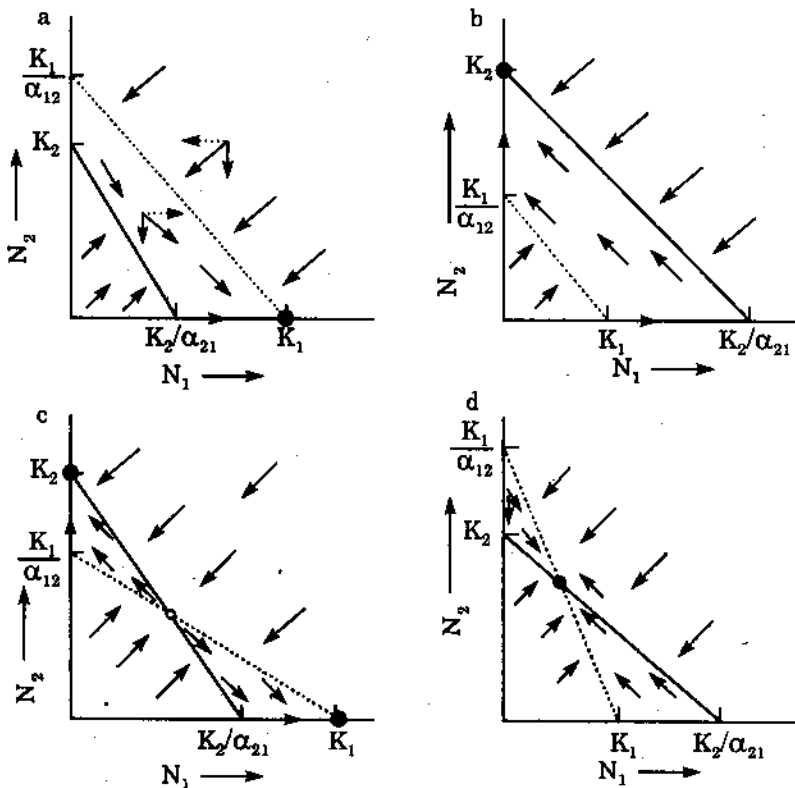
hơn so với các cá thể cùng loài. Như hình đã chỉ, hậu quả chính là sự cân bằng không ổn định của tổ hợp N_1 và N_2 (nơi mà các đường đẳng trị đi qua) và có 2 điểm ổn định: Tại điểm ổn định thứ nhất, loài 1 đạt được khả năng tối đa của mình khi loài 2 bị tiêu diệt, còn tại điểm ổn định thứ 2, loài 2 cũng đạt tối đa khi loài 1 bị tiêu diệt. Ở đây, mật độ ban đầu của mỗi quần thể quyết định đến các hậu quả trên. Quần thể nào trong chúng có thể lợi ban đầu (như mật độ cao hơn) sẽ chiến thắng loài khác.

Cuối cùng, trong hình III. 16 d ta thấy:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{và} \quad \frac{K_2}{\alpha_{21}} > K_1$$

nghĩa là $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ và $K_2 > K_1 \alpha_{21}$

Trong hoàn cảnh này, cả 2 loài đều có hiệu suất cạnh tranh với nhau kém hơn so với sự cạnh tranh trong nội bộ loài. Do vậy (như ở hình III. 16.d đã chỉ ra), hậu quả của nó là cả tổ hợp của 2 loài cân bằng ổn định mà tất cả các quần thể liên kết đều có khuynh hướng đạt đến.



Hình III.16. Những hậu quả cạnh tranh xuất hiện trong mô hình Lotka - Volterra đối với 4 chỉnh hợp có thể có của các đường đẳng trị số 0 của N_1 và N_2 . Các vectơ nối chung liên quan đến các quần thể liên kết và nhận được khi chỉ ra ở (a). Những vòng tròn đặc chỉ các điểm cân bằng ổn định, còn những vòng tròn rỗng ở (c) là điểm cân bằng không ổn định (Theo Bergon al, 1995)

Tóm lại, mô hình cạnh tranh khác loài của Lotka - Volterra có thể tạo nên những hậu quả: dự đoán sự loại trừ có thể của một loài này do một loài khác, sự loại trừ phụ thuộc vào các mật độ ban đầu và sự cùng tồn tại ổn định của các loài.

Trong mô hình Lotka - Volterra chúng ta cũng thấy 3 kết quả phù hợp với những hoàn cảnh tương ứng về mặt sinh học. Trước tiên, hậu quả của sự cạnh tranh trong mô hình phụ thuộc vào K_s và α_s , nhưng không vào r_s , tức là tốc độ tăng trưởng nội tại. Những giá trị ấy xác định tốc độ mà hậu quả xảy ra phụ thuộc vào nó chứ không phải vào chính bản thân hậu quả. Điều thú vị là, trong mô hình cạnh tranh giữa 3 hay nhiều loài các giá trị K_s , α_s và r_s lại phối hợp để xác định hậu quả (strobeck, 1973).

Tóm lại, sự cạnh tranh đóng vai trò quan trọng trong đời sống sinh giới. Nó được xem như động lực chủ yếu của quá trình phát triển tiến hóa và là chiến lược đưa đến sự đa dạng của các loài sống trong các quần xã sinh vật trên hành tinh kỳ diệu của chúng ta.

2.4.1.3. Môi quan hệ vật dữ - con mồi, ký sinh - vật chủ và mô hình Lotka - Volterra

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 (dễ 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? 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. Tập trung khai thác, thậm chí khai thác quá mức những đối tượng kinh tế, con người có hình dung được hậu quả của nó ra sao? Ngay cả việc chế tạo và sử dụng những hóa chất, những dược liệu... ngày càng có hoạt tính sinh học cao, chính con người cũng đã tạo ra cho mình những địch hại, những mầm bệnh nan y mà hiện thời vẫn vô phương cứu chữa như AIDS.

Để tìm hiểu sâu hơn về bản chất của mối quan hệ con mồi - vật dữ, các nhà sinh thái học đã dày công tạo lập nên các mô hình toán học.

Có 2 loại mô hình chủ yếu đã phát triển như là sự cố gắng để hiểu biết được những biến động của hệ thống vật dữ - con mồi. Một loại dựa trên những phương trình vi phân để mô hình hóa những mối quan hệ giữa vật chủ và vật ký sinh với các thể hệ riêng biệt của Nicholson và Bailey (1935). Loại thứ 2 dựa trên những phương trình vi phân và trên những mô hình đồ thị đơn giản (Rosenzweig và MacArthur, 1963)

Mô hình vi phân đơn giản nhất là mô hình Lotka - Volterra. Mô hình có 2 thành phần: C - số lượng của vật sử dụng (vật dữ) và N - số lượng hay sinh vật lượng của con mồi. Nếu không có vật dữ thì con mồi tăng trưởng theo hàm mũ:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Nếu con mồi bị vật dữ khai thác thì

$$\frac{dN}{dt} = rN - a'CN \quad (1)$$

Ở đây a' - "hiệu lực tìm kiếm" hay "tốc độ tấn công". Tần suất của sự đối đầu vật dữ - con mồi "có hiệu quả" và từ đó tốc độ bị sử dụng của con mồi sẽ là $a'CN$.

Khi không có thức ăn, vật dữ giảm khối lượng, đói và chết. Do vậy, trong mô hình, số lượng vật dữ chắc chắn sẽ giảm theo hàm mũ với q là tốc độ tử vong của chúng. Tốc độ sinh sản (ngược với tử vong) phụ thuộc vào 2 điều kiện:

- Tốc độ mà tại đó thức ăn được sử dụng, $a'CN$;

- Hiệu quả của vật dữ (f) khi thức ăn đó được chuyển thành con cái của vật dữ. Tốc độ sinh sản của vật dữ sẽ là $fa'CN$ và nói chung có dạng:

$$\frac{dC}{dt} = fa'CN - qC \quad (2)$$

Các phương trình trên được Lotka-Volterra xây dựng nên mang tên của các tác giả.

Những thuộc tính của mô hình có thể được khảo sát khi tìm được "đường đẳng trị số không" tương tự như trong mô hình cạnh tranh giữa 2 loài. Chúng là những đường thẳng mà dọc theo chúng quần thể được duy trì, nghĩa là

không tăng và không giảm. Ở đây có 2 đường đẳng trị vật dữ và con mồi tách biệt, cả hai được dựng trên đồ thị theo số lượng của con mồi (trên trục x) và theo số lượng của vật dữ (trên trục y).

Mỗi một trong chúng là một đường nối với các tổ hợp của mật độ vật dữ và con mồi làm cho quần thể hoặc con mồi không thay đổi ($dN/dt = 0$; đường đẳng trị số 0 của con mồi) hoặc quần thể vật dữ không thay đổi ($dC/dt = 0$, đường đẳng trị số 0 của vật dữ). Khi có đường đẳng trị số 0 của con mồi, ta hiểu rằng, những tổ hợp nằm ở phía này sẽ dẫn đến số lượng con mồi giảm, còn những tổ hợp nằm ở phía khác lại làm cho số lượng con mồi tăng. Do vậy, nếu ta vẽ các đường đẳng trị số 0 của con mồi và vật dữ trên cùng một đồ thị, ta có thể xác định được chiều hướng biến động của hệ thống quần thể vật dữ-con mồi.

Ta tiếp tục theo dõi trường hợp đối với con mồi:

$$\frac{dN}{dt} = 0, \quad rN = a'CN \quad \text{hoặc} \quad C = \frac{r}{a'}$$

Do đó, r và a' là những hằng số, còn đường đẳng trị số 0 của con mồi là một đường mà bản thân C cũng là hằng số đối với nó. (hình III. 17a)

Tương tự như con mồi, đối với vật dữ:

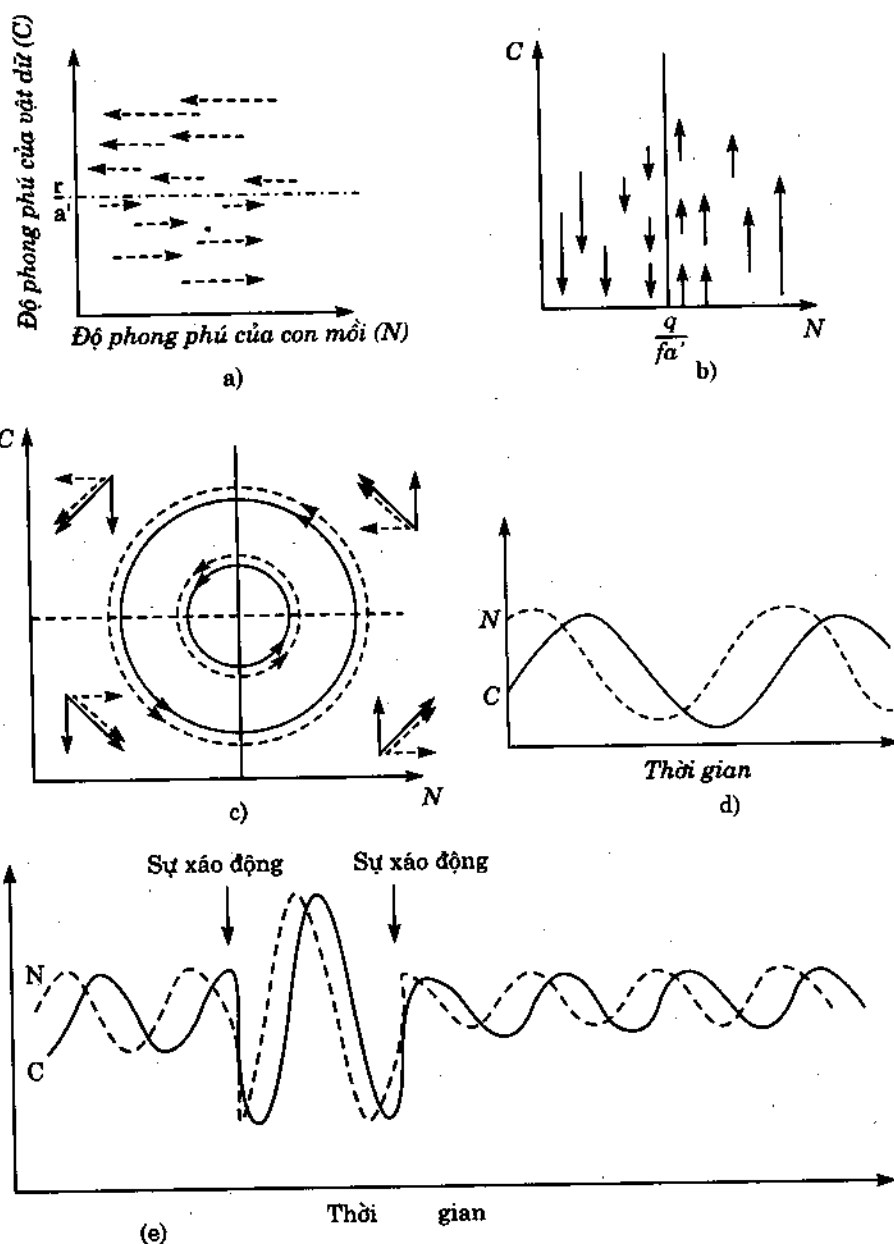
$$\frac{dC}{dt} = 0; \quad fa'CN = qC \quad \text{hoặc} \quad N = \frac{q}{fa'}$$

Như vậy, đường đẳng trị số 0 của vật dữ cũng là một đường mà dọc theo nó N là một hằng số (hình III.17b)

Khi đặt 2 đường đẳng trị trên cùng một hệ tọa độ (hình III.17c) thì tác động của 2 quần thể liên kết như sau: Chúng xảy ra dao động kép về mặt số lượng, nghĩa là vật dữ tăng số lượng khi con mồi phong phú, nhưng điều đó lại làm tăng áp lực của vật dữ lên con mồi, làm cho con mồi giảm. Tình trạng này rút ngắn số lượng thức ăn của vật dữ, buộc số lượng vật dữ phải giảm, tức là sức ép của vật dữ lên con mồi lại giảm... Hai đĩa cân cứ bập bênh như thế, nếu như những điều kiện môi trường vẫn được duy trì ổn định (hình III.17d). Đó là dạng "chu kỳ ổn định giới hạn" của mô hình V.Lotka - A.J. Volterra.

Cơ chế hoạt động của mô hình không xảy ra chuẩn xác như thế vì còn chịu nhiều tác động khác lên trạng thái khác nhau của vật dữ và con mồi. Khi một ảnh hưởng ngoại lai làm thay đổi mức của quần thể thì "chu kỳ ổn định giới hạn" nêu trên bị biến dạng đi và khi ấy, các quần thể lại có khuynh hướng điều chỉnh để trở lại trạng thái ban đầu hay trạng thái ổn định của Lotka - Volterra.

Liên quan đến mô hình vật dữ - con mồi còn rất nhiều vấn đề lý thú được mô tả rất kỹ trong nhiều sách giáo khoa (Odum, 1983; Bergon và nnk, 1986, 1995...)

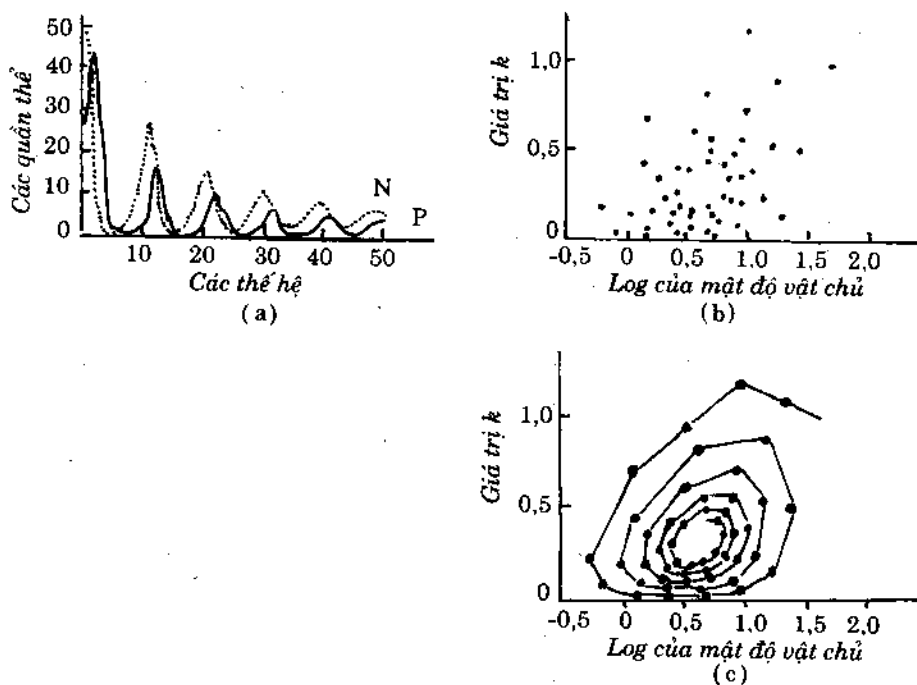


Hình III.17. Mô hình mối quan hệ vật dữ - con mồi của Lotka-Volterra.

- a. Đường đẳng trị số 0 của con mồi, con mồi (N) tăng số lượng (mũi tên từ trái sang phải) khi mật độ vật dữ (C) thấp và giảm khi vật dữ tăng.
- b. Đường đẳng trị số 0 của vật dữ, vật dữ tăng số lượng (mũi tên chỉ theo hướng lên) khi mật độ con mồi cao và giảm khi mật độ con mồi thấp.
- c. Khi tổ hợp hai đường đẳng trị thì các mũi tên cũng được tổ hợp lại và các mũi tên tổ hợp đó vận động vòng tròn ngược chiều kim đồng hồ hay nói một cách khác, những quần thể liên kết vận động theo thời gian từ vật dữ ít - con mồi ít (đáy trái của hình c) đến vật dữ ít - con mồi nhiều (đáy phải), đến vật dữ nhiều - con mồi nhiều, đến vật dữ nhiều - con mồi ít và quay lại, đến vật dữ ít - con mồi ít... Do vậy, cần hiểu rằng, số lượng con mồi thấp nhất (9 giờ) tại 1/4 chu kỳ trước khi số lượng vật dữ đạt cực tiểu (6 giờ, vận động ngược chiều kim đồng hồ). Những chu kỳ kép về số lượng của vật dữ - con mồi tiếp diễn không hạn định được chỉ ra ở hình 17d, những chu kỳ này là dạng "ổn định bền", còn trong điều kiện biến động của môi trường thì biên độ dao động của chúng sẽ khác đi.

Như những mô tả (ở hình) và trong ghi chú, sự dao động số lượng của con mồi - vật dữ là tuần hoàn, song ở vật dữ, sự dao động đến chậm hơn con mồi 1/4 vòng tròn (điều kiện ổn định giới hạn). Trong thiên nhiên, thời gian xuất hiện tác động sớm muộn của con mồi - vật dữ cũng có những sai khác, phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Vì vậy, Varley (1947) đã sử dụng khái niệm về sự "phụ thuộc mật độ trì hoãn" để mô tả hiệu ứng điều hòa "thời gian đến muộn" của vật dữ so với con mồi khi số lượng của chúng liên quan chặt chẽ với nhau. So với những hiệu ứng điều chỉnh khác thì biểu thị hiệu ứng này quả là khó khăn.

Sự dao động kép của ký sinh-vật chủ cũng tương tự như vật dữ con mồi, bởi vì ký sinh là vật dữ đặc biệt, còn vật chủ là con mồi độc đáo. Mô hình ký sinh - vật chủ chỉ ra ở hình III.18 (Hassell, 1985). Do mối quan hệ giữa ký sinh và vật chủ rất chặt nên sự dao động số lượng của chúng tỏ ra khá ổn định hơn so với các chu kỳ dao động giữa vật dữ và con mồi.



Hình III.18. Sự "phụ thuộc mật độ trì hoãn" của mô hình ký sinh - vật chủ với trên 50 thế hệ (Hassell, 1985).

Ở đây (a) mô tả những dao động, trong đó vật ký sinh có hiệu ứng điều chỉnh lên quần thể vật chủ; (b) - Giá trị k của mức tử vong của thế hệ đặt ngược với log của mật độ vật chủ thì chẳng có mối quan hệ phụ thuộc mật độ rõ ràng nào xuất hiện; (c) - Các điểm từ (b) gắn kết thành chuỗi từ thế hệ đến thế hệ, chúng chạy xoắn ốc ngược chiều kim đồng hồ (Hassell, 1985).

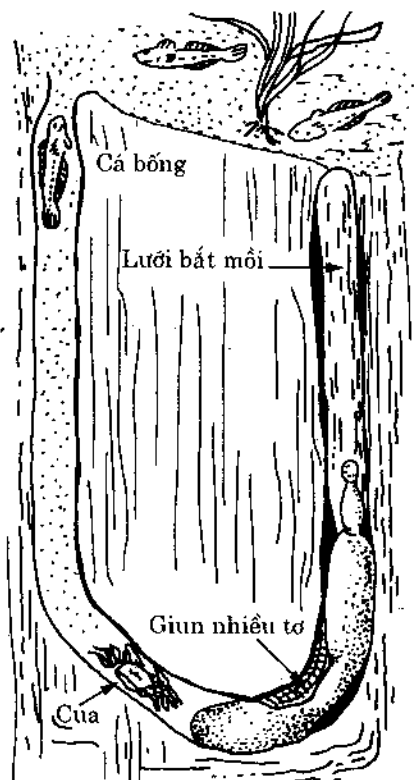
2.4.2. Các mối tương tác dương

Các mối tương tác dương nói chung đều làm lợi cho các loài, ít nhất cho 1 loài trong cuộc sống. Chúng bao gồm các dạng hội sinh, tiến hợp tác và cộng sinh.

2.4.2.1. Hội sinh (commensalism)

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

Trong tự nhiên dạng quan hệ này rất phổ biến khi vật này sử dụng vật khác như một giá thể để bám, làm phương tiện vận động, kiếm ăn hay làm nơi sinh sản... Chẳng hạn, một số thân mềm (hàu, vẹm...), giáp xác (*Balanus*) sống bám vào các cây sống ngập nước. Những cây sống khí sinh (phong lan) sống nhờ trên cây khác. Cá ép (*Echeneis*) bám vào bất kỳ một con vật lớn nào (cá mập, rùa), kể cả tàu thuyền, để được vận chuyển đi xa. Hơn nữa, những con vật lớn khi bơi, tạo nên dòng nước mạnh chảy qua xoang miệng cá ép, giúp cá thỏa mãn cả 2 yêu cầu lấy thức ăn và hấp thụ oxy một cách dễ dàng. Rồi 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 (hình III.19).



Hình III.19. Tổ giun *Erechis* và những động vật nhỏ sống hội sinh với giun

2.4.2.2. Tiên hợp tác (procooperation)

Tiên 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 tôm, cá nhỏ... tìm đến sống hợp tác với cá lịch biển để bắt "chấy, 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.

2.4.2.3. Hỗ sinh hay cộng sinh (mutualism hay symbiose)

Cộng sinh hay hỗ sinh là kiểu hợp tác bắt buộc, rời nhau ra cả 2 đều không thể tồn tại được. Chẳng hạn vi sinh vật sống trong cơ quan tiêu hóa của các loài nhai lại. Vi sinh vật có khả năng phân hủy xenluloz 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 CO_2 , muối khoáng... từ san hô, thực hiện quá trình quang hợp tạo nên tinh bột để nuôi sống san hô và chính mình. Nhiều loài mối (của họ *Termitidae*) gặm được gỗ nhưng không tiêu hóa được; loài động vật nguyên sinh (bộ *Hypermastigina*) sống trong ruột mối lại phân giải được bột gỗ để tạo nên đường nuôi sống cả hai. Khi mối lột xác, động vật nguyên sinh cũng sống tiềm sinh trong kén của mình. Chúng rời khỏi kén để hoạt động khi 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 nấm *Basidiomycetes* bao giờ cũng được cấy vào giai đoạn cuối cùng. Nếu lá trong "vườn" 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 xenluloz do nấm đảm nhận.

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

Chương IV

HỆ SINH THÁI (ECOSYSTEM)

Hệ sinh thái là tổ hợp của một quần xã sinh vật với môi trường vật lý mà quần xã đó tồn tại, trong đó các sinh vật tương tác với nhau và với môi trường để tạo nên chu trình vật chất và sự chuyển hóa của năng lượng. Hệ sinh thái lại trở thành một bộ phận cấu trúc của một hệ sinh thái duy nhất toàn cầu hay còn gọi là sinh quyển (biosphere)

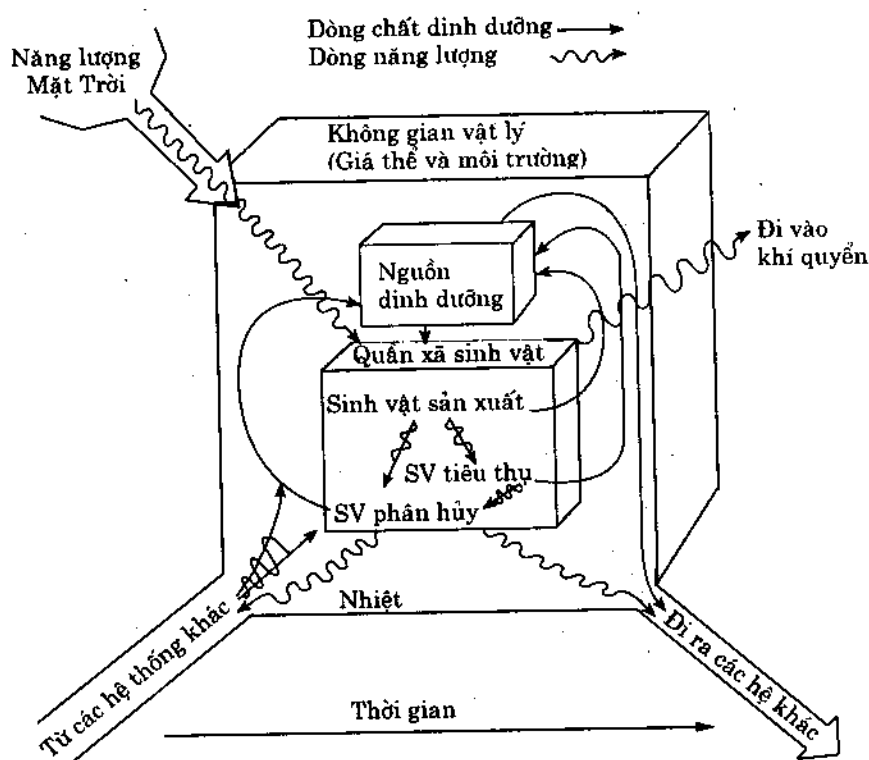
Hệ sinh thái được nghiên cứu từ lâu và vì vậy, khái niệm này đã ra đời ở cuối thế kỷ thứ XIX dưới các tên khác nhau như "Sinh vật quần lạc" (Dakuchaev, 1846, 1903; Mobius, 1877). Sukatsev (1944) mở rộng khái niệm "Sinh vật quần lạc" thành khái niệm "sinh vật địa quần lạc" (biogeocenose). Từ "Hệ sinh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

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

Do là một hệ động lực cho nên hoạt động của hệ tuân theo các định luật thứ nhất và thứ hai của nhiệt động học. Định luật một cho rằng, *năng lượng không tự sinh ra và cũng không tự mất đi mà chỉ chuyển từ dạng này sang dạng khác*, còn định luật thứ 2 có thể phát biểu dưới nhiều cách, song trong sinh thái học cho rằng, *năng lượng chỉ có thể truyền từ dạng đậm đặc sang dạng khuếch tán*, ví dụ, nhiệt độ chỉ có thể truyền từ vật nóng sang vật lạnh, chứ không có quá trình ngược lại.

Bản thân hệ sinh thái hoàn chỉnh và toàn vẹn như một cơ thể, cho nên tồn tại trong tự nhiên, hệ cũng có một giới hạn sinh thái xác định. Trong giới hạn đó, khi chịu một tác động vừa phải từ bên ngoài, hệ sẽ phản ứng lại một cách thích nghi bằng cách sắp xếp lại các mối quan hệ trong nội bộ và toàn thể hệ thống phù hợp với môi trường thông qua những "mối liên hệ ngược" để duy trì sự ổn định của mình trong điều kiện môi trường biến động. Tất cả những biến đổi trong hệ xảy ra như trong một "hộp đen" mà kết quả tổng hợp của nó là "sự trả lời" (hay "đầu ra") tương ứng với những tác động (hay "đầu vào") lên hệ thống. Trong sinh thái học người ta gọi đó là quá trình "nội cân bằng" (hình IV.1).

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



Hình IV.1. Mô hình của một hệ sinh thái

Mô hình này phản ánh cả không gian và thời gian của hệ. Đó là một hệ mở, nhưng tự điều chỉnh, có quan hệ với các hệ thống khác. Vật chất trong hệ chuyển động theo chu trình, còn năng lượng biến đổi qua các kênh rồi mất đi dưới dạng nhiệt (Kormondy, 1974).

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

1. CẤU TRÚC CỦA HỆ SINH THÁI

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

- Sinh vật sản xuất (producer)
- Sinh vật tiêu thụ (consumer)
- Sinh vật phân hủy (reducer)
- Các chất vô cơ (CO_2 , O_2 , H_2O , CaCO_3 ...)
- Các chất hữu cơ (protein, lipit, glucit, vitamin, enzym, hoocmon...)
- Các yếu tố khí hậu (nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm, lượng mưa...).

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

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

Sinh vật tiêu thụ là những sinh vật dị dưỡng (heterotrophy) như tất cả các loài động vật và những vi sinh vật không có khả năng quang hợp và hóa tổng hợp, nói một cách khác, chúng tồn tại được là dựa vào nguồn thức ăn ban đầu do các sinh vật tự dưỡng tạo ra.

Sinh vật phân hủy (saprophy) là tất cả các vi sinh vật dị dưỡng, sống hoại sinh. Trong quá trình phân hủy các chất, chúng tiếp nhận nguồn năng lượng hóa học để tồn tại và phát triển, đồng thời giải phóng các chất từ các hợp chất phức tạp ra môi trường dưới dạng những khoáng chất đơn giản hoặc các nguyên tố hóa học ban đầu tham gia vào chu trình (như CO_2 , O_2 , N_2 ...).

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

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

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

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

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

Mỗi một phạm trù của hoạt động chức năng lại chứa đựng các phần cấu trúc riêng. Chẳng hạn, đối với các phạm trù thứ nhất, thứ 2 và thứ 3 nêu trên gồm sinh vật quang hợp, sinh vật ăn thực vật, vật dữ, vật ký sinh, cộng sinh, sinh vật lượng của chúng, và trong mối quan hệ khác, như sự bốc hơi nước, lượng mưa, sự xói mòn và trầm đọng. Đối với phạm trù 4 và 5 gồm các quá

trình tăng trưởng và tái sản xuất vật chất, những tác nhân sinh học và vật lý đối với mức tử vong, sự di, nhập cư trong hệ sinh thái cũng như sự phát triển của các đặc tính thích nghi...

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

2. CÁC VÍ DỤ VỀ HỆ SINH THÁI

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

2.1. Các hệ sinh thái tự nhiên

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

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

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

- Thảm rừng gồm nhiều tầng, tầng vượt tán với cây cao 15 - 30 m hay 40 - 50m, điển hình là chò chỉ (*Parashorea chinensis*), gội nếp (*Aglaia gigantea*), vù hương (*Ciannamomum balansae*), lát hoa (*Chukresia tabularis*), mun (*Diospyros mun*) v.v. Những hiện tượng sinh thái tiêu biểu của rừng mưa nhiệt đới thể hiện rất rõ ở đây như sự đa dạng của cây leo thân gỗ (20 loài), nhiều cây sống phụ sinh, khí sinh (cây họ lan *Orchidaceae*), nhiều cây "bóp cổ" thuộc chi Đa (*Ficus*), chi Chân chim (*Schefflera*)..., nhiều cây ký sinh thuộc họ Tầm gửi (*Loranthaceae*), nhiều cây có rễ bạnh lớn như sấu cổ thụ (*Dracontomelum duperreanum*)... Do cây sống chen chúc, đan xen nhau

nên có nhiều loài động vật sống trên tán cây (khỉ, voọc, sóc bay, cây bay...). Thân cây, hốc cây còn là nơi sinh sống của các loài côn trùng, ếch nhái, bò sát... Thảm rừng lá mục chứa đựng nhiều đại diện của động vật không xương sống, nấm mốc v.v.

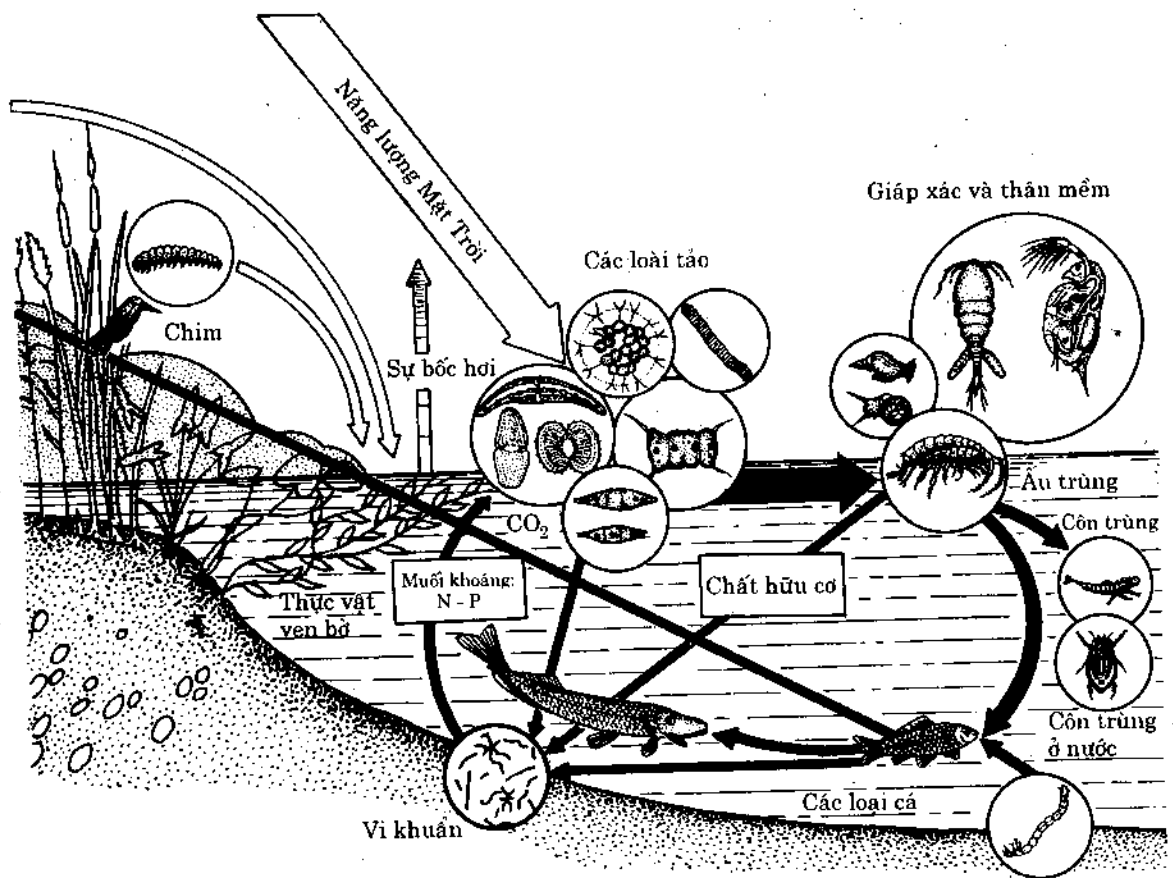
Rừng Cúc Phương đang tồn tại ở trạng thái cân bằng ổn định, do đó, cấu trúc về thành phần loài, sự phân hóa trong không gian, cũng như cấu trúc về các mối quan hệ sinh học và những hoạt động chức năng rất đa dạng và phức tạp.

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

Khí cacbon dioxyt (CO_2) muối khoáng và nước là nguyên liệu thiết yếu cho các loài thực vật ở nước hấp thụ để tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp là tinh bột thông qua quá trình quang hợp. Những loài động vật thủy sinh, chủ yếu là giáp xác thấp (*Cladocera*, *Copepoda*)... sử dụng tảo sống nổi (*Phytoplankton*), cá trắm cỏ ... ăn cỏ nước để tạo nên nguồn thức ăn động vật đầu tiên cho các vật dữ khác và người. Tất cả những chất bài tiết, chất trao đổi và xác sinh vật bị phân hủy bởi vô số các vi sinh vật yếm khí hay kỵ khí đến giai đoạn khoáng hóa cuối cùng. Ở chúng, một phần có thể lắng xuống đáy, còn phần lớn lại tham gia vào quá trình tổng hợp các chất bởi các loài thực, động vật trong hồ. Thế là vật chất được quay vòng và năng lượng được biến đổi qua các bậc dinh dưỡng, cái được gọi là điểm dừng của vật chất, nhờ đó mà các loài và con người mới có sản phẩm để khai thác làm thức ăn (hình IV.2, IV.3).



Hình IV.2. Sơ đồ đơn giản của một hệ sinh thái rừng

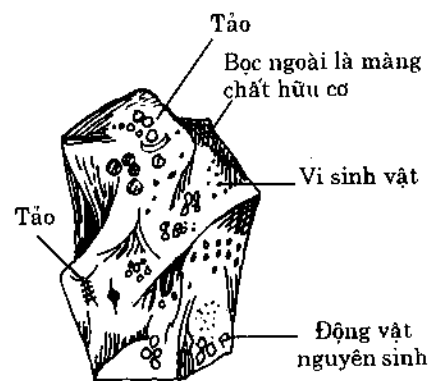


Hình IV.3. Sơ đồ cấu trúc của hệ sinh thái hồ (Duvigneaud & Tanghe, 1967)

Biển, đại dương là những hệ sinh thái khổng lồ. Trong thiên nhiên ta còn gặp những hệ sinh thái cực bé (microecosystem) như trường hợp các detrit (hình IV.4) đã đề cập đến ở trên (mục 2.3.1.2, chương III).

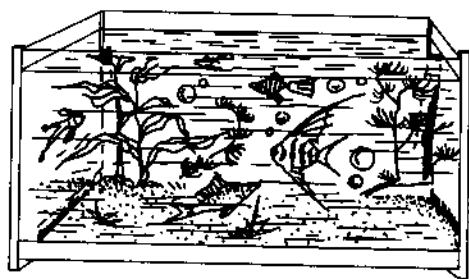
2.2. Các hệ sinh thái nhân tạo

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



Hình IV.4. Sơ đồ cấu trúc của một phân tử detrit - một microecosystem trong tự nhiên

người lựa chọn cho mục đích sử dụng của mình, chẳng hạn như đồng ruộng, nương rẫy... Những hệ như thế thường không ổn định. Sự tồn tại và phát triển của chúng hoàn toàn dựa vào sự chăm sóc của con người. Buông ra, hệ sẽ suy thoái và nhanh chóng được thay thế bằng một hệ tự nhiên khác ổn định hơn (hình IV.5)



Hình IV.5. Bể nuôi cá cảnh trong gia đình

3. MỐI QUAN HỆ GIỮA QUẦN XÃ SINH VẬT VÀ MÔI TRƯỜNG

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

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

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

Mặc dù theo khối lượng, thành phần sống trong hệ rất nhỏ so với thành phần không sống, song vai trò hoạt động và tính chủ đạo của nó lại rất lớn trong các chu trình sinh địa hóa. Chẳng hạn, thành phần hóa học của biển

cũng như trầm tích đáy của nó chủ yếu được quyết định bởi hoạt động sống của sinh vật (Odum, 1983). A.C.Redfield (1958) cho rằng, oxy của không khí và nitrat có trong nước biển được tạo thành nhờ hoạt động sống của sinh vật và chủ yếu do hoạt động đó điều khiển. Vì vậy, số lượng những chất sống quan trọng như thế ở biển đã gây ảnh hưởng quyết định đến chu kỳ tuần hoàn sinh học của photpho. Theo E.P.Odum (1983), hệ thống này có tổ chức hoàn thiện và tinh xảo đến mức mà các công trình tuyệt tác hiện nay của các kỹ sư tài năng cũng khó có thể so sánh nổi.

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

Khi thích nghi với môi trường, quần xã sinh vật không ngừng phát triển do sự tiến hóa liên tục của các loài. Sinh cảnh rõ ràng có ảnh hưởng lên sự phát triển tiến hóa của sinh vật, nhưng không hoàn toàn là nguyên nhân trực tiếp của quá trình đó. Ngược lại, sự thay đổi của sinh cảnh dưới ảnh hưởng của quần xã tuy khó thấy được trong khoảng thời gian ngắn, nhưng trong quá trình lịch sử địa chất lại rất lớn lao, ví dụ sự tạo thành các đảo san hô ở Nam Thái Bình Dương, sự biến đổi của hồ thành rừng...

Cũng từ những nhận thức đó ta thấy rằng, các thành viên cấu tạo nên quần xã càng ở bậc tiến hóa cao, càng đứng cuối của xích thức ăn, càng có đóng góp lớn cho quần xã trong việc làm biến đổi môi trường. Con người là một sinh vật như thế. Con người đang sống dựa vào sinh quyển. Trong quá trình phát triển lịch sử của mình, con người đã làm cho sinh quyển biến đổi mạnh mẽ khi họ khai thác đến khánh kiệt các dạng tài nguyên thiên nhiên và làm môi trường bị ô nhiễm, nhất là từ sau cuộc cách mạng công nghiệp, khởi đầu từ giữa thế kỷ thứ XVIII. Theo E.P.Odum (1983), cho đến nay các thành phố lớn được con người tạo dựng lên chỉ là vật "kỵ sinh" của sinh quyển. Thành phố càng lớn thì nhu cầu của nó đối với môi trường xung quanh càng tăng và hiểm họa càng lớn đối với "vật chủ" của mình. Con người thông minh, có khả năng chinh phục lớn, song lại luôn lãng quên mình chỉ là một thành viên trong hệ sinh thái. Điều đó đã và đang dẫn loài người đến với những hiểm họa khôn lường.

4. TÍNH BỀN VỮNG CỦA HỆ SINH THÁI

Khái niệm về "tính bền vững" của hệ sinh thái rất khó xác định do nó bao hàm nhiều nghĩa khác nhau. Trước tiên, một hệ được coi là bền vững khi hệ duy trì được trạng thái của nó bất biến theo thời gian hay tính bền vững chính là "sức ỳ" của nó trước những hủy hoại, hay sự mềm dẻo, tức là khả năng quay trở lại trạng thái ban đầu sau khi bị tác động hủy hoại của ngoại

lực, hay cuối cùng là biên độ (độ lệch) biến động của hệ để phản ứng lại những biến đổi của môi trường mà trong giới hạn đó hệ vẫn có thể quay trở lại trạng thái ban đầu.

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

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

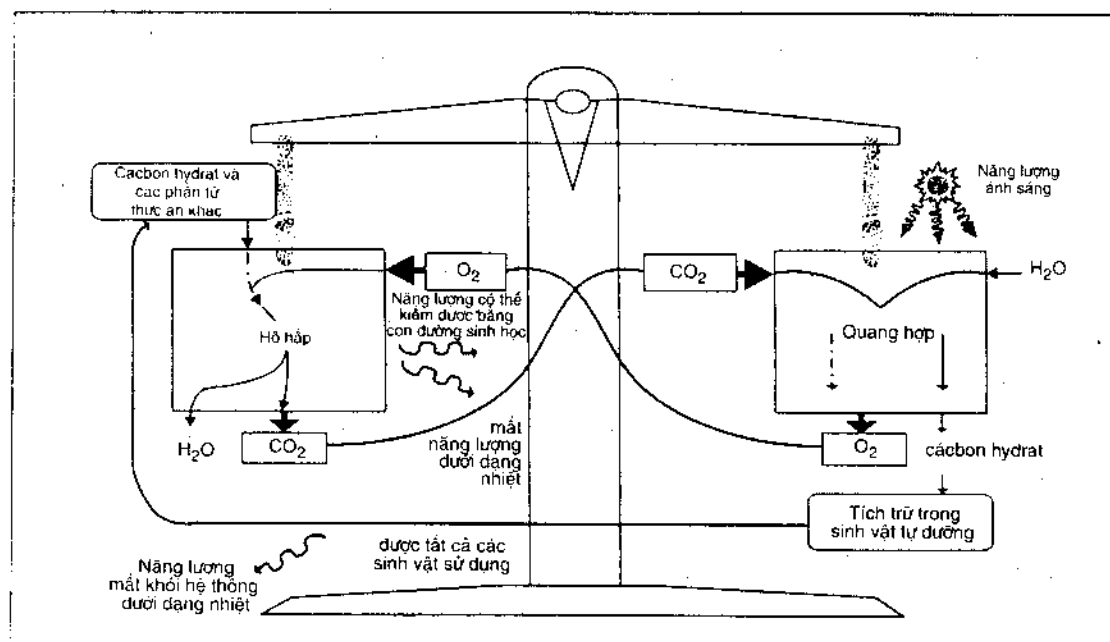
Hiện tại, người ta cũng chưa thấy rõ hết cái gì tạo ra "tính bền vững" của hệ sinh thái. Song, các nhà sinh thái đều chấp nhận giả định của R. MacArthur (1969), tính phức tạp trong cấu trúc của quần xã đã làm tăng tính bền vững của chính nó, một quần xã được xem là kém bền vững nếu ưu thế về số lượng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

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

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

5. QUÁ TRÌNH TỔNG HỢP VÀ PHÂN HỦY CÁC CHẤT

Như một cơ thể hoàn chỉnh, hệ sinh thái cũng thực hiện chức năng sống cơ bản của mình là "đồng hóa" và "dị hóa" hay nói một cách khác là tổng hợp các chất và phân hủy chúng hoặc quá trình sản xuất và tiêu thụ. Hai quá trình này giúp cho hệ tồn tại phát triển để đạt đến trạng thái trưởng thành, cân bằng ổn định trong môi trường (hình IV.6)



Hình IV.6. Tính cân bằng của quá trình sản xuất-tiêu thụ trong sinh quyển
(Viện Hàn lâm khoa học Ôxtrâyliia, 1994)

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

5.1. Quá trình tổng hợp các chất

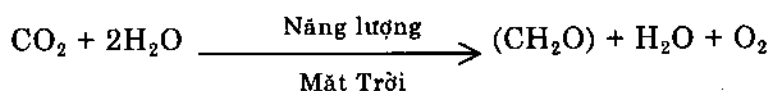
Từ khi Trái Đất hình thành, quá trình tổng hợp các chất bằng con đường hóa học đã xuất hiện, tạo tiền đề cho sự sống ra đời. Song quá trình đó chậm chạp, sản vật được tạo ra nghèo nàn, sự sống do đó, tồn tại và phát triển một cách chật vật trong những năm tháng dài của thời kỳ được mệnh danh là Tiền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

Quá trình tổng hợp các chất được tiến hành bằng 2 phương thức: Quang hợp và hóa tổng hợp.

5.1.1. Quá trình quang hợp

5.1.1.1. Quang hợp của cây xanh

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



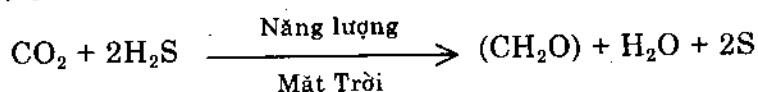
Như vậy, bất kỳ ở nơi nào có mặt cây xanh, có ánh sáng Mặt Trời, nước, khí cacbonic và muối khoáng thì nơi đó xuất hiện quá trình quang hợp, nơi đó nguồn thức ăn sơ cấp được tạo thành. Ở nơi nào thành phần cây xanh đa dạng, ánh sáng càng nhiều, muối khoáng giàu có, nơi đó sức sản xuất sơ cấp càng lớn.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

5.1.1.2. Quang hợp của vi khuẩn

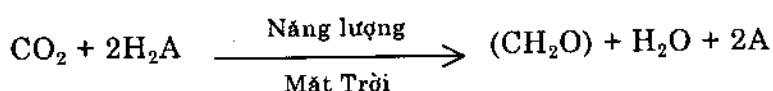
Những vi khuẩn có màu đều có khả năng tiếp nhận năng lượng từ ánh sáng Mặt Trời để thực hiện quá trình quang hợp. Vi khuẩn quang hợp chủ yếu là sinh vật sống ở nước (nước ngọt và nước mặn). Phần lớn chúng đóng vai trò không đáng kể trong sản xuất nguồn thức ăn sơ cấp, song chúng lại có khả năng hoạt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

"cây cối" khác. Do vậy, chúng có vai trò nhất định trong các chu trình sinh địa hóa.

Trong quang hợp, chất bị oxy hóa (cho điện tử) không phải là nước mà là những chất vô cơ chứa lưu huỳnh như hydro sunphua (H_2S) chẳng hạn, với sự tham gia của vi khuẩn lưu huỳnh xanh và đỏ (*Chlorobacteriaceae* và *Thiorhodaceae*), hoặc các hợp chất vô cơ với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn không lưu huỳnh đỏ và nâu (*Athiorhodaceae*) thì quá trình đó không giải phóng oxy phân tử.



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



Ở đây chất khử (hay chất bị oxy hóa) tức là chất cho điện tử là H_2A có thể là nước hoặc các chất vô cơ hay hữu cơ chứa lưu huỳnh, còn A có thể là oxy phân tử hay lưu huỳnh nguyên tố.

5.1.2. Quá trình hóa tổng hợp

Quá trình hóa tổng hợp với sự tham gia của một số nhóm vi khuẩn xác định không cần ánh sáng Mặt Trời, song lại cần oxy để oxy hóa các chất. Các vi khuẩn hóa tổng hợp lấy năng lượng từ phản ứng oxy hóa các hợp chất vô cơ để đưa cacbon dioxyt vào trong thành phần của chất tế bào. Những hợp chất vô cơ đơn giản trong hóa tổng hợp được biến đổi, chẳng hạn từ amoniac thành nitrit, nitrit thành nitrát, sunphua thành lưu huỳnh, sắt hai thành sắt ba... với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn *Beggiatoa* (ở nơi giàu sunphat) và *Azotobacter* v.v...

Vi khuẩn hóa tổng hợp chủ yếu tham gia vào việc sử dụng lại các hợp chất cacbon hữu cơ chứ không tham gia vào việc tạo thành nguồn thức ăn sơ cấp, nói một cách khác, chúng sống nhờ vào những sản phẩm phân hủy của các chất hữu cơ được tạo ra bởi quá trình quang hợp của cây xanh hay vi khuẩn quang hợp khác.

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

Phần lớn thực vật bậc cao (thực vật có hạt) và nhiều loài tảo chỉ sử dụng những chất vô cơ đơn giản để sinh sống nên chúng là những sinh vật hoàn

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

Tất nhiên, trong phạm vi rộng của sự tiến hóa, người ta chỉ chia sinh vật thành 2 dạng chính: sinh vật tự dưỡng và sinh vật dị dưỡng, còn các dạng trung gian khác, tuy cũng có những giá trị nhất định trong sinh giới, song chúng không đặc trưng, không phổ biến.

5.2. Quá trình phân hủy các chất

Quá trình này ngược với quá trình tổng hợp các chất. Đến nay, sinh quyển trong trạng thái ổn định của mình, hai quá trình trên cũng ổn định, nếu không bị chính con người hủy hoại.

Quá trình phân hủy các chất trong tự nhiên xảy ra theo các dạng chính:

- Hô hấp hiếu khí hay oxy hóa sinh học, trong đó chất nhận điện tử (hay là chất oxy hóa) là oxy phân tử. Hô hấp hiếu khí ngược với quá trình quang hợp, tức là các chất hữu cơ bị phân giải để cho sản phẩm cuối cùng là khí cacbon dioxyt và nước. Do đó, tất cả các loài động thực vật, cũng như đa số đại diện của Monera và Protista mới có năng lượng để duy trì mọi hoạt động sống và cấu tạo nên chất sống riêng cho mình. Tuy nhiên, CO_2 , nước và chất tế bào cũng có thể được tạo thành, song nếu phản ứng oxy hóa chưa hoàn toàn kết thúc thì các hợp chất hữu cơ ấy vẫn còn được phân hủy tiếp bởi các nhóm sinh vật khác trong điều kiện đặc biệt như hô hấp kỵ khí hoặc lên men.

- Hô hấp kỵ khí xảy ra không có sự tham gia của oxy phân tử. Chất nhận điện tử (hay chất oxy hóa) không phải là O_2 mà là chất vô cơ hay chất hữu cơ khác. Nhiều vi sinh vật hoại sinh (vi khuẩn, nấm, động vật nguyên sinh) tiến hành phân hủy các chất trong điều kiện không có oxy. Chẳng hạn, vi khuẩn mêtan phân giải các hợp chất hữu cơ để tạo thành khí mêtan (CH_4) bằng cách khử cacbon hữu cơ hoặc vô cơ (cacbonat) trong các đáy ao hồ. Vi khuẩn mêtan còn tham gia vào việc phân hủy phân gia súc và phân của các loài nhai lại khác.

Vi khuẩn *Desulfovibrio* khử sunphat trong các trầm tích biển sâu để tạo thành H_2S , như ở biển Đen.

Nhiều nhóm vi khuẩn (vi sinh vật kỵ khí tùy ý) có khả năng hô hấp hiếu khí và kỵ khí, tuy nhiên, năng lượng được giải phóng ra do hô hấp hiếu khí cao hơn nhiều so với hô hấp kỵ khí. Vi khuẩn hiếu khí (*Aerobacter*) được nuôi trong điều kiện hiếu khí và kỵ khí bằng nguồn thức ăn hydrat cacbon, khi có mặt O_2 thì hầu như tất cả glucosơ chuyển thành sinh khối của vi khuẩn và CO_2 , còn khi không có mặt O_2 , sự phân hủy xảy ra không hoàn toàn, chỉ có một lượng rất nhỏ chuyển thành hợp chất hữu cơ chứa cacbon trong tế bào, trong khi hàng loạt các hợp chất hữu cơ khác lại được tiết ra môi trường.

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

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

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

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

Phân hủy là kết quả của cả các quá trình vô sinh và hữu sinh. Những vụ cháy rừng hay đồng cỏ là yếu tố giới hạn, song cũng là yếu tố điều chỉnh quan trọng của tự nhiên. Chúng trực tiếp tham gia phân hủy các chất, chuyển phần lớn khí CO_2 và các khí khác vào khí quyển, còn các khoáng chất vào trong đất. Sự phân hủy các chất bởi sinh vật diễn ra từ từ, chậm hơn so với sự oxy hóa tức thời của "thần lửa". Do các quá trình trên, nhất là do hoạt động của sinh vật, trong sinh quyển nói chung hay từng hệ sinh thái nói riêng, các xích thức ăn liên tục được hình thành: xích thức ăn chăn nuôi, xích thức ăn phế liệu và xích thức ăn thâm thấu. Nhờ sự phân hủy, trong môi trường còn xuất hiện hàng loạt các chất "ngoại tiết" (exocrine), tham gia vào quá trình điều hòa hoạt động sống của các thành viên cấu tạo nên quần xã. Các nhà

sinh thái học còn gọi các chất ngoại tiết là "hoocmon môi trường". Chúng là sản phẩm bài tiết, các chất trao đổi trong hoạt động sống của thế giới sinh vật, dưới dạng các chất hữu cơ hòa tan. Trong chúng, nhiều chất có hoạt tính sinh học cao hoặc kìm hãm sự phát triển (các chất kháng sinh như penixilin...) hoặc kích thích sự tăng trưởng của các loài khác (các vitamin...), một số chất mang tính dẫn dụ, lôi cuốn đồng loại khác giới hay các loài khác tham gia vào việc thực hiện một chức năng sống của mình (hương thơm của hoa, của các tuyến tiết).

Những sinh vật phân hủy (bao gồm cả những loài động vật) tham gia vào việc phân giải các chất ở nhiều công đoạn khác nhau, từ thô đến tinh, và bằng nhiều cách với sự có mặt của hàng loạt các loại enzym đặc trưng mà không một sinh vật nào có đủ. Nhờ vậy, ngay cả các chất khó phân hủy nhất như xenluloz, lignin hay các hợp chất humic... cũng không thể tồn tại được, mà bị phân hủy tới cùng. Nhiều chất gần như "trơ", chẳng hạn nitơ, con người muốn phá vỡ "cầu nối ba" giữa các nguyên tử để đưa chúng vào dạng hợp chất (NO_x , NH_3 ...) phải tốn khá nhiều năng lượng, chẳng kém gì cường độ điện của các luồng chớp trong các cơn dông thì một số vi khuẩn cố định đạm như *Azotobacter*, *Clostridium*, *Bacterium*, *Oscillatoria*, *Methano*, *Methanococcus*, *Desulfovibrio*... sống hiếu khí hoặc kỵ khí, trong đất hoặc trong nước... lại rất dễ dàng phá vỡ "cầu nối ba" của phân tử nitơ bằng loại enzym đặc hiệu của mình (nitrogenaza...).

Chính nhờ những "ngoại tiết" của thực, động vật và vi sinh vật mà giá thể khoáng bị biến đổi qua năm tháng để hình thành đất, tạo nên cơ sở canh tác vững chắc cho con người. Những lớp đất màu mỡ, sản phẩm của các quá trình vật lý, hóa học và sinh học được bảo vệ bởi thảm rừng thì giờ đây đang bị bóc đi từng lớp, từng lớp để trở lại sạn, sỏi do con người đã cạo đi "lớp áo giáp" bảo vệ. Hơn nữa, "Tạo hóa" đã sinh ra cái gì đều gắn cho nó một "số phận", tức là "sinh" phải có "tử", cái được tạo thành rồi sẽ bị phân hủy sau một thời gian sống xác định, nhưng con người, ngược lại, bất chấp quy luật "tạo hóa" lại đẻ ra những cái "sống vĩnh hằng", gây hiểm họa cho chính mình. Đó là các polyme, những loại thuốc diệt côn trùng có hại với chu kỳ phân hủy rất chậm chạp như DDT, 2,45T, 2,4D... Nhiều hóa chất còn tham gia tiêu diệt luôn cả những sinh vật có lợi, "người bạn đồng hành" của mình trên con đường phát triển.

6. CHU TRÌNH SINH ĐỊA HÓA

Vật chất vận động không ngừng. Đó là một quy luật bất di bất dịch. Giữa các thành phần sống và không sống của hệ sinh thái bất kỳ, sự trao đổi các nguyên tố khác nhau luôn luôn diễn ra, tạo nên sự tương tác của các quá trình sinh học và địa hóa học.

Đến nay, người ta đã biết khoảng 40 nguyên tố hóa học trong bảng tuần hoàn Mendeleev tham gia vào thành phần các chất sống, sau đó bị vi sinh vật phân hủy lại trở lại môi trường, rồi lại được sinh vật thu hồi tạo nên các hợp chất mới... Cứ thế, vật chất được chuyển trong những vòng hầu như khép kín mà ta gọi là chu trình vật chất hay chu trình sinh địa hóa (hình IV.7).

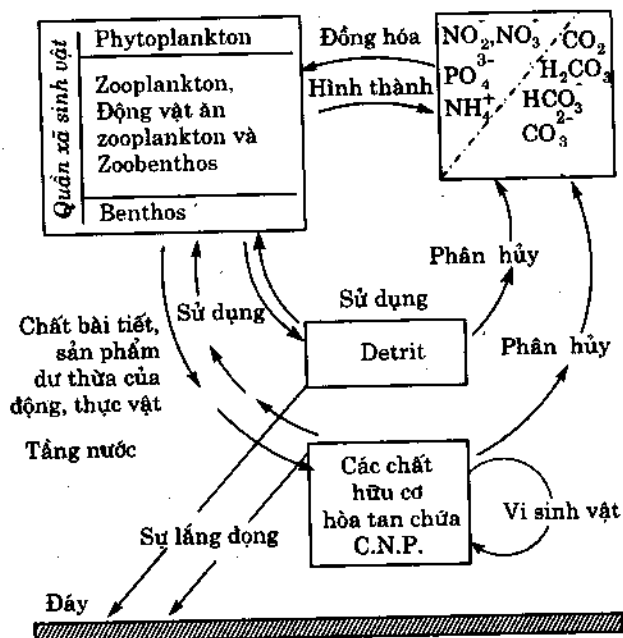
Trong những nguyên tố đã biết, một số có vai trò rất quan trọng như O_2 , H_2 , C , N_2 , P , S ..., tham gia cấu tạo nên các hợp chất của sự sống như protein, lipid, glucit, các enzym, hormon...

So với chất không sống thì chất sống là những dạng cacboxin hóa, hydro hóa và hydrat hóa hơn.

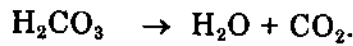
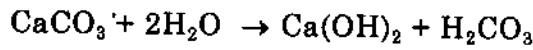
Chu trình vật chất của bất kỳ nguyên tố nào cũng gồm một nguồn dự trữ với khối lượng lớn, vận động chậm chạp, ít liên hệ với các cơ thể và nguồn trao đổi được tách ra từ kho dự trữ, có khối lượng ít nhưng rất linh hoạt, trao đổi nhanh giữa cơ thể và môi trường.

Phụ thuộc vào nguồn dự trữ, người ta chia các chu trình thành 2 nhóm: Chu trình của các chất khí và chu trình của các chất lắng đọng. Dạng một, nguồn dự trữ tồn tại trong khí quyển và trong nước, còn dạng 2, nguồn dự trữ nằm trong vỏ Trái Đất hoặc trong các trầm tích đáy.

Trong chu trình, nguyên tố có thể đi theo một vòng lớn khép kín, hoặc chỉ tham gia vào từng công đoạn, rồi sớm tách ra đi vào nguồn dự trữ, tồn tại lâu hay chóng, mới quay lại chu trình. Chẳng hạn, cacbon trong hợp chất cacbon dioxyt vừa được thực vật hấp thụ, tổng hợp nên chất sống qua quá trình quang hợp lại bị oxy hóa lập tức qua quá trình hô hấp của thực vật để thoát khỏi chu trình dưới dạng CO_2 . Trong hô hấp của các loài động thực vật sống trong nước ao hồ, lượng CO_2 quá dư thừa, chúng lại đi vào nguồn dự trữ dưới dạng $CaCO_3$, kết tủa xuống đáy. Khi cường độ quang hợp xảy ra mạnh, lượng CO_2 trong nước bị cạn kiệt đến hết, cacbon trong $CaCO_3$ lại được huy động trở lại theo phản ứng :



Hình IV.7. Sơ đồ tổng quát về các chu trình vật chất diễn ra trong đại dương (Moixev, 1969).



CO_2 được tạo thành, lập tức được thực vật hấp thụ, do vậy, trong nước đường như không có CO_2 mà quang hợp của thực vật vẫn xảy ra mạnh mẽ.

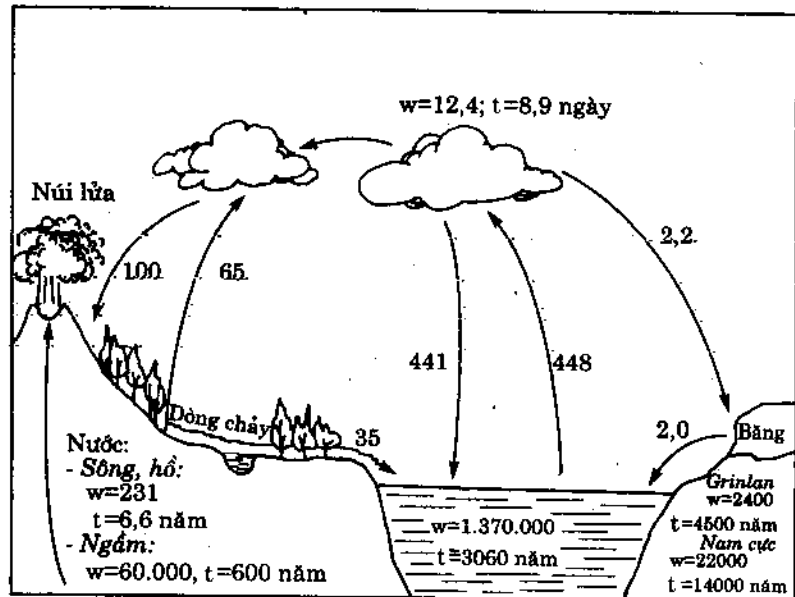
Vào kỷ Than đá, lượng CO_2 trong khí quyển tăng đột ngột do hoạt động của núi lửa. Nhờ vậy, sinh quyển "nở hoa", cây cối ngút ngàn, nguồn thức ăn ban đầu vượt lên sức tiêu thụ nhiều lần. Sau đó, các hoạt động mãnh liệt của vỏ Trái Đất đã chôn vùi chúng xuống dưới các lớp đất đá cổ để tạo nên những túi dầu, những mỏ than đá khổng lồ. Cacbon tách khỏi chu trình, tưởng như yên vị dưới các lớp trầm tích sâu, song giờ đây chúng lại được con người tinh khôn đào bới đưa trả lại chu trình sau khi sử dụng chúng như nguồn năng lượng nguyên khai.

6.1. Chu trình nước trên hành tinh

Nước trên hành tinh tồn tại dưới 3 dạng: rắn, lỏng và hơi. Chúng chuyển dạng cho nhau nhờ sự thay đổi của nhiệt độ trên bề mặt Trái Đất. Trong điều kiện hiện tại, nước chủ yếu chứa trong các biển và đại dương (97,6% tổng số) dưới dạng lỏng, khoảng 2,08% nước nằm ở thể rắn (băng), tập trung chính ở 2 cực Trái Đất. Nước sông hồ rất ít, chỉ khoảng 230 nghìn km^3 (gồm cả hồ nước mặn), một ít (67000 km^3) tạo nên độ ẩm của đất, khoảng 4 triệu km^3 nước ngầm có khả năng trao đổi tích cực và 14000 km^3 dưới dạng hơi nước có mặt trong khí quyển (Wetzel, 1983).

Nhờ năng lượng Mặt Trời, nước ở mặt đất, đại dương bốc hơi. Khi lên cao, nhiệt độ tăng đối lưu giảm, nước ngưng tụ thành mưa, thành tuyết rơi xuống bề mặt Trái Đất rồi lại theo các dòng chảy về đại dương. Do vậy, nước tuần hoàn trên toàn Trái Đất (hình IV.8).

Từ chu trình của nước chúng ta thấy rằng, chỉ có năng lượng bức xạ



Hình IV.8. Chu trình của nước trên hành tinh (Flohn, 1973)
 $(W = 10^3 \text{ km}^3$; t : thời gian đổi mới hoàn toàn khối nước;
 Nước vận chuyển: $10^3 \text{ km}^3/\text{năm}$)

khổng lồ của Mặt Trời mới làm nên những kỳ tích như vậy, con người chỉ có thể can thiệp một phần vào lượng nước rơi trên mặt đất. Nước theo chu trình, song phân bố không đều trên hành tinh. Ở những vĩ độ nhiệt đới và xích đạo, lượng mưa trung bình năm vượt trên 2250 mm, thậm chí có nơi đạt đến 10000mm như ở Assam (Camrun). Song, ở lân cận các chí tuyến, lượng mưa trung bình năm rất thấp, dưới 250 mm. Do đó, khí hậu 2 vùng rất tương phản, tạo nên 2 biom (khu sinh học) đối chọi nhau: một nơi là đại rừng ẩm thường xanh, sầm uất, còn một nơi là hoang mạc nóng bỏng, nghèo nàn.

Ngay trong một vùng, lượng mưa cũng phân bố không đều theo thời gian. Mưa lớn và tập trung chủ yếu vào mùa mưa, mùa khô lượng mưa lại rất thấp. Cuộc sống của muôn loài cũng phân hóa theo. Trong mùa mưa, cây cối tốt tươi, hoa trái trĩu cành, muôn thú đua nhau sinh sản. Ngược lại, vào mùa khô, rừng cây xơ xác, động vật cũng giảm cường độ tăng trưởng và sinh sản.

Rõ ràng rằng, chu trình nước trên hành tinh là yếu tố chính điều hòa cân cân nhiệt-ẩm; điều tiết khí hậu toàn cầu cũng như thời tiết những vùng riêng biệt để tạo nên những cảnh sắc muôn màu, cuộc sống đa dạng trên bề mặt Trái Đất diệu kỳ này.

6.2. Chu trình của Cacbon

Cacbon là một trong những nguyên tố quan trọng tham gia vào cấu trúc của cơ thể, chiếm đến 49% khối lượng khô. Cacbon tồn tại trong sinh quyển dưới các dạng chất vô cơ, hữu cơ, và trong cơ thể sinh vật (bảng IV.1)

BẢNG IV.1. CACBON TRONG SINH QUYỂN (TỶ TẤN)

(Bolin et al, 1979)

- Atmosphere	692
- Nước đại dương	35.000
- Trong trầm tích	> 10.000.000
- Cơ thể sinh vật	3432. (đang sống 592 và chết 2840)
- Nhiên liệu hóa thạch	> 5.000
• Tổng cacbon hữu cơ:	8.432
• Tổng cacbon vô cơ:	10.035.692

Cacbon tham gia vào chu trình ở bước khởi đầu là cacbon dioxit có trong khí quyển, rồi qua một loạt các công đoạn là sinh vật sản xuất, sinh vật tiêu thụ, cacbon quay trở lại môi trường dưới dạng khí (CO_2) hoặc tạm thời tách

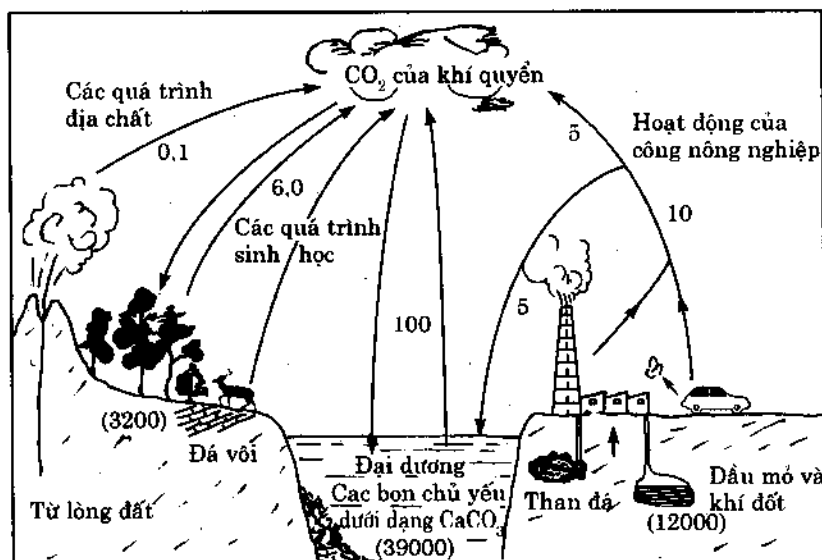
khởi chu trình dưới dạng các chất lỏng động như CaCO_3 , nhiên liệu hóa thạch... (hình IV.9).

Nguồn cacbon trong khí quyển rất ít, chủ yếu cacbon nằm ở dạng trầm tích với thời gian đổi mới khoảng 100 triệu năm, trong khi đó thời gian tồn tại của cacbon trong hệ thống đại dương-khí quyển

là 100.000 năm. Trong khí quyển, cacbon luân chuyển nhanh hơn, khoảng 0,1 năm đối với cacbon oxit; 3,6 năm đối với metan và 4 năm đối với cacbon dioxit. Trên hành tinh, các đại dương mênh mông là nguồn cacbon dường như vô tận, còn các hồ tuy nhỏ song lại là nơi tập trung tiềm tàng của cacbon từ nguồn trên cạn. Rừng bao phủ trên 4,1 tỷ ha bề mặt Trái Đất (37%), trong đó rừng ở các vĩ độ thấp chứa 37% tổng lượng cacbon của rừng, 14% thuộc rừng ở vĩ độ trung bình và 49% thuộc rừng ở vĩ độ cao.

W.S.Broecker và nnk. (1979) còn chỉ ra rằng, sinh vật sản ra lượng cacbon dưới dạng CaCO_3 lớn gấp gần 5 lần lượng CaCO_3 được mang từ đất liền ra đại dương. Tuy vậy, nếu như tất cả lượng cacbon đó được giữ lại thì đại dương sẽ thiếu hụt một lượng cacbon rất lớn; tất nhiên để bù lại, đại dương phải lấy từ khí quyển, làm cho khí quyển lại thiếu một lượng tương tự. Hiện tượng này đã không thể xảy ra nhờ cơ chế phản hồi, tức là nhờ các phản ứng thuận nghịch của cacbonat (CO_3^{2-}). Sự phản hồi đã điều chỉnh nền hóa học của đại dương. Thực vậy, khoảng 80% đáy đại dương trong tầng nước sâu đã hòa tan CaCO_3 , chỉ khoảng 20% diện tích còn lại được bão hòa cacbonat. Cũng như vậy, nếu CaCO_3 quá dư thừa thì cũng bị hủy hoại, hàm lượng ion cacbonat sẽ giảm thấp và phản ứng hóa học bổ sung sẽ khôi phục lại sự cân bằng. Do đó, sự cân bằng cacbon trong đại dương được kiểm soát nhờ hàm lượng ion cacbonat được duy trì trong trạng thái cân bằng và sự cân bằng đó về phía mình lại giữ cho hàm lượng cacbon trong khí quyển ổn định.

RA.Houghton và nnk., (1983) đã đưa ra một phương trình tuyến tính để mô tả sự biến động hàng năm về các thành phần trong chu trình cacbon:



Hình IV.9. Chu trình cacbon toàn cầu (đơn vị: 10^{20}g)

$$A = F \pm S - L$$

Ở đây, A: lượng CO₂ gia tăng hàng năm trong khí quyển; F: lượng CO₂ được giải phóng do đốt nhiên liệu hóa thạch; S: sự di chuyển thực tế trung bình năm của cacbon dưới dạng CO₂ vào đại dương; L: sự trao đổi thực tế cacbon giữa khí quyển và mặt đất. Trong phương trình, A và F là số lượng được đánh giá với độ tin cậy khá, còn S cũng như L, mức độ kém hơn.

Sử dụng nguồn tư liệu từ 69 hệ sinh thái vùng, R.A. Houghton và nnk, (1983) đã triển khai mô hình trên để đánh giá khá chính xác giá trị L, đồng thời đi đến kết luận rằng, những thay đổi trong cách sử dụng đất trong hơn 2 thế kỷ qua đã giải phóng một lượng lớn CO₂ vào khí quyển từ các hệ sinh thái trên cạn và từ đất. Những biến đổi ấy gồm thu hoạch gỗ rừng, biến rừng thành nơi chăn thả và đồng ruộng... Chúng giải phóng lượng CO₂ đáng kể vào khí quyển, ngược lại, việc trồng rừng, tái tạo các chất hữu cơ trong đất... lại đưa đến sự tích tụ cacbon. Sớm hơn, Bolin et al. (1979) đánh giá rằng, việc chặt phá rừng và mở rộng đất cho nông nghiệp đã thải vào khí quyển khoảng từ 40.10¹⁵ đến 120.10¹⁵ gam cacbon, rằng, hàm lượng khí carbonic trong khí quyển trước Cách mạng công nghiệp vào khoảng 290 ppm và cuối cùng 70.10¹⁵ gC trong tổng lượng đã được con người thải vào khí quyển.

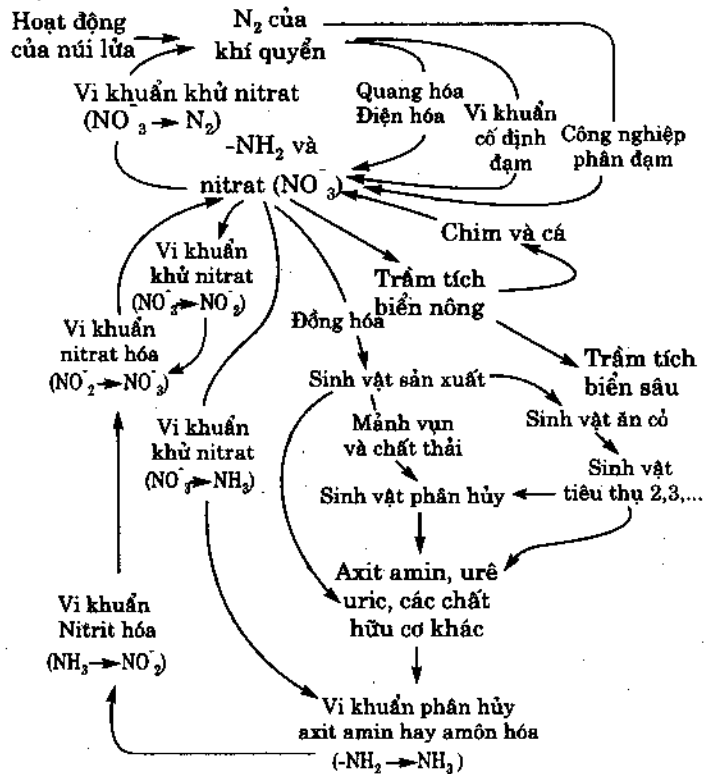
Trên 100 năm qua, CO₂ tăng lên là do tăng sử dụng nhiên liệu hóa thạch, hủy hoại rừng và canh tác nông nghiệp.

Theo số liệu của viện Tài nguyên thế giới (1993), sự tiêu thụ nhiên liệu hóa thạch toàn cầu ngày một tăng, từ khoảng 70 (năm 1950) đến gần 300 Giga June (tỷ Jun) theo đầu người (1990). Cứ đà tăng tiến này, hàm lượng CO₂ vào cuối thế kỷ XXI sẽ tăng gấp 2 so với thời điểm khởi đầu của cuộc Cách mạng công nghiệp và loài người phải đón nhận một hậu quả không mong muốn: không khí trở nên ngột ngạt, Trái Đất sẽ nóng lên do hiệu ứng nhà kính (xem mục 3.3, chương VI).

6.3. Chu trình nitơ

Nitơ là một nguyên tố có nguồn dự trữ khá giàu trong khí quyển, chiếm gần 80% thể tích, gấp gần 4 lần thể tích khí oxy. Nitơ tham gia vào thành phần cấu trúc của protein cho nên đóng vai trò quan trọng như một yếu tố giới hạn đối với nhiều quá trình sinh hóa diễn ra trong cơ thể, đặc biệt trong thời kỳ tăng trưởng. Chẳng hạn, ở thời điểm gây cản như thế, thực vật thường phải đối đầu với sự thiếu hụt đạm (NO₃⁻, NH₄⁺...), còn động vật gặp trở ngại khi thiếu hụt nitơ hữu cơ cho quá trình tạo thành các protein, axit amin riêng của mình. Nitơ phân tử có nhiều trong khí quyển, song không phải sinh vật nào cũng có thể kiếm được, mà chỉ một số rất ít như các vi khuẩn cố định đạm. Bản thân thực vật cũng dinh dưỡng đạm ở dạng nitrat (NO₃⁻) hoặc ion amon (NH₄⁺).

Do tính phức tạp của chu trình, chúng ta sẽ tìm hiểu chi tiết từng công đoạn của nó theo các bước sau: sự cố định đạm, sự amon hóa, nitrat hóa và phản nitrat (hình IV.10)



Hình IV.10. Sơ đồ chu trình nitơ trong tự nhiên

6.3.1. Sự cố định đạm (nitrogen fixation)

160

Trong tự nhiên, cố định đạm xảy ra bằng con đường hóa lý và sinh học, song con đường sinh học có ý nghĩa vượt xa so với con đường đầu. Người ta xác định rằng, sự cố định đạm bằng điện hóa và quang hóa trung bình hàng năm tạo ra 7,6 triệu tấn, còn bằng con đường sinh học là 54 triệu tấn. Các nhà máy phân đạm mỗi năm sản xuất 30 triệu tấn, dự kiến đến năm 2000 là 100 triệu tấn (Kormondy, 1996).

Những sinh vật có khả năng cố định đạm là vi khuẩn và tảo. Chúng gồm 2 nhóm chính: Loại sống cộng sinh (phần lớn là vi khuẩn, một số ít tảo và nấm) và loại sống tự do (chủ yếu là vi khuẩn và tảo). Vi khuẩn cố định đạm sống cộng sinh gặp nhiều trong đất, ngược lại các loài cố định đạm sống tự do lại gặp nhiều trong nước và trong đất, song loại cộng sinh về mặt số lượng có vai trò quan trọng hơn, gấp trăm lần loại sống tự do. Chẳng thế, trong số 200 triệu tấn nitơ cố định được bằng con đường sinh học và không sinh học hàng năm thì các vi khuẩn cộng sinh và không cộng sinh đóng góp tới 60% (Leschine và nnk., 1988).

Ngoài những vi khuẩn cố định nitơ cần năng lượng lấy từ cacbon bên ngoài còn có loài vi khuẩn tía (*Rhodopseudomonas capsulata*) có thể sinh sống bằng nitơ phân tử trong điều kiện kỵ khí mà ánh sáng được sử dụng như nguồn năng lượng (Madigan và nnk, 1979). Vi khuẩn này cũng có thể sống trong điều kiện tối, song kiếm năng lượng nhờ quá trình lên men đường kỵ khí. Mặc dù, vi khuẩn sinh trưởng tối ưu trong điều kiện được chiếu sáng, nhưng khử nitơ phân tử không cần thiết phải đi kèm với quá trình quang hợp.

Những vi khuẩn có khả năng cố định nitơ gồm các loài của giống *Rhizobium* sống cộng sinh với các cây họ Đậu để tạo nên các nốt sần ở rễ. Ngoài đó ra, gần đây người ta còn phát hiện được các đại diện của *Actinomyces* (nhất là các nấm nguyên thủy) trong rễ của các loài cây thuộc chi *Alnus* và một số cây khác, cũng có khả năng cố định đạm, mặc dù, hiệu suất kém hơn so với *Rhizobium*. Đến nay, người ta đã biết *Actinomyces* sống cộng sinh trong nốt sần ở rễ của 160 loài cây thuộc 5 chi và 8 họ thực vật Hai lá mầm. Ngoài các cây của chi *Alnus*, các cây khác đều thuộc chi *Ceanothus*, *Comptonia*, *Elaeagnus*, *Myrica*, *Casuarina*, *Coriaria*, *Araucaria* và *Ginkgo* (Torrey, 1978) và chúng sống tập trung ở các vùng ôn đới. Đa số các loài thuộc các chi trên thích nghi với điều kiện đất cát hay đất đầm lầy nghèo, thiếu đạm. Người ta đã sử dụng những cây này làm cây tiên phong để cải tạo các loại đất bạc màu.

Trong nước, vi sinh vật cố định nitơ khá phong phú. Ở đây thường gặp những loài kỵ khí như *Clostridium*, *Methano*, *Bacterium*, *Methanococcus*, *Desulfovibrio* và một số vi sinh vật quang hợp khác. Ở những nơi thoáng khí thường gặp các đại diện của *Azotobacteriaceae* (như *Azotobacter*) và cả các loài tảo

Anabaena, Aphanizonemon, Nostoc, Oscillatoria, Microcystis, Nodularia, Gloeocapsa... Để hoạt hóa nitơ, những vi sinh vật tự dưỡng sử dụng năng lượng của quá trình quang hóa hoặc hóa tổng hợp, còn các vi sinh vật dị dưỡng sử dụng năng lượng chứa trong các hợp chất hữu cơ có sẵn trong môi trường.

6.3.2. Quá trình amon hóa (ammoniafication) hay khoáng hóa (mineralization)

Sau khi gắn kết hợp chất nitơ vô cơ (NO_3^-) thành dạng hữu cơ (thường là nhóm amin- NH_2) thông qua sự tổng hợp protein và axit nucleic thì phần lớn chúng lại quay về chu trình như các chất thải của quá trình trao đổi chất (urê, axit uric...) hoặc chất sống (protoplasma) trong cơ thể chết. Rất nhiều vi khuẩn dị dưỡng, *Actinomyces* và nấm trong đất, trong nước lại sử dụng các hợp chất hữu cơ giàu đạm, cuối cùng chúng giải phóng ra môi trường các dạng nitơ vô cơ (NO_2^- , NO_3^- và NH_3). Quá trình đó được gọi là amon hóa hay khoáng hóa. Quá trình này là các phản ứng giải phóng năng lượng hay phản ứng tỏa nhiệt. Chẳng hạn, nếu protein là glyxin bazơ thì quá trình amon hóa sẽ giải phóng ra 176 Cal/mol. Năng lượng này được vi khuẩn sử dụng để duy trì các hoạt động sống của mình. Tại những nơi yếm khí, nhiều vi khuẩn, nấm, *Actinomyces* đóng vai trò đặc biệt quan trọng trong sự phân giải protein để giải phóng NH_3 và H_2S ... trong đó một số vi sinh vật amon hóa khá "hẹp thực", chỉ sử dụng pepton mà không phân hủy các axit amin, sử dụng urê mà không phân hủy uric; ngược lại, nhiều loài sử dụng rất rộng rãi nguồn chất hữu cơ chứa nitơ, từ dạng đơn giản nhất đến cả dạng phức tạp nhất.

6.3.3. Quá trình nitrat hóa (nitrification)

Quá trình biến đổi của NH_3 , NH_4^+ thành NO_2^- , NO_3^- được gọi là quá trình nitrat hóa. Một hiện tượng khác không được xếp vào loại nitrat hóa là, trong biển một số vi khuẩn tự dưỡng hay dị dưỡng có thể sử dụng muối amoniac hay amon để tổng hợp nên sinh chất riêng của mình. Quá trình nitrat hóa phụ thuộc vào pH của môi trường, xảy ra chậm chạp. Trong điều kiện pH thấp, tuy không phải tất cả, quá trình nitrat hóa trải qua 2 bước:

- biến đổi amoniac hay amon thành nitrit ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$)
- bước 2, biến đổi nitrit thành nitrat ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$)

Những đại diện của *Nitrosomonas* có thể biến đổi amoniac thành nitrit, một chất độc thậm chí với hàm lượng rất nhỏ. Những vi sinh vật khác như *Nitrobacter* lại dinh dưỡng bằng nitrit, tiếp tục biến đổi nó thành nitrat. Những vi sinh vật nitrit hóa đều là những sinh vật tự dưỡng hóa tổng hợp, lấy năng lượng từ quá trình oxy hóa. Chẳng hạn, *Nitrosomonas* khi chuyển amoniac thành NO_2^- , sản ra 65 Cal/mol còn *Nitrobacter* - 17 Cal/mol. Chúng

sử dụng một phần năng lượng đó để kiếm nguồn cacbon từ việc khử CO_2 hay HCO_3^- . Như vậy, khi làm điều này để tự tăng trưởng, chúng đã sản sinh ra một lượng đáng kể nitrit hoặc nitrat cho môi trường. Trong thực nghiệm R.M. Jackson và F.Raw (1966) chỉ ra rằng, trong đất mỗi một đơn vị cacbon dioxyt được đồng hóa, *Nitrosomonas europaea* đã oxy hóa 35 đơn vị amoniac thành nitrit và *Nitrobacter agilis* đã oxy hóa từ 76 đến 135 đơn vị nitrit thành nitrat (Kormondy, 1996).

Nitrat (cũng như nitrit) rất dễ dàng lọc khỏi đất, đặc biệt trong đất chua. Trừ phi được thực vật đồng hóa, chúng có thể mất khỏi hệ sinh thái này để đến hệ sinh thái khác qua sự chu chuyển của nước ngầm. Chẳng hạn, hoang mạc Chi Lê do sự rửa trôi của dãy núi Andes nên rất giàu muối nitrat, đến mức thừa cung cấp nguồn vật liệu chất nổ cho các cường quốc phương Tây trong chiến tranh thế giới lần thứ I

6.3.4. Quá trình phản nitrit (denitrification)

Con đường chuyển hóa của nitrat qua các quá trình đồng hóa - dị hóa để trở về các dạng như N_2 , NO, N_2O được gọi là quá trình phản nitrat. Những đại diện của vi khuẩn đóng vai trò quan trọng trong quá trình này là *Pseudomonas*, *Escherichia* và nấm. Chúng sử dụng nitrat như nguồn oxy với sự có mặt của glucôzơ và photphat. Phần lớn những vi khuẩn phản nitrat chỉ khử nitrat đến nitrit, song những loài khác lại khử nitrit đến amoniac. Trong điều kiện kỵ khí, sự phản nitrat đến dạng N_2O khi có mặt của glucôzơ là một phản ứng tỏa nhiệt, giải phóng tới 545 Cal/mol, còn phản nitrat đến nitơ phân tử cho 570 Cal/mol. Ngược lại, các phản ứng oxy hóa glucôzơ trong điều kiện hiếu khí cho tới 686 Cal/mol. Trừ khi bị "bắt" trở lại trong quá trình cố định nitơ, nitơ phân tử được giải phóng trong quá trình phản nitrat có thể trở lại nguồn dự trữ ở khí quyển, song dù là một dạng oxyt nào hay nitơ phân tử có được tạo thành hay không đều tùy thuộc vào pH của môi trường. Sự tăng tiến của nitơ oxyt (NO) xuất hiện ở pH < 7,0. Nếu pH > 7,3 thì dinitơ oxyt (N_2O) có xu hướng bị tái hấp thụ và tiếp theo, bị khử trong quá trình phản nitrat trở thành nitơ phân tử.

Do quá trình phản nitrat đến nitơ phân tử chỉ xảy ra trong điều kiện kỵ khí hay kỵ khí một phần, nên quá trình này thường gặp ở trong đất yếm khí và trong đáy sâu của các hồ, các biển... không có oxy hoặc giàu các chất hữu cơ đang bị phân hủy.

Nhờ chu trình mà nitơ phân bố dưới nhiều dạng và nhiều khu vực khác nhau trên hành tinh (bảng IV.2)

BẢNG IV.2. NITƠ TRONG SINH QUYỂN (TRIỆU TẤN)
(DELWICH, 1970)

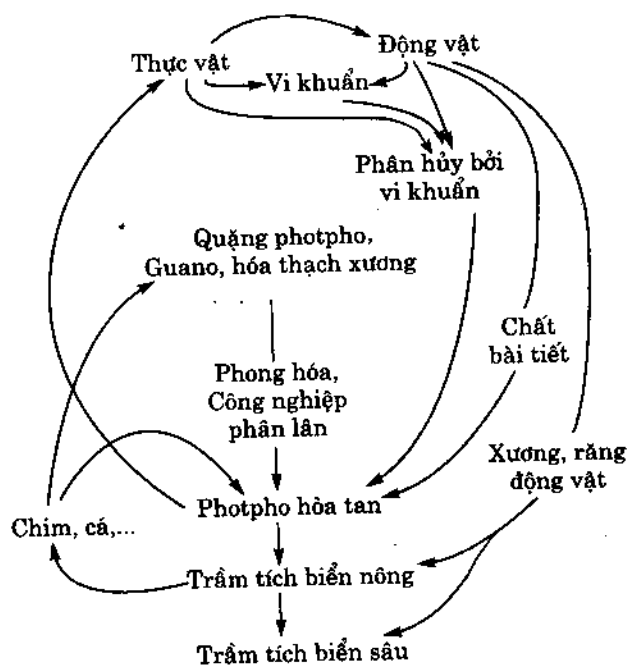
Khí quyển:	3.800.000
Chất hữu cơ:	772
- trong cơ thể	12
- không sống	760
Nitơ vô cơ của đất	140
Trong vỏ Trái Đất	14.000.000
Hòa tan trong đại dương:	20.000
Dạng hữu cơ:	901
- trong cơ thể	1
- không sống	900
Nitơ vô cơ (trong nước)	100
Trong trầm tích	4.000.000
Tổng nitơ hữu cơ:	1.673
Tổng nitơ vô cơ:	21.820.240

6.4. Chu trình photpho

Như một thành phần cấu trúc của axit nucleic, lipid photpho và nhiều hợp chất có liên quan với photpho, photpho là một trong những chất dinh dưỡng quan trọng bậc nhất trong các hệ thống sinh học. Tỷ lệ photpho so với các chất khác trong cơ thể thường lớn hơn tỷ lệ như thế ở bên ngoài mà cơ thể có thể kiếm được và ở nguồn của chúng. Do vậy, photpho trở thành yếu tố sinh thái vừa mang tính giới hạn, vừa mang tính điều chỉnh. Ta có thể hình dung, sự phát triển của *Phytoplankton* trong các hồ biến động rất lớn, phụ thuộc vào sự biến thiên rất mạnh của hàm lượng photpho tổng số, đặc biệt vào tỷ lệ hàm lượng giữa photpho, nitơ và cacbon. Ngay những hồ mà tỷ lệ nitơ thấp hơn so với photpho thì dù photpho có giàu, *Phytoplankton* cũng không phát triển mạnh. Như vậy, nitơ trở thành yếu tố giới hạn. Tỷ lệ tương đối của các muối cho sự phát triển của *Phytoplankton* liên quan chặt chẽ với một phức hợp của các quá trình sinh học, địa chất và vật lý, bao gồm cả sự quang hợp, sự lựa chọn của các loài tảo có khả năng sử dụng nitơ của khí quyển, cả độ kiềm, việc cung cấp muối dinh dưỡng và tốc độ đổi mới và xáo trộn của nước.

Thực vật đòi hỏi photpho vô cơ cho dinh dưỡng. Đó là Orthophotphat (PO_4^{3-}). Trong chu kỳ khoáng điển hình photphat sẽ được chuyển cho kẻ sử

dụng và sau lại được giải phóng do quá trình phân hủy. (hình IV.11). Tuy nhiên, đối với photpho trên con đường vận chuyển của mình bị thất thoát rất lớn. D.R. Lean (1973) nhận ra rằng, sự "bài tiết" photpho hữu cơ của *Phytoplankton* cũng dẫn đến sự tạo thành các chất keo ngoài tế bào mà chúng được xem như các phần tử vô định hình chứa photpho trong nước hồ. Ở biển sự phân hủy sinh học diễn ra rất chậm, khó để photpho sớm trở lại tuần hoàn. Tham gia vào sự tái tạo này chủ yếu là nguyên sinh động vật (*Protozoa*) và động vật đa bào (*Metazoa*) có kích thước nhỏ.



Hình IV.11. Chu trình của photpho

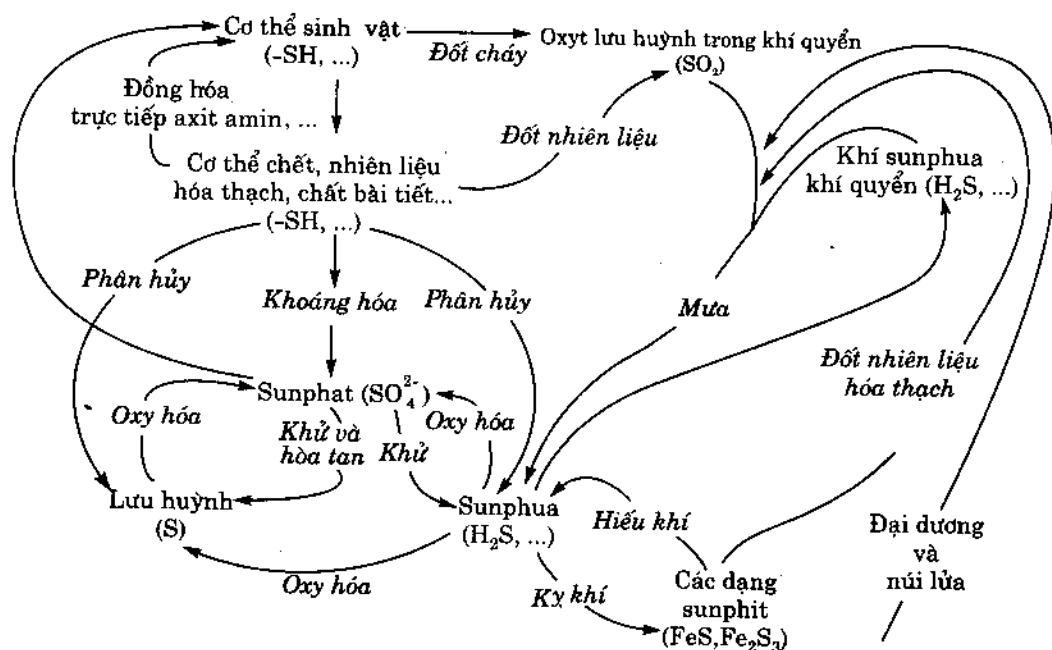
Sự mất photpho gây ra bởi 2 quá trình: một dài, một ngắn. Sự hấp thụ vật lý của trầm tích và đất có vai trò quan trọng trong việc kiểm tra hàm lượng photpho hòa tan trong đất và trong hồ. Ngược lại, sự lắng chìm, thường gắn kết photpho với nhiều cation khác như nhôm, canxi, sắt, mangan... do đó, tạo nên các kết tủa lắng xuống. Trong các vực nước có sự xáo trộn mạnh hoặc nước trôi, photpho mới được đưa trở lại tầng nước. Lượng photpho quay trở lại còn nhờ chim hoặc do nghề cá, song rất ít so với lượng đã mất. Những thực vật sống đáy ở vùng nước nông như một cái bơm động lực có thể thu hồi lượng photpho ở sâu trong trầm tích đáy. Người ta đã thống kê được 9 loài thực vật lớn (*macrophyta*) phổ biến tham gia vào việc tìm kiếm và khai thác photpho trong các "mỏ" như thế thuộc chi *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Callitriche*, *Elodea* và *Najas*...

Sự lắng chìm của photpho còn gắn với các hợp chất của lưu huỳnh như FeS , Fe_2S_3 trong chu trình lưu huỳnh và cả với quá trình phản nitrat.

Xương, răng động vật chìm xuống đáy sâu đại dương cũng mang đi một lượng photpho đáng kể. Song sự tạo thành guano (chất thải của chim biển) hàng nghìn năm dọc bờ tây của Nam Mỹ lại là mỏ phân photphat cực lớn. Trên đảo Hoàng Sa, Trường Sa, phân chim trộn với đá vôi san hô trong điều kiện "dầm" mưa nhiệt đới cũng đã hình thành mỏ phân lân quan trọng như thế.

6.5. Chu trình lưu huỳnh

Lưu huỳnh, một nguyên tố giàu thứ 14 trong vỏ Trái Đất, là thành phần rất quan trọng trong cấu trúc sinh học như các axit amin, xystein, metionin và chu trình của nó đóng vai trò thiết yếu trong việc điều hòa các muối dinh dưỡng khác như oxy, photpho... Trung tâm của chu trình lưu huỳnh có liên quan với sự thu hồi sunphat (SO_4^{2-}) của sinh vật sản xuất qua rễ của chúng và sự giải phóng và biến đổi của lưu huỳnh ở nhiều công đoạn khác nhau, cũng như những biến đổi dạng của nó, bao gồm sunphua (H_2S), thiosunphat ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) và lưu huỳnh nguyên tố. Tương tự như chu trình nitơ, chu trình lưu huỳnh rất phức tạp (hình IV.12), song lại khác với chu trình nitơ ở chỗ nó không lâm vào những bước "đóng gói" riêng biệt như sự cố định đạm, amon hóa...



Hình IV.12. Chu trình lưu huỳnh trong thiên nhiên

6.5.1. Sự đồng hóa và giải phóng lưu huỳnh bởi thực vật

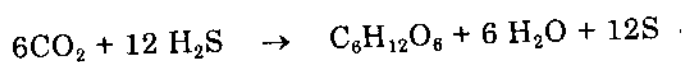
Lưu huỳnh đi vào xích dinh dưỡng của thực vật trên cạn qua sự hấp thụ của rễ dưới dạng sunphat (CaSO_4 , Na_2SO_4) hoặc sự đồng hóa trực tiếp các axit amin được giải phóng do sự phân hủy của xác chết hay các chất bài tiết. Sự khoáng hóa của vi khuẩn và nấm (*Aspergillus* và *Neurospora*) đối với các chất sunphua (H_2S) hữu cơ trong thành phần các axit amin. Kèm theo sự oxy hóa dẫn đến sự hình thành sunphat làm giàu nguồn khoáng cho sự tăng trưởng của thực vật.

Trong điều kiện yếm khí, axit sunphuric có thể trực tiếp bị khử cho sunphit, bao gồm hydrosunphua do các vi khuẩn *Escherichia* và *Proteus* ($\text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ = \text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2$). Sunphat cũng bị khử trong điều kiện kỵ khí để cho lưu huỳnh nguyên tố hay sunphit, bao gồm hydrosunphua, do các vi khuẩn dị dưỡng như *Desulfovibrio*, *Escherichia* và *Aerobacter*. Những vi khuẩn khử sunphat yếm khí là những loài dị dưỡng, sử dụng sunphat như chất nhận hydro trong oxy hóa trao đổi chất, tương tự như vi khuẩn phản nitrat sử dụng nitrit hay nitrat.

Cho đến nay, người ta thừa nhận rằng, khử sunphat xảy ra trong điều kiện kỵ khí, song cũng phát hiện thấy phản ứng này xuất hiện cả ở nơi có "vết" oxy, nitrat hay các chất nhận điện tử khác, thậm chí D.E.Canfield và D.J. Des Marais (1991) còn thấy sự khử sunphat xảy ra cả ở tầng trên, nơi tạo thành oxy của tầng quang hợp của nhóm vi sinh vật quá mặn tại điểm Baja California, Mexico. Như vậy, sự khử sunphat là một quá trình kỵ khí không nghiêm ngặt, tuy nhiên, mức độ đóng góp của sự khử hiếu khí sunphat trên bình diện rộng còn tiếp tục được xác định.

Sự có mặt số lượng lớn của hydro sunphua ở tầng sâu kỵ khí trong phần lớn các hệ sinh thái ở nước là thù địch của hầu hết sự sống. Chẳng hạn, ở biển Đen do giàu sunphat, vi khuẩn *Desulfovibrio* trong quá trình phân hủy đã sản ra khối lượng lớn H_2S , tồn tại lưu cữu ở đáy, cản trở không cho bất kỳ một loài động vật nào có thể tồn tại ở đây, kể cả trong tầng nước dưới độ sâu 200m.

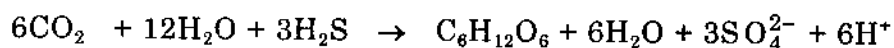
Sự tồn tại của vi khuẩn khử sunphat như *Methanococcus thermolithotrophicus* và *Methanobacterium thermautotrophium* ở nhiệt độ rất cao (70 - 100°C) có thể giải thích được quá trình hình thành H_2S trong các vùng đáy biển sâu (Hydrothermal), các giếng dầu... (Stetter et al., 1987). Ở trạng thái cân bằng thì chất độc của loài này đe dọa loài khác, hoạt động của loài này chống lại hoạt động của loài kia, hoặc hỗ trợ cho nhau. Những vi khuẩn lưu huỳnh là một bằng chứng. Vi khuẩn lưu huỳnh không màu như các loài của *Beggiatoa* oxy hóa hydrosunphua đến lưu huỳnh nguyên tố, các đại diện của *Thiobacillus*, loài thì oxy hóa lưu huỳnh nguyên tố đến sunphat, loài thì oxy hóa sunphit đến lưu huỳnh. Ngay đối với một số loài trong một giống, quá trình oxy hóa chỉ có thể xuất hiện khi có mặt oxy, còn đối với loài khác khả năng kiếm oxy cho sự oxy hóa lại không thích hợp vì chúng là vi khuẩn tự dưỡng hóa tổng hợp, sử dụng năng lượng được giải phóng trong quá trình oxy hóa để khai thác cacbon bằng một phản ứng khử cacbon dioxit



Những vi khuẩn này có thể so sánh với các vi khuẩn nitrat hóa tự dưỡng hóa tổng hợp mà nhóm này oxy hóa amoniac đến nitrit rồi từ nitrit đến

nitrat. Hơn nữa, chúng cũng bao gồm các vi khuẩn màu xanh, màu đỏ quang tổng hợp, sử dụng hydro của hydrosunphua như chất nhận điện tử trong việc khử cacbon dioxyt.

Các vi khuẩn màu xanh rõ ràng có thể oxy hóa sunphua chỉ đến lưu huỳnh nguyên tố, trong khi đó, vi khuẩn màu đỏ có thể thực hiện oxy hóa đến giai đoạn sunphat:



6.5.2. Lưu huỳnh trong khí quyển

Lưu huỳnh trong khí quyển được cấp từ nhiều nguồn: sự phân hủy hay đốt cháy các chất hữu cơ, đốt cháy nhiên liệu hóa thạch và sự khuếch tán từ bề mặt đại dương hay hoạt động của núi lửa. Những dạng thường gặp trong khí quyển là SO_2 cùng với những dạng khác như lưu huỳnh nguyên tố, hydro sunphua. Chúng bị oxy hóa để cho lưu huỳnh trioxit (SO_3) mà chất này kết hợp với nước tạo thành axit sunphuric.

Lưu huỳnh trong khí quyển phần lớn ở dạng H_2SO_4 và được loại bỏ do mưa. Độ axit mạnh yếu tùy thuộc vào khối lượng khí, có trường hợp đạt đến độ axit của acquy. Mưa axit đang trở thành hiểm họa cho các cánh rừng, đồng ruộng và ao hồ, đặc biệt ở nhiều nước công nghiệp phát triển.

6.5.3. Lưu huỳnh trong trầm tích

Về phương diện lắng đọng, chu trình lưu huỳnh có liên quan tới các "trận mưa" lưu huỳnh khi xuất hiện các cation sắt và canxi cũng như sắt sunphua không hòa tan (FeS , Fe_2S_3 , FeS_2) hoặc dạng kém hòa tan (CaSO_4). Sắt sunphua (FeS) được tạo thành trong điều kiện kỵ khí có ý nghĩa sinh thái đáng kể. Nó không tan trong nước có pH trung tính hay nước có pH kiềm; thông thường lưu huỳnh có thể năng để tạo nên sự liên kết với sắt trong điều kiện như thế. Khi bị chôn vùi, pyrit (FeS_2) xuất hiện như một yếu tố ổn định về mặt địa chất và là nguồn dự trữ ban đầu của cả sắt và lưu huỳnh trong các đầm lầy cũng như trong các trầm tích khác.

Sự oxy hóa các sunphua trong các trầm tích biển là một quá trình quan trọng, song còn ít hiểu biết. Có thể chỉ ra rằng, thiosunphat ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) đóng vai trò như chỗ rẽ trong quá trình tạo thành lượng lớn các sản phẩm oxy hóa của hydro sunphua, sau quá trình đó, $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ bị khử trở lại đến hydro sunphua hoặc bị oxy hóa đến sunphat (Jørgensen, 1990).

Nhờ quá trình nhiệt động học của hệ thống sunphua sắt (FeS), các muối khác có tầm quan trọng đối với hệ thống sinh học có thể bị bẫy trong các thời gian khác nhau. Trong số chúng là đồng, cadimi, kẽm và coban. Mặt khác, sự

gắn kết của các hợp chất sắt làm biến đổi photpho từ dạng không tan sang dạng hòa tan, thuận lợi cho đời sống của thực vật.

Nhìn tổng quát, chu trình lưu huỳnh trong sinh quyển diễn ra cả ở 3 môi trường: đất, nước và không khí, trong cả điều kiện hiếu khí và kỵ khí. Nguồn dự trữ của chu trình tập trung ở trong đất, còn trong không khí rất nhỏ. Chìa khóa của quá trình vận động là sự tham gia của các vi khuẩn đặc trưng cho từng công đoạn:

- Sự chuyển hóa của hydro sunphua (H_2S) sang lưu huỳnh nguyên tố, rồi từ đó sang sunphat (SO_4^{2-}) do hoạt động của vi khuẩn lưu huỳnh không màu hoặc màu xanh hay màu đỏ.

- Sự oxy hóa hydro sunphua thành sunphat lại do sự phân giải của *Thiobacillus*.

- Sunphat bị phân hủy kỵ khí để tạo thành hydro sunphua là nhờ hoạt động của vi khuẩn *Desulfovibrio*.

Lưu huỳnh nằm ở các lớp sâu trong trầm tích dưới dạng các sunphua, đặc biệt là pyrit (FeS_2), khi xâm nhập lên tầng mặt lưu huỳnh xuất hiện dưới dạng hydro sunphua với sự tham gia của các nhóm vi khuẩn kỵ khí.

Chu trình lưu huỳnh trên phạm vi toàn cầu được điều chỉnh bởi các mối tương tác giữa nước - khí - trầm tích và của các quá trình địa chất - khí hậu - sinh học.

6.6. Chu trình của các nguyên tố thứ yếu

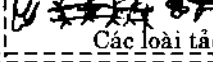
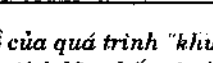
Những nguyên tố thứ yếu với nghĩa rộng, gồm các nguyên tố hóa học thực thụ và cả những hợp chất của chúng. Những nguyên tố này có vai trò quan trọng đối với sự sống, song thường không phải là những chất tham gia vào thành phần cấu trúc và ít có giá trị đối với hệ thống sống.

Những nguyên tố thứ yếu thường di chuyển giữa cơ thể và môi trường để tạo nên các chu trình như các nguyên tố dinh dưỡng khác. Tuy nhiên, nói chung, chúng là các chu trình lắng đọng.

Rất nhiều chất không thuộc các nguyên tố dinh dưỡng, nhưng cũng tập trung trong những mô xác định của cơ thể do sự tương đồng về mặt hóa học với các nguyên tố quan trọng cho sự sống. Sự tập trung nhiều khi gây hại cho cơ thể, chẳng hạn những chất phóng xạ, chì, thủy ngân...

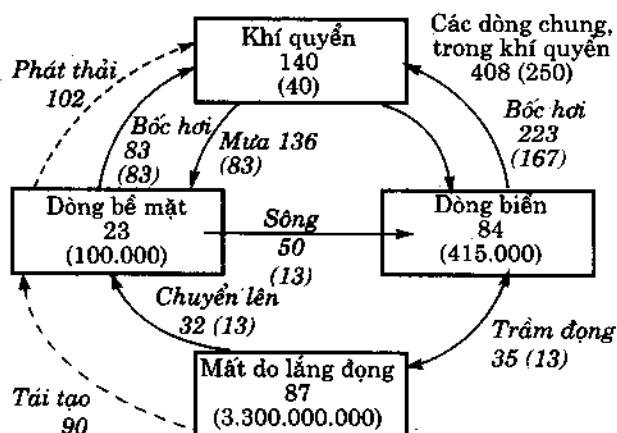
Hiện nay, các nhà sinh thái học và môi trường rất quan tâm đến các chu trình này, bởi vì sau cuộc Cách mạng công nghiệp, con người đã thải ra môi trường quá nhiều các chất mới lạ, độc hại, không kiểm soát nổi. Khi các chất tích tụ trong cơ thể, ở hàm lượng thấp sinh vật có thể chịu đựng được do các phản ứng thích nghi, song ở hàm lượng vượt ngưỡng, sinh vật khó bề tồn tại.

Tuy nhiên, cần hiểu rằng, rất nhiều chất độc hiện tại, tồn tại trong đất, trong nước... với mật độ rất thấp, không trực tiếp gây ảnh hưởng tức thời đến hoạt động sống của sinh vật ở các bậc dinh dưỡng thấp, nhưng vẫn có thể làm hại cho những sinh vật ở cuối xích thức ăn do cơ chế "khuếch đại sinh học", nghĩa là tần số tích lũy các chất độc tăng theo các bậc dinh dưỡng (hình IV.13).

Số lần khuếch đại		Hàm lượng DDT (ppm)
80.000	 Chim nước	1600
5.000	 Cá	100,00
250	 Tôm	5,00
1	 Các loài tảo	0,02
75	 Chim cổ đỏ	750,0
9	 Giun đất	90,0
1	 Đất	10,0

Hình IV.13. Sơ đồ của quá trình "khuếch đại sinh học".
Hàm lượng tích lũy chất gây hại ở các bậc dinh dưỡng trong nước và trên cạn.

Theo những tài liệu gần đây, ngoài lượng CO_2 , NO_x , SO_x , bụi... hàng năm các ngành công nghiệp còn tung vào môi trường hàng ngàn loại hóa chất, trên 2 triệu tấn chì, 80.000 tấn arsenic, khoảng 12.000 tấn thủy ngân (hình IV.14), 94.000 tấn chất thải phóng xạ và nhiều chất hữu cơ như benzen, clorometin, vinin, clorit... Trong chúng, nhiều chất có độc tính rất cao, nhưng lại tồn đọng lâu trong thiên nhiên như stronti (Sr - 90), các thuốc trừ sâu diệt cỏ có gốc photpho và clo hữu cơ, đặc biệt là DDT, 2,4 - D, 2, 4, 5T... rồi xâm nhập vào cơ thể sinh vật và con người thông qua các xích thức ăn.



Hình IV.14. Chu trình thủy ngân hiện nay so với chu trình thủy ngân trước khi xuất hiện con người (Odum, 1983).

Hình vuông-trữ lượng Hg (100tấn) và sự chuyển vận của nó (mũi tên, 100 tấn). Các số trong ngoặc đơn là khối lượng Hg có trước con người. Hai mũi tên vẽ bằng đường không liền là những con đường mới trong sự vận chuyển của Hg.

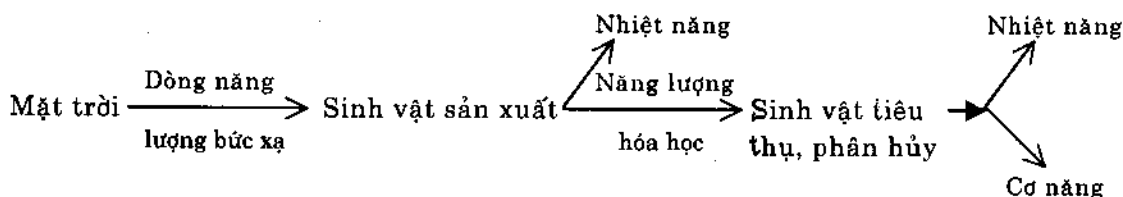
Trên đồng ruộng của chúng ta đã rung lên tiếng chuông báo động về sự lạm dụng các hóa chất độc sử dụng trong nông nghiệp, trong bảo quản hoa trái... gây ảnh hưởng xấu đến sức khỏe của con người. Những chất độc màu da cam mà Mỹ sử dụng trong cuộc chiến tranh vừa qua còn tồn đọng trong đất, trong nước và trong con người Việt Nam như một bằng chứng về tội ác không bao giờ quên được của những kẻ xâm lược đối với dân tộc ta.

7. DÒNG NĂNG LƯỢNG TRONG HỆ SINH THÁI VÀ SỰ PHÂN BỐ CỦA NĂNG SUẤT SƠ CẤP

Các hệ sinh thái hay toàn sinh quyển tồn tại và phát triển một cách bền vững là nhờ nguồn năng lượng vô tận của Mặt Trời. Sự biến đổi của năng lượng Mặt Trời thành hóa năng trong quá trình quang hợp là điểm khởi đầu của dòng năng lượng trong các hệ sinh thái. Năng lượng Mặt Trời được truyền xuống hành tinh bằng các dòng bức xạ ánh sáng.

Số lượng và cường độ chiếu sáng thay đổi theo ngày đêm và theo mùa, theo các vĩ độ và độ lệch của các vị trí trên Trái Đất so với Mặt Trời cũng như môi trường mà các chùm bức xạ phải vượt qua trước khi đạt đến bề mặt hành tinh.

Dù sao chăng nữa, chất lượng và cường độ năng lượng bức xạ cũng được biến đổi từ dạng nguyên khai sang hóa năng nhờ quá trình quang hợp của sinh vật sản xuất, rồi từ hóa năng sang cơ năng và nhiệt năng trong trao đổi chất của tế bào ở các nhóm sinh vật tiêu thụ, phù hợp hoàn toàn với các quy luật về nhiệt động học. Những biến đổi xảy ra liên tiếp như thế là chìa khóa của chiến lược năng lượng của cơ thể cũng như của hệ sinh thái:

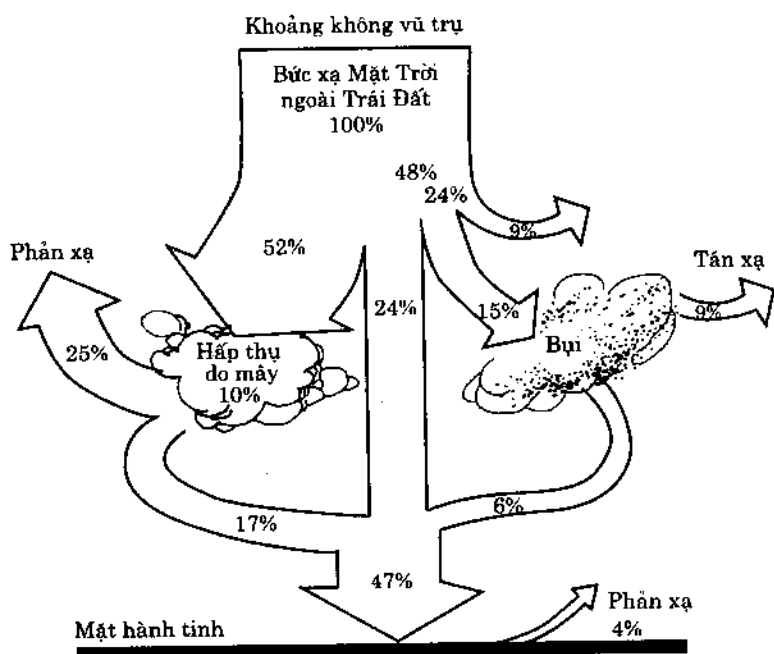


Như vậy, khác với vật chất, năng lượng được biến đổi và chuyển vận theo dòng qua các xích thức ăn rồi thoát khỏi hệ dưới dạng nhiệt, do vậy, năng lượng chỉ được sử dụng một lần, trong khi vật chất được sử dụng lặp đi, lặp lại.

7.1. Đặc trưng của năng lượng môi trường

Năng lượng Mặt Trời được chuyển xuống bề mặt Trái Đất dưới dạng sóng ánh sáng. Sinh vật sống trên đó đều chịu sự chi phối của dòng năng lượng bức xạ trực tiếp từ Mặt Trời và từ bức xạ nhiệt sóng dài của các vật thể gần. Cả 2 yếu tố trên quy định mọi điều kiện khí hậu và thời tiết trên bề mặt hành tinh (nhiệt độ không khí, bốc hơi nước tạo độ ẩm và mưa,...), còn một phần nhỏ của năng lượng bức xạ được thực vật hấp thụ và sử dụng trong quang hợp để tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp. Phần năng lượng này được đánh giá chung vào khoảng từ 0,1 đến 1,6% tổng lượng bức xạ D.M. Gates (1965) xác định rằng, bức xạ Mặt Trời xuống đến ngưỡng trên của khí quyển có cường độ $2 \text{ cal/cm}^2/\text{phút}$. Khi phải qua lớp khí quyển, cường độ đó giảm đi rất

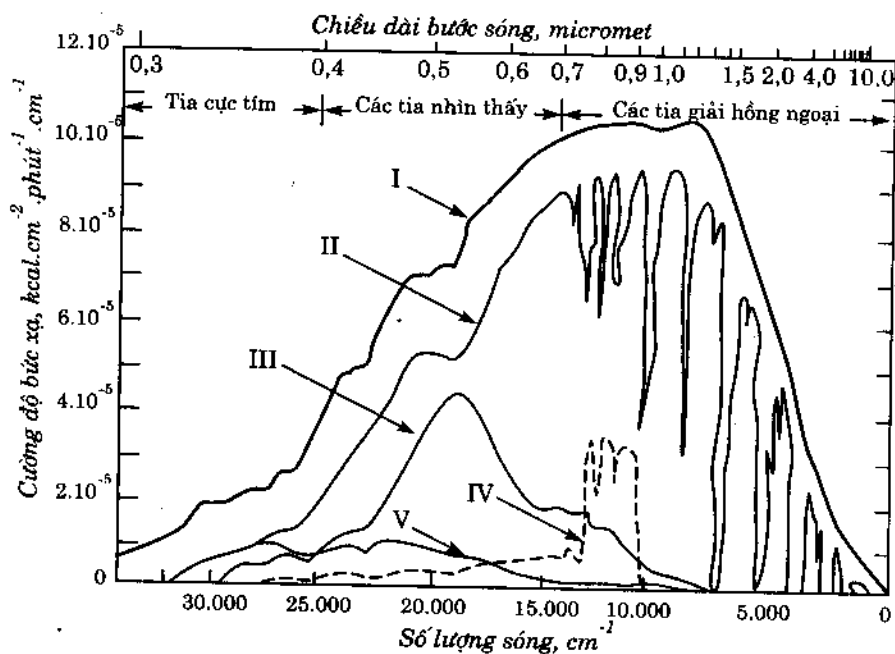
nhận được không quá 67% cường độ ban đầu, vào khoảng $1,34 \text{ cal/cm}^2/\text{phút}$. Hơn nữa, trong tầng khí quyển hỗn tạp này (hơi nước, các loại khí, bụi...), bức xạ không chỉ giảm đi một cách đơn giản mà còn biến đổi phức tạp do sự phản xạ, tán xạ... (hình IV.15) Sự suy giảm cũng rất khác nhau đối với mỗi thành phần của phổ ánh sáng. Chẳng hạn, trong ngày nhiều mây, phần ánh sáng thuộc phổ hồng ngoại thay đổi rất mạnh, trong khi đó, phần ánh sáng thuộc phổ nhìn thấy và tử ngoại lại ít biến động.



Hình IV.15. Sơ đồ về năng lượng của Mặt Trời xâm nhập xuống bề mặt Trái Đất (Kormondy, 1996).

Nói chung, năng lượng bức xạ khi đạt đến bề mặt Trái Đất trong một ngày đẹp trời (quang mây), chứa 10% bức xạ tử ngoại, 45% thuộc phổ ánh sáng nhìn thấy và 45% thuộc các tia có bước sóng nằm trong dải hồng ngoại (hình IV.16) Bức xạ tử ngoại khi xâm nhập xuống Trái Đất đã bị tầng ôzôn hấp thụ và phản xạ lại vũ trụ tới 90% tổng lượng của nó. Lượng còn lại đủ thuận lợi cho đời sống của sinh vật. Nếu tỷ lệ này tăng, nhiều hậu họa sẽ xảy ra, đe dọa đến tính mệnh của muôn loài. Bức xạ sóng dài chủ yếu tạo nhiệt và bị hấp thụ nhanh chóng, nhất là trên lớp nước mặt của đại dương. Các nghiên cứu đã xác định rằng, khoảng 99% tổng năng lượng nằm trong vùng phổ ánh sáng có bước sóng từ 0,136 đến 4,000 micron (μ); khoảng 50% nguồn năng lượng đó (gồm cả ánh sáng nhìn thấy với bước sóng 0,38 - 0,77 μ) có ý nghĩa sinh thái quan trọng đối với đời sống của sinh giới, đặc biệt đối với sinh vật sản xuất. Thực vật hấp thụ rất mạnh các tia màu lục (xanh da trời) và đỏ cũng như một lượng nhỏ những tia có bước sóng dài hơn, nằm xa phổ hồng ngoại; các tia màu lam (xanh lá cây) bị hấp thụ ít hơn, còn các tia gần phổ hồng ngoại càng ít hơn nữa. Bởi vậy, các giải bức xạ màu lam và tia gần với dải hồng ngoại thường được phản xạ trở lại tạo nên màu xanh của cây cối, của nước biển. Những bóng mát dưới tán cây là kết quả được tạo ra nhờ cây hấp thụ phần lớn bức xạ nhìn

thấy và một lượng bức xạ sóng dài hơn đôi chút, trong đó, các chất diệp lục hấp thụ rất mạnh các tia lục và đỏ (với bước sóng tương ứng 0,4 - 0,5 và 0,6 - 0,7 μ), còn nước trong lá cây và hơi nước xung quanh lá lại chọn lọc các tia có bước sóng dài hơn. Nhờ vậy, khi nước bốc hơi, thoát nhiệt, lá cây khỏi bị nung nóng dưới ánh sáng Mặt Trời, bất lợi cho quá trình quang hợp hay đời sống của cây nói chung. Ở trong nước, nước hấp thụ nhiều các tia có bước sóng dài thuộc dải hồng ngoại, song nước lại có tác dụng làm mát hơn so với điều kiện chiếu sáng ở trên cạn.



Hình IV.16. Các phổ bức xạ Mặt Trời

I - Phổ bức xạ ổn định ($2 \text{ cal/cm}^2/\text{phút}$)

II - Bức xạ nhận được trên mực nước biển ($1,34 \text{ cal/cm}^2/\text{phút}$).

III - Ánh sáng Mặt Trời đi qua bầu trời đầy mây

IV - Ánh sáng đi qua ngưỡng của thảm thực vật

V - Ánh sáng của bầu trời xanh biếc (Gastes, 1965)

Nói chung, dòng năng lượng nhiệt trong các hệ sinh thái (hay dòng năng lượng được sinh vật hấp thụ trong một ngày đêm do ánh sáng đem lại) có thể lớn hơn hay nhỏ hơn dòng từ bức xạ Mặt Trời.

Một thành phần khác của năng lượng trong môi trường là bức xạ nhiệt. Dạng này xuất hiện từ tất cả bề mặt của các vật thể mà nhiệt độ của chúng luôn cao hơn nhiệt độ không tuyệt đối. Bức xạ nhiệt không chỉ nhận được từ mặt đất, nước và thực vật mà còn từ mây, chẳng thế, những đêm đông trời quang lạnh lẽo hơn những đêm trời u ám. Dòng năng lượng nhiệt lan truyền theo mọi hướng. Do đó, lượng nhiệt được động vật sống ở ngoài trời và lá cây tiếp nhận

từ mọi phía trong ngày hè có thể vượt một số lần năng lượng bức xạ trực tiếp từ trên xuống. Thực tế, năng lượng bức xạ nhiệt được sinh vật hấp thụ hoàn hảo hơn so với năng lượng bức xạ ánh sáng. Trong ngày đêm, năng lượng nhiệt của các thủy vực ổn định hơn so với các vùng trên cạn. Ở các vực nước sâu, năng lượng nhiệt của lớp nước mặt dao động hơn so với các khối nước đáy, tuy nhiên, tổng lượng nhiệt ở đáy thường ít, nhất là ở vùng vĩ độ thấp.

Điều kiện tồn tại của sinh vật được xác định chủ yếu bởi dòng bức xạ chung, nhưng đối với năng suất sinh học của các hệ sinh thái và đối với chu trình của các yếu tố dinh dưỡng trong các hệ thì tổng bức xạ Mặt Trời xâm nhập vào sinh vật tự dưỡng có ý nghĩa và quan trọng hơn nhiều. Thực vậy, dòng bức xạ chung bị chia xẻ ra nhiều phần, tất nhiên mỗi phần đều có những đóng góp cho sự sống (bảng IV.3)

BẢNG IV.3. SỰ PHÁT TÁN NĂNG LƯỢNG BỨC XẠ MẶT TRỜI (%)
TRONG SINH QUYỂN (HULBERT, 1971)

Các dạng biến đổi	%
Phản xạ trở lại	30,0
Biến đổi trực tiếp thành nhiệt	46,0
Làm bốc hơi nước và mưa	23,0
Tạo gió, sóng, dòng	0,2
Quang hợp của thực vật	0,8

7.2. Dòng năng lượng đi qua hệ sinh thái

Trong tổng năng lượng rơi xuống hệ sinh thái thì chỉ khoảng 50% đóng vai trò quan trọng đối với sự tiếp nhận của sinh vật sản xuất, tức là phần năng lượng chủ yếu thuộc phổ nhìn thấy, hay còn gọi là "bức xạ quang hợp tích cực". Nhờ nguồn năng lượng này, thực vật thực hiện quá trình quang hợp để tạo ra nguồn thức ăn sơ cấp, khởi đầu cho các xích thức ăn. Như vậy, thực vật là sinh vật duy nhất có khả năng "đánh cắp lửa Mặt Trời" để làm nên những kỳ tích trên hành tinh: nguồn thức ăn ban đầu và dưỡng khí (O_2), những điều kiện thuận lợi, đảm bảo cho sự ra đời và phát triển hưng thịnh của mọi sự sống khác, trong đó có con người.

Thực vật tiếp nhận năng lượng Mặt Trời nhờ các vật thể mang màu (hay sắc tố). Mỗi nhóm sắc tố khác nhau thích nghi với sự hấp thụ những sóng ánh sáng khác nhau. Chẳng hạn, clorophin hấp thụ ánh sáng thuộc phổ nhìn thấy

(400 – 700 nm) với 2 vùng: xanh lam (430 nm) và đỏ (662 nm): sắc tố vàng (Carotenoid) gồm caroten và xanthophin có phổ hấp thụ tương ứng là 446 - 476 và 451 - 481 nm.

Nhóm sắc tố xanh phycobilin đặc trưng cho các thực vật ở nước. Nhóm này ưa nước nên có tên là biliprotein hay phycobiliprotein, gồm phycoerythrin và phycoxanthin.

Trong quang hợp, chlorophin tiếp nhận năng lượng của lượng tử ánh sáng để chuyển cho các phản ứng quang hóa và biến đổi chúng thành dạng năng lượng hóa học. Hàng chục loại carotenoid tham gia với tư cách huy động những tia khác nhau của phổ bức xạ cho quang hợp, đồng thời còn bảo vệ chlorophin khỏi bị phân hủy bởi ánh sáng mạnh. Tất nhiên, quá trình quang hợp, ngoài chế độ chiếu sáng còn được đảm bảo bởi nhiều yếu tố khác của môi trường như các muối dinh dưỡng, hàm lượng khí cacbon dioxid, độ pH... trong đất và trong nước.

Tuy nhiên với những thích nghi nhằm đảm bảo cho quang hợp đạt hiệu quả tối đa, thảm thực vật của các hệ sinh thái ở vĩ độ ôn đới trong ngày chỉ hấp thụ từ 100 đến 800 cal/cm², trung bình 300 - 400 cal/cm² (Reifsnnyder, Lull, 1965). Những nghiên cứu khác khẳng định rằng, các hệ sinh thái (cả trên cạn và dưới nước) chỉ biến đổi được từ 0,1 đến 1,6% tổng năng lượng bức xạ Mặt Trời. Từ năm 1940 đến nay, các nhà khoa học đã đánh giá, ở những hệ sinh thái tự nhiên, sản lượng thô ít khi tích tụ trên 3% tổng lượng bức xạ, mặc dù trên đồng ruộng thâm canh có thể đạt đến 6 - 8% (Kormondy, 1996). Hiệu suất quang hợp tính theo sản lượng thô ở những vùng đất canh tác phi nhiều vào khoảng 1- 2%, tại những vùng đất nghèo 0,1% và trung bình đối với toàn sinh quyển chỉ vào khoảng từ 0,2 đến 0,5% tổng năng lượng bức xạ.

Sản phẩm của quá trình quang hợp do thực vật tạo ra được gọi là "tổng năng suất sơ cấp" hay "năng suất sơ cấp thô" (ký hiệu là P_G). Nó bao gồm phần chất hữu cơ được sử dụng cho quá trình hô hấp của chính thực vật và phần còn lại dành cho các sinh vật dị dưỡng.

Trong hoạt động sống của mình, thực vật sử dụng một phần đáng kể tổng năng suất thô. Mức độ sử dụng tùy thuộc vào đặc tính của quần xã thực vật, vào tuổi, nơi phân bố (trên cạn, dưới nước, theo vĩ độ, độ cao...).

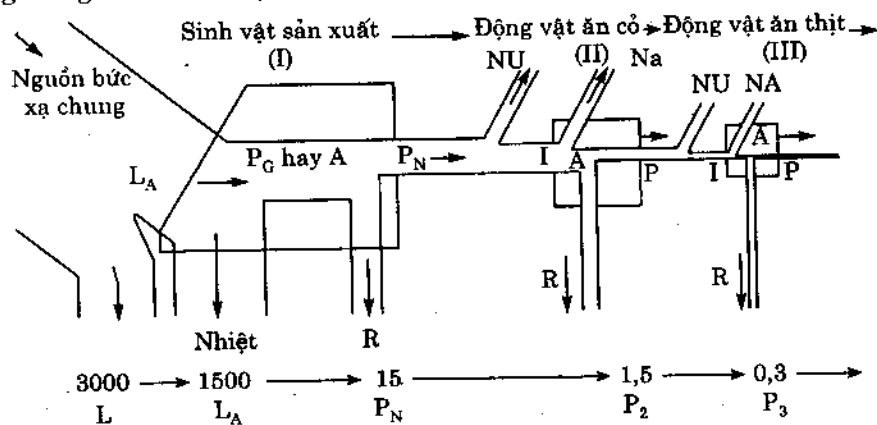
Chẳng hạn, các loài thực vật đồng cỏ còn non thường chỉ tiêu hao 30% tổng năng suất sơ cấp, còn ở đồng cỏ già lên đến 70%. Rừng ôn đới sử dụng 50 - 60%, còn rừng nhiệt đới 70 - 75%. Nhiều nghiên cứu đã đánh giá rằng, hô hấp của sinh vật tự dưỡng dao động từ 30 đến 40% tổng năng suất sơ cấp, do đó, chỉ khoảng 60 - 70% còn lại (thường ít hơn) được tích lũy làm thức ăn cho sinh vật dị dưỡng. Phần này được gọi là "năng suất sơ cấp nguyên" (ký hiệu là P_N).

Từ mức sử dụng trung bình nêu trên của sinh vật sản xuất, tổng năng suất sơ cấp nguyên tích tụ trong mô thực vật trên toàn sinh quyển được đánh giá là 6×10^{20} calo-gam/năm, trong đó 70% thuộc về các hệ sinh thái trên cạn, còn 30% được hình thành trong các hệ sinh thái ở nước, chủ yếu là các đại dương. Những hệ sinh thái nông nghiệp hiện đại đóng góp chưa vượt quá 10% của tổng năng suất nguyên toàn hành tinh, vào khoảng 10 tỷ tấn.

Năng suất nguyên, tức là phần chất hữu cơ còn lại trong thực vật, được động vật ăn cỏ sử dụng và đồng hóa để tạo nên chất hữu cơ động vật đầu tiên của xích thức ăn. Nguồn này lại tiếp tục được chia xẻ cho những loài ăn thịt, hay vật dữ sơ cấp, rồi từ vật dữ sơ cấp, vật chất và năng lượng lại được chuyển cho vật dữ thứ cấp để đến bậc dinh dưỡng cuối cùng mà xích thức ăn có thể đạt được.

Tất nhiên, trong quá trình vận chuyển như thế, vật chất và năng lượng bị hao hụt rất nhiều dưới các dạng:

- không sử dụng được (bức xạ không được hấp thụ, mai, xương cứng của động vật, gai, rễ... của thực vật...)
- sử dụng, nhưng không đồng hóa được, thải ra dưới dạng chất bài tiết ở động vật.
- mất mát dưới dạng nhiệt do quá trình hô hấp để lấy năng lượng cho hoạt động sống của sinh vật (hình IV.17 và IV.18 và IV.19)



Hình IV.17. Sơ đồ vận chuyển năng lượng trong một hệ sinh thái theo xích thức ăn với 3 bậc dinh dưỡng.

Dòng năng lượng đi như sau:

L - Tổng năng lượng bức xạ chung; *L_A* - Ánh sáng rơi vào hệ sinh thái; *P_G* - Tổng năng suất sơ cấp hay năng suất sơ cấp thô hay hiệu quả quang hợp (*A*); *P_N* - Năng suất sơ cấp nguyên (tinh); *P* - Sản lượng thứ cấp (của sinh vật tiêu thụ); *NU* - Năng lượng không được sử dụng (lãng động hay xuất khẩu); *NA* - năng lượng không được sinh vật tiêu thụ đồng hóa (chất bài tiết); *R* - Hô hấp. Những con số phía dưới - thứ tự của các đại lượng năng lượng được tích tụ ở các bậc dinh dưỡng trong quá trình vận chuyển (tính bằng Kcal/m²/ngày đêm) (Odum, 1983).

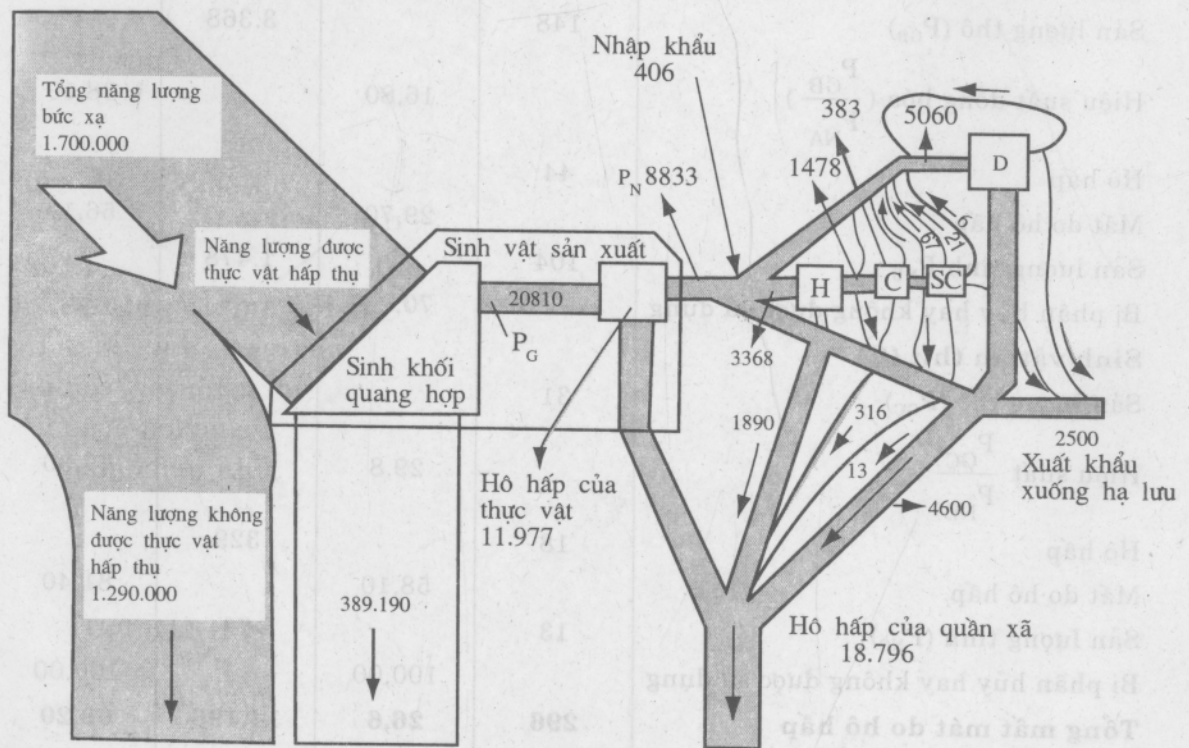
Từ những mất mát trên, năng lượng còn lại tích tụ trong cơ thể của nhóm này có thể làm thức ăn cho một nhóm khác cũng rất thay đổi ở từng bậc dinh dưỡng, phụ thuộc vào đặc tính của từng loài, nhóm loài và các điều kiện của môi trường (bảng IV.4).

BẢNG IV.4. DÒNG NĂNG LƯỢNG TRONG CÁC HỆ SINH THÁI HỒ VÀ SUỐI VÀ
HIỆU SUẤT TÍCH TỤ NĂNG LƯỢNG TRONG CÁC BẬC DINH DƯỠNG
(LINDEMAN, 1942 VÀ H. ODUM, 1957)

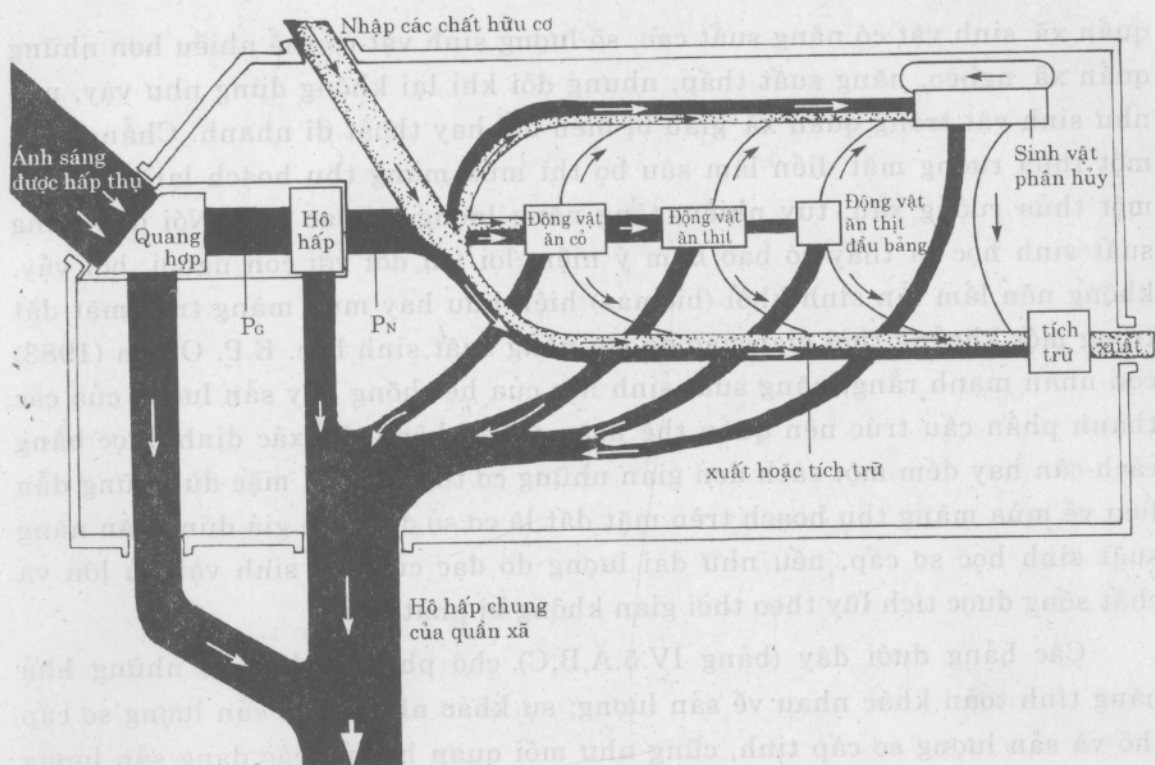
	Hồ Cedar Bog, Minnesota		Suối Silver, Florida	
	Cal/m ² /năm	(%)	Cal/m ² /năm	(%)
Bức xạ Mặt Trời (S)	1.188.720		1.700.000	
Bức xạ hữu hiệu (ES)	?		410.000	
Sinh vật sản xuất (A)				
Sản lượng thô (P _{GA})	1.113		20.810	
Hiệu suất $\left(\frac{P_{GA}}{S \text{ hay ES}} \right)$		0,10		1,2 hay 5,1
Hô hấp (R)	234		11.977	
Mất do hô hấp $\left(\frac{R}{P_{GA}} \right)$		21,00		57,60
Sản lượng tinh (P _{NA})	879		8.833	
Bị phân hủy hay không được sử dụng		83,10		61,90
Sinh vật ăn cỏ (B)				
Sản lượng thô (P _{GB})	148		3.368	
Hiệu suất đồng hóa $\left(\frac{P_{GB}}{P_{NA}} \right)$		16,80		38,10
Hô hấp	44		1.890	
Mất do hô hấp		29,70		56,10
Sản lượng tinh P _{NB}	104		1.478	
Bị phân hủy hay không được sử dụng		70,20		72,70
Sinh vật ăn thịt (C)				
Sản lượng thô (P _{GC})	31		404	
Hiệu suất $\frac{P_{GC}}{P_{NB}}$		29,8		27,30
Hô hấp	18		329	
Mất do hô hấp		58,10		81,40
Sản lượng tinh (P _{NC})	13		73	
Bị phân hủy hay không được sử dụng		100,00		100,00
Tổng mất mát do hô hấp	296	26,6	14.196	68,20
Tổng mất mát do phân hủy	310	27,9	5.060	24,30
Tổng mất mát do không được sử dụng	507	45,5	1.554	7,50

Điều hiển nhiên rằng, tổng năng lượng đi vào hệ sinh thái ngày một hao hụt khi qua mỗi bậc dinh dưỡng. Trên phạm vi toàn sinh quyển, các nhà khoa học xác định rằng, cứ chuyển từ bậc dinh dưỡng thấp sang bậc dinh dưỡng cao kế liền, trung bình năng lượng mất đi 90%, tức là năng lượng tích tụ ở bậc sau chỉ đạt 10% của bậc trước. Chính vì vậy, sống dựa vào nguồn thức ăn nào, sinh vật chỉ có thể phát triển số lượng của mình trong giới hạn của nguồn thức ăn đó cho phép. Đương nhiên, các loài cá voi "muốn" có số lượng đông hoặc đông hơn cá mập thì không thể sử dụng cá mập làm nguồn thức ăn mà phải chuyển xuống dinh dưỡng bằng các loại thức ăn gần với nguồn thức ăn ban đầu giàu có: cá con, giáp xác, (*Euphausia*)

Hình IV.17 chỉ mô tả dòng năng lượng đi qua 3 bậc dinh dưỡng của xích thức ăn theo mạch thẳng. Trong thực tế, năng lượng trong hệ sinh thái di chuyển rất phức tạp: xuất, nhập khỏi hệ, vào hệ, được sử dụng bởi nhiều nhóm sinh vật trong chuỗi (xích) thức ăn chăn nuôi, phế liệu và thảm thấu. Các kênh chuyển vận và biến đổi năng lượng phức tạp như thế được H.T Odum (1957) nghiên cứu rất kỹ ở suối Bạc (Silver Springs) và mô tả trong hình IV.18. Từ đó ông đưa ra một mô hình tổng quát hơn, (hình IV.19).



Hình IV.18. Dòng năng lượng của suối Bạc, Florida ($\text{cal}/\text{m}^2/\text{năm}$)
 C - Sinh vật ăn thịt đầu tiên, D - sinh vật phân hủy, H - sinh vật ăn cỏ,
 SC - sinh vật ăn thịt thứ cấp (Odum, 1957)



Hình IV.19. Mô hình các dòng năng lượng của một hệ sinh thái tổng quát (Odum, 1959)

Mô hình trên khi được sử dụng cho các hệ sinh thái khác nhau cần thiết có những thay đổi cho phù hợp. Trong mô hình ta có thể nhận biết được một cách rõ ràng về "đầu vào" và "số phận" của năng lượng. Nguồn năng lượng ở đây có được là sản phẩm của quá trình quang hợp và nhập khẩu các sinh vật và chất hữu cơ từ ngoài. Tổng năng lượng của 2 nguồn này cuối cùng phải cân bằng với các đầu ra khác của toàn hệ thống. Mỗi một khung vuông, mỗi một kênh (với gam màu khác nhau) và kích thước to nhỏ khác nhau tùy thuộc vào giá trị đo đạc thực tế. Mô hình này được các nhà sinh thái học thường ứng dụng trong các nghiên cứu của mình.

7.3. Sự phân bố của năng lượng sơ cấp trong sinh quyển

Thực vật tạo nên nguồn thức ăn sơ cấp cho mọi sinh vật dị dưỡng. Sức sản xuất sơ cấp hay thứ cấp của các hệ sinh thái hoặc một phần bất kỳ của chúng đều được xác định như tốc độ, với nó năng lượng được đồng hóa bởi sinh vật sản xuất hay sinh vật tiêu thụ.

Nói chung, năng suất sinh học (productivity) của một hệ sinh thái là khả năng hay điều kiện tốt đảm bảo cho sự thành tạo năng suất hay là mức độ giàu có, phì nhiêu của hệ. Trong một quần xã sinh vật giàu có hay một

quần xã sinh vật có năng suất cao, số lượng sinh vật có thể nhiều hơn những quần xã nghèo, năng suất thấp, nhưng đôi khi lại không đúng như vậy, nếu như sinh vật trong quần xã giàu bị biến đổi hay thoát đi nhanh. Chẳng hạn, một thửa ruộng mật điển lăm sâu bọ thì mùa màng thu hoạch lại thấp hơn một thửa ruộng xấu, tuy nhiên, tổng năng lượng lại cao hơn. Nói đến năng suất sinh học ta thấy có bao hàm ý niệm lợi ích đối với con người, bởi vậy, không nên lầm lẫn sinh khối (biomas) hiện hữu hay mùa màng trên mặt đất trong một khoảng thời gian nào đó với năng suất sinh học. E.P. Odum (1983) còn nhấn mạnh rằng, năng suất sinh học của hệ thống hay sản lượng của các thành phần cấu trúc nên quần thể hoàn toàn không thể xác định được bằng cách cân hay đếm một cách đơn giản những cơ thể có mặt, mặc dù những dẫn liệu về mùa màng thu hoạch trên mặt đất là cơ sở để đánh giá đúng đắn năng suất sinh học sơ cấp, nếu như đại lượng đo đạc của các sinh vật đủ lớn và chất sống được tích lũy theo thời gian không bị phát tán.

Các bảng dưới đây (bảng IV.5.A,B,C) cho phép ta làm rõ những khả năng tính toán khác nhau về sản lượng; sự khác nhau giữa sản lượng sơ cấp thô và sản lượng sơ cấp tinh, cũng như mối quan hệ của các dạng sản lượng với sự xâm nhập của năng lượng Mặt Trời. Nhớ lại rằng, thực vật chỉ hấp thụ 50% tổng năng lượng bức xạ (chủ yếu trong vùng ánh sáng nhìn thấy), lớn nhất cũng chỉ trên 5% năng lượng đó (hay 10% tổng bức xạ) có thể chuyển thành sản phẩm quang hợp trong điều kiện thuận lợi. Sau đó, một phần đáng kể (không ít hơn 20% thường khoảng 50%) của nguồn thức ăn tiềm tàng được hình thành do quang hợp lại bị thực vật sử dụng trong hô hấp.

BẢNG IV.5. QUAN HỆ GIỮA BỨC XẠ MẶT TRỜI CHIẾU XUỐNG HỆ SINH THÁI VÀ NĂNG SUẤT SINH HỌC SƠ CẤP (ODUM, 1983)

A - Sự sử dụng năng lượng (%)				
Các giai đoạn hình thành năng lượng	1	2	3	4
	Tổng lượng bức xạ	Hấp thụ của sinh vật sản xuất	Sản lượng sơ cấp thô	Sản lượng sơ cấp tinh
- Tối đa	100	50	5,0	4,0
- Trung bình trong điều kiện thuận lợi	100	50	1,0	0,5
- Trung bình toàn sinh quyển	100	< 50	0,2	0,1

B. Hiệu suất (%)			
Các giai đoạn	Tối đa	Trung bình trong điều kiện thuận lợi	Trung bình đối với sinh quyển
1 - 2	50,0	50,0	< 50,0
1 - 3	5,0	1,0	0,2
2 - 3	10,0	2,0	0,4
3 - 4	80,0	50,0	50,0
1 - 4	4,0	0,2	0,1
C. Tính bằng kcal/m ² /năm (làm tròn số)			
Năng lượng bức xạ		Năng suất sơ cấp thô	Năng suất sơ cấp tinh
1.000.000: Tối đa		50.000	40.000
Trung bình trong điều kiện thuận lợi		10.000	5.000
Khởi đại dương và vùng bán khô hạn		1.000	500
Trung bình đối với sinh quyển		2.000	1.000

Đối với mặt đất, năng suất sơ cấp phân bố tập trung chủ yếu ở trên bề mặt, ở dưới sâu rất ít (hình IV.20). Hơn nữa, trong vùng vĩ độ thấp sinh khối

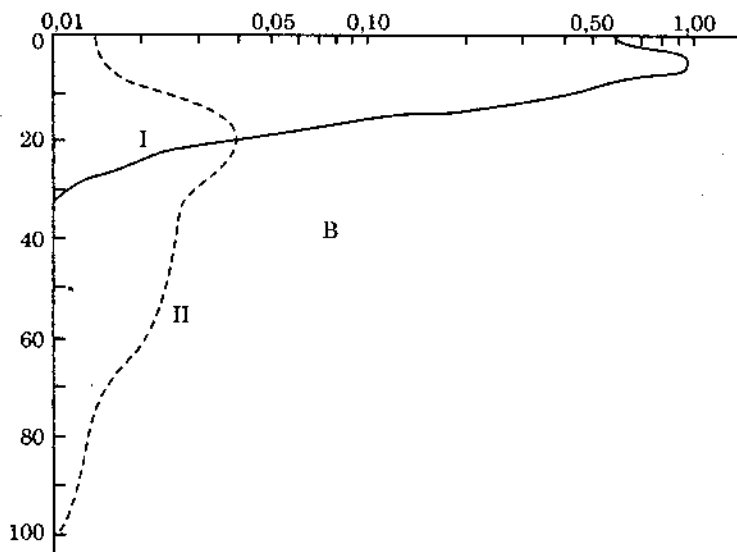
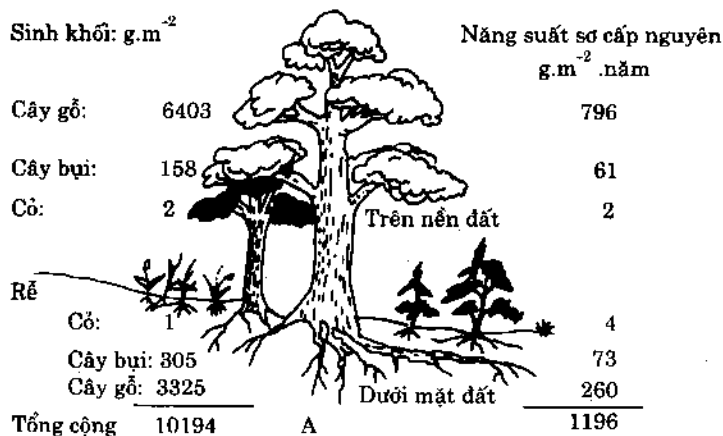
Hình IV. 20. Sự phân bố theo chiều thẳng đứng của năng suất sơ cấp và sinh vật lượng của rừng (A) và biển (B).

Có sự tương phản rất lớn trong sự quay vòng vật chất giữa biển và lục địa. Tỷ số B/P ở biển khoảng 2-4 ngày đêm, còn trên cạn - 9 năm.

I: Vùng nước gần bờ (sản lượng P = 11 kcal / m² / ngày đêm, còn sinh khối B = 40 kcal / m²);

II: Khởi đại dương (P = 1 kcal / m² / ngày đêm; B = 2kcal / m²).

A: Theo tài liệu của R.H.Whittaker, G.M.Woodwell (1969) đối với rừng thông-sồi còn non; B: Theo tài liệu của R.I.Currie (1958) đối với phần Đông Bắc Đại Tây Dương (Dẫn từ E.D.Odum, 1983).



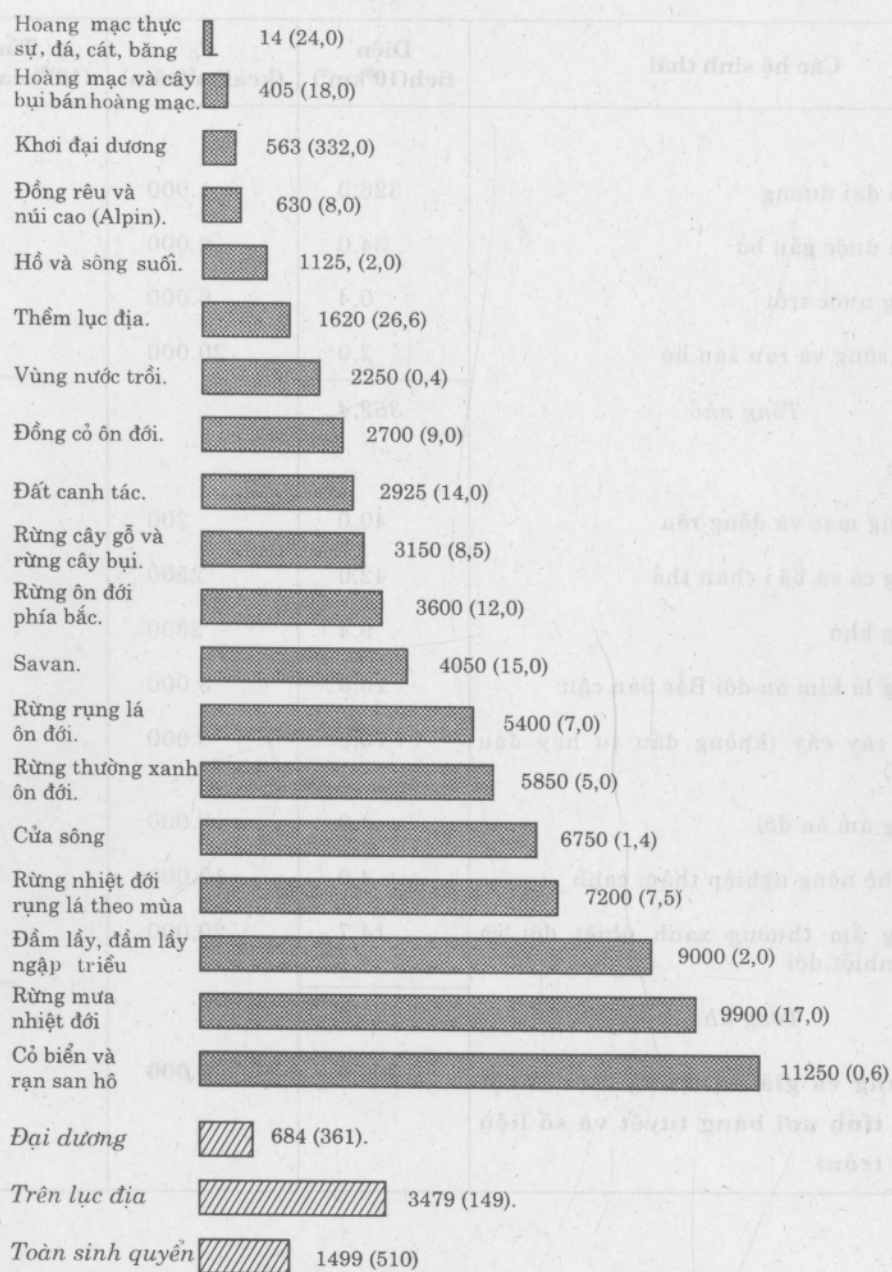
trên mặt đất cao hơn so với vùng vĩ độ trung bình. Ngược lại, dưới mặt đất, sinh khối thực vật ở vùng vĩ độ trung bình lại cao hơn so với vùng vĩ độ thấp. Dương nhiên, trong quá trình phân huỷ, lớp đất màu mỡ của vùng vĩ độ trung bình dày hơn rất nhiều so với vùng thuộc vùng vĩ độ thấp. Do vậy, ở vùng nhiệt đới xích đạo, nếu rừng bị chặt trắng, những trận mưa rào sẽ nhanh chóng rửa trôi lớp đất mỏng màu mỡ này, và trời nắng, nhất là vào mùa khô, nước bốc hơi còn kéo lên bề mặt những oxyt sắt, nhôm... làm cho đất bị kết vón trở thành đá ong hoá. Tuy nhiên, ở vùng vĩ độ thấp, nền nhiệt cao quanh năm, độ ẩm và lượng mưa lớn nên năng suất sinh học của các hệ sinh thái tự nhiên rất cao (bảng IV.6).

Ở biển và đại dương sự sống phân bố theo chiều thẳng đứng sâu hơn, dĩ nhiên, tầng quang hợp chỉ nằm ở lớp nước được chiếu sáng, tập trung ở độ sâu nhỏ hơn 100 m, thường ở 50-60 m, tùy thuộc vào độ trong của khối nước. Nước gần bờ độ trong thấp, song giàu muối dinh dưỡng do dòng lục địa mang ra, còn nước ở khơi có độ trong cao, nhưng nghèo muối. Do đó, năng suất sơ cấp trong vùng nước nông thêm lục địa trở nên giàu hơn. Năng suất sơ cấp của các vực nước thuộc vĩ độ trung bình cao hơn nhiều so với vùng nước thuộc các vĩ độ thấp vì ở các vĩ độ thấp, khối nước quanh năm bị phân tầng, ngăn cản sự luân chuyển muối dinh dưỡng từ đáy lên bề mặt, trừ những khu vực nước trồi (Upwelling). Ngược lại, ở vĩ độ ôn đới, khối nước trong năm có thể được xáo trộn từ 1 đến 2 lần, tạo điều kiện phân bố lại nguồn muối dinh dưỡng trong toàn khối nước.

Đánh giá năng suất sinh học sơ cấp được tiến hành rất sớm bởi Justus von Liebig (1862). Khi dựa trên một chỉ số duy nhất (năng suất đồng cỏ trung bình phủ trên bề mặt toàn cầu) ông đánh giá năng suất sơ cấp trong sinh quyển là $500\text{g/m}^2/\text{năm}$ theo khối lượng khô, tức là khoảng 10^{11} tấn/năm. Con số này gần với sự đánh giá của Lieth, whittaker (1975) là 118×10^9 tấn/năm (bảng IV.6 và hình IV.21).

**BẢNG IV.6: ĐÁNH GIÁ NĂNG SUẤT SƠ CẤP CỦA CÁC HỆ SINH THÁI TRONG
SINH QUYỂN (DẪN TỪ O.DUM, 1983)**

Các hệ sinh thái	Diện tích (10 ⁶ km ²)	P _G (kcal/m ² /năm)	Tổng P _G (10 ¹⁶ kcal/m ² /năm)
Biển:			
Khởi đại dương	326,0	1.000	32,6
Khối nước gần bờ	34,0	2.000	6,8
Vùng nước trôi	0,4	6.000	0,2
Cửa sông và rạn san hô	2,0	20.000	4,0
<i>Tổng nhỏ</i>	<i>362,4</i>		<i>43,6</i>
Trên cạn:			
Hoang mạc và đồng rêu	40,0	200	0,8
Đồng cỏ và bãi chăn thả	42,0	2500	10,5
Rừng khô	9,4	2500	2,4
Rừng lá kim ôn đới Bắc bán cầu	10,0	3.000	3,0
Đất cây cầy (không đầu tư hay đầu tư ít)	10,0	3.000	3,0
Rừng ẩm ôn đới	4,9	8.000	3,9
Các hệ nông nghiệp thâm canh	4,0	12.000	4,8
Rừng ẩm thường xanh nhiệt đới và cận nhiệt đới	14,7	20.000	29,0
<i>Tổng nhỏ</i>	<i>135,0</i>		<i>57,4</i>
Tổng chung và giá trị trung bình ở cột 2 (không tính nơi băng tuyết và số liệu được làm tròn)	500,0	2.000	100,0



Hình IV.21. Tốc độ trung bình năm của sản lượng sơ cấp nguyên.
 Các con số là số Calo/m²/năm, còn số trong ngoặc đơn là
 diện tích được tính bằng triệu km² (Whittaker, 1975).

8. SỰ PHÁT TRIỂN VÀ TIẾN HÓA CỦA HỆ SINH THÁI

8.1. Những khái niệm

Sự phát triển của hệ sinh thái còn được gọi là "diễn thế sinh thái" (ecological succession). Diễn thế sinh thái là quá trình biến đổi của hệ sinh thái từ trạng thái khởi đầu (hay tiên phong) qua các giai đoạn chuyển tiếp để đạt được trạng thái ổn định cuối cùng, tồn tại lâu dài theo thời gian. Đó là trạng thái đỉnh cực (climax).

Trong quá trình diễn thế xảy ra những thay đổi lớn về cấu trúc thành phần loài, các mối quan hệ sinh học trong quần xã... tức là quá trình giải quyết các mâu thuẫn phát sinh trong nội bộ quần xã và giữa quần xã với môi trường, đảm bảo về sự thống nhất toàn vẹn giữa quần xã và môi trường một cách biện chứng. Sự diễn thế xảy ra do những biến đổi của môi trường vật lý, song dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quần xã sinh vật, và do những biến đổi của các mối tương tác cạnh tranh-chung sống ở mức quần thể. Như vậy, trong quá trình này, quần xã giữ vai trò chủ đạo, còn môi trường vật lý xác định đặc tính và tốc độ của những biến đổi, đồng thời giới hạn phạm vi của sự phát triển đó.

Nếu không có những tác động ngẫu nhiên thì diễn thế sinh thái là một quá trình định hướng, có thể dự báo được. Một cánh đồng hoang đương nhiên, lâu ngày sẽ trở thành trảng cây bụi rồi biến thành rừng, một ao hồ nông theo thời gian sẽ bị lấp đầy thành đồng cỏ rồi phát triển thành rừng.

Dựa trên những tiêu chuẩn xác định (như động lực, giá thể, ...) diễn thế sinh thái được xếp thành các dạng sau đây:

Nếu dựa vào động lực của quá trình thì diễn thế chia thành 2 dạng: nội diễn thế (autogenic succession) và ngoại diễn thế (allogenic succession).

Ngoại diễn thế xảy ra do tác động hay sự kiểm soát của lực hay yếu tố bên ngoài. Chẳng hạn, một cơn bão đổ bộ vào bờ, hủy hoại một hệ sinh thái nào đó, buộc nó phải khôi phục lại trạng thái của mình sau một khoảng thời gian. Sự cháy rừng hay cháy đồng cỏ cũng kiểm soát luôn quá trình diễn thế của rừng và đồng cỏ,...

Nội diễn thế được gây ra bởi động lực bên trong của hệ sinh thái. Trong quá trình diễn thế này loài ưu thế của quần xã đóng vai trò chìa khóa và thường làm cho điều kiện môi trường vật lý biến đổi đến mức bất lợi cho mình, nhưng lại thuận lợi cho sự phát triển của một loài ưu thế khác, có sức cạnh tranh cao hơn thay thế. Nói một cách khác trong quá trình nội diễn thế, loài ưu thế là loài "tự đào huyệt chôn mình". Sự thay thế liên tiếp các loài ưu thế trong quần xã cũng chính là sự thay thế liên tiếp các quần xã này bằng

các quần xã khác cho đến quần xã cuối cùng, cân bằng với điều kiện vật lý - khí hậu toàn vùng. Hiểu theo quan điểm này thì quần xã đỉnh cực không phải hoàn toàn ổn định theo thời gian, mà vẫn có những biến đổi, tuy những biến đổi đó diễn ra rất chậm chạp mà đời người không đủ dài để có thể chứng kiến được những "nhảy vọt" có thể xảy ra trong tương lai xa xôi của sinh quyển.

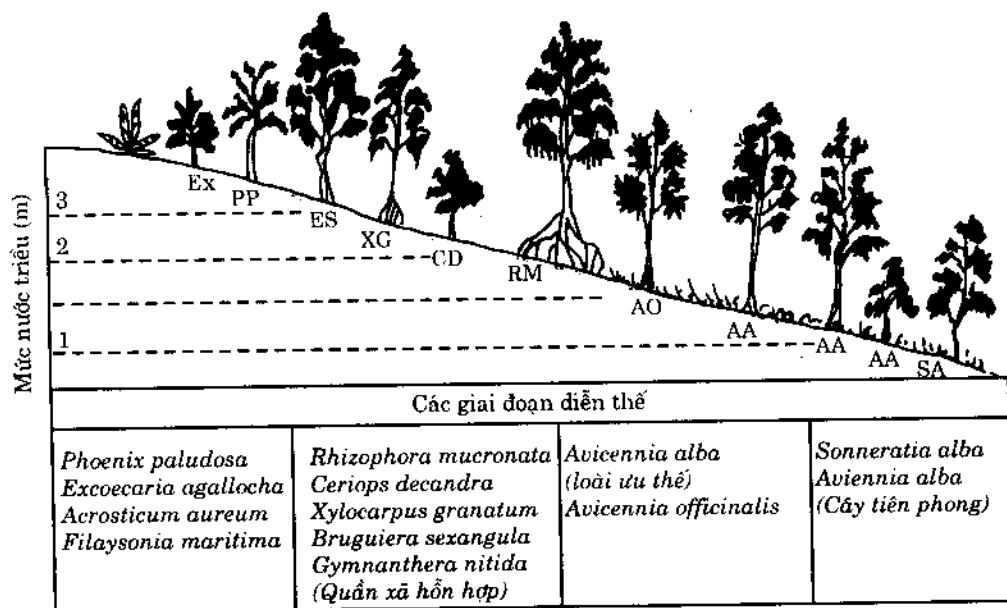
Nếu dựa vào "giá thể" thì diễn thế gồm 2 dạng: diễn thế sơ cấp (hay nguyên sinh) và diễn thế thứ cấp (hay thứ sinh).

Diễn thế thứ cấp xảy ra trên một nền mà trước đó từng tồn tại một quần xã, nhưng đã bị tiêu diệt. Chẳng hạn, nương rẫy bỏ hoang lâu ngày, cỏ rồi trảng cây bụi phát triển và lâu hơn nữa, rừng cây gỗ xuất hiện thay thế.

Diễn thế sơ cấp, ngược với trường hợp trên, xảy ra trên một nền mà trước đó chưa hề tồn tại một quần xã sinh vật nào. Chẳng hạn, sau khi nham thạch núi lửa đông đặc và nguội đi, do quá trình phong hóa, vùng đất "mới" ra đời, làm nền cho sự quần tụ và phát triển kế tiếp của các quần xã sinh vật. Diễn thế sơ cấp được nhà sinh học người Anh A.G. Tansley (1935) mô tả, trở thành ví dụ kinh điển trong sinh thái học. Khi nghiên cứu các đảo và hệ thực vật của đảo, ông ghi nhận rằng, trên những tảng đá trần, do bị phong hóa, được phủ bởi lớp cám bụi của nó. Bụi và độ ẩm tạo nên môi trường thuận lợi cho sự phát triển của nấm. Nấm mốc trong hoạt động sống lại sản sinh ra những sản phẩm sinh học mới làm biến đổi giá thể khoáng ở đó và khi chúng chết đi góp nên sự hình thành mùn, môi trường thích hợp đối với sự nảy mầm và phát triển của bào tử rêu. Rêu phát triển và tàn lụi, đất được thành tạo và trên đó là sự phát triển kế tiếp của các quần xã cỏ, cây bụi, rồi cây gỗ khép tán thành rừng. Khuynh hướng diễn thế được xác định bởi phức hợp quần thể các loài trong phạm vi môi trường vật lý cho phép. Ví dụ như, trong vùng quá lạnh hay quá khô hạn, giai đoạn rừng chẳng bao giờ đạt tới. Các quần xã thực vật bậc cao có chăng chỉ gồm những cây bụi hoặc những loài của hệ thực vật nguyên sơ.

Sự diễn thế của cây rừng ngập mặn (Mangroves) ở vùng cửa sông nhiệt đới Nam Bộ cũng là một ví dụ sinh động cho loại diễn thế này. Ở cửa sông các bãi bùn còn lũng nhùng, yếm khí... không thích hợp cho đời sống nhiều loài thực vật, duy có bần trắng (*Sonneratia alba*), mắm trắng (*Avicennia alba*)... là những cây tiên phong đến bám trụ ở đây. Sự có mặt và phát triển của chúng làm cho nền đất được củng cố và tôn cao, đặc biệt ở giai đoạn trưởng thành, quần xã này đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự xuất hiện của các loài mắm lười dòng (*A. officinalis*), tiếp sau là đước (*Rhizophora mucronata*), dà quánh (*Ceriops decandra*), xu vối (*Xylocarpus granatum*), vẹt khang (*Burquiera sexangula*), dây mủ (*Gymnanthera nitida*),... phát triển, hình thành nên một quần xã hỗn hợp rất ưu thế. Trong điều kiện đó, các cây tiên phong không cạnh tranh nổi phải tàn lụi và lại di chuyển ra ngoài. Đất ngày

một cao và chặt lại, độ muối giảm dần... khi tiến ra biển. Điều đó làm cho quần xã rừng hỗn hợp trên cũng suy tàn ngay trên mảnh đất xâm lược sau một thời kỳ ổn định để rồi lại theo gót cây tiên phong chinh phục vùng đất mới. Ở phía sau, điều kiện môi trường lại thích hợp cho sự cư trú và phát triển hưng thịnh của các nhóm thực vật khác như chà là (*Phoenix paludosa*), giả (*Excoecaria agallocha*), thiên lý biển (*Finlaysonia maritima*). ... Xa nữa về phía lục địa là những thảm thực vật nước ngọt, đặc trưng cho vùng đất chua phèn (Hình IV.22).



Hình IV.22. Sơ đồ về sự diễn thế sơ cấp của thảm thực vật ngập mặn ở vùng cửa sông Balai, Bến Tre (Phan Nguyễn Hồng và nnk., 1993).

Nếu dựa vào mối quan hệ giữa sự tổng hợp (P) và phân hủy (R) các chất hữu cơ của quần xã sinh vật, diễn thế lại chia thành 2 dạng khác: diễn thế tự dưỡng và diễn thế dị dưỡng.

Diễn thế tự dưỡng là sự phát triển được bắt đầu từ trạng thái với sản xuất hay sự tổng hợp các chất vượt lên quá trình phân hủy các chất, nghĩa là $P/R > 1$, còn diễn thế dị dưỡng ngược lại, được bắt đầu ở trạng thái $P/R < 1$. Cần nhớ rằng, trong diễn thế tự dưỡng với P lớn hơn R thì hệ sinh thái đang tích lũy chất hữu cơ và sinh khối (B), do đó, tỉ số B/P, B/R hoặc B/E (ở đây $E = P + R$, trong đó E là tổng năng suất sơ cấp) sẽ tăng, tương ứng là sự giảm của tỷ số P/B. Những ví dụ về diễn thế tự dưỡng và dị dưỡng có nhiều, chẳng hạn, sự diễn thế của rừng ngập mặn nêu trên và một hồ nước thải tương ứng. Giai đoạn đầu tiến hóa của sinh quyển cũng là kiểu diễn thế dị dưỡng (sẽ đề cập ở chương sau).

Những dạng diễn thế được phân chia ở trên xảy ra tùy thuộc vào những hoàn cảnh cụ thể, vào đặc tính riêng biệt của từng hệ sinh thái, trong một số không ít trường hợp, chúng có quan hệ với nhau, tác động lẫn nhau. Chẳng hạn, trong nội diễn thế, quần xã đang phát triển hướng đến trạng thái cân bằng lại xuất hiện một lực từ ngoài (bã o, cháy, lụt...) gây hủy hoại tiến trình, buộc quần xã gần như phải làm lại từ những khâu bị hủy hoại, thậm chí từ đầu. Nói đúng hơn, ngoại diễn thế kìm hãm quá trình phát triển của nội diễn thế, làm quần xã được "hồi xuân". Những lực hình thành trong nội diễn thế được mô tả như một quá trình bên trong hay mối liên hệ ngược, về mặt lý thuyết, nó thúc đẩy hệ thống vận động về trạng thái cân bằng, còn lực ngoại diễn thế như một kích thích từ bên ngoài lên quá trình, đưa hệ thống quay ngược trở lại, tức là làm thay đổi hướng phát triển chiến lược của cả hệ thống ngược với nội diễn thế (Odum, 1983). Nếu lực tác động từ bên ngoài mang tính chu kỳ hoặc do đặc tính của chính quần xã mà sự hủy hoại xảy ra ít nhiều đều đặn qua các thời kỳ chuyển tiếp thì sự diễn thế trong hoàn cảnh đó mang tính chu kỳ hay được gọi là "diễn thế có chu kỳ". Chẳng hạn, sự diễn thế của thảm thực vật lá cứng (chaparan) trong vùng khí hậu khô hạn gây ra do nạn cháy xảy ra có chu kỳ.

8.2. Quá trình diễn thế và những khuynh hướng biến đổi của các chỉ số sinh thái liên quan đến quá trình đó

Như trên đã đề cập, diễn thế sinh thái được khởi đầu từ quần xã tiên phong rồi trải qua các quần xã trung gian để đạt đến trạng thái ổn định cuối cùng. Đó là dãy diễn thế. Đi đôi với quá trình diễn thế của thảm thực vật là sự biến đổi một cách phù hợp của khu hệ động vật, từ những động vật không xương sống đến những loài động vật có xương sống có kích thước lớn, sống dưới mặt đất, sống trên mặt đất hay trên cây... Đối với động vật thì thảm thực vật không chỉ là nơi sống mà còn là nơi sinh sản, là nguồn dinh dưỡng. Sự gắn bó này là máu thịt thông qua mối quan hệ dinh dưỡng, theo quy luật "rau nào, sâu ấy", "bọ nẹt, dế cùi"...

Quá trình diễn thế đã được mô tả bằng nhiều ví dụ ở những phần trên về kiểu diễn thế nguyên sinh. Trong phần này, chúng ta có thể xem xét một ví dụ về diễn thế thứ cấp trong một vùng ở Đông Nam Hoa Kỳ được E.P. Odum (1959) dẫn ra bằng bảng đối với các loài chim sống trong đó (bảng IV.7).

BẢNG IV.7. DIỄN THỂ THỨ CẤP CỦA VÙNG NÚI ĐÔNG NAM HOA KỲ (ODUM, 1959)

Hệ thực vật ưu thế	Cỏ đa dạng	Cây thân thảo	Cây thân thảo và cây bụi			Rừng thông			Số dễ (Đỉnh cực)
Tuổi của các giai đoạn (năm)	1-2	2-3	15	20	25	35	60	100	150-200
Thành phần loài chim với mật độ không thấp hơn 5 loài ở mỗi giai đoạn									
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>Ammodramus savannarum</i>	10	30	25						
<i>Sturnella neglecta</i>	5	10	15	2					
<i>Spizella pusilla</i>			35	48	25	8	3		
<i>Geothlipus trichas</i>			15	18					
<i>Icteria virens</i>			5	16					
<i>Richmondia cardinalis</i>			5	4	9	10	14	20	23
<i>Pipilio erythrophthalmus</i>			5	8	13	10	15	15	
<i>Aimophila aestivalis</i>				8	6	4			
<i>Dendroica discolor</i>				6	6				
<i>Vireo griceus</i>				8		4	5		
<i>Dendroica pinus</i>					16	34	43	55	
<i>Piranga rubra</i>					6	13	13	15	10
<i>Troglodytes lydvicianus</i>						4	5	20	10
<i>Parus carolinensis</i>						2	5	5	5
<i>Poliophtila caerulea</i>						2	13		13
<i>Sitta pusilla</i>							2	5	
<i>Contopus virens</i>							10	1	3
<i>Colibria sp.</i>							9	10	10
<i>Parus bicolor</i>							6	10	15
<i>Vireo flavifrons</i>							3	5	7
<i>Wilsonia citrina</i>							3	30	11

Tiếp bảng VI.7

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
<i>Vireo olivaceus</i>							3	10	43
<i>Dendrocopus villosus</i>							1	3	5
<i>D. pubescens</i>							1	2	5
<i>Myiarchus crinitis</i>							1	10	6
<i>Hylocichla mustelina</i>							1	5	23
<i>Coccyzus americanus</i>								1	9
<i>Mniotilta varia</i>									8
<i>Oporornis formosus</i>									5
<i>Empidonax virescens</i>									5
Tổng số (kể cả các loài hiếm gặp không đưa vào bảng)	15	40	110	136	87	93	158	239	228

Trong quá trình tự diễn thế, những khuynh hướng thay đổi các đặc tính chủ yếu của hệ sinh thái cũng được E.P Odum (1969) tổng kết lại trong 6 phạm trù lớn với 23 điểm, thể hiện ở 2 trạng thái: đang phát triển và trạng thái đỉnh cực (bảng IV.8)

BẢNG IV.6: CÁC KHUYNH HƯỚNG TRONG SỰ PHÁT TRIỂN CỦA HỆ SINH THÁI (E.P. ODUM, 1969)

Những thuộc tính của hệ sinh thái	Giai đoạn chưa thành thực	Giai đoạn thành thực
(1)	(2)	(3)
A. Chiến lược năng lượng của quần xã sinh vật		
Sinh lượng thô và hô hấp của quần xã (P/R)	≥ 1	≈ 1
Sản lượng thô và sinh vật lượng (P/B)	Cao	Thấp
Sinh vật lượng/đơn vị dòng năng lượng (B/E)	thấp	cao
Sản lượng nguyên (hoa lợi) của quần xã	cao	thấp
Các xích thức ăn	Đường thẳng (chủ yếu ăn cỏ)	Kiểu mạng (chủ yếu ăn phế liệu)
B. Cấu trúc của quần xã		
Tổng vật chất hữu cơ	nhỏ	lớn
Chất dinh dưỡng vô cơ	Ngoại sinh học	Nội sinh học
Đa dạng: giàu về loài	thấp	cao
Đa dạng: tính bình quân	thấp	cao
Đa dạng sinh hóa	thấp	cao
Tính hỗn tạp về sự phân tầng và phân lớp (đa dạng về kết cấu)	Được tổ chức kém	Được tổ chức tốt

Tiếp bảng IV.8

(1)	(2)	(3)
C. Lịch sử đời sống		
Đặc trưng hóa về ổ sinh thái	rộng	hẹp
Kích thước của cơ thể	nhỏ	lớn
Chu kỳ sống	ngắn, đơn giản	dài, phức tạp
D. Chu trình các chất dinh dưỡng		
Nhịp điệu trao đổi chất dinh dưỡng (cơ thể và môi trường)	nhanh	chậm
Vai trò của mùn bã (detrit) trong sự tái tạo	không quan trọng	quan trọng
E. Áp lực chọn lọc		
Dạng tăng trưởng	Tăng trưởng nhanh, chọn lọc "r"	Kiểm tra ngược, chọn lọc "k"
Sản phẩm của quá trình sản xuất	số lượng	chất lượng
F. Cân bằng chung (homeostatic)		
Cộng sinh trong	Kém phát triển	Phát triển
Bảo tồn chất dinh dưỡng	nghèo	tốt
Tính ổn định (chống lại sự xáo động từ bên ngoài)	kém	tốt
Entropy	cao	thấp
Thông tin	thấp	cao

Như vậy, rõ ràng là, quá trình phát triển tiến hóa của hệ sinh thái diễn ra do:

- Những biến đổi của các điều kiện môi trường vật lý dưới sự kiểm soát chặt chẽ của quần xã sinh vật.

- Cấu trúc lại thành phần loài và số lượng cá thể của từng loài phù hợp với mối quan hệ cạnh tranh-chung sống giữa những loài cấu trúc nên quần xã trong điều kiện cân bằng mới của quần xã với môi trường. Dương nhiên, sự diễn thế diễn ra từ từ qua từng giai đoạn và có định hướng.

Về mặt logic, có thể xác nhận rằng, trong diễn thế có sự đóng góp của các quá trình xảy ra ở cả mức hệ thống và cả mức quần thể. Tuy nhiên, trong sinh thái học hiện đại, những vấn đề này cũng như một số quan niệm khác về diễn thế vẫn chưa hoàn toàn thống nhất và tiếp tục được tranh cãi giữa các trường phái khoa học.

8.3 Khái niệm về đỉnh cực (climax)

Một hệ sinh thái hay một quần xã trong quá trình diễn thế nếu không bị những yếu tố hủy hoại tác động vào thì cuối cùng cũng sẽ đạt được trạng thái ổn định. Ở giai đoạn này, những quần thể quan trọng cũng ổn định, mức sinh-tử, cả dòng năng lượng và sinh khối đều nằm trong trạng thái cân bằng, sản lượng và sự "nhập khẩu" của hệ cân bằng với tổng lượng hô hấp và "xuất khẩu" của hệ. Các khuynh hướng biến đổi của hệ thống đã được miêu tả và chỉ ra ở bảng IV.8.

Ở đây, cần nhấn mạnh rằng, quần xã đỉnh cực hầu như ít có khuynh hướng làm biến đổi môi trường.

Thực tế, tổ chức phức tạp, cấu trúc hữu cơ đa dạng và sự trao đổi chất ở điều kiện cân bằng đã tạo cho hệ thống khả năng chống đỡ với những biến động của môi trường vật lý và khả năng tồn tại lâu dài. Song điều cần nhớ rằng, quần xã cao đỉnh không tĩnh mà nó vẫn biến đổi một cách rất chậm chạp và những biến đổi đó sẽ xảy ra nhanh nếu môi trường, cả môi trường vật lý và sinh học có những biến động lớn. Chẳng hạn, một số năm trước, cây thích (*Acer sp.*) là loài phổ biến của rừng đỉnh cực thuộc phần lớn các vùng phía đông Bắc Mỹ, nhưng chúng bị hủy hoại do nấm nên ở rừng đỉnh cực hiện tại trong vùng, những cây ưu thế trước đó (*Acer sp.*) đã được thay bằng loài ưu thế khác (Keeton and Gould, 1993).

Ở một phần thời gian xảy ra quá trình diễn thế khó có thể phân biệt rạch ròi giữa giai đoạn đỉnh cực và các giai đoạn sớm gần nó.

Theo Keeton và nnk., (1993) trong nhiều thập kỷ, nhiều nhà sinh thái học Hoa Kỳ cho rằng, tất cả các quá trình diễn thế trong một không gian rộng lớn đều quy tụ vào một dạng đỉnh cực, nghĩa là chỉ có một kiểu quần xã đỉnh cực chung (monoclimax) cho toàn vùng, những quần xã ưu thế đang tồn tại

theo thời gian rồi cũng sẽ quy về đỉnh cực chung đó. Do vậy, rừng sồi chỉ ở đông bắc Mỹ và quần xã vân xam trắng - linh xam thơm ở một số vùng thuộc Canada mới được xem là các quần xã đỉnh cực.

Phần lớn các nhà sinh thái học hiện đại đã phủ nhận quan điểm monoclimax. Họ cho rằng, sự tập trung của các loài đặc trưng đối với một quần xã đã biết chính là sản phẩm của những điều kiện môi trường địa phương. Môi trường này ổn định lâu dài thì quần xã sống trên đó cũng ổn định lâu dài, tạo nên các dạng đỉnh cực địa phương hay đỉnh cực thổ nhưỡng đặc trưng cho điều kiện thổ nhưỡng-khí hậu riêng của vùng.

Ranh giới giữa những quần xã trên một dãy liên tục thường khó phân định vì chúng là những bộ phận của dãy, biến đổi từ từ. Do đó, sự khác nhau giữa các quần xã đỉnh cực trong phần lớn các vùng khác nhau chỉ là tương đối và không thật rõ ràng. Như vậy, hiển nhiên sẽ không có một đỉnh cực chung nào cho một vùng rộng lớn, nhất là trong đó xuất hiện những điều kiện thổ nhưỡng - khí hậu không hoàn toàn giống nhau. Tuy nhiên, gán tất cả các quần xã đỉnh cực của một vùng rộng lớn vào một đỉnh cực chung, duy nhất cũng có hiệu quả trong nhiều trường hợp, đặc biệt khi nghiên cứu những biến đổi về cấu trúc các quần xã theo gradient của các yếu tố môi trường.

Chương V

SINH QUYỂN VÀ CÁC KHU SINH HỌC (BIOME)

1. SỰ TIẾN HÓA CỦA SINH QUYỂN VÀ THẾ GIỚI SINH VẬT

Trái Đất là một hành tinh kỳ diệu trong hệ Thái Dương vì trên đó sự sống đang diễn ra rất sôi động.

Sự sống bao quanh Trái Đất tạo nên sinh quyển. Đó là một hệ sinh thái khổng lồ, duy nhất, bao gồm tất cả các hệ sinh thái trên cạn và dưới nước. Chúng gắn bó với nhau bằng chu trình vật chất và dòng năng lượng trên phạm vi toàn cầu. Sinh quyển đã trải qua quá trình phát triển tiến hóa hàng tỷ năm để đạt trạng thái cân bằng ổn định. Song, ngày nay con người và hoạt động của họ đang làm cho sinh quyển bị thương tổn, có hại cho muôn vật và cho chính con người.

1.1. Sự ra đời và tiến hóa của sinh quyển

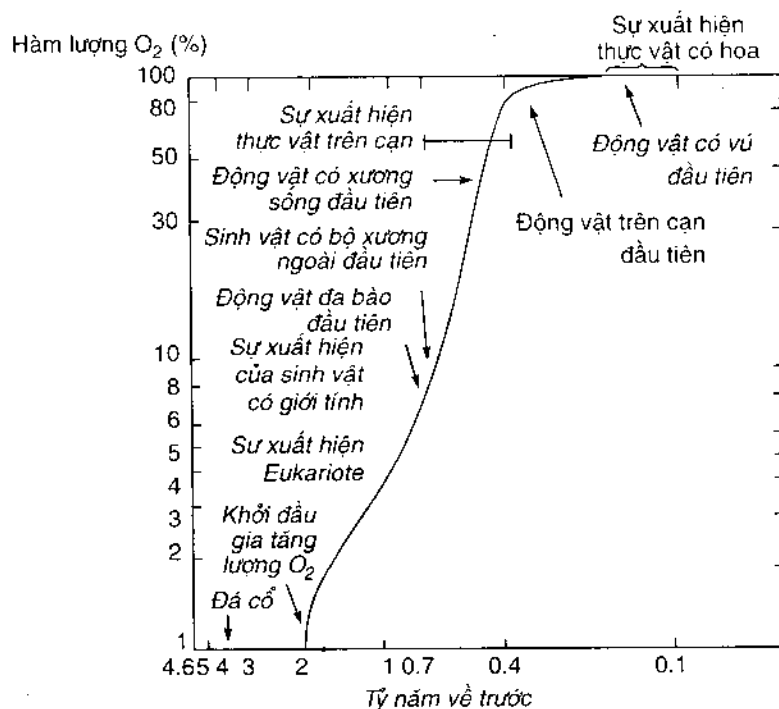
Khi sự sống chưa xuất hiện, Trái Đất còn là một hành tinh chết. Bao quanh nó là quyển khí đầy nitơ, hydro, cacbon dioxyt, amoniac, clo, ôxít lưu huỳnh, hơi nước... do núi lửa phun ra. Từ Mặt Trời, tia tử ngoại chiếu tràn trề xuống bề mặt hành tinh. Nhờ đó, hơi nước bị phân ly, tạo ra một lượng oxy rất không đáng kể và sự tiến hóa hóa học được khởi đầu. Nhiều chất hữu cơ phức tạp như axit amin, một thành phần quan trọng để cấu tạo nên các hệ thống sống nguyên thủy, xuất hiện. Lớp ozon hình thành tuy rất mỏng, song kết hợp với tầng nước đã dẹt nên bức màn chắn tia tử ngoại rất hiệu quả, tạo điều kiện thuận lợi cho sự sống đầu tiên ra đời ở vùng nước nông của đại dương cổ, cách chúng ta chừng 3 tỷ năm. Những mầm sống nguyên sơ là những thể kỵ khí, tương tự như nấm men, đã tồn tại suốt một thời gian dài đầy khắc nghiệt nhờ năng lượng kiếm được bằng con đường lên men. Hiệu suất của dạng hô hấp này rất thấp so với hô hấp hiếu khí nên mầm sống nguyên thủy không thể tiến hóa xa hơn giai đoạn tồn tại của cơ thể Prokaryote. Sau đó, có lẽ, áp lực của sự chọn lọc tự nhiên do thiếu nguồn thức ăn hữu cơ đã thúc đẩy sự xuất hiện quá trình quang hợp. Nhờ vậy, lượng oxy tăng lên đạt đến 3-4% của mức hiện nay hay khoảng 0,6% của khí quyển. Bề mặt hành tinh có những biến đổi lớn, từ tiến hóa hóa học sang tiến hóa sinh

học, từ tiến hóa dị dưỡng sang kiểu tiến hóa tự dưỡng nhờ sự ra đời và phân bố nhanh chóng của cơ thể Eukaryote trên bề mặt các đại dương. Tiếp theo, thực vật đã tiến chiếm lục địa. Hô hấp hiếu khí và nguồn thức ăn sơ cấp ngày một phong phú, tạo khả năng cho sự ra đời và phát triển của những sinh vật đa bào phức tạp. Ở kỷ Cambri, sự bùng nổ tiến hóa của các dạng sống mới xảy ra như thân lỗ, san hô, thân mềm, rong biển, tổ tiên của thực vật có hạt và động vật có dây sống.

Trong các giai đoạn khác nhau của nguyên đại Cổ sinh (Palaeozoi), cuộc sống dưới nước và trên cạn trở nên đông đúc. Hàm lượng khí oxy dần đạt được mức như hiện nay (20% thể tích khí quyển), chế độ tự dưỡng thay thế cho chế độ dị dưỡng và trở nên thống trị trên hành tinh (Hình V.1 và bảng V.1) Sự phát triển ồ ạt của thực vật trên cạn đủ đảm bảo cho sự xuất hiện những nhóm động vật lớn như Bò sát cổ đại, Chim, Thú và cuối cùng, một triệu năm trước đây con người ra đời.

Sự tiến hóa của sinh vật như các nhà khoa học đã phác thảo, dẫn đến những biến đổi và thúc đẩy sự tiến hóa của môi trường vật lý và hóa học. Nhờ đó, sinh quyển được khai sinh và tiến hóa.

Sinh quyển là một vùng sống mỏng, đạt đến độ cao 6-7 km so với mặt biển, trên 10 km ở độ sâu cực đại của đại dương và vài chục mét dưới mặt đất, bao gồm 350.000 loài thực vật, trên 1,3 triệu loài động vật đã được xác định và hàng hà sa số các loài vi sinh vật. Chúng tạo nên sự cân bằng với nhau và với môi trường, đưa đến trạng thái ổn định của toàn sinh quyển.



Hình V.1. Sự tiến hóa của sinh quyển và quyển oxy của nó. Biên niên sử của các sự kiện tiến hóa sinh học trên phong biến đổi của oxy (Claud, 1978).

BẢNG V.1. CÁC NIÊN ĐẠI ĐỊA CHẤT VÀ SỰ XUẤT HIỆN CỦA CÁC THÀNH PHẦN SỐNG THEO BIÊN NIÊN SỬ CỔ PHÁT SINH CHỦNG LOẠI (ODUM, 1983)

Rất thấp →	Tăng nhanh → Ổn định ở mức cao → Giảm → Ổn định ở mức thấp → Tăng →					Trạng thái dao động cân bằng			Năng suất sơ cấp		
• Khí là chính	Tảo lục và khuẩn lam có màng xenuloz → Coccolitophorida vỏ đá vôi là chủ yếu					Tảo silic và sinh vật vỏ đá vôi			Sinh vật nổi đại dương		
• Chỉ có các cơ thể đơn bào	Sự xuất hiện và tiến hóa nhanh của sinh vật đa bào		Sự xuất hiện của động vật có xương sống và thực vật cạn		Sự tiến hóa của động vật và thực vật bậc cao			Sự phát triển nhanh chóng của con người	Sự tiến hóa chung của sinh quyển		
• Chỉ có sinh vật kỵ khí	Sự xuất hiện và bùng nổ của sinh vật quang hợp		Tăng số lượng của các loài động vật ăn thực vật và lắng đọng canxi sinh học		Sự phát triển rất mạnh của động vật máu nóng trên cạn						
• Khí quyển ở dạng khử	Khí quyển ở dạng oxy hóa		Hình thành nhiên liệu hóa thạch								
Tiền Cambri pЄ	Cambri Є	Ordovic O	Silua S	Devon D	Carbon C	Permi P	Trias T	Jura J	Creta K	P - Q †	Các niên đại địa chất
	Palaeozoi					Mesozoi			Kainozoi		
4000	1000	500	400	300	200	100	0	(Triệu năm về trước)			

1.2. Sự tiến hóa của sinh vật và đa dạng sinh học

1.2.1. Sự tiến hóa của sinh vật

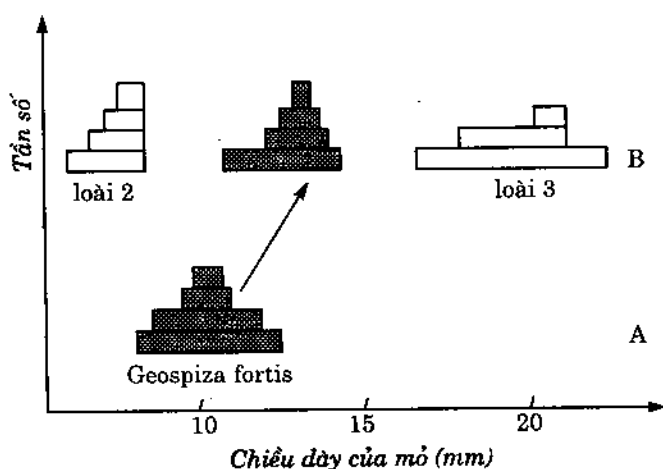
Sự tiến hóa bao gồm cả chọn lọc tự nhiên của Darwin và đột biến gen ở mức loài được rộng rãi các nhà khoa học thừa nhận. Song, cho đến nay cũng chưa có sự thống nhất về cơ chế của nó, đặc biệt vai trò tương đối nào của 3 cơ chế chủ yếu: chọn lọc, đột biến và tính ngẫu nhiên; vai trò nào của sự chọn lọc ở các mức tổ chức sinh học cao (đồng tiến hóa và sự chọn lọc nhóm).

Từ thời Darwin, nói chung, các nhà sinh học đã cho rằng, sự biến đổi tiến hóa là một quá trình chậm chạp, diễn ra từ từ, kể cả những đột biến nhỏ nhất và sự chọn lọc tự nhiên liên tục nhằm đảm bảo tính ưu thế trong cạnh tranh ở mức loài. Song, vấn đề trong biên niên sử cổ phát sinh chủng loại không tìm được các dạng trung gian, buộc những nhà nghiên cứu cổ phát sinh phải công nhận thuyết "cân bằng gián đoạn". Theo lý thuyết này, trong một thời kỳ dài các loài không biến đổi về trạng thái nguồn gốc của mình trong tiến hóa cân bằng. Theo thời gian, cân bằng này bị đứt đoạn, khi đó quần thể nhỏ sẽ tách khỏi loài gốc và nhanh chóng phát triển thành loài mới, nhưng lúc này về mặt cổ phát sinh chủng loại lại không tìm được những dạng chuyển tiếp. Loài mới có thể rất khác loài gốc. Điều đó cho phép chúng có thể

chung sống với nhau, không chen ép nhau hoặc có thể không chung sống, cả hai đều bị chết. Học thuyết tiến hóa gián đoạn không chỉ ra được vai trò cạnh tranh loại trừ ở mức cá thể cũng như động lực của quá trình. Đến nay cũng chưa rõ cái gì có thể là nguyên nhân phân chia quần thể một cách thành công để tạo nên một đơn vị mới cách ly về di truyền.

Các loài sống trong những vùng địa lý khác nhau hoặc bị ngăn cách bởi chướng ngại không gian được gọi là loài "khác vùng phân bố" (allopatric) hay còn gọi là loài dị hình. Nếu những loài sống trong cùng một địa phương thì chúng được gọi là loài "cùng vùng phân bố" (sympatric) hay còn gọi là loài đồng hình. Sự hình thành loài allopatric được coi như cơ chế chủ yếu của sự hình thành loài mới. Theo quan điểm truyền thống, 2 phần của 1 quần thể giao phối tự do với nhau cũng có thể bị cách ly về không gian (sống trên các đảo hay ở 2 bên sườn núi cao). Theo thời gian, sự cách ly đó đủ đạt để có được sự cách ly về di truyền nếu như chúng không có cơ hội tiếp xúc với nhau (không có sự trao đổi gen). Điều đó cho phép chúng tồn tại như những loài riêng biệt trong các ổ sinh thái khác nhau. Đôi khi, những khác nhau đó có thể tăng lên do sự dịch chuyển các dấu hiệu. Nếu vùng phân bố của 2 loài gần nhau về nguồn gốc lại chống chéo lên nhau thì ở chúng xuất hiện sự phân ly (divergent) theo một hay một số dấu hiệu về hình thái, sinh lý hay tập tính trong vùng giao nhau đó, còn sự đồng quy (convergent) của 2 loài đó lại xuất hiện trong các phần không chống chéo, trên đó mỗi loài sống riêng biệt. L.L Brown và E.O.Wilson (1956) đã giải thích những hiện tượng và cho ví dụ về dịch chuyển các dấu hiệu theo kiểu tương tự như trên.

Nhiều tài liệu tích lũy được đều khẳng định rằng, để hình thành loài mới cũng không nhất thiết cần có sự cách ly địa lý khắc nghiệt và còn cho rằng, sự hình thành loài cùng vùng phân bố (sympatric) là hiện tượng phổ biến và đóng vai trò quan trọng hơn so với quan niệm kinh điển đã nêu ở trên (hình V.2). Ta có thể thấy ngay trong một vùng địa lý, các quần thể cũng bị cách ly về di truyền do những đặc trưng riêng về tập tính và về sinh sản (sinh sản đơn độc



Hình V.2. Kích thước của mỏ chim *Geospiza fortis* sống trên một hòn đảo của quần đảo Galapagos không có cạnh tranh (A) và trên 2 đảo cùng với những loài khác của *Geospiza*, chúng cạnh tranh nhau (B). Sự tăng kích thước của mỏ do cạnh tranh là ví dụ về sự chuyển dịch các dấu hiệu (Lack, 1947; được dẫn ra bởi Odum, 1983).

hay tập đoàn, sinh sản dinh dưỡng...), cũng như do các nguyên nhân khác (sự ăn mòn bởi vật dữ...). Và như vậy, những bộ phận khác nhau của quần thể theo thời gian, sẽ tích lũy những khác biệt đến mức đủ làm cho chúng cách ly nhau trong sinh sản.

Các khảo sát chỉ ra rằng, trên các đảo khác nhau thuộc quần đảo Galapagos, trong điều kiện phân ly từ một dạng tổ tiên chung, ở chim xuất hiện những nhóm loài hoàn chỉnh: Chúng đã từng trải qua sự thích nghi phóng xạ nghiêm ngặt và các ổ sinh thái đa dạng của đảo đã được "lấp đầy" bởi những loài được phân bố lại. Trong số những loài hiện đại có những loài ăn côn trùng, mỏ mảnh; những loài mỏ dày ăn hạt ở dưới đất và trên cây; những loài mỏ lớn và mỏ nhỏ, thậm chí có một loài mỏ giống với mỏ chim gõ kiến, mặc dầu loài này phải cạnh tranh với chim gõ kiến, nhưng vẫn sống sót khi trên đảo loài gõ kiến này vắng mặt.

Một ví dụ khác về chọn lọc tự nhiên nhanh gây ra do con người. Đó là "mâu công nghiệp". Tác nhân này đã "quét" cho bướm một màu đen trong những vùng công nghiệp phát triển ở nước Anh. Nhờ vậy, trên các thân cây trong vùng bướm bị "bôi đen" sống sót tốt hơn so với những bướm trắng do chim ăn bướm khó phát hiện (Kettlewell, 1956)

Chọn lọc nhân tạo: Đó là sự chọn lọc gây ra do con người với mục đích làm cho các loài thích nghi với nhu cầu của mình. Thuần hóa các loài động, thực vật không chỉ làm cho chúng biến đổi về mặt di truyền mà còn tạo nên dạng hồ sinh đặc biệt giữa người và vật được thuần hóa (Odum, 1983).

Chọn lọc nhân tạo đem lại lợi ích cho con người, nhưng cũng làm hại cho thiên nhiên và sinh giới do sự thất thoát gen ra môi trường hoang dã, đem đến sự suy thoái cho loài, giảm mức đa dạng sinh học của các hệ sinh thái.

Đồng tiến hóa: Đó là kiểu tiến hóa của các quần xã sinh vật, nghĩa là quá trình tiến hóa của các mối tương tác giữa các sinh vật mà trong đó sự trao đổi thông tin di truyền giữa các nhóm rất hạn chế hoặc hoàn toàn không có, bao gồm cả các tác động có chọn lọc của 2 nhóm lớn với nhau, phụ thuộc vào nhau một cách mật thiết về mặt sinh thái như thực vật và động vật ăn cỏ, động vật lớn và vi sinh vật sống cộng sinh với nhau, ký sinh và vật chủ, vật dữ-con mồi...

Những nghiên cứu của L.P.Brower và nnk (1968) chỉ ra rằng, bướm nhung (*Danaus plexippus*) thích nghi với cách đồng hóa glucosit rất độc từ thực vật mà không một loài khác nào dám sử dụng để làm thức ăn. Song nhờ ăn chất độc này mà cả sâu và bướm của loài này cũng không bị các chim khác ăn thịt. Như vậy, trong quá trình tiến hóa, bướm không chỉ kiếm được nguồn thức ăn ổn định (không bị cạnh tranh), đồng thời còn tránh được sự săn bắt của các loài chim ăn côn trùng.

Đồng tiến hóa còn gặp nhiều trong thiên nhiên như sự phát triển của các cây bao bắp và sự vươn dài cổ và chân của hươu cao cổ. Con người càng nâng cao độc tính của thuốc diệt côn trùng thì trên đồng ruộng lại xuất hiện càng nhiều những côn trùng kháng thuốc.

Chọn lọc nhóm: Khi mô tả tính đa dạng và phức tạp tới mức ngạc nhiên của sinh giới, các nhà khoa học đã cho rằng, chọn lọc nhóm còn gây tác động vượt lên mức loài và sự đồng tiến hoá.

Chọn lọc nhóm là kiểu chọn lọc tự nhiên trong các nhóm sinh vật mà chúng không nhất thiết phải liên quan chặt chẽ với nhau bằng các mối tương tác bắt buộc. Về mặt lý thuyết, chọn lọc nhóm mang tính đào thải hay duy trì ở tần số thấp những tính trạng có thể bất lợi đối với sự sống sót của các cá thể phải mang gen riêng biệt trong quần thể loài, nhưng lại có giá trị chọn lọc trong nội bộ quần thể và quần xã. Chọn lọc nhóm bao gồm những lợi ích mà cá thể nhận được khi nó tham gia hoàn thiện tổ chức của quần xã, nơi cần cho sự tồn tại lâu dài của chính cá thể đó.

D.S.Wilson (1980) đã nêu ra khái niệm về chọn lọc nhóm. Theo ông, các quần thể thường tiến hóa bằng cách kích thích hay kìm hãm các quần thể khác mà chúng có vai trò chi phối sự thích nghi riêng biệt của mình. Trong trường hợp như thế, ở những khoảng thời gian tiến hóa khác nhau, sự thích nghi của cá thể là sự phản ánh các tác động riêng biệt của mình lên quần xã và những phản ứng của quần xã lên sự có mặt của quần thể đó. Nếu những phản ứng ấy đủ mạnh thì chỉ những loài gây tác động có lợi lên quần xã sẽ tồn tại lâu dài. Wilson đưa ra những bằng chứng rằng, chọn lọc nhóm được làm giảm nhẹ bởi sự chọn lọc giữa các phần của quần thể có liên quan chặt chẽ với nhau về mặt di truyền, đồng thời ông cũng đi đến nhận xét tương tự về tính 2 mặt trái ngược nhau của sự thích nghi của cá thể và quần xã trong các quần xã sinh vật và giữa lợi ích cục bộ và cộng đồng trong xã hội con người. Vì vậy, theo thời gian tính căng thẳng của các mối tương tác vật dữ-con mồi, ký sinh-vật chủ cũng giảm bớt và dường như trong quá trình chọn lọc nhóm những "báo động" để kìm hãm vật dữ và vật ký sinh tránh khỏi sự khai thác quá mức con mồi và vật chủ của mình đã được hình thành và phát triển.

Mặc dù chọn lọc nhóm chưa hẳn đã gây nên sự hoài nghi, nhưng mức độ ảnh hưởng của nó lên quá trình tiến hóa còn chưa thật rõ ràng. Một số người (Saunders và Ho, 1976) cho rằng, do tính phức tạp của môi trường nên không thể chỉ giải thích sự tiến hóa của các loài bằng sự chọn lọc ở mức loài và cá thể mà phải bằng sự chọn lọc ở mức cao hơn như sự chọn lọc nhóm... song, G.C.Williams (1966), S.Levin và Mayr (1981)... lại phủ định và cho rằng, chưa hẳn, chọn lọc nhóm đã là một trong các cơ chế chủ yếu của quá trình tiến hóa.

1.2.2. Tiến hóa đồng quy và song song của các loài và sự hình thành các loài đồng hình

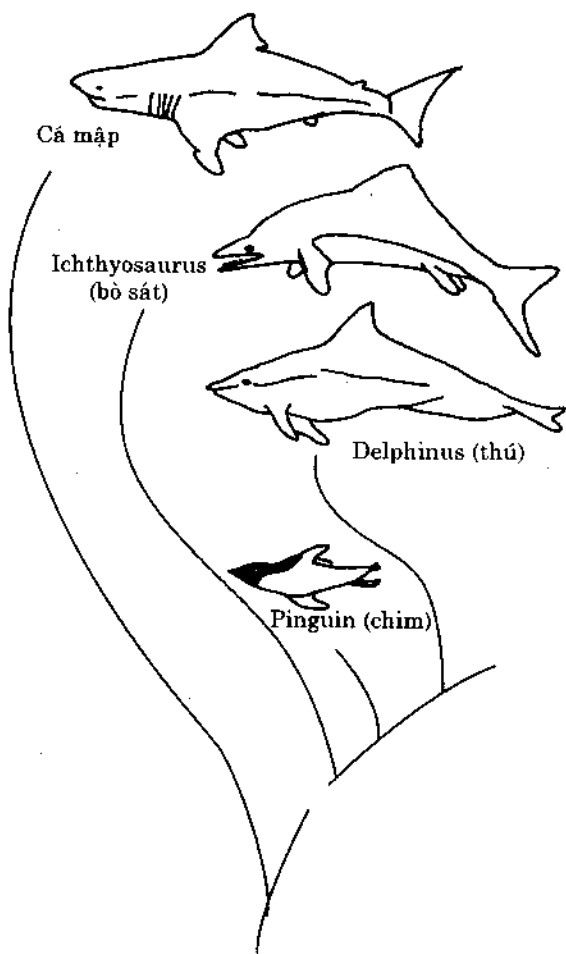
Trong mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường ta thường gặp những sinh vật thuộc các nhóm phát sinh chủng loại (phyletic) khác nhau nhưng lại giống nhau cả về hình dạng và tập tính, sống trong những điều kiện môi trường như nhau. Sự giống nhau như thế đã bác bỏ ý kiến cho rằng, mỗi một môi trường chỉ tồn tại một và chỉ một loài sinh vật mà thôi. Các bằng chứng tiến hóa chỉ ra rằng, do sự phân ly ngày một xa của các dòng tiến hóa, một số sinh vật đã mất đi sự tương đồng (homologous) về cấu trúc bên trong của cơ thể đã từng có từ một tổ tiên chung, để có được sự giống nhau một cách tương tự (analogous) về hình dạng bên ngoài hoặc tập tính của chúng.

Quá trình tiến hóa làm xuất hiện các hiện tượng trên được gọi là tiến hóa đồng quy.

Nhiều động vật *nekton* cỡ lớn thuộc 4 nhóm rất khác nhau về nguồn gốc, nhưng lại rất giống nhau về hình dạng, chẳng hạn, cá, bò sát, chim và thú (hình V.3). Sự

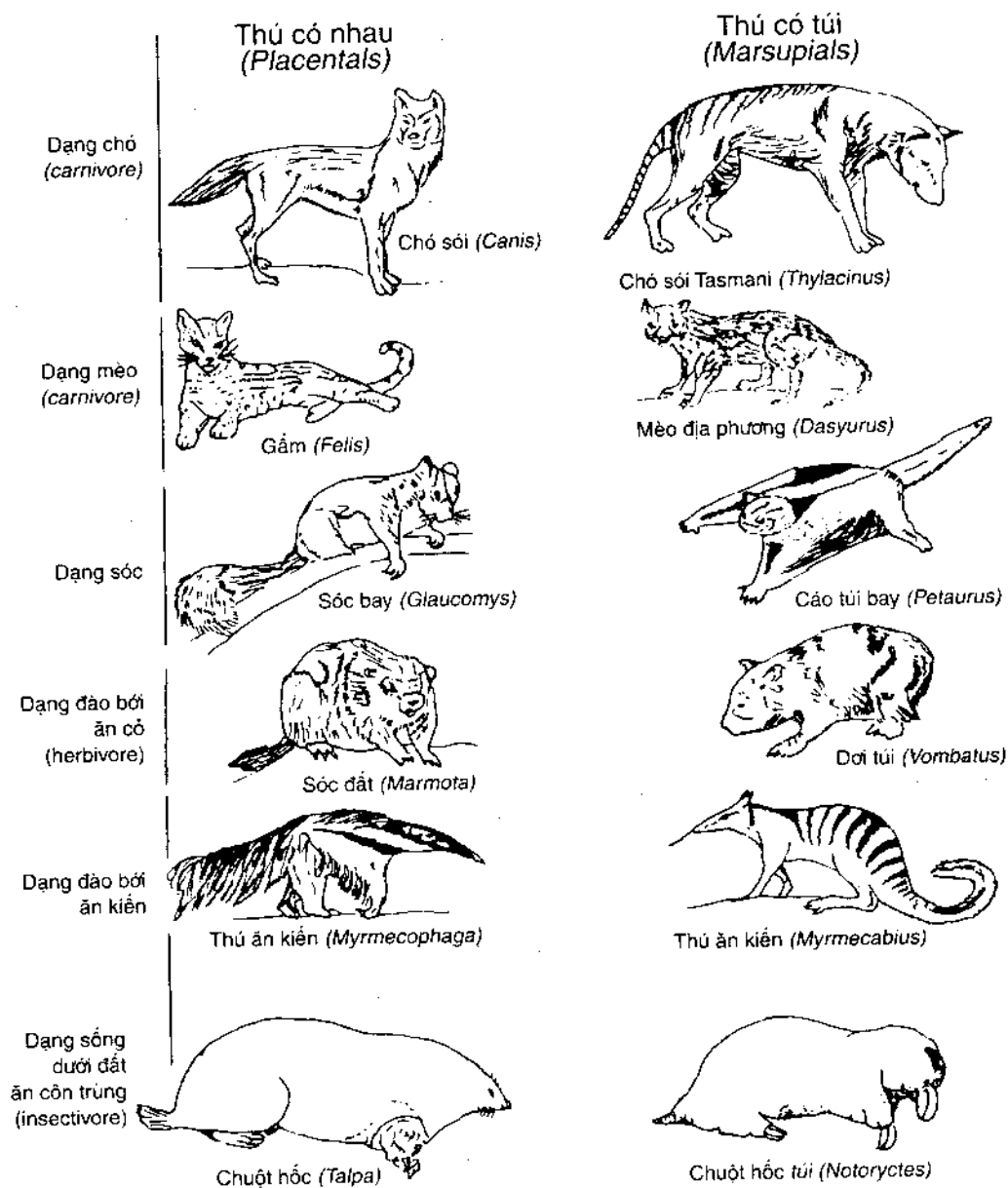
đồng quy về hình dạng giữa chúng rất nổi bật và điều đó đã che giấu sự khác biệt sâu sắc về cấu trúc bên trong và sự trao đổi chất giữa chúng.

Rất nhiều loài thực vật có hoa có khả năng leo hay bò trên các vật bám nhờ các tua cuốn. Những tua cuốn (sự đồng quy) được phát triển từ các cấu trúc khác nhau của các họ thực vật khác nhau (hiện tượng tương tự) hoặc từ các phần khác nhau của lá thuộc nhiều loài thực vật có hoa (hiện tượng tương đồng).



Hình V.3. Sự tiến hóa đồng quy về dạng cơ thể của một số loài động vật lớn ở biển thuộc các dòng tiến hóa khác nhau (Hildebrand, 1974).

Trong các ví dụ như thế thì những lực chọn lọc giống nhau đã hoạt động để tạo được sự giống nhau ở sinh vật ngay từ những điểm xuất phát khác nhau trong quá trình tiến hóa. Ta cũng có một dãy sự kiện làm ví dụ để chỉ ra sự tiến hóa song song của các nhóm sinh vật có quan hệ về mặt phát sinh chủng loại (Phylogenetic).



Hình V.4. Tiến hóa song song của thú có túi và thú có nhau (ở đây xuất hiện các cặp giống nhau cả về diện mạo và lối sống)

Ví dụ kinh điển của kiểu tiến hóa song song (parallel evolution) mang tính "phóng xạ" trong số những động vật có Nhau và có Túi. Thú có Túi đến lục địa châu Úc vào kỷ Creta (khoảng 90 triệu năm trước đây), ngay khi những loài thú khác đã có mặt. Đó là các loài thú Đơn huyết dễ trứng (hiện nay là thú ăn Kiến và thú Mỏ vịt). Sau đó, một quá trình tiến hóa phóng xạ (radiation evolution) xuất hiện, rồi bằng nhiều con đường, các nhóm thú trên các lục địa khác nhau lại tiến hóa song song với nhau. Những cơ thể được hình thành trong tiến hóa song song của thú có Túi và thú có Nhau giống nhau một cách tuyệt vời về hình dạng và lối sống, đến nỗi khó có thể tưởng tượng được rằng, môi trường của thú có Túi và thú có Nhau lại chứa đựng những ổ sinh thái quá giống nhau để tạo nên trong quá trình tiến hóa những dạng tương đồng sinh thái, quá giống nhau cả về hình dạng và lối sống. Ở đây, cần nhớ rằng, khác với quá trình tiến hóa đồng quy, thú có Túi và thú có Nhau bắt đầu tiến hóa phóng xạ với một khuôn mẫu chặt chẽ vì chúng được tách ra từ một dòng tổ tiên chung (hình V.4).

Như vậy, rõ ràng rằng, sự xuất hiện của các nòi, các dạng sinh thái... tạo nên sự phân ly (divergent) và tiến hóa của các loài, còn quá trình tiến hóa đồng quy và tiến hóa song song lại đưa đến những dạng "đồng hình" do đó, làm phong phú thêm đời sống trong sinh giới, trong điều kiện môi trường rất đa dạng.

1.2.3. Đa dạng sinh học (biodiversity)

Như các nhà khoa học đã nói, khoa học có thể đo được đường kính Trái Đất, khoảng cách của Trái Đất đến Mặt Trời và đếm được các vì sao của Ngân Hà, song không thể đánh giá được đa dạng sinh học bằng số lượng một cách chính xác bởi vì, đa dạng sinh học không chỉ thể hiện bằng số lượng loài, các nơi sống... mà còn bằng mọi mối quan hệ giữa chúng trong cấu trúc, trong dinh dưỡng... (xem thêm ở mục 2.5 chương II và mục 2.1 chương III).

Chỉ riêng khía cạnh về loài, đến nay khoa học chưa thể cho một con số chính xác và cũng chỉ mới xác định được tên của một bộ phận nhỏ trong

cuối cùng của thế giới tên là *Rheinartia ocellata ocellata*, gà lam đuôi trắng (*Lophura hatinhensis*) và một loài gà lôi lam mào trắng (*Lophura edwardsi*) đã bị diệt chủng ở hầu hết các vùng, nhưng chỉ còn có mặt ở nước ta.

Các nhà khoa học khẳng định rằng, những loài có giới hạn chống chịu rộng thường phân bố rộng trên Trái Đất, còn những loài có giới hạn chống chịu hẹp tập trung đông đúc trong những vùng địa lý hẹp. Do đó, trong các khu rừng ẩm nhiệt đới và xích đạo, nơi chỉ chiếm khoảng 7% diện tích mặt đất đã chứa nửa số lượng loài của toàn thế giới.

BẢNG V.2.SỐ LƯỢNG CÁC LOÀI HIỆN SỐNG ĐÃ ĐƯỢC MÔ TẢ
(WILSON VÀ PETER EDS; 1988)

Giới và bậc phân loại thấp hơn	Tên phổ thông	Số lượng loài đã được mô tả
(1)	(2)	(3)
Virut:		1.000
Monera:		4.760
<i>Bacteria</i>	Vi khuẩn	3.000
<i>Myxoplasma</i>	Vi khuẩn	60
<i>Cyanophycota</i>	Khuẩn lam	1.700
Nấm:		46.983
<i>Zygomycota</i>	Nấm tiếp hợp	665
<i>Ascomycota</i>	Nấm túi	28.650
<i>Basidiomycota</i>	Nấm đảm	16.000
<i>Oomycota</i>	Nấm noãn n	580
<i>Chitridomycota</i>	Nấm cổ	575
<i>Acrasiomycota</i>	Nấm nhầy tế bào	13
<i>Myxomycota</i>	Nấm nhầy hợp bào	500
Tảo:		26900
<i>Chlorophyta</i>	Tảo lục	7000
<i>Phaeophyta</i>	Tảo nâu	1500
<i>Rhodophyta</i>	Tảo đỏ	4000
<i>Chrysophyta</i>	Tảo vàng	12500
<i>Pyrrophyta</i>	Tảo giáp	1100
<i>Euglenophyta</i>	Tảo mắt	800
Thực vật:		248.428
<i>Bryophyta</i>	Rêu	16.600
<i>Psilophyta</i>	Khuyết trần	9
<i>Lycopodiophyta</i>	Thông đất	1.275

Tiếp bảng V.2

(1)	(2)	(3)
<i>Equisetophyta</i>	Cỏ tháp bút	15
<i>Filicophyta</i>	Dương xỉ	10.000
<i>Gymnosperma</i>	Thực vật hạt trần	529
<i>Dicotyledonae</i>	Thực vật hai lá mầm	170.000
<i>Monocotyledonae</i>	Thực vật một lá mầm	50.000
Động vật nguyên sinh		30.800
<i>Protozoa chung</i>	Động vật nguyên sinh	30.800
Động vật không xương sống		989.761
<i>Porifera</i>	Thân lỗ	5.000
<i>Cnidaria, Ctenophora</i>	Ruột khoang và Sứa lược	9.000
<i>Platyhelminthes</i>	Giun dẹt	12.200
<i>Nematoda</i>	Giun tròn	12.000
<i>Annelida</i>	Giun đốt	12.000
<i>Mollusca</i>	Thân mềm	50.000
<i>Echinodermata</i>	Da gai	6.100
<i>Arthropoda</i>	Chân khớp	874.161
Các ngành thú yếu khác		9.300
Động vật có dây sống:		43.853
<i>Tunicata</i>	Động vật có bao	1.250
<i>Cephalochordata</i>	Đầu sống	23
<i>Vertebrata:</i>	Có xương sống:	
<i>Agnatha</i>	Không hàm	63
<i>Chondrichthyes</i>	Cá sụn	843
<i>Osteichthyes</i>	Cá xương	18.150
<i>Amphibia</i>	Lưỡng cư	4.184
<i>Reptilia</i>	Bò sát	6.300
<i>Aves</i>	Chim	9.040
<i>Mammalia</i>	Thú	4.000
Tổng số các loài đã được xác định:		1.392.485

Ở Việt Nam, sự khác biệt về khí hậu từ vùng gần xích đạo tới giáp vùng cận nhiệt đới cùng với sự đa dạng về địa hình, môi trường trên cạn và dưới nước đã tạo nên một thiên nhiên phong phú. Một dải rộng các thảm thực vật, gồm nhiều kiểu rừng đã được hình thành như các rừng thông, thường chiếm

ưu thế ở vùng ôn đới và cận nhiệt đới, rừng hỗn hợp lá kim và lá rộng, rừng khô cây họ Dầu ở địa hình thấp, rừng ngập mặn với các cây họ được thống trị ở ven biển, rừng tràm ở U Minh và rừng hỗn tạp tre nứa... ở nhiều nơi. Mặc dù bị khai thác quá mức, rừng Việt Nam vẫn còn chứa đựng nhiều chủng loại. Cho đến nay đã thống kê được 10.484 loài thực vật bậc cao có mạch (Phạm Hoàng Hộ, 1991 - 1993). Theo dự báo, số loài có thể đạt đến 12.000 loài, trong đó khoảng 2300 loài được sử dụng làm lương thực thực phẩm, làm dược liệu, thức ăn cho gia súc, lấy gỗ, lấy dầu và nhiều sản phẩm quý khác.

Hệ động vật nước ta gồm khoảng 275 loài thú, 828 loài chim, 180 loài bò sát, 80 loài lưỡng cư, trên 470 loài cá nước ngọt, gần 2000 loài cá biển và hàng chục nghìn loài động vật không xương sống ở cạn, ở nước và trong đất. Cũng như giới thực vật, giới động vật có nhiều loài đặc hữu (endemic): hơn 100 loài và phân loài chim, 78 loài và phân loài thú; nhiều loài có giá trị lớn trong việc bảo vệ như voi, tê giác, bò rừng, bó xám, trâu rừng, hổ, báo, hươu sao, nai cà toong, culi, vượn, voọc vá, voọc xám, voọc mũi hếch, sếu cổ trụi, còn quăm, cò xanh, cò quăm lớn, ngan cánh trắng, nhiều loài trĩ, công, cá sấu, trăn rắn, vích, đồi mồi...

Đa dạng sinh học có rất nhiều giá trị trong đời sống của tự nhiên và của con người. Theo J. McNeely và nnk (1991) giá trị đó được thể hiện như sau:

- Các hệ sinh thái của Trái Đất là cơ sở sinh tồn của sự sống cho cả Trái Đất và cả con người. Các hệ sinh thái đảm bảo cho sự chu chuyển oxy và các nguyên tố dinh dưỡng khác trên toàn hành tinh. Chúng duy trì tính ổn định và sự màu mỡ của đất nói riêng hay của hành tinh nói chung. Các hệ sinh thái bị suy thoái thì tính ổn định và sự mềm dẻo của sinh quyển cũng bị thương tổn.

- Các hệ tự nhiên có giá trị thực tiễn rất cao: Rừng hạn chế sự xói mòn của mặt đất và bờ biển, điều tiết dòng chảy, thanh lọc các cặn bã làm cho dòng chảy trở nên trong lành; các bãi cỏ biển, rạn, san hô... ở thềm lục địa làm giảm cường độ hủy hoại của sóng, dòng biển, là nơi nuôi dưỡng và duy trì cuộc sống cho hàng vạn loài sinh vật biển.

- Duy trì và cung cấp nguồn gen cho cây trồng và vật nuôi cho tương lai.

- Nhiều loài động thực vật được con người sử dụng làm thức ăn cho mình và cho gia súc, làm thuốc, lấy gỗ đốt để lấy năng lượng, làm cảnh... Hiện tại, người ta đã thống kê được 30.000 loài cây có những phần ăn được, nhưng chỉ mới khoảng 7.000 loài được trồng hoặc thu hái làm thức ăn, trong đó 20 loài đã cung cấp 90% lượng tinh bột trên toàn thế giới.

- Sinh vật trong quá trình tiến hóa đã tồn tại và phát triển một cách hài hòa với nhau, tạo nên một thiên nhiên phong phú và hấp dẫn, làm nền

tăng cho mọi cảm hứng về thẩm mỹ, nghệ thuật và văn hóa của con người. Đương nhiên, chúng phải được tồn tại như một quyền lợi hiển nhiên mà chúng đã giành được trong cuộc đấu tranh sinh tồn đầy khắc nghiệt. Con người liệu có hiểu điều đó và tại sao lại hủy diệt chúng, những kẻ đã nuôi sống chính con người?

2. CÁC KHU SINH HỌC

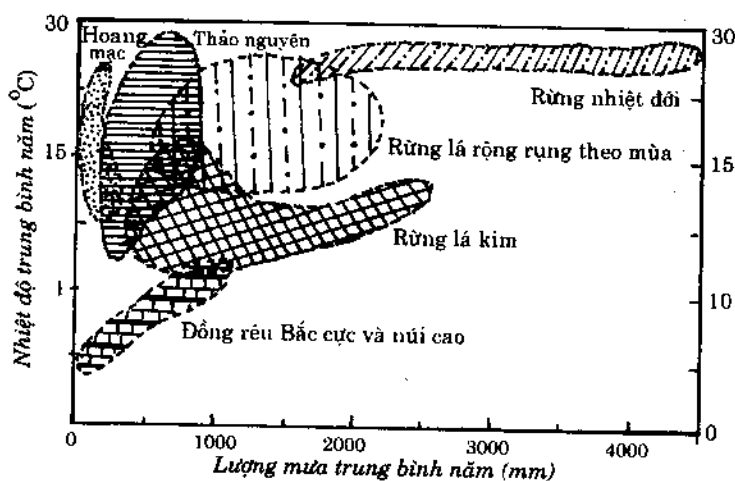
Trên hành tinh có 2 môi trường chính khác biệt nhau về nhiều đặc tính vật lý-hóa học và sinh học. Đó là môi trường trên cạn và môi trường nước.

2.1. Ở trên cạn

Ở trên cạn, đặc tính chủ yếu cho phép phân chia và nhận dạng các khu sinh học (biome) chính là các dạng sống (cây cỏ, cây bụi, cây gỗ...) của các thảm thực vật ở trạng thái cao đỉnh khí hậu (climatic climax). Tuy cơ sở để phân loại chính là hệ thực vật cao đỉnh, nhưng trong khu sinh học cũng bao gồm những cao đỉnh thấp hơn, đặc trưng cho điều kiện sống cục bộ của từng vùng và những giai đoạn phát triển mà ở đó trong đa số trường hợp, các dạng sống chiếm ưu thế, chẳng hạn, quần xã thảo nguyên lại là giai đoạn sớm của biome rừng, còn rừng ở ngoại vi (bìa rừng) lại là một phần của biome thảo nguyên. Những loài động vật có khả năng vận động mà V.E. Shelford gọi là "cư dân thường trú", lại có quan hệ với nhau ở các tầng và ở các giai đoạn phát triển khác nhau của thảm thực vật. Chúng tham gia vào mọi bậc dinh dưỡng trong biome để tạo nên sự khép kín của các chu trình sinh địa hóa và hoàn thiện sự biến đổi của năng lượng.

Trên lục địa ở nhiều vùng do điều kiện khí hậu rất khác nhau, đặc biệt là nhiệt độ và lượng mưa (hình V.5) đã hình thành các khu sinh học chính như đài nguyên (đồng rêu) ở Bắc Cực và núi cao (Alpi), rừng lá kim, rừng lá rộng rụng lá ôn đới...

Dưới đây, chúng ta xem xét đặc tính của từng khu một cách khái quát.



Hình V.5. Sự phân bố của các khu sinh học theo nhiệt độ và lượng mưa (Odum, 1983)

2.1.1. Đồng rêu (*Tundra*)

Đồng rêu bao quanh Bắc cực, Greenland và một đai vòng phân bắc của lục địa Âu-Á, Bắc Mỹ. Đây là một đồng bằng không cây cối, nhiều đầm lầy giá lạnh, băng tuyết. Nhiệt độ rất thấp, độ ngưng tụ hơi nước rất kém, mùa sinh trưởng của sinh vật ngắn (khoảng 60 ngày); nền đất bị đông cứng. Do đó, đời sống rất khốc liệt. Số lượng loài thực vật ít, chủ yếu là cỏ bông, rêu và địa y. Động vật đặc trưng cho vùng là hươu tuần lộc (*Rangifer tarandus*), hươu kéo xe (*R. caribou*), thỏ, chó sói Bắc cực, *Lemmus*, *Tarmigan*, gấu trắng Bắc cực, chim cánh cụt... Chúng có thời gian ngủ đông dài, nhiều loài chim sống thành đàn lớn, di cư xa xuống vùng vĩ độ thấp để tránh rét mùa đông.

2.1.2. Rừng lá kim (*Taiga*)

Khu sinh học này nằm kế sau đồng rêu về phía nam. Ở Siberi diện tích của thảm thực vật này rất lớn, đạt diện tích khoảng 85 triệu cây số vuông ($14.000 \times 6000\text{km}$). Đặc trưng của vùng là đất bị băng tuyết, nghèo muối dinh dưỡng, thuộc loại Potzon. Trong vùng lắm đầm lầy, hồ, suối....

Thực vật gồm cây lá kim thường xanh, thân thẳng, ken dày, che bóng như các loài thông. Cây bụi và thân thảo do đó, kém phát triển. Dọc những nơi có nước là dương liễu, bạch dương, phong... Cây là giá thể cho các loài nấm, địa y... phát triển phong phú.

Hệ động vật đa dạng hơn so với đồng rêu. Ngoài các loài côn trùng, những động vật bậc cao gồm thỏ, linh miêu, cáo, chó sói, gấu... Trong vùng còn có mặt cây lớn, cổ thụ như cây Sequoia khổng lồ, cao đến trên 80 m với đường kính 12m và sống đến 3000 năm. Cây Sequoia sống ở ven biển còn cao hơn (110m, sống 2000 năm).

2.1.3. Rừng lá rộng rụng theo mùa của vùng ôn đới

Trước đây loại rừng này đã bao phủ phần phía đông của Bắc Mỹ, toàn bộ châu Âu, một phần lãnh thổ Trung Quốc, Nhật Bản, châu Đại Dương và phần nam của Mỹ La Tinh. Nền văn minh của châu Âu, Bắc Mỹ, Viễn Đông phát triển đã huỷ diệt thảm thực vật này

Thành phần các loài cây của vùng rất đa dạng về giống loài và cũng có thể được phân thành nhiều phân vùng. Ở Bắc Mỹ những đại diện đặc trưng là thông trắng, thông đỏ, sến đỏ (ở phía đông Bắc Mỹ)..., song đã bị đốn hạ bừa bãi vào những năm 80 và 90 của thế kỷ XIX. Các phân vùng quan trọng khác là Visconxin, miền Tây và Nam Mỹ, trên các cao nguyên... Rừng này cũng chưa phải là giai đoạn cuối cùng.

Hệ động vật giàu có về loài và số lượng, từ côn trùng đến thú lớn, nhưng không một loài nào ưu thế để được lưu ý đặc biệt.

2.1.4 Rừng mưa nhiệt đới

Đây là thảm thực vật phát triển phong phú nhất trong các thảm thực vật trên Trái Đất, quê hương của các loài lim, lát, samu, tếch, boni... Rừng kéo thành một vành đai quanh xích đạo.

Đặc trưng của điều kiện khí hậu là nền nhiệt cao (25°C) và ổn định quanh năm, lượng mưa lớn (đến 4500mm), có nơi lượng mưa đạt kỷ lục như ở Camerun (10.170 mm/năm). Những dải rừng rộng lớn của vùng nhiệt đới xích đạo tập trung ở lưu vực sông Amazon (Braxin), Công Gô và khu vực Ấn Độ - Malaixia. Rừng Ấn Độ - Malaixia giàu loài nhất thế giới. Rừng châu Phi có số loài ít nhất so với 2 khu vực trên.

Đặc trưng của rừng mưa nhiệt đới là phân tầng, tán hẹp chen nhau, thường có 5 tầng, trên cùng là các tầng ưa sáng với nhiều cây cao, trung bình 46 - 55m, có khi đến 60m. Nhiều dây leo thân gỗ chằng chịt, nhiều cây sống khí sinh, bì sinh. Cây dây leo có khi dài tới 240m với đường kính 15 cm. Phổ biến trong rừng là cây "bóp cổ". Cây bì sinh thân rễ như tổ ong còn làm "nhà" cho kiến, cây dứa Bromelia ở vùng Amazon có những túi nước khổng lồ làm nơi đẻ trứng cho muỗi, ếch nhái. Cây thân thảo trong rừng nhiệt đới không phải là cỏ mà là tre nứa... cao đến 20 m. Cây thân gỗ, bì sinh, cây leo phủ kín không cho ánh sáng lọt xuống, do vậy, trên mặt đất cây cỏ nghèo nàn, có chăng là những cây chịu bóng, nấm, mốc, địa y mọc trên lá mục, trên thân cây. Ở thực vật nhiệt đới, hoa trái phát triển xung quanh thân cây; cây phát triển bành gốc hay có rễ phụ, rễ bò lồm cồm trên mặt đất như rắn.

Tán rừng là thảm liên tục nên nhiều nhóm động vật chuyên sống ở đây, giỏi leo trèo, di chuyển từ cây này sang cây khác như khỉ, vượn, sóc bay, cây bay. Dưới đất là voi, lợn lòi, bò rừng, trâu rừng, hươu, hoẵng, nai, gấu, hổ, báo...; côn trùng, nhện, bọ cạp, muỗi, vắt... khá sẵn. Ban ngày rừng dường như lặng thinh, chỉ nghe tiếng sột soạt của mấy loài sóc, vượn; tiếng vo ve của muỗi dưới đáy rừng ẩm thấp, song ban đêm cuộc sống trở nên sôi động khác thường. Tiếng râm ran của côn trùng, bài ca inh ỏi của ếch nhái, tiếng vỗ cánh của những con đại bàng đi ăn đêm, tiếng rào rào, rẽ cây, rẽ lá là sự báo hiệu một con hổ đang rượt đuổi mồi...(xem thêm ở chương IV.)

Ở một số nơi, còn có kiểu rừng mưa biến đổi. Đó là rừng rụng lá vào mùa khô do hoạt động của gió mùa và rừng ở vùng nhiệt đới núi cao.

Rừng mưa nhiệt đới được mệnh danh là lá phổi xanh của hành tinh, nhưng hiện tại đang bị thu hẹp một cách nhanh chóng do khai thác quá mức và do đốt rừng làm rẫy.

2.1.5. Savan

2.1.5.1. Thảo nguyên và savan nhiệt đới

Savan nhiệt đới là thảm thực vật thân cỏ, có một số ít cây gỗ hay nhóm cây gỗ, phân bố trong vùng nóng, lượng mưa cao (1000 - 1500 mm), nhưng có một hoặc hai mùa khô kéo dài, thường xuất hiện những đám cháy. Vùng rộng lớn nhất của biom này nằm ở Trung và Đông Phi, sau nữa là vùng Nam Mỹ và châu Đại Dương.

Thành phần các loài thực vật nghèo, ưu thế là những loài thuộc chi *Panicum*, *Pennisetum*, *Adropogon*, *Imperata*... Cảnh quan savan châu Phi còn rải rác những cây keo *Acacia* tán phẳng, có gai, những cây thuộc họ Đậu, cây bao báp (*Adansonia*) và các loài cây cọ thuộc họ Cau dừa (*Palmae*). Đây cũng là nơi tập trung những đàn lớn sơn dương, gnu, trâu, ngựa vằn... thuộc tập đoàn móng guốc và những loài ăn thịt chúng như sư tử, báo, linh cẩu... Chim gồm đại bàng... rất điển hình.

2.1.5.2. Thảo nguyên vùng ôn đới

Thảo nguyên vùng ôn đới phân bố ở những nơi có lượng mưa trung bình năm nằm giữa hoang mạc và rừng (250-750 mm). Sự tồn tại của nó phụ thuộc vào nhiệt độ, lượng mưa theo mùa, dung tích nước của đất. Độ ẩm của đất là giới hạn hàng đầu đối với sự phân giải các chất hữu cơ bởi vi sinh vật. Những thảo nguyên rộng lớn tập trung ở nội địa Âu-Á, Bắc và Nam Mỹ và châu Đại Dương.

Ở Bắc Mỹ thảo nguyên phân thành thảo nguyên cỏ cao với các loài thân cỏ, cao 150-240cm như *Andropogon gerardi*, *Panicum virgatum*, *Sorghastrum natans* và *Spartina pectinata*; thảo nguyên cỏ thấp trung bình (60-120cm) như *Andropogon scoparius*, *Stipa spartea*, *Sporobolus heterolepis*... và thảo nguyên cỏ thấp với các loài *Buchloe dactyloides*, *Bouteloua gracilis*, *Poa sp.*...

Động vật trong vùng là những loài ăn cỏ, ưu thế là tập đoàn móng guốc và nhiều loài ăn thịt như sư tử, chó rừng...

Diện tích các thảo nguyên bị thu hẹp đáng kể do con người chuyển chúng thành các đồng cỏ chăn nuôi hoặc do chăn thả quá mức đưa đến sự nghèo kiệt và hoang mạc hóa.

2.1.6. Các dạng sống khác

2.1.6.1. Sapanan và rừng lá cứng

Dạng này xuất hiện trong những vùng khí hậu ôn hòa miền ôn đới, mưa nhiều trong mùa đông, nhưng khô trong mùa hè. Hệ thực vật gồm các cây gỗ và cây bụi lá dày, cứng, xanh quanh năm. Quần xã sapanan phân bố ở

California, Mexico, 2 bên bờ Địa Trung Hải, Chilê và dọc bờ nam châu Đại Dương. Số lượng loài phụ thuộc vào điều kiện khí hậu địa phương. Chúng là yếu tố quan trọng, tạo cho cây bụi chiếm ưu thế. Nhiều loài rễ có nốt sần do cộng sinh với vi khuẩn cố định đạm.

2.1.6.2. Rừng hiếm, có gai

Ở những nơi có khí hậu trung gian giữa hoang mạc và thảo nguyên, dạng này xuất hiện như một đối tượng thích nghi đặc biệt. Thảm thực vật hiếm, có gai chiếm diện tích lớn ở phần giữa Nam Phi, Tây Nam Phi, và một phần ở Tây Nam Á. Lượng mưa trong năm phân bố không đều là yếu tố chính chi phối đời sống của thảm thực vật. Thực vật gồm những cây gỗ không lớn thường có gai để uốn, lá nhỏ, rụng vào mùa khô.

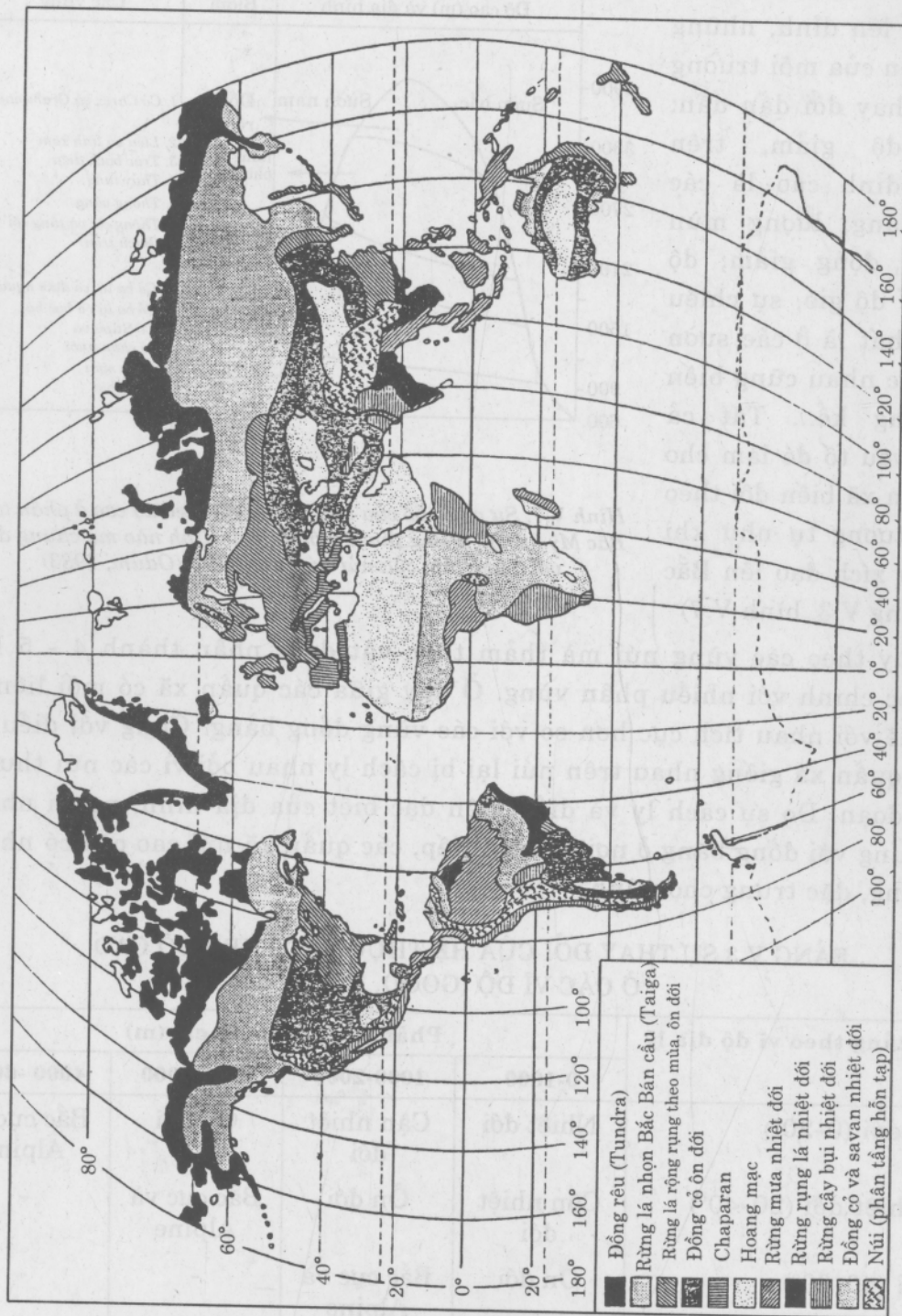
2.1.7. Hoang mạc

Hoang mạc phân bố trong vùng có lượng mưa rất thấp (dưới 250 mm/năm), đôi khi có cả ở nơi lượng mưa lớn hơn nhưng rất không đều, ngắn và bốc hơi nhanh. Nhiệt độ chênh lệch ngày đêm và các mùa rất lớn. Những hoang mạc tuyệt đối không có mưa là Chile và trung Sahara. Các hoang mạc lớn thường tạo nên vành đai liên tục quanh Trái Đất ở khoảng giữa chí tuyến Bắc và chí tuyến Nam về 2 phía của vùng nhiệt đới xích đạo. Ở Bắc bán cầu, hoang mạc lớn nhất là Sahara (9 triệu km²). Các hoang mạc khác gồm Ả-rập, Thổ Nhĩ Kỳ, Iran, Ấn Độ, Taklamakan và Gobi. Ở Bắc Mỹ, phần tây Hoa Kỳ hoang mạc mở rộng tới Mexico (Gritbadin, Mohavơ, Sonoran, Chihuahua). Phía nam xích đạo có hoang mạc Patagoni (Argentina), Atacama (Chile), Kalahari (châu Phi) và hoang mạc châu Đại Dương (chiếm 44% lục địa châu Đại Dương).

Thực vật hoang mạc rất nghèo, trừ các "ốc đảo", gồm những cây trôn hạn (cây 1 năm duy trì ở dạng hạt, phát triển nhanh trong lúc mưa rồi chết) và cây chịu hạn (rụng lá vào mùa không mưa, lá biến thành gai, hoặc cây mập chứa nước như cây xương rồng (*Saguaro*), khi trưởng thành nặng 10 tấn, trong đó 80% là nước. Những cây hoặc có rễ ăn rất sâu xuống đất hoặc rễ lan rộng trên mặt đất để ăn sương... Những loài tiêu biểu cho hoang mạc là *Acacia*, *Uca*, *Aga*, xương rồng, ngải, đại kích...

Động vật là những loài thích nghi với cảnh khô hạn, nóng, gồm những loài ăn đêm và sống ẩn dật, một số có khả năng lấy nước từ nội bào (lạc đà), phân khô... Tuy khắc nghiệt, nhưng hoang mạc đã nuôi một khối lượng động vật khá lớn. Côn trùng nhiều vô kể. Những loài đặc trưng là chuột nhảy, chuột *Gecbin*, thằn lằn, chó *dingo* (Ôxtrâylia), chó hoang (Phi), các loài cáo...

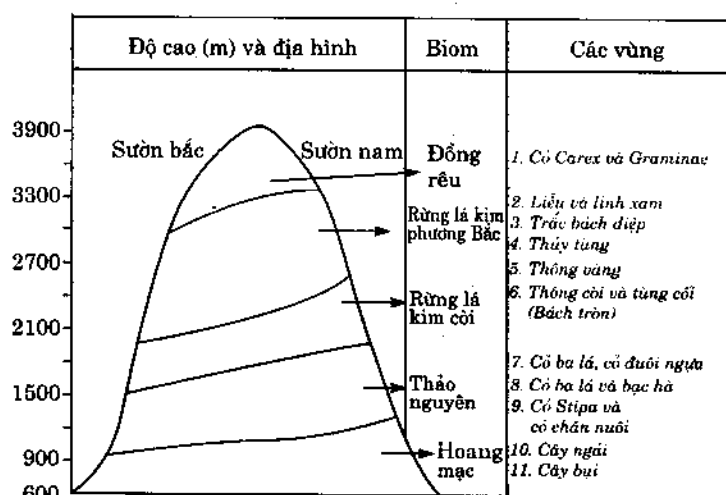
Sự phân bố của các biom trên thế giới được thể hiện ở hình V.6.



Hình V.6. Bản đồ phân bố các khu sinh học trên hành tinh

2.2. Theo độ cao

Theo sườn núi, đi từ chân lên đỉnh, những điều kiện của môi trường vật lý thay đổi dần dần: nhiệt độ giảm, trên những đỉnh cao là các chỏm băng; lượng mùn bã tích đọng giảm; độ ẩm, chế độ gió, sự chiếu sáng, nhất là ở các sườn núi khác nhau cũng biến đổi đáng kể... Tất cả những yếu tố đó làm cho các quần xã biến đổi theo hướng tương tự như khi ta đi từ xích đạo lên Bắc Cực (bảng V.3, hình V.7)



Hình V.7. Sự phân bố của thảm thực vật theo độ cao ở phần tây Bắc Mỹ (sơ đồ không thuộc một núi xác định nào mà chung đối với trung tâm của núi đá ở bang Uta (Odum, 1983)

Tùy theo các vùng núi mà thảm thực vật được phân thành 4 - 5 khu sinh học chính với nhiều phân vùng. Ở đây giữa các quần xã có mối liên hệ chặt chẽ với nhau tích cực hơn so với các vùng đồng bằng. Cùng với điều đó, những quần xã giống nhau trên núi lại bị cách ly nhau bởi vì các núi thường bị đứt đoạn. Do sự cách ly và điều kiện đặc biệt của địa hình, ngoài những loài chung với đồng bằng ở nơi chuyển tiếp, các quần xã núi cao còn có những loài riêng, đặc trưng cho mình.

BẢNG V.3 SỰ THAY ĐỔI CỦA HỆ THỰC VẬT THEO ĐỘ CAO Ở CÁC VĨ ĐỘ (GOOD, 1953)

Phân tầng theo vĩ độ địa lý	Phân tầng theo độ cao(m)			
	0-1000	1000-2000	2000-4000	4000 -6000
Nhiệt đới (0-20°)	Nhiệt đới	Cận nhiệt đới	Ôn đới	Bắc cực và Alpine
Cận nhiệt đới (20-40°)	Cận nhiệt đới	Ôn đới	Bắc cực và Alpine	-
Ôn đới (40-60°)	Ôn đới	Bắc cực và Alpine	-	-
Bắc và Nam cực (60-80°)	Bắc cực và Alpine	-	-	-

2.3. Ở dưới nước

Thực tế, trên mặt hành tinh nước bao phủ 73% tổng diện tích (71% là đại dương, còn 2% là nước ngọt), chiếm trên 97% tổng khối lượng nước. Ngăn cách giữa nước ngọt và nước biển là độ muối NaCl của nước. Nước ngọt có độ muối thấp hơn 0,5‰, còn nước biển chính thức có độ muối 30 (32) - 40‰; giữa nước ngọt và biển là nước lợ. Nước có độ muối trên 40‰ là nước quá mặn, đặc trưng cho những hồ ven biển ở nơi khí hậu khô hạn và ở "Biển chết".

2.3.1. Các hệ dòng chảy

Trên đại lục các dòng chảy cùng với lưu vực của chúng hình thành nên những vùng ngập nước quan trọng và những Châu thổ mầu mỡ. Hơn nữa, khi sông đổ vào các vùng biển có thủy triều còn tạo nên các hệ cửa sông (Estuaries) giàu tiềm năng vào bậc nhất. Những hệ thống sông lớn phải kể đến là sông Mississippi ở Bắc Mỹ, Amazon ở Nam Mỹ, sông Nil và Côngô (châu Phi), sông Volga (châu Âu), sông Hằng, Hoàng Hà, Dương Tử, Cửu Long (châu Á).

Đặc trưng chính của các hệ này là nước luôn vận động; điều kiện sống trong sông biến động theo mùa nước cạn và nước lũ. Sinh vật sống trong sông, suối là các loài thích nghi với điều kiện nước chảy, giàu oxy, tuy nhiên, có sự khác biệt rất đáng kể giữa các quần xã phân bố ở những phần khác nhau của dòng: thượng lưu, trung lưu và hạ lưu. Nói chung, sinh giới trong sông suối nghèo. Đa dạng sinh học và sản lượng các loài tăng theo hướng từ lượng nguồn xuống hạ lưu, từ giữa dòng vào bờ.

Sông suối là con đường giao lưu lục địa - biển không chỉ cho các loài di cư sông-biển, biển-sông mà còn là hành lang xâm nhập của các nhóm sinh vật biển vào nước ngọt trong quá khứ và hiện tại, góp phần vào sự hình thành khu hệ động vật nước ngọt, nhất là ở các vùng vĩ độ thấp. Sông suối còn là nơi duy trì nguồn gen của các loài thủy sinh vật cho các vực nước tĩnh thuộc lưu vực của chúng (Vũ Trung Tạng, 1991), đồng thời là nơi cung cấp nhiều giá trị cho cuộc sống của con người (thủy sản, giao thông, năng lượng, nước tưới cho nông nghiệp, cảnh quan du lịch...). Nhiều sông suối đang bị chinh phục, bị khai thác và bị ô nhiễm nặng nề.

2.3.3. Cá vực nước tĩnh

Những vực nước tĩnh gồm dạng hồ, ao, đầm và những hang nước... Chúng được tạo thành do nhiều nguyên nhân như sự sụt lún của vỏ Trái Đất, hoạt động của băng hà, núi lửa, trượt đất... Nguồn gốc, sự phân bố và những

đặc điểm hình thái... quyết định đến điều kiện môi trường, kéo theo chúng là sự phân bố, đặc tính của quần xã sinh vật và năng suất sinh học của thủy vực. Trên thế giới có 20 hồ lớn với độ sâu trên 400m. Nhiều hồ lớn, như Baical (Siberi, Nga) chứa tới 20% lượng nước ngọt của hành tinh. Những hồ nước ngọt nổi tiếng là hệ thống hồ lớn (Great Lakes) ở Bắc Mỹ; Tanganyika, Victoria (châu Phi); hệ thống hồ nước mặn ở Nam Âu-Trung Á: Caspien, Aral. Hồ Baical rất cổ, ra đời cách chúng ta trên 1 triệu năm, lại rất sâu (trung bình trên 700m) là nơi lưu trữ nhiều dạng đặc hữu của động, thực vật ở mức độ cao (giống và họ) nên được mệnh danh là bảo tàng sống của thế giới sinh vật cổ.

Ở các hồ sâu khối nước bị phân tầng bởi nhiệt, trong đó hình thành 3 vùng khác nhau về nhiệt độ: tầng trên (*epilimnion*) ấm, nước được xáo trộn tốt, tầng giữa (*metalimnion*), gradien nhiệt thay đổi nhanh theo độ sâu, trở thành lớp ngăn cách giữa nước tầng mặt và nước ở đáy, tầng cuối cùng là *hypolimnion*, nhiệt độ nước thấp và ổn định. Ở vùng ôn đới, sự phân tầng này chỉ xuất hiện trong mùa hè và mùa đông (mùa đông có sự phân tầng ngược), song bị hủy hoại trong mùa xuân và thu, còn ở vùng vĩ độ thấp sự phân tầng thường là vĩnh cửu. Do vậy, sức sản xuất của các hồ ôn đới lớn hơn nhiều so với các hồ ở vĩ độ thấp và ở cận cực.

Theo chiều ngang, hồ được chia thành vùng gần bờ và xa bờ, đặc trưng bởi sự phân bố của các loài thực vật sống bám vào đáy.

Dựa vào sức sản xuất người ta cũng chia hồ thành các dạng giàu dưỡng (*eutrophic*), nghèo dưỡng (*oligotrophic*) mất dinh dưỡng (*distrophic*) và loại phì dưỡng (*eutrophication*) do hoạt động của con người, làm tăng quá mức lượng muối dinh dưỡng, nhất là N,P đưa đến sự nở hoa của nước.

Hồ là hệ sinh thái nước ngọt rất điển hình, được sinh ra, phát triển để đạt đến trạng thái cân bằng ổn định. Nhiều hồ, nhất là hồ nông, cũng rơi vào tình trạng suy thoái và diệt vong trong lịch sử đời sống của mình.

2.3.3. Các hệ cửa sông (*Estuary*)

Vùng cửa sông là nơi chuyển tiếp sông - biển, trong đó có sự xáo trộn của nước ngọt với nước biển do hoạt động của thủy triều. Do vậy, độ muối của nước nằm ở vị trí trung gian giữa nước ngọt và nước mặn, $0,5 \div 30$ (32‰), dao động theo chu kỳ mùa của khí hậu và hoạt động của thủy triều.

Vùng cửa sông được hình thành do nhiều nguyên nhân, chủ yếu là sự sụt lún của một bộ phận lục địa ven bờ hay do sự nâng tương đối của mực nước biển. Những vùng sụt lún không được đền bù tạo nên các cửa sông hình phễu, còn những sông lăm phù sa thường tạo nên các cửa sông kiểu châu thổ;

Xét theo quá trình động lực của khối nước thì các đầm phá cũng là dạng đặc biệt của hệ cửa sông (Vũ Trung Tạng, 1982, 1994).

Các vùng cửa sông trên thế giới ra đời cách chúng ta khoảng dưới 3000 năm, sau biển tiến lần cuối cùng của kỷ thứ Tư.

Đặc trưng chung của vùng cửa sông, sự phân bố của các quần xã sinh vật và năng suất sinh học của chúng được đề cập đến trong nhiều tài liệu. Đối với các cửa sông Việt Nam, chúng được mô tả trong cuốn "Các hệ sinh thái cửa sông Việt Nam (Vũ Trung Tạng, 1994) do Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật ấn hành.

Đặc trưng chung của hệ cửa sông là:

- Nằm ở cửa các con sông và lân cận cửa sông. Điều kiện môi trường, nhất là độ muối, luôn luôn biến động do hoạt động của dòng sông và hoạt động của thủy triều.

- Phân bố vào vùng cửa sông là những loài sinh vật biển thẩm thấu, chủ yếu có nguồn gốc biển. Sinh vật cửa sông chính thức có số lượng loài không nhiều; về mặt lịch sử phân bố, chúng có tuổi trẻ hơn so với những sinh vật sống trong các hệ tự nhiên khác, nhưng số lượng cá thể của quần thể đông, tạo nên sản lượng khai thác cao cho vùng. Hơn nữa, đây là "cái bẫy" bẫy mọi nguồn muối dinh dưỡng nên năng suất sinh học của vùng cửa sông tương đương như năng suất sinh học của rạn san hô và rừng mưa nhiệt đới.

- Con đường vận động của vật chất và năng lượng chính trong các hệ cửa sông là xích thức ăn khởi đầu bằng phế liệu (detrit). Do đó, sản phẩm khai thác chính trong vùng, đặc biệt ở các vùng cửa sông nhiệt đới là tôm, thân mềm, cá đáy các loại (xem thêm ở mục 2.2.1 và 2.3.1, Chương III).

Vùng cửa sông là hệ giàu có, đồng thời cũng là hệ hỗ trợ, duy trì tiềm năng cho vùng biển xa bờ. Hiện tại, vùng bị sức ép từ nhiều phía: khai thác tài nguyên quá mức ngay trong vùng, bị ảnh hưởng lớn do việc đắp đập, xây dựng hồ chứa và nhà máy thủy điện ở trung, thượng lưu; bị ô nhiễm bởi các chất thải từ lục địa mang ra, bởi dầu từ khai thác và vận chuyển dầu ở vùng cửa sông và thềm lục địa.

2.3.4. Biển và đại dương

Biển và đại dương là những hệ sinh thái khổng lồ, chúng có quan hệ với nhau bởi hệ thống dòng, ít bị chia cắt như lục địa. Diện tích của biển và đại dương là 361 triệu cây số vuông (71% diện tích bề mặt hành tinh), phân bố đến độ sâu tối đa 11023m, còn trung bình của Thái Bình Dương là 3.710m. Tổng khối nước là 13.700 geogram (1 geogram = 10^{20} g hay 10^{14} tấn).

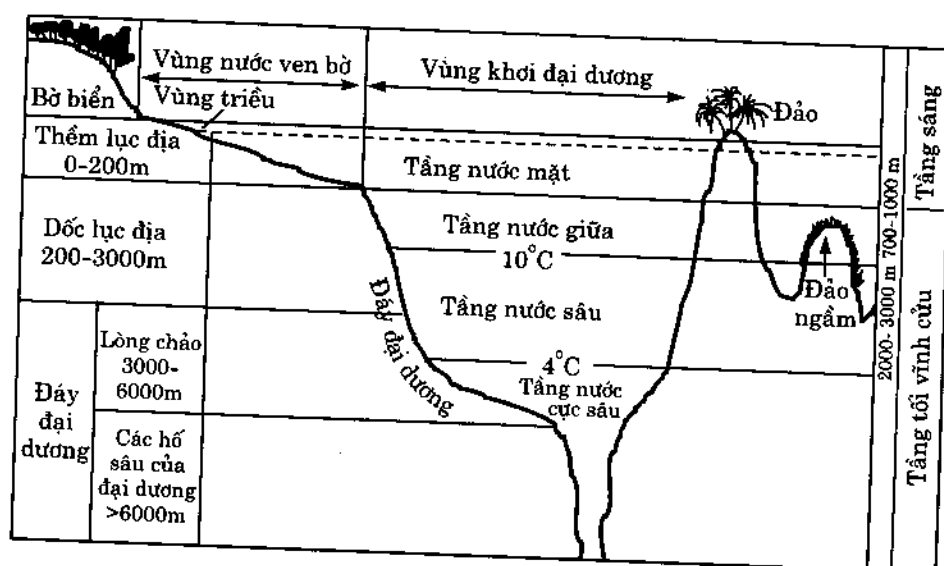
Đặc trưng chính của đại dương là chứa nước mặn ($S_{\text{‰}} > 30\text{‰}$), có hệ thống dòng phức tạp ở trên bề mặt và dưới sâu, hệ thống dòng đối lưu (phân

kỳ và hội tụ), hoạt động của gió, của thủy triều... Tất cả chúng tạo nên những biến đổi phức tạp về các điều kiện vật lý hải dương, khí tượng... trên mỗi vùng biển. Hơn nữa, những biến đổi này còn tác động mạnh lên lục địa và khí quyển. Sự tương tác lục địa - biển - khí quyển điều hòa cân bằng nhiệt - ẩm, kéo theo là mọi điều kiện khác nữa của môi trường ở phạm vi toàn cầu, tạo thuận lợi cho toàn sinh quyển tồn tại và phát triển bền vững.

Tuy nhiên, biển và đại dương cũng không hoàn toàn đồng nhất về cấu trúc, những đặc trưng về địa hình, về điều kiện khí tượng hải văn, về mối tương tác lục địa - biển - khí quyển và về sự phân bố của sự sống. Do đó, đại dương được chia thành 2 phần chính: đáy (benthic) và khối nước (pelagic) với các tiểu vùng khác nhau (hình V.8).

Vùng thềm lục địa đạt đến độ sâu 200 m, nằm kế lục địa, có độ dốc thấp, chiếm khoảng 11% diện tích đáy đại dương, được phủ chủ yếu bởi trầm tích có nguồn gốc lục địa. Trên nó là khối nước gần bờ (neritic), nơi được chiếu sáng đầy đủ, giàu muối dinh dưỡng, nhưng chịu ảnh hưởng mạnh của môi trường tác động lục địa - biển - khí quyển. Vùng có tiềm năng sinh học lớn. Cùng với một phần dốc lục địa, vùng thềm lục địa đã cung cấp tới 95% tổng sản lượng hải sản khai thác được trên toàn thế giới.

Vùng đáy sâu tiếp sau thềm lục địa là dốc lục địa, nơi chuyển tiếp giữa thềm lục địa và lòng chảo đại dương, chiếm khoảng 7% tổng diện tích. Ở đây xuất hiện nhiều rãnh vực (canon) như một phương tiện chuyển tải những trầm tích từ thềm lục địa xuống đáy đại dương, song bề mặt của chúng khá gồ ghề, nhiều đảo, đảo ngầm và các ám tiêu san hô...

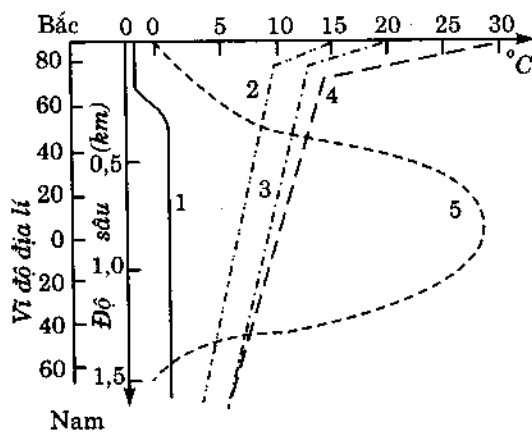


Hình V.8. Sự phân chia các vùng khác nhau của biển và đại dương

Lòng chảo đại dương bằng phẳng hơn, tuy nhiên trên phạm vi lớn của các đại dương, địa hình đáy mỗi nơi mỗi khác. Giữa Đại Tây Dương, đáy xuất hiện một "Trường Sơn" cao chạy theo hướng Bắc - Nam, còn ở Thái Bình Dương lại được đặc trưng bởi hàng loạt các hố sâu trên 6 - 7km, chẳng hạn, những rãnh chạy dọc bờ phía Tây châu Mỹ như Peru- Chilê, sâu 8.055m dài 5900km; ở giữa và phần tây của nó là rãnh Tonga (10.800 m và 1.400 km), Kurile - Kamchatka (10542 m và 2.200km)... và hố sâu nhất là Marianas viền phía đông - đông bắc quần đảo Philippin với độ sâu 11023m kéo dài 2.550km...

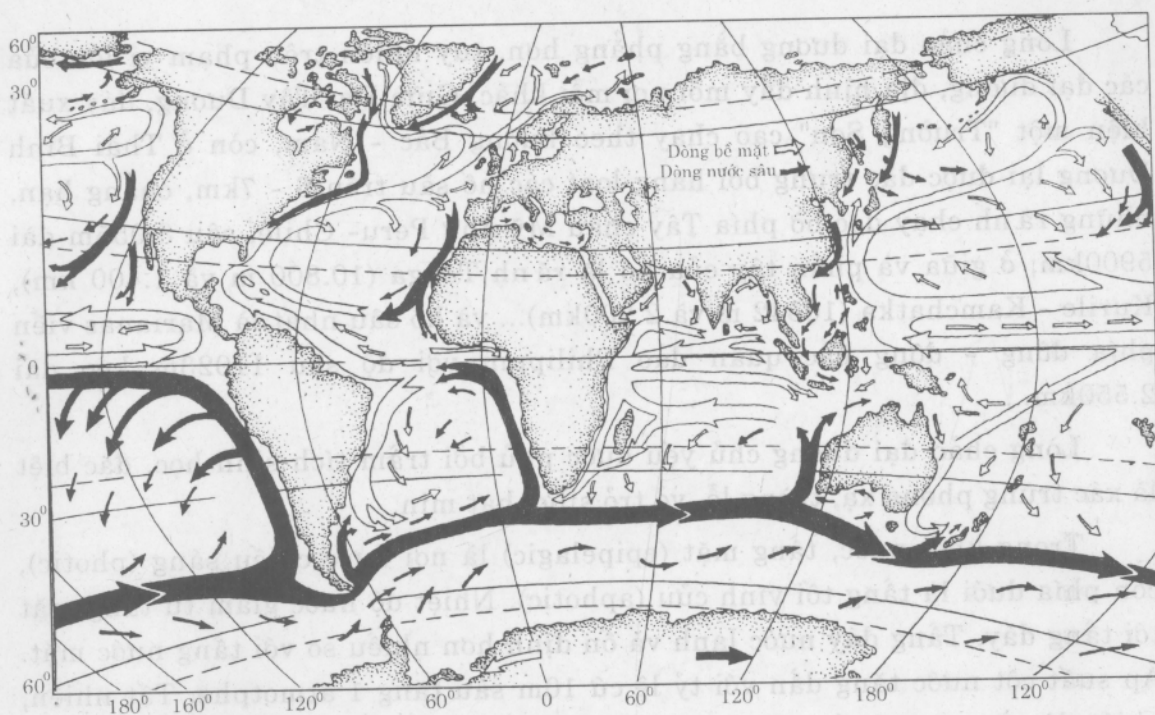
Lòng chảo đại dương chủ yếu được phủ bởi trầm tích sinh học, đặc biệt là xác trùng phóng xạ, trùng lỗ, vỏ trỏ silic, hạt mịn.

Trong khối nước, tầng mặt (epipelagic) là nơi được chiếu sáng (photic), còn phía dưới là tầng tối vĩnh cửu (aphotic). Nhiệt độ nước giảm từ tầng mặt tới tầng đáy. Tầng đáy nước lạnh và ổn định hơn nhiều so với tầng nước mặt. Áp suất cột nước tăng dần với tỷ lệ cứ 10m sâu tăng 1 atmophe. Tất nhiên, nhiệt độ tầng mặt biến thiên phụ thuộc vào nhiệt độ khí quyển và vào vĩ độ địa lý (hình V.9).



Hình V.9. Sự phân bố của nhiệt độ trung bình tại các độ sâu khác nhau của các vùng đại dương 1: vùng cực; 2: vùng ôn đới; 3: vùng cận nhiệt đới; 4: vùng nhiệt đới; 5: nhiệt độ trung bình năm của tầng nước mặt ở các vĩ độ khác nhau. (Roymont, 1963).

Hệ thống dòng được xác lập do hoạt động của các loại gió thịnh hành thổi trên mặt các đại dương. Dòng biển gây ra sự phân bố lại các yếu tố khí hậu hải dương trên biển và những lục địa chịu ảnh hưởng của nó, đồng thời còn là những "đại lộ" di nhập của các loài sinh vật biển từ đại dương này đến đại dương khác (hình V.10).



Hình V.10. Các hệ thống dòng chảy trên các đại dương

Hoạt động của thủy triều cũng là đặc trưng nổi bật của các đại dương.

Do điều kiện sống như thế, nên sinh vật sống trong biển và đại dương có nhiều nét khác biệt với những loài sống ở trên cạn. Trước hết, sinh vật ở biển có tuổi lịch sử cổ hơn so với sinh vật sống trên cạn. Chúng có số lượng loài sinh học ít hơn, nhưng sự biến dị di truyền cao, nhất là ở vùng ven bờ. Sinh vật sản xuất chính là các loài tảo đơn bào sống trôi nổi trong tầng nước. Có thể nói, ở biển thực vật thì "đi", còn nhiều nhóm loài động vật lại "đứng".

Hiện nay người ta đã xác định, trong số 63 lớp động vật thì 52 lớp có mặt ở đại dương, trong đó 31 lớp chỉ có ở biển mà không có trong lục địa; trong 33 lớp thực vật thì ở biển và đại dương gặp 10 lớp, trong đó 5 lớp chỉ sống ở nước mặn. Trong các đại dương đến nay đã biết trên 200.000 loài, gồm các sinh vật sống trôi nổi (*Plankton*), sinh vật sống đáy (*Phyto- và Zoobenthos*), động vật tự bơi (*Nekton*) như cá, mực, thú biển... và sinh vật sống trên màng nước (*Pleiston và Neiston*). Chúng quan hệ với nhau bằng nhiều mối quan hệ trong nội bộ và với môi trường để tạo nên hệ sinh thái khổng lồ - Hệ sinh thái biển.

Theo đánh giá của Vinogradov và nnk (1984), sản lượng sơ cấp của biển và đại dương thuộc các vùng như sau:

- Vùng quá giàu dinh dưỡng (0,7 triệu km²) là 1,5 tỷ tấn C/năm.
- Vùng giàu dinh dưỡng (50 triệu km²) là 21,9 tỷ tấn C/năm.
- Vùng dinh dưỡng trung bình (182 triệu km²) là 36,9 tỷ tấn C/năm.
- Vùng nghèo dinh dưỡng (128 triệu km²) là 4,7 tỷ tấn C/năm.

Toàn đại dương (361 triệu km²) là 165 tỷ tấn C/năm.

Tổng sản lượng sinh vật của đại dương được đánh giá như sau: 550 tỷ tấn thuộc *Phytoplankton*, 0,2 tỷ tấn - *Phytobenthos*; 53 tỷ tấn - *Zooplankton*; 3 tỷ tấn - *Zoobenthos* và 0,2 tỷ tấn thuộc *Nekton*. Tổng sản lượng sinh vật chung cho thực vật là 550,2 tỷ tấn, còn động vật là 56,2 tỷ tấn.

Từ sản lượng trên, hàng năm nghề cá trên thế giới đã khai thác một lượng lớn hải sản, cung cấp khoảng 20% lượng đạm động vật cho con người. Hiện tại, nghề cá trên thế giới đã đạt sản lượng gần 100 triệu trên mỗi năm, trong đó cá chiếm 83%, thân mềm - 7,1%, giáp xác 4,6%, tảo 4,1%, số còn lại là giun biển, da gai và thú biển.

Nguồn lợi đại dương cũng có hạn, sức chịu đựng về khai thác hải sản của nó không thể vượt quá 100 triệu tấn năm. Do vậy, để đáp ứng nhu cầu của con người ngày một tăng thì chiến lược tối đối với nghề biển của thế giới là phát triển nuôi trồng hải sản (*mariculture*) kể cả vùng nước lợ và biển gần bờ.

Nước ta nằm ngay trên bờ biển Đông với bờ biển dài trên 3260 km và một thềm lục địa rộng lớn, ước tính khoảng 1 triệu cây số vuông, cùng với trên 3000 đảo và quần đảo, trong đó quần đảo lớn phải kể đến là Hoàng Sa và Trường Sa. Do nằm ở vùng nhiệt đới gió mùa và kể với trung tâm phát sinh và phát tán của hệ động vật Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương nên biển có mức đa dạng cao; thực vật nổi hiện biết 573 loài, tảo lớn 650 loài, động vật nổi trên 470 loài, động vật đáy 6.400 loài, chủ yếu là thân mềm và giáp xác. Cá gần 2000 loài, rùa biển 5 loài, rắn biển trên 10 loài, và thú biển trên 10 loài, trong đó loài bò nước (*Dugong dugong*) là dạng đặc hữu cho tổng vùng nước nhiệt đới Ấn Độ - Tây Thái Bình Dương. Nguồn lợi hải sản tập trung trong các hệ sinh thái đặc trưng như cửa sông (estuary), rừng ngập mặn (Mangroves), các rạn san hô (coral reefs), các bãi cỏ ngầm (seagrass), rong tảo... và tạo nên sản lượng khai thác đáng kể.

Theo các đánh giá hiện nay, trữ lượng cá vào khoảng 3 triệu tấn, khả năng khai thác trên 1,1 triệu tấn; Từ năm 1981 đến năm 1997 sản lượng hải sản khai thác tăng từ 400 đến 1087 nghìn tấn, gấp trên 2 lần. Song, nghề cá nước ta tập trung chính ở vùng sát bờ, nên nguồn lợi hải sản bị giảm sút ở mức báo động. Nghề nuôi trồng cũng đã đạt gần đến giới hạn chịu đựng của bờ biển, lại nuôi quảng canh, năng suất thấp, đang trở thành yếu tố hủy hoại nhiều hơn (Vũ Trung Tạng, 1998) Nguồn lợi hải sản nước ta, nhất là ở vùng nước gần bờ, đang đứng trước những thử thách lớn: khai thác quá mức, khai thác bằng nhiều công cụ mang tính hủy diệt như dùng chất độc, dùng thuốc nổ và kích điện; môi trường bị xáo động và bắt đầu bị ô nhiễm bởi dầu, các kim loại nặng trên một số vùng.

Biển và đại dương nói chung đang còn nhiều điều bí ẩn, chẳng kém gì vũ trụ, là niềm hy vọng của nhân loại trong tương lai, song cũng đang phải đối mặt với nạn ô nhiễm ngày càng trầm trọng và sự khai thác quá mức của con người.

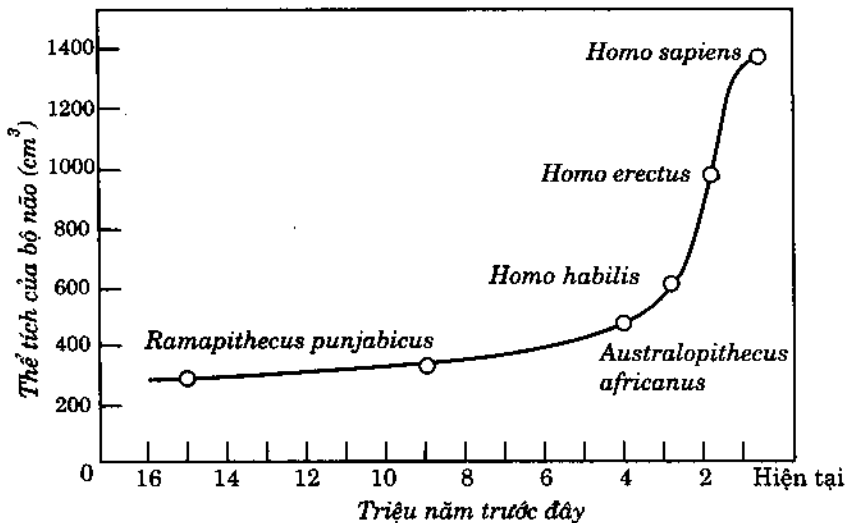
Chương VI

DÂN SỐ, TÀI NGUYÊN VÀ MÔI TRƯỜNG

1. CON NGƯỜI VÀ DÂN SỐ

1.1. Con người và vị trí của nó trong sinh giới

Có thể nói con người hiện đại (*Homo sapiens*) là nấc thang tiến hóa cao nhất của sinh giới. Con người thuộc bộ Linh trưởng (*Primates*) cùng với tinh tinh (*Chimpanze*), vượn gorin (*Gorilla*) và vượn cáo (*Lemur*). Theo kết quả phân tích, khoảng 98% các vật liệu di truyền của chúng ta tương tự như của tinh tinh, chỉ 2% là sai khác, tạo cho chúng ta có thể đứng thẳng và bộ não lớn hơn. Bộ não của con người hiện đại cũng phát triển hơn so với tổ tiên của họ (hình VI. 1).



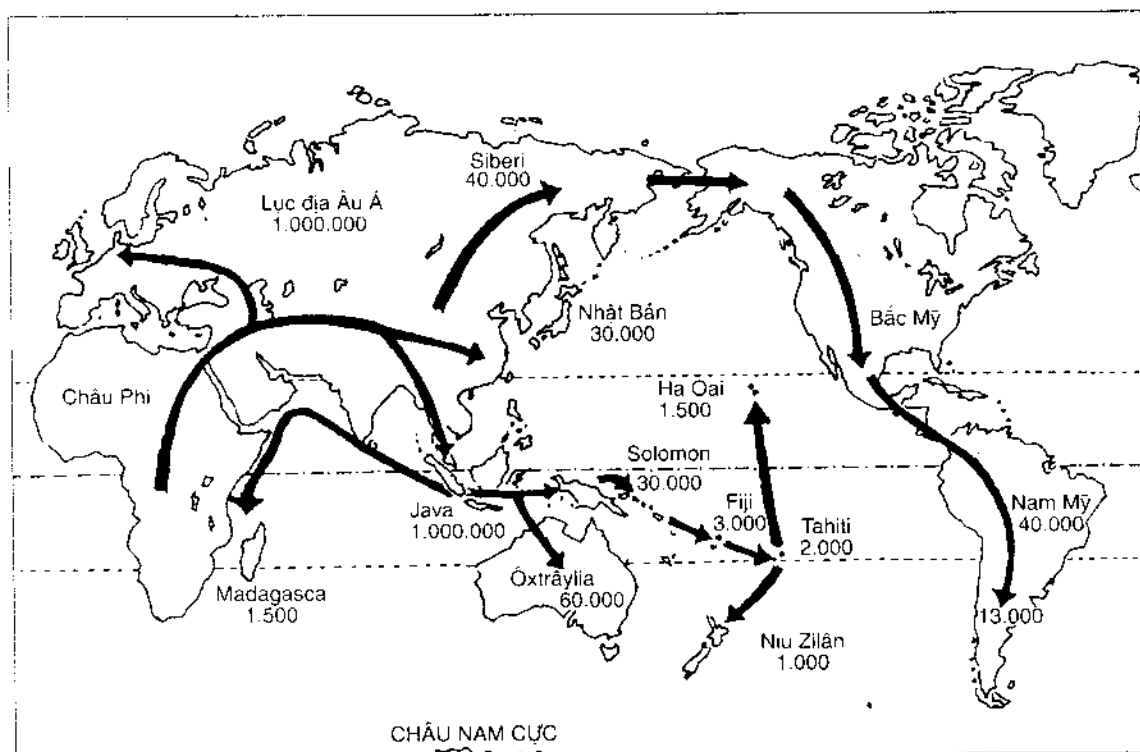
Hình VI.1. Sơ đồ về sự phát triển hộp sọ của con người và những tổ tiên của họ

Người vượn sớm nhất thuộc giống *Australopithecus* xuất hiện ở châu Phi khoảng 5 triệu năm trước. Khoảng 2 triệu năm cách chúng ta, nhờ sự phát triển của bộ não và kéo theo nó là việc sử dụng công cụ ngày một tăng, giống *Australopithecus* cho ra dạng khởi đầu của con người thuộc giống *Homo*. Con người khéo léo (*H. habilis*) còn nhiều nét nguyên thủy, thường leo trèo giống như những loài của *Australopithecus*, nhưng chủ yếu sống ở mặt đất và đi bằng 2 chân. Con người này chỉ tồn tại chừng nửa triệu năm. Loài thứ 2 của *Homo* là *H. erectus* xuất hiện ở châu Phi cách chúng ta chừng 1,7 triệu năm. Họ đã biết dùng lửa để sưởi ấm, chống thú dữ... và biết chế tạo các công cụ lao động. Nhờ vậy, con người đứng thẳng này đã có thể mở rộng vùng cư trú của mình khắp đại lục Âu-Á vào khoảng 1 triệu năm về trước. Tuy nhiên, người *H. erectus* chỉ tồn tại 1,2-1,5 triệu năm rồi được thay thế bằng người thông minh (*Homo sapiens*). Tổ tiên gần nhất của *H. sapiens* là *H. erectus* đã mất khỏi châu Phi khoảng 500.000 năm, còn ở châu Á muộn hơn, khoảng 250.000 năm về trước.

Khi phân tích ADN của mitochondria, các nhà khoa học đã cho rằng, tất cả các chủng người hiện đại thuộc *Homo sapiens* đều xuất hiện từ vùng Trung Phi cách chúng ta 200.000 năm và họ tin rằng, những chủng người ấy từ các dòng *H. erectus* không tiến hóa một cách độc lập ở châu Âu, châu Á, châu Phi mà chỉ tại một nơi. Đó là lục địa châu Phi. Từ đây, con người thông minh này đã thế chân người *H. erectus* để chiếm đoạt mọi lục địa.

Thực sự, trí thông minh và đôi tay khéo léo là hai yếu tố cơ bản giúp bước chân của con người hiện đại dài ra để nhanh chóng vươn tới những vùng đất lạ. Lửa để sưởi ấm, công cụ để săn bắt, hái lượm thức ăn và chống kẻ thù đã giúp người *H. sapiens* mở mang lãnh địa của mình lên những vùng giá lạnh phương Bắc. Ngay cả giai đoạn Băng hà lần cuối, khi mực nước đại dương hạ thấp làm xuất hiện những cầu nối lục địa: Á-Mỹ qua "cầu Bering": châu Úc với các dải đất ở Đông Nam châu Á... đã tạo điều kiện thuận lợi cho con người vượt từ Siberi sang Bắc Mỹ, rồi muộn hơn xuống Nam Mỹ; từ lục địa châu Á xuống Java và châu Úc, sau này, họ tràn ra các đảo ở Thái Bình Dương như Salomon, Fiji, Tahiti, Newzealand, Hawaii... (hình VI.2)

Con người ra đời là một thành viên mới của hệ sinh thái, song có một vị trí đặc biệt, khác xa với những loài động vật. Vị trí độc tôn này được tạo nên bởi 2 tính chất quy định bản chất của con người. Đó là bản chất "sinh vật" được kế thừa và phát triển hoàn hảo hơn bất kỳ một sinh vật nào và bản chất "văn hóa" mà bất kỳ một loài sinh vật nào đều không hề có. Bản chất sinh vật và văn hóa phát triển song song, biến đổi và tiến hóa theo từng giai đoạn lịch sử và quyết định cả mối tương tác của con người với môi trường.



Hình VI.2. Sơ đồ về sự phân bố của con người trên hành tinh

Mũi tên chỉ hướng xâm nhập, con số chỉ các mốc thời gian (năm) cách chúng ta khi con người đặt chân đến 1 nơi nào đó. Số liệu dựa trên những di chỉ khảo cổ, được định tuổi bằng kỹ thuật (Viện hàn lâm khoa học Australi, 1994).

Những hoạt động của con người, bao gồm cả tư duy, đều là những quá trình sinh lý, sinh hóa diễn ra trong các cơ quan chức năng, đồng thời những hoạt động đó cũng chứa đựng cả bản chất văn hóa (sự lựa chọn thức ăn, đối tượng, mức độ tác động, tập quán...). Văn hóa-xã hội và ngôn ngữ, nét đặc thù của loài người, cũng là thành phẩm của quá trình tiến hóa cao nhất của vật chất hữu cơ mà tiêu biểu là bộ não (Nguyễn Đình Khoa, 1987). Chính vì lẽ đó, con người không chỉ là một thành viên, một bộ phận của sinh quyển mà còn trở thành "chúa tể" của muôn loài, có đầy đủ năng lực và quyền uy chinh phục thiên nhiên, cai quản sinh giới. Tuy nhiên, chúng ta không nên quên rằng, con người tồn tại và phát triển được là nhờ vào thiên nhiên, vào sinh giới, những cái đã có lịch sử tiến hóa trước, rất xa so với lịch sử tiến hóa của con người. Nền văn minh của con người và chính cả con người sẽ bị hủy diệt, nếu sinh giới, thiên nhiên bị con người quá lạm dụng đến mức khánh kiệt và suy tàn.

Như những sinh vật khác, trong hoạt động sống của mình, con người khai thác nguồn thức ăn, nước uống, khí thở... từ thiên nhiên, con người còn chế tác các công cụ lao động, sử dụng vật liệu để may mặc, làm nơi ở; sử dụng năng lượng để giảm nhẹ hao phí sức lực cơ bắp, tăng hiệu quả lao động và nâng cao đời sống vật chất-văn hóa của chính mình. Song song với điều đó,

con người không chỉ đòi hỏi ở thiên nhiên mà còn cải tạo thiên nhiên, biến cải cảnh quan tự nhiên hoang sơ (natural landscape) thành cảnh quan văn hóa (cultural landscape) và tạo dựng nên những điều kiện mới khác, nhằm thỏa mãn mọi nhu cầu văn hóa của mình ngày một nâng cao.

Sống dựa vào thiên nhiên, trong lịch sử tiến hóa của mình, con người không thể hoàn toàn tách khỏi những ảnh hưởng của nó, nhất là ở những giai đoạn tiền sử.

Sau khi rời khỏi cuộc sống leo trèo để sống dưới đất, phương thức kiếm ăn đã giúp cho con người đứng thẳng, chi trước biến đổi thành tay linh hoạt, có khả năng cầm nắm mọi vật thay cho hàm. Khai thác và chế biến thức ăn tinh và mất chức năng cầm giữ làm cho xương hàm ngày một rút ngắn. Song song với điều đó, bộ não ngày một phát triển, trán dô ra, bộ sườn được khép gọn, khung xương chậu hẹp lại thích hợp với lối đứng thẳng... đã tạo nên dạng cân đối và đáng đẹp của con người đến mức mà người cổ Hy Lạp, La Mã... đã phải lấy làm mẫu để tạc nên các vị Thần.

Càng tiến về phương Bắc nhu cầu protein trong khẩu phần thức ăn của con người cũng ngày một tăng so với vùng nhiệt đới giàu trái cây, rau cỏ, càng gần với biển, thức ăn từ thủy sản cũng thay phần lớn lượng thức ăn từ thực vật.

Trong quá trình chinh phục hành tinh, con người đều tìm đến những vùng khí hậu thuận lợi nhất cho cuộc sống của mình. Song, ngày nay người ta cũng thống kê được khoảng 200 triệu người bản địa (chiếm khoảng 4% dân số thế giới) vẫn sống rải rác ở mọi miền khí hậu khác nghiệt, từ vùng cực đến các hoang mạc và rừng mưa nhiệt đới. Với cách sống đó, các cộng đồng này đang tiếp tục quá khứ của mình và quan hệ thống nhất với thế giới tự nhiên (IUCN, UNEP và WWF, 1991). Dù đã có những bước phát triển cao hơn tổ tiên, song những yếu tố khí hậu, yếu tố địa hóa... đã để lại trên họ những dấu ấn mạnh mẽ, khó phai mờ. Đó là vóc dáng người, màu da, bệnh tật gây ra bởi sự mất cân bằng về nguồn muối khoáng của môi trường địa hóa. Nói vậy, không phải con người của nền "văn minh Trí tuệ" hiện nay đã có thể rũ bỏ được tác động của các yếu tố tự nhiên. Ở nhiều vùng, dân chúng còn phải dùng muối iot ăn bổ sung, có vùng dân "không có cả nụ cười" vì răng rụng do ở đây nước quá giàu Fluor; những nhân viên hàng không xuyên lục địa liệu có thể bay liên tục các ngày trong tháng, bất chấp cả chu kỳ ngày đêm, cái đã tạo nên ở họ những nhịp điệu sinh lý bình thường (ăn, ngủ, kể cả chu kỳ kinh nguyệt...).

Tuy nhiên, cần phải nói rằng, những điều kiện về văn hóa-xã hội trong đời sống của con người đã làm giảm hẳn đi những tác động trực tiếp của các yếu tố tự nhiên, dần giải phóng con người thoát khỏi mọi ràng buộc hoàn toàn vào tự nhiên để họ tự do hơn lập nên những kỳ tích vinh quang trong lịch sử phát triển và tiến hóa của mình.

Ngay từ buổi bình minh của nhân loại, khi con người rời khỏi ngọn cây, đứng thẳng trên mặt đất, ngoài trí thông minh, con người còn giao tiếp với nhau bằng ngôn ngữ và quan hệ với thiên nhiên bằng tất cả trí tuệ của mình. Việc nghiên cứu sinh thái người tiền sử quả rất khó khăn. Những hiểu biết tốt nhất chỉ có thể tập trung vào các bộ tộc nguyên thủy, song những bộ tộc đó quá ít. Chẳng hạn, bộ tộc "Kung" ở hoang mạc Kalahari, nam châu Phi, khá nguyên thủy, hoàn toàn sống dựa vào thiên nhiên bằng hái lượm và săn bắt cũng đã ra đi khỏi thế giới này mới cách chúng ta vài ba thập kỷ.

Dựa trên những số liệu thu thập của Richar B. Lee, William T. Keeten và nnk (1993) đã viết rằng, tộc người "Kung" sống ở nơi nguồn lợi quá nghèo so với những bộ tộc cổ khác. Trong đời sống người "Kung", nói chung, ở dạng trưởng thành họ sống với nhau thành cặp, một chồng một vợ và cùng chăm sóc con cái. Do nuôi con bằng sữa nên đẻ thưa với chu kỳ 3 - 4 năm và r_{max} rất thấp. Người "Kung" không sống riêng lẻ mà theo nhóm 20 - 30 cặp trên một diện tích chừng 500 km², nơi có nguồn nước. Sự trao đổi trong nhóm và thăm viếng nhau là một tập quán.

Trong lao động, thì hái quả, nhặt rau là việc của phụ nữ, còn săn bắn là việc của đàn ông với những nhóm nhỏ. Khi hái lượm có hiệu quả thì thu hoạch của phụ nữ đạt đến 60% tổng nguồn dinh dưỡng. Đóng góp của đàn ông ít hơn, song rất quan trọng vì đó là protein, muối khoáng, vitamin... từ nguồn động vật. Do thức ăn biến động theo mùa nên nhịp điệu mùa điều chỉnh luôn tổ chức xã hội của người "Kung". Nước trong vùng là yếu tố giới hạn chính. 95% tổng lượng mưa tập trung vào 6 tháng, 6 tháng còn lại trong năm rất khô hạn. Suốt trong mùa mưa họ định cư trong rừng gỗ thích (Acer) và hái rau, lấy quả đến cạn kiệt trong một vùng rộng. Khi mùa khô đến, người "Kung" rút về những "hố nước" và kiếm bắt kỳ loại thức ăn nào để họ có thể sống qua ngày cho đến mùa mưa năm sau.

Nguồn thức ăn là yếu tố kiểm tra tập tính của người "Kung". Do hái lượm mà vùng sống phải rộng, nhóm người càng lớn thì vùng hái lượm càng phải rộng hơn và con người phải đi bộ xa hơn. Nếu chỉ có hái lượm thì nhóm người nhỏ, ngược lại, nếu săn bắt thì kích thước nhóm tăng lên. Săn bắt có hiệu quả khi có nhiều người, và nếu hạ sát một con thú 200 kg thì số thịt có thể thỏa mãn cho 30 người trong vòng 2 tuần.

Tổ chức xã hội của người "Kung" dựa trên lòng vị tha và bao dung của từng cá thể và của nhóm này với nhóm khác. Trong các nhóm, phúc lợi chia đều, nơi thiếu nước "mượn" nơi có nước có thể trong 1 vài năm, sau được hoàn trả sòng phẳng.

Chủ nghĩa vị tha thiết lập trên nền tảng huyết thống của dòng tộc. Các nhóm là sự liên hiệp các dòng tộc phức tạp. Người đứng đầu được rộng rãi các dòng tộc lựa chọn cử ra. Mọi việc trong nhóm được người đứng đầu điều phối.

Truyền thống văn hóa có ý nghĩa quan trọng trong việc gắn kết các nhóm là việc thăm viếng nhau, lễ hội, truyền bá kỹ thuật, kinh nghiệm trong săn bắt, hái lượm (như làm bẫy, tên, sản xuất chất độc, khâu túi, đan lưới. ...). Ở người "Kung" chưa bao giờ thấy xuất hiện những cuộc "chiến tranh".

Rõ ràng, nền văn hóa là một yếu tố rất quan trọng trong sinh thái học người với lịch sử hàng trăm nghìn năm và có ảnh hưởng to lớn đối với sự tiến hóa của nhân loại. Tập tính hiện tại của con người còn chịu ảnh hưởng đến mức nào từ sự thích nghi của lối sống trước đây lại là vấn đề bàn cãi và là câu hỏi cần được đặt ra cho các nhà sinh thái tập tính học giải quyết.

1.2. Dân số và sự gia tăng dân số

Báo động đầu tiên về mức mất cân đối giữa sự tăng trưởng dân số và nguồn lương thực của con người được đưa ra bởi nhà kinh tế học người Anh, tên là Thomas Robert Malthus (1766-1834). Trong luận thuyết của mình ông cho rằng, dân số khi không được kiểm soát sẽ tăng theo cấp số nhân, còn nguồn sống cho con người lại tăng theo cấp số cộng, do đó, dịch bệnh, nạn đói, chiến tranh... là yếu tố điều chỉnh số lượng quần thể của con người... Thuyết "nhân mãn" của Malthus bị các nhà chính trị tiến bộ và các nhà sinh học kịch liệt phản đối. Họ cho rằng, "bùng nổ dân số" là hiện tượng nhất thời, và về mặt tự nhiên, đường cong dân số cũng phải đạt đến tiệm cận. Về bản chất sinh học, con người có r_{max} thấp, mức tử vong có thể giảm và giảm đến một giới hạn nhất định, nhưng mức sinh sản có thể giảm đến tận cùng, vì thế trong thực tế, nhiều quần cư rất ổn định và có số lượng lớn những hoạt động không sinh sản, đồng thời có khả năng sáng tạo để điều chỉnh mức sinh sản của mình. Như vậy, con người rất tự hào rằng, để tránh bùng nổ dân số họ không cần có sự can thiệp của dịch bệnh hay của chiến tranh mà mỗi gia đình, mỗi quốc gia tự lựa chọn lấy những biện pháp sinh đẻ hữu hiệu để điều chỉnh dân số phù hợp với điều kiện kinh tế xã hội của họ.

1.2.1. Sự tăng trưởng dân số thế giới

Những số liệu về dân số thế giới cho phép dự báo về sự phát triển của đường cong dân số trong tương lai. Những kết quả dự báo cho rằng, có 3 thời điểm khác nhau dân số thế giới dừng ở mức cân bằng có thể tin cậy được.

Nếu giữ khuynh hướng như hiện tại, sự cân bằng dân số của thế giới sẽ xuất hiện vào năm 2110 với số lượng đạt đến 10,5 tỷ người, tức là gấp 2 lần dân số của năm 1990. Nếu tốc độ sinh giảm nhanh hơn thì điểm dừng của dân số đến sớm hơn, vào khoảng năm 2040 với dân số 8 tỷ, vượt dân số năm 1990 86% và nếu tốc độ sinh giảm chậm hơn hiện tại thì điểm cân bằng sẽ rơi vào năm 2130 với 14,2 tỷ người, hơn 2 lần dân số hiện nay.

Để chỉ ra xu thế phát triển của dân số, trong dân số học người ta dùng chỉ số "thời gian dân số tăng gấp đôi". Đây là một trong những chỉ số quan trọng trong dự báo sự phát triển dân số trong tương lai và cũng qua chỉ số này có thể nhìn nhận lại thực trạng dân số trong quá khứ.

Kích thước dân số thế giới tăng dần theo lịch sử phát triển của loài người. Các tài liệu chỉ ra rằng, dân số ở thời điểm Chúa giáng sinh khoảng 200 đến 300 triệu người và tăng lên khoảng 500 triệu vào năm 1650. Sau đó, dân số tăng gấp đôi vào năm 1850 và gấp đôi nữa vào năm 1930. Đến năm 1975 dân số vào khoảng 4.000 triệu người (bảng VI.1).

**BẢNG VI.1. KÍCH THƯỚC DÂN SỐ Ở CÁC GIAI ĐOẠN
VÀ THỜI GIAN DÂN SỐ TĂNG GẤP ĐÔI**

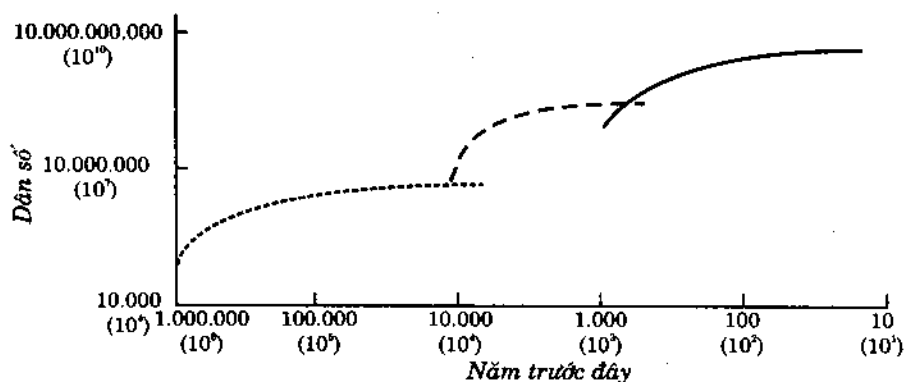
Thời gian	Dân số (triệu người)	Thời gian tăng gấp đôi (năm)
8000 trước CN	5	1500
1650 sau CN	500	200
1850 sau CN	1000	80
1930 sau CN	2000	45
1975 sau CN	4000	≈ 35 - 37

Từ số liệu trên, nếu dân số nhân loại là 5 triệu ở thời điểm 8000 năm trước công nguyên (CN) và đạt đến 500 triệu vào năm 1650 thì trong khoảng thời gian đó dân số có 6-7 lần thời gian tăng gấp đôi:

Dân số: 5 - 10 - 20 - 40 - 80 - 160 - 320 - 640 (triệu)

Lần gấp đôi: 1 2 3 4 5 6 7

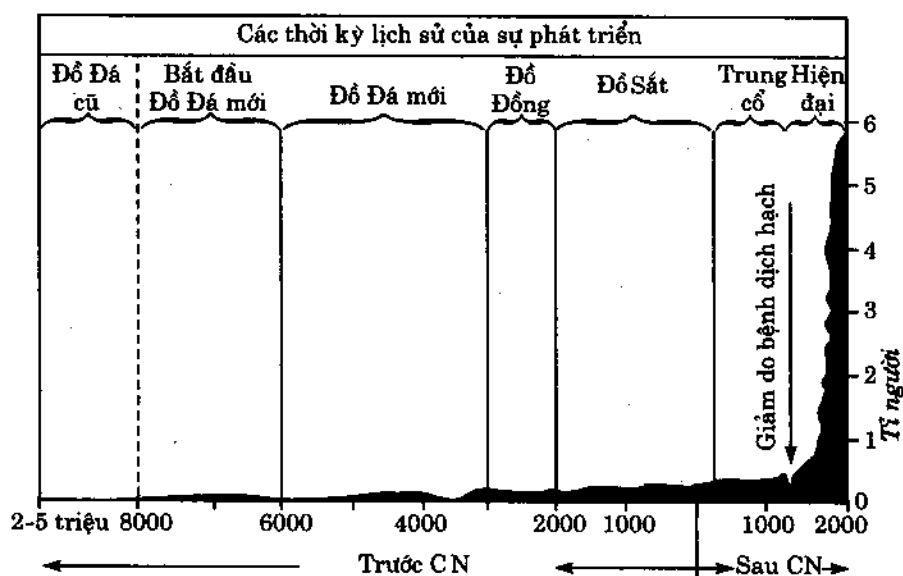
Như vậy, trong thời kỳ đó, để tăng gấp đôi dân số cần một thời gian trung bình là 1500 năm. Tiếp theo, thời gian này ngày một rút ngắn. Số dân 4 tỷ trên Trái Đất được ghi nhận vào năm 1975. Tính theo "chỉ số gia tăng dân số" vào năm 1970, thời gian tăng gấp đôi dân số lúc đó được tính là 36 năm. Nếu thể hiện sự biến động dân số trên hệ tọa độ thông thường, ta khó nhận thấy "chỉ số gia tăng dân số", song nếu đặt trên tọa độ logarit thì trên đồ thị chỉ ra 3 đoạn đường cong khác nhau tương ứng với 3 giai đoạn đặc trưng của lịch sử dân số nhân loại: Cách mạng văn hóa, Cách mạng nông nghiệp và Cách mạng công nghiệp (hình VI.3).



Hình VI.3. Sự gia tăng dân số (thang logarit)

Các đoạn đường cong đặc trưng cho 3 thời kỳ: cách mạng văn hóa, nông nghiệp và công nghiệp (Deevey, 1960 được dẫn ra bởi Ehrlich & Ane. Ehrlich, 1970)

Dân số nhân loại hiện tại được ghi nhận là khoảng 6 tỷ người. Cho đến giữa thiên niên kỷ của chúng ta dân số ít và tăng trưởng chậm. Từ sau Cách mạng công nghiệp, dân số mới tăng nhanh và sự "bùng nổ dân số" mới xuất hiện 1-2 thế kỷ vừa qua (hình VI.4).



Hình VI.4. Sự tăng trưởng dân số trong lịch sử phát triển của nhân loại

Ở giai đoạn từ khi con người xuất hiện đến cuộc cách mạng nông nghiệp, dân số thế giới còn thưa thớt, khoảng 125.000 người, chủ yếu sống tập trung ở châu Phi. Nhờ sự phát triển của bộ não, tổ tiên chúng ta đã có một nền văn hóa nguyên sơ được gọi là cuộc "Cách mạng văn hóa" mà đặc trưng của nó là những quy ước của xã hội, kinh nghiệm trong sản xuất (cách chế tác công cụ, thức ăn, phân biệt những động thực vật có hại hay ăn được...) được lưu giữ và truyền lại từ thế hệ này sang thế hệ khác bằng miệng. Nhờ đó, đời sống của các quần cư được cải thiện dần, tốc độ gia tăng dân số đạt đến 0,002% ở cuối thời kỳ với số dân tăng đến khoảng 5 triệu vào năm 8000 trước CN.

Trong thời kỳ đó, con người đã phân bố rộng rãi trên toàn lục địa Âu-Á và xâm nhập sang Tây Bán Cầu vào khoảng 30.000 năm trước CN.

Những hậu quả gây ra cho môi trường cũng như những hệ quả làm gia tăng kích thước quần thể người thấp so với thời kỳ tiếp theo của cuộc Cách mạng nông nghiệp.

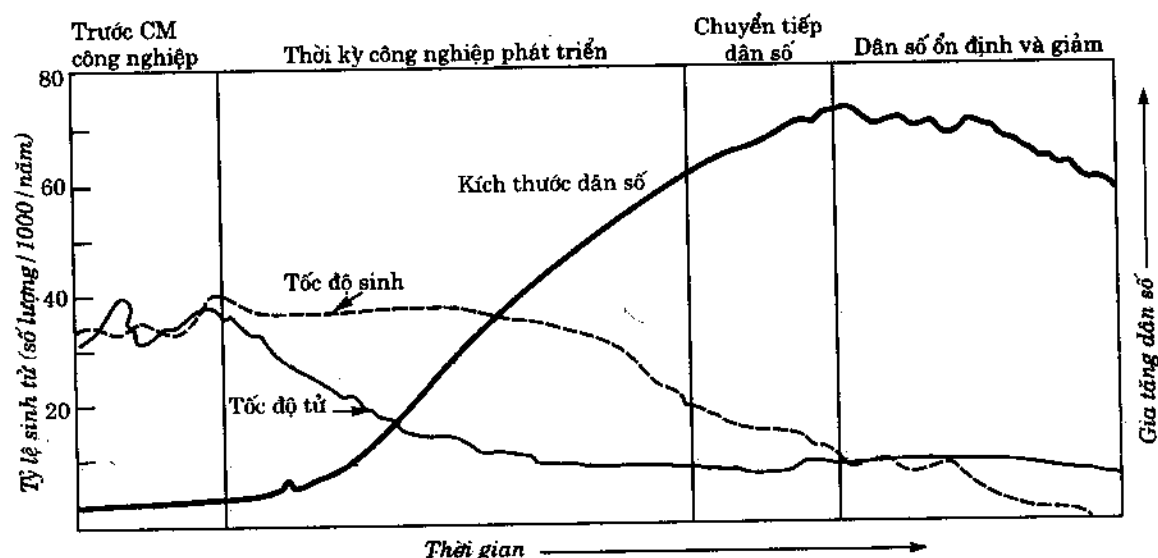
Những tư liệu khảo cổ ở Trung Đông đã phát hiện được dấu tích làng xã xuất hiện vào giữa những năm 7000-5500 trước CN và cuộc Cách mạng nông nghiệp được bắt đầu khoảng 9000-7000 năm trước CN. Cách mạng nông nghiệp làm phong phú thêm đời sống vật chất và văn hóa của con người. Trồng trọt và chăn nuôi xuất hiện. Xe có bánh được chế tạo, đồng, kẽm, sắt... được sử dụng, kéo theo nó là quá trình đô thị hóa cũng bắt đầu. Tuổi thọ đã lên đến 25-30 năm.

Vào cuối Cách mạng nông nghiệp, sự gia tăng dân số không liên tục, khi tăng, khi giảm, song nhìn chung vẫn tăng. Nền văn minh nhân loại lúc tiến triển, lúc suy thoái, thời tiết lúc thuận lợi, lúc khó khăn; mất mùa rồi bệnh dịch, chiến tranh. Tất cả đều là những yếu tố tác động trực tiếp hay gián tiếp đến kích thước dân số. Chẳng hạn, trong những năm 1348-1350 bệnh dịch hạch đã làm cho dân châu Âu giảm đi 25%, riêng ở nước Anh từ 1348-1379 còn giảm mạnh hơn, tới gần 50%. Nạn đói xảy ra liên tiếp. Các cuộc chiến tranh kéo dài hàng chục đến hàng trăm năm (chiến tranh xâm lược của Hoàng đế La Mã, 375-568 năm trước CN). Chỉ sau hiệp ước hòa bình Westphalia (1648) thế giới mới bước vào một thời kỳ yên ổn. Từ đây, sản phẩm nông nghiệp gia tăng, mở đầu cho sự ra đời của thương mại; quyền lực tập trung của thời phong kiến bị tan rã từng mảng lớn, thay vào đó nền kinh tế công nghiệp, trước hết là tiểu thủ công nghiệp ra đời và phát triển, tạo nên bước ngoặt cho sự phát triển dân số.

Từ 1650-1850, cùng với cuộc cách mạng nông nghiệp ở châu Âu, thương mại trở thành động lực chính cho sự phát triển kinh tế-xã hội. Trồng trọt, chăn nuôi phát triển, dự trữ lương thực tăng, hàng hóa được trao đổi giữa các vùng nhiều hơn, nạn đói và bệnh dịch bị đẩy lùi. Kết quả tất yếu dẫn đến là dân số thế giới, đặc biệt ở châu Âu, tăng vọt. Dân số châu Âu và Nga (gồm cả phần châu Á) tăng từ 103 lên 144 triệu. Từ khi khám phá ra châu Mỹ, diện tích đất canh tác chung được mở rộng từ 10 người/km² đến 2 người/km² và 2 giống cây mới từ châu Mỹ được bổ sung (ngô và khoai tây) cho quỹ cây trồng. Tuy nhiên, ở giai đoạn này dân số châu Á chỉ tăng thêm 50-75%. Vào thế kỷ XVIII-XIX, người châu Âu sang định cư ở Tân Thế Giới cũng làm cho dân số ở đây tăng từ 4 triệu (1790) lên 23 triệu người (1850). Dân số châu Phi (1650-1850) ước tính có khoảng 100 triệu. Tỷ lệ tăng dân số thế giới diễn ra như sau: 0,3% giữa 1650-1750 và khoảng 0,5% giữa 1750-1850.

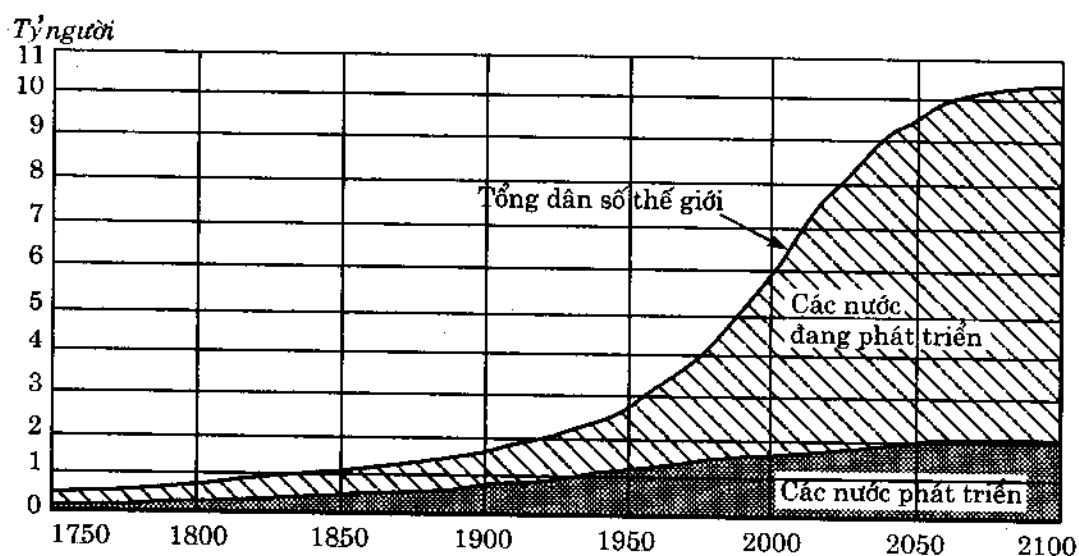
Giai đoạn 1850-1930 được gọi là "giai đoạn chuyển tiếp dân số". Lúc này ở châu Âu và Bắc Mỹ, tỷ lệ tử vong giảm thấp, từ 22-24‰ xuống 18-20‰ do điều kiện sinh hoạt được cải thiện, y tế và vệ sinh phòng dịch tiến bộ. Đến cuối thế kỷ XIX, giai đoạn chuyển tiếp dân số thực sự bắt đầu ở các nước phương Tây với sự giảm cả tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử, cả ở thành thị và nông thôn.

Sang thế kỷ XX, dân số thế giới tăng nhanh, mặc dầu quá trình chuyển tiếp dân số ở các nước phương Tây vẫn còn tiếp tục. Nhịp điệu tăng dân số trung bình toàn thế giới trong khoảng thời gian 1850-1950 là 0,8%, dân số tăng từ trên 1000 lên gần 2500 triệu người, trong đó dân số châu Á tăng chưa đến 2 lần, châu Âu và châu Phi tăng 2 lần, Bắc Mỹ tăng 6 lần và Nam Mỹ tăng 5 lần (bao gồm cả sự nhập cư). Đến những năm 1930, ở một số nước châu Âu tỷ lệ sinh giảm nhanh hơn tỷ lệ tử làm cho sự gia tăng dân số chững lại. Sau đại chiến thứ 2, điều kiện sống được cải thiện, tỷ lệ sinh lại tăng cao và kéo dài cho đến những năm 1960. Ở đây cần nói thêm rằng, những yếu tố để tạo nên sự chuyển tiếp dân số ở các nước phát triển hầu như lại không có được ý nghĩa như vậy đối với các nước kém phát triển, ở các nước này tỷ lệ sinh vẫn cao. Do đó, từ những năm 1940, nhất là khi con người đã chế ra nhiều loại thuốc công hiệu để loại trừ một số dịch bệnh nguy hiểm, dân số thế giới bước vào một giai đoạn "bùng nổ" với đặc trưng tỷ lệ sinh cao, còn tỷ lệ tử thấp, tỷ lệ tăng trưởng dân số trung bình toàn cầu từ 0,9% (1950) lên đến 1,8% (1950-1980) (hình VI.5, VI.6 và bảng VI.2).



Hình VI.5. Đường cong về sự chuyển tiếp dân số

Trước Cách mạng công nghiệp trù lên phần lớn lịch sử nhân loại, nhịp điệu sinh tử gần cân bằng, đôi khi có dao động chút ít. Dân số ít nhiều ổn định. Trong Cách mạng công nghiệp nhờ thành tựu của nó, nhịp điệu chết giảm, còn nhịp điệu sinh duy trì gần như trước. Ở trạng thái chuyển tiếp, nhịp điệu sinh giảm khi con người không mong muốn nhiều con nhưng dân số vẫn tăng do xung lượng của sự tăng trưởng. Cuối cùng, trong các nước phát triển, tỷ lệ sinh thấp hơn tỷ lệ chết và nếu tình trạng đó được duy trì thì dân số có thể được co lại.



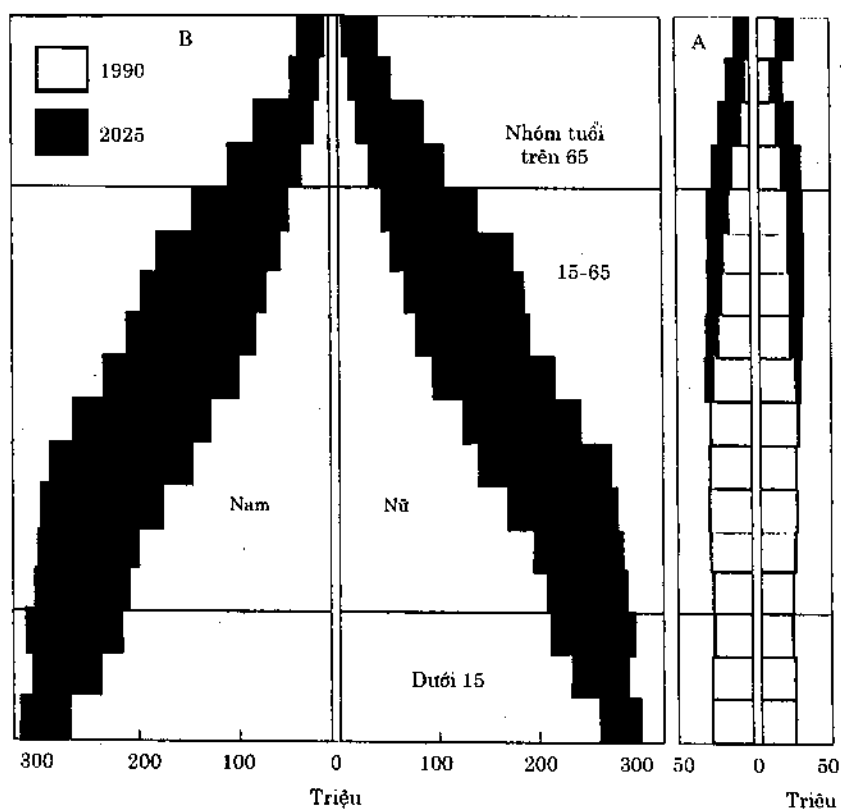
Hình VI.6. Sơ đồ chỉ ra đường cong dân số của thế giới và các khu vực từ năm 1750 đến năm 2100

**BẢNG VI.2. DỰ BÁO DÂN SỐ THẾ GIỚI THUỘC CÁC VÙNG KHÁC NHAU
TỪ 1980 ĐẾN 2025 (LIÊN HIỆP QUỐC, 1982)**

Vùng	Dân số (triệu người)							
	1980	1985	1990	1995	2000	2010	2020	2025
Toàn cầu	4453	4842	5248	5677	6123	6987	7793	8162
Châu Phi	476	553	645	753	877	1170	1488	1642
Mỹ La Tinh	362	406	453	501	550	647	742	787
Bắc Mỹ	252	263	275	287	298	319	339	348
Đông Á	1182	1252	1317	1390	1470	1589	1662	1696
Nam Á	1408	1572	1740	1909	2074	2379	2654	2771
Châu Âu	484	492	499	505	510	515	518	518
Châu Đại Dương	23	25	27	29	30	34	38	40
Liên Xô (cũ)	265	297	291	303	314	334	352	361

Trong dân số học, sự tăng trưởng hay suy giảm dân số phụ thuộc vào hàng loạt các yếu tố, song chủ yếu vẫn là tốc độ sinh sản và tử vong, cấu trúc tuổi của dân số và sự di nhập cư, không vượt khỏi những quy luật biến động số lượng của quần thể mà chúng ta đã nghiên cứu kỹ ở chương II (hình VI.7 và bảng VI.3).

01.101.101



Hình VI.7. Sự phân bố các nhóm tuổi của dân số ở các nước phát triển (A) và đang phát triển B trong năm 1990 và theo dự báo vào năm 2025.

BẢNG VI.3. NHỮNG CHỈ SỐ DÂN SỐ CHÍNH CỦA CÁC KHU VỰC TRÊN THẾ GIỚI Ở NĂM 1990

Các vùng	Tỷ lệ sinh (‰)	Tỷ lệ tử (‰)	Tỷ lệ tăng trưởng trung bình năm (%)	Thời gian gấp đôi (năm)	Tổng số dân số (triệu)	Tổng diện tích (10 ⁶ km ²)	Mật độ trên km ²	Mật độ (trên km ²) năm 2000
Toàn thế giới	27	10	1,8	39	5.321(33)★	135	39	45
Châu Phi	44	15	2,9	24	661(45)	30	22	29
Bắc Mỹ	16	9	0,7	93	278(22)	22	13	14
Châu Âu	13	10	0,3	266	501(19)	5	100	102
Châu Á	27	9	1,9	37	3.116(34)	27	115	131
Mỹ La Tinh	28	8	1,2	33	447(38)	21	21	26
Liên Xô (cũ)	19	10	0,9	80	291(25)	22	13	14
Châu Đại Dương	20	8	1,2	57	27(27)	9	3	3

(Ghi chú: ★ số % lứa tuổi dưới 15 ghi trong ngoặc)

Các số liệu (bảng VI.3) cũng chỉ ra rằng, trong điều kiện có kiểm soát, thời điểm dân số bước vào ổn định ở các khu vực khác nhau rất khác nhau. Chậm nhất là châu Phi, sau đến Mỹ La Tinh và châu Á bởi vì mức thay thế (% dân số dưới tuổi 15) ở những khu vực này khá cao.

1.2.2. Tình hình dân số Việt Nam

Dân số Việt Nam từ khi dựng nước cho đến thời kỳ Pháp thuộc rất ít tư liệu và nếu có cũng rất tản mạn, thiếu chính xác, gây nhiều tranh cãi giữa các nhà khoa học. Chỉ từ sau ngày miền Bắc giải phóng, chúng ta mới có những cuộc tổng điều tra dân số có quy mô và đem lại những kết quả đáng tin cậy. Theo niên giám thống kê, dân số nước ta từ đầu công nguyên đến nay diễn biến như sau (bảng VI.4)

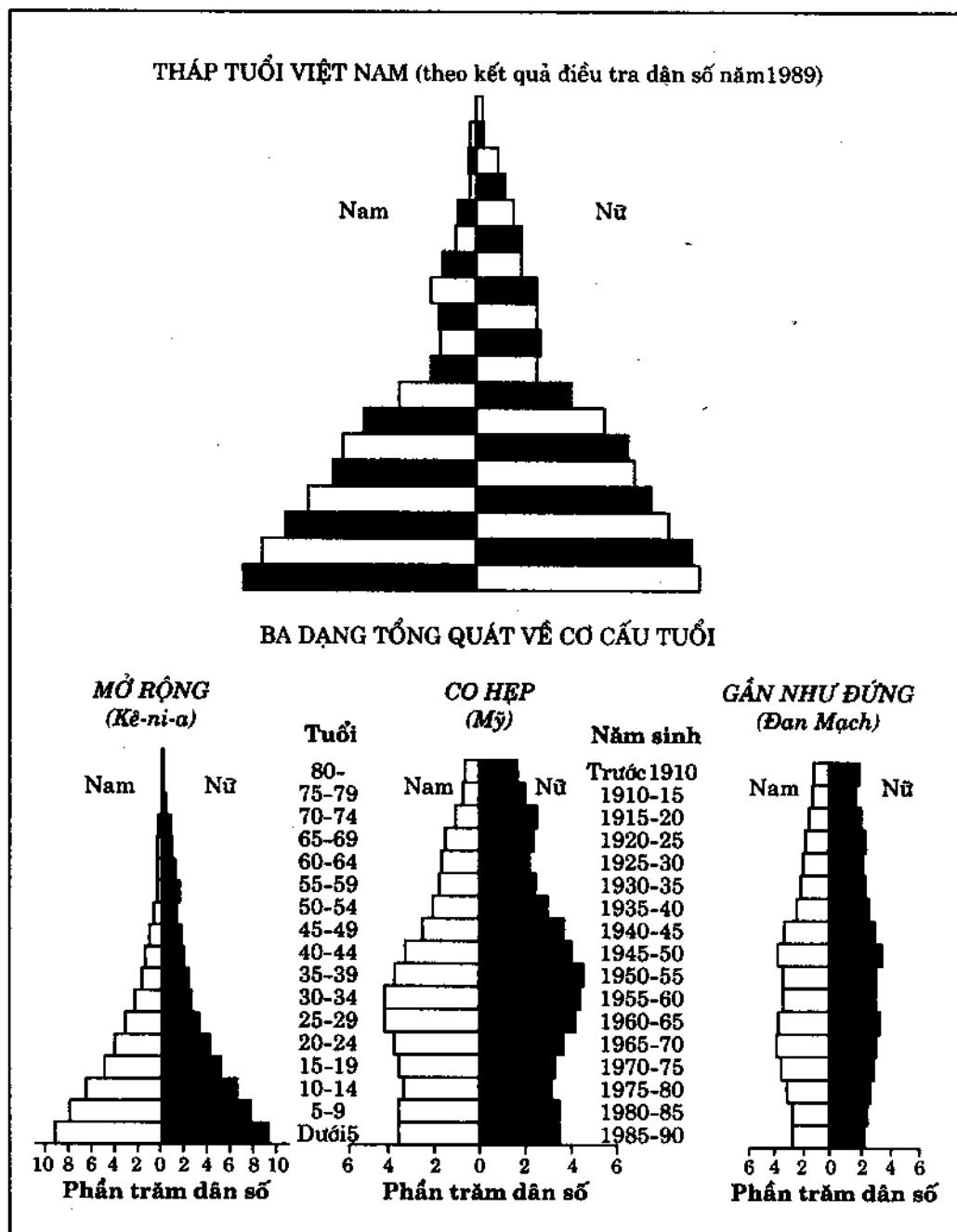
BẢNG VI.4. DÂN SỐ VIỆT NAM QUA CÁC THỜI KỲ CHÍNH
(đơn vị 1000 người)

Các thời kỳ	Số lượng	Các thời kỳ	Số lượng
Đến Công nguyên	1.800	Năm 1965	34.929
Thời đại Quang Trung	4.000	Năm 1975	47.638
Gia Long (1802 - 1819)	4.290	Năm 1985	59.872
Minh Mạng (1820 - 1840)	5.023	Năm 1990	66.233
Thiệu trị (1841 - 1847)	6.894	Năm 1992	69.405
Tự Đức (1847 - 1883)	7.171	Năm 1993	71.025
Năm 1921	15.500	Năm 1994	72.509
Năm 1931	17.702	Năm 1995	75.962
Năm 1941	20.900	Năm 1996	75.355
Năm 1951	23.061	Năm 1997	76.709
Năm 1955	25.074	Dự báo năm 2000	81.523

Căn cứ vào số liệu trên, nếu lấy mốc năm 1931 với dân số 17,702 triệu thì thời gian để dân số tăng gấp đôi trùng vào khoảng năm 1965, tức là sau 34 năm và thời gian tăng gấp 2 tiếp theo ngắn hơn, tức là sau 27 năm, trùng vào năm 1992 với dân số lên đến 69,4 triệu người.

Qua tháp tuổi (hình VI. 8), dân số Việt Nam đang trong trạng thái phát triển với đặc trưng lớp tuổi dưới 15 chiếm tỷ lệ cao (39%), tuổi trung vị của dân số thấp, ở vào tuổi 20,2; tỷ lệ tăng trưởng trung bình là 2,1%.

Những vùng có tỷ lệ tăng trưởng cao là Tây Nguyên, miền núi và trung du Bắc Bộ, Đông Nam Bộ và đồng bằng sông Hồng. Mức tăng trưởng dưới 2% gặp ở duyên hải Trung Bộ và đồng bằng sông Cửu Long. Quy mô gia đình trung bình là 4,835 người, giữa thành thị và nông thôn không có sự sai khác.



Hình VI.8. Tháp tuổi của dân số Việt Nam và đối chiếu với tháp dân số của các nước thuộc 3 khu vực khác nhau (châu Phi, châu Mỹ và châu Âu)

Trong thập kỷ 90, bức tranh về dân số nước ta đã có những sai khác (bảng VI. 5).

BẢNG VI.5. NHỮNG SỐ LIỆU CƠ BẢN VỀ DÂN SỐ XÃ HỘI
(UBQG DS - KHHGD, 1998)

Chỉ tiêu	1992	1993	1994	1995	1996	1997
Tổng dân số (1000 người)	69.405	71.025	72.509	73.962	73.355	76.709
Thành thị (-)	13.258	13.663	14.139	14.575	15.058	15.725
Nông thôn (-)	55.075	56.317	57.325	58.342	59.224	59.939
Mật độ (người/km ²)	210	215	219	223	227	232
Giới tính (nam/100 nữ)	95	95	95	95	95	96
Tỷ lệ tăng trưởng (%)	2,4	2,3	2,1	2,0	1,9	1,8
Tuổi thọ chung:						
Nam			63,3			
Nữ			68,3			
Tổng sản phẩm trong nước (tỷ đồng)	110.535	136.571	170.258	222.840	258.609	295.696
Tốc độ tăng sản phẩm GDP (%)	6,8	8,1	8,8	9,5	9,3	8,8
GDP/người (US)	143	180	214	273	310	321

Dân số Việt Nam tập trung chính ở đồng bằng Bắc Bộ và Nam Bộ với mật độ từ 350 đến 1065 người/km². Miền núi dân cư thưa thớt (26-70 người/km²), song tỷ lệ tăng nhanh do cả nhập cư từ các miền đến. Trong vòng từ 1984 đến 1989 đã có 4,5% dân số di chuyển vùng sống trong nước, cùng tỉnh là 2% và khác tỉnh là 2,5%. Luồng di chuyển chính là từ Bắc vào Nam, từ đồng bằng Bắc Bộ, duyên hải Trung Bộ lên Tây Nguyên. Dân số thành thị tăng chậm, từ 19,24 % (1979) lên 20,11% (1989), thấp hơn mức năm 1975 (21,5%). Năm 1989 tỷ lệ dân số chưa có việc làm chiếm 5,8%, có 71% lao động làm nông nghiệp.

Tuổi kết hôn lần đầu trung bình ở nam giới là 24,5 và nữ giới là 23,2.

Theo dự báo, dân số Việt Nam sẽ tăng như sau:

(Nguồn: UBQGDS-KHHGD (1989))
đơn vị: 1000 người

	2000	2005	2010	2015	2020
Tổng số	81.523	88.071	94.200	99.824	104.722
- Nam	40.598	43.934	47.063	49.917	52.387
- Nữ	40.925	44.128	47.137	49.907	52.335
- Thành thị	22.556	27.017	33.597	40.590	47.817
- Nông thôn	58.003	60.134	59.729	58.410	56.133

Sự gia tăng dân số đang tạo nên sức ép lớn đối với thiên nhiên, môi trường cũng như đời sống kinh tế xã hội của bất kỳ quốc gia nào hiện tại. Việc kiểm soát sự phát triển dân số đang là nhiệm vụ hàng đầu trong chiến lược quốc gia đối với sự phát triển một nền kinh tế xã hội bền vững ở nước ta, cũng như đối với các nước đang phát triển khác.

2. TÀI NGUYÊN VÀ SỰ SUY THOÁI TÀI NGUYÊN DO HOẠT ĐỘNG CỦA CON NGƯỜI

Tài nguyên thiên nhiên gồm những dạng không tái tạo như khoáng sản, than, dầu mỏ và khí đốt, và những dạng có khả năng tái tạo như rừng, đất, nước và các nguồn lợi thực vật, động vật khác. Chúng là nguồn sống, là những vật liệu để con người sử dụng trong xây dựng, may mặc, chế tạo công cụ... và lấy năng lượng phục vụ cho đời sống của mình. Tất cả đều không phải là vô tận nếu như con người khai thác bất hợp lý và sử dụng lãng phí.

Ngay từ khi ra đời, con người đi đến đâu đều để lại những dấu vết của mình bằng việc hủy hoại rừng, lấy thức ăn, vật liệu hay mở mang nơi ở và đất trồng trọt; tiêu diệt thú hoang dã lấy thịt... Tuy nhiên, đất rộng, người thưa, tác động của con người vào thiên nhiên còn rất hạn chế, có thể nói, con người lúc đó còn sống hài hòa với thiên nhiên. Song từ sau cuộc Cách mạng công nghiệp, nhất là trong giai đoạn hậu công nghiệp, con người càng can thiệp sâu vào các quá trình của thiên nhiên, làm cho thiên nhiên biến động mạnh, khó bề kiểm soát như khai thác khoáng sản đến cạn kiệt, hủy hoại nhiều hệ sinh thái có sức sản xuất cao ở trên cạn và dưới nước, tiêu diệt hàng loạt loài động, thực vật để mưu sinh, đồng thời gây ra nạn ô nhiễm môi trường, làm xáo động cả khí hậu và thời tiết... Cuộc sống của các chủng tộc trở nên bất bình đẳng. Một phần tư loài người sống ở những nước phát triển chiếm đoạt 3/4 của cải và năng lượng toàn cầu để cho 3/4 nhân loại thuộc các nước chậm phát triển chia sẻ phần còn lại, sống dưới mức nghèo đói.

2.1. Những dạng tài nguyên không sinh vật

Những dạng tài nguyên không sinh vật gồm đất, nước và khoáng sản.

2.1.1. Tài nguyên đất và sự suy thoái của đất

Theo UNEP (1987) diện tích đất hoàn toàn không phủ bằng là 13.251 triệu ha, chiếm 91,53% tổng diện tích đất toàn thế giới hiện tại, trong đó chỉ khoảng 1.500 triệu ha, tức là 11% được cày cấy, 24% được làm đồng cỏ chăn nuôi, 32% là rừng và đất rừng, 32% còn lại được sử dụng với mục đích khác (khu dân cư, đầm lầy, đất ngập mặn...). Diện tích đất có khả năng đưa vào canh tác được đánh giá vào khoảng 3.200 triệu ha, gấp 2 lần diện tích sử

dụng hiện nay. Tại các nước phát triển đã đưa 70% đất có tiềm năng vào canh tác, còn ở các nước đang phát triển 36%, song ở các nước châu Á, tỷ lệ này cũng rất cao (92%), trong khi ở khu vực Mỹ La Tinh lại rất thấp (15%).

Đất không phải là một khối trơ mà là hệ thống cân bằng rất mỏng manh của các giá thể khoáng nghiền vụn, các chất hữu cơ và những sinh vật sống trong đất. Dựa theo sự phát sinh sinh học-địa lý, đất được chia thành các nhóm lớn.(xem mục 2.5, chương I).

Đất là tài nguyên vô giá. Nói chung, trong điều kiện hiện tại, 1 ha đất có thể nuôi sống 3 người, bằng 1/8 số người được nuôi sống bởi 1 ha đất trang trại có năng suất cao ở miền trung tây Hoa Kỳ. Vấn đề hiện nay là rất nhiều diện tích đất lại dành để trồng các cây công nghiệp như bông, cao su, thuốc lá, chè, cà phê hay để sản xuất thức ăn cho gia cầm, gia súc. Khoảng một nửa trong số hai phần ba đất trồng trọt cũng không được bón phân và tưới tiêu, hoặc còn bỏ hoang hoặc còn để chăn thả tự nhiên.

Thực tế, sử dụng đất và hiệu quả sử dụng đất phụ thuộc rất lớn vào điều kiện địa lý-khí hậu, đặc trưng của tập đoàn cây trồng từng vùng và vào trình độ phát triển kinh tế xã hội của từng quốc gia. Do vậy, việc sử dụng và hiệu quả sử dụng đất ở mỗi nơi mỗi khác.

Những tổn thất và suy thoái đất gây ra bởi sự mất rừng hoặc khai thác rừng đến cạn kiệt (gây xói mòn, làm đá ong hóa, làm mất nước...); chăn thả quá mức (làm chặt đất, giảm độ che phủ của cây cỏ...); hoạt động của công nghiệp (sử dụng đất làm bãi thải, gây ô nhiễm đất...) và do chính cả hoạt động nông nghiệp (dùng quá nhiều hay không dùng phân bón, làm xói mòn đất, ô nhiễm bởi hóa chất, thuốc trừ sâu...). Tỷ lệ đóng góp của các nhân tố trên làm suy thoái đất được ghi ở bảng VI.6.

BẢNG VI.6. TỶ LỆ (%) CỦA CÁC YẾU TỐ ĐÓNG GÓP VÀO VIỆC LÀM SUY THOÁI ĐẤT TRÊN THẾ GIỚI

(Viện tài nguyên thế giới (Hoa Kỳ), dịch 1995 (XBNN).

Những nguyên nhân gây sự thoái hóa của đất	Châu Âu	Bắc Mỹ	Trung Mỹ	Nam Mỹ	Châu Phi	Châu Á	Châu Đại Dương	Toàn thế giới
Do mất rừng	39	4	22	41	14	40	12	30
Do khai thác rừng quá mức	-	-	18	5	13	7	-	7
Do gặm cỏ quá mức	23	30	15	28	49	26	80	34
Do hoạt động nông nghiệp	29	66	45	26	24	27	8	28
Do hoạt động công nghiệp	9	-	-	-	-	-	-	1

Ở nước ta, diện tích đất có khoảng 33 triệu ha, trong đó 22 triệu ha là đất phát triển tại chỗ, 11 triệu ha là đất bồi tụ. Đất ở nước ta phản ánh đặc tính nhiệt đới điển hình; quá trình feralit diễn ra khá mạnh, tạo nên đất đồi núi rất nghèo chất dinh dưỡng. Do điều kiện và nguồn gốc tạo thành, đất được chia thành 14 nhóm chính và dưới chúng là 64 đơn vị phân loại khác. Tỷ lệ đất được sử dụng cho các đối tượng như sau: đất nông nghiệp 7 triệu ha (21% tổng số), lâm nghiệp 11,8 triệu ha (35%), đất chuyên dùng 1,4 triệu ha (4,2%) và còn lại là 13 triệu ha (39%).

Bình quân đất tự nhiên theo đầu người thấp (0,64 ha so với 3,36 ha của thế giới), nhất là đất canh tác (0,13 ha so với 1,2 ha). Hiện nay, diện tích còn lại thuận lợi cho nông nghiệp có thể mở rộng thêm 4 triệu ha, trong đó cho lúa (700.000 ha), cho hoa màu và cây công nghiệp ngắn ngày (1,2 triệu ha), đồng cỏ chăn nuôi (700.000) và cho các mục đích khác. Những đánh giá gần đây, đất nông nghiệp đang trong tình trạng giảm đi về diện tích và chất lượng do bị thu hẹp, xói mòn và ô nhiễm, trong khi diện tích đất trống đồi trọc lại tăng lên, đạt đến 13,4 triệu ha trong toàn quốc. Mặc dầu vậy, trên đất canh tác, năm 1998 nền nông nghiệp nước ta đã tạo ra một sản lượng lương thực trên 31 triệu tấn với mức bình quân đầu người gần 410 kg (thóc và hoa màu quy ra thóc), trở thành nước đứng thứ 3 trên thế giới về xuất khẩu gạo.

2.1.2. Tài nguyên nước và sự suy giảm của nước

Nước rất cần cho sự sống, ngoài ra nước còn chứa đựng những tiềm năng khác như duy trì độ ẩm của đất, tưới tiêu cho nông nghiệp, sử dụng trong các ngành công nghiệp, tạo ra điện năng và các thắng cảnh văn hóa khác.

Theo các số liệu hiện có, trong khoảng 105.000km³ nước mưa, nguồn cung cấp nước ngọt cuối cùng rơi xuống bề mặt Trái Đất thì khoảng 1/3 đổ theo sông suối ra biển, 2/3 còn lại quay lại khí quyển do bốc hơi bề mặt và sự thoát hơi nước của cây cối. Lượng nước rơi (mưa, tuyết) được biển cung cấp tới 90%, còn 10% từ sự bốc hơi nước của lục địa và sự thoát hơi nước của thực vật.

Nếu 35.000 km³ nước mỗi năm là nguồn cung cấp nước tiềm tàng cho con người thì với dân số hiện tại, bình quân mỗi người có chừng 18 lít nước ngày, quá thừa cho nhu cầu sinh lý (2 lít/người/ ngày). Song thực tế không phải như vậy, trung bình mỗi người cần đến 250 lít /ngày. Ở các nước công nghiệp tăng gấp 6 lần giá trị trên, còn ở các nước nông nghiệp nhất là trong những nơi khô nóng, lượng nước sử dụng còn lớn hơn nhiều.

Người ta tính rằng, trên phạm vi toàn cầu nước dùng cho sinh hoạt chiếm 6% tổng số, cho công nghiệp 21%, số còn lại dành cho nông nghiệp. Ngoài lượng nước bề mặt, khai thác nước ngầm trở thành cứu cánh do sự thiếu hụt nước. Hiện tại, lượng nước ngầm được hút lên trên toàn cầu đã vượt

35 lần so với 3 thập kỷ trước và theo dự báo, vào năm 2000, nước ngầm được khai thác sẽ tăng thêm 30-35% (IUCN & UNEP.... 1993). Nạn thiếu hụt nước còn xảy ra do suy thoái rừng, do nước (kể cả nước ngầm) và đất bị ô nhiễm.

Nước được sử dụng cần 2 tiêu chuẩn: Số lượng và chất lượng. Nhiều nơi nước quá dư thừa, nhưng chất lượng kém, ngược lại, có nơi nước đồ nhiễm bẩn, nhưng lại rất ít. Nhiều sông hồ trước đây trong sạch là thế, nhưng nay đã bị nhiễm bẩn, có nơi cá và nhiều loài động vật không thể sống được.

Để sử dụng nước cho nông nghiệp, chạy máy phát điện, trị thủy các dòng sông, ngay từ buổi bình minh của nền văn minh nhân loại, con người đã xây đập ngăn sông, tạo nên các hồ chứa. Nhiều hồ chứa lớn ra đời như đập Bunder - Dam (Hoa Kỳ), đập Karip (Trung Phi), đập trên sông Volga (Nga) và đập Atsoan chọc trời trên sông Nil... Ở nước ta cũng có tới hàng ngàn hồ chứa to nhỏ, trong đó lớn nhất là hồ Hòa Bình (9,45 tỷ m³ nước), hồ Thác Bà (8,45 tỷ m³), hồ Trị An (2,55 tỷ m³ nước)...

Do khai thác quá mức nguồn nước, do nước bị nhiễm bẩn, nhân loại đang đứng trước cảnh thiếu nước, nhất là nước sạch. Do vậy, vào năm 1980 liên hợp quốc khởi xướng "Thập kỷ quốc tế về cung cấp nước uống và vệ sinh, 1980-1990" với mục đích tới năm 1990 đảm bảo cho tất cả mọi người được cung cấp nước sạch và được sử dụng các phương tiện kỹ thuật vệ sinh thích hợp. Song, mục đích này không đạt được.

Ở nước ta, tiềm năng nước ngọt còn lớn, bình quân đầu người đạt 17.000m³/năm, cao gấp 3 lần hệ số đảm bảo nước trung bình trên thế giới. Cùng với nước mặt, trữ lượng nước ngầm khá cao với nhịp điệu khai thác 10 triệu m³/ngày. Nhìn chung, chất lượng nước bề mặt còn tốt, thỏa mãn được các nhu cầu kinh tế xã hội, và sông ngòi Việt Nam có khả năng cung cấp ổn định cho các ngành một lượng nước 100-150 km³/năm, trữ lượng nước từ nước ngoài chảy vào. Nạn ô nhiễm nguồn nước do hoạt động của con người còn mang tính cục bộ. Song, khó khăn hiện nay trên con đường phát triển là đại bộ phận dân ta chưa được dùng nước sạch và còn phải đối mặt với nạn lụt lội và hạn hán lớn xảy ra hàng năm, chưa thể kiểm soát nổi.

2.1.3. Tài nguyên khoáng sản và sự suy kiệt của chúng do khai thác

Khoáng sản được phát sinh từ trong lòng đất và chứa trong vỏ Trái Đất, trên bề mặt, đáy biển và hòa tan trong nước đại dương. Khoáng sản rất đa dạng về nguồn gốc và chủng loại, được chia thành 2 nhóm chính.

- Khoáng kim loại: gồm các kim loại thường gặp, có trữ lượng lớn (nhôm, sắt, crom, mangan, titan, magie...) và kim loại hiếm (đồng, chì, kẽm, thiếc, vàng, bạc, bạch kim, thủy ngân, molipden...)

- Khoáng phi kim loại gồm các quặng (photphat, sunphat, clorit, sodium...), các nguyên liệu dạng khoáng (cát, sỏi, thạch anh, đá vôi...) và dạng nhiên liệu hóa thạch (than đá, dầu mỏ, khí đốt). Nước cũng được coi là dạng khoáng (nước ngầm, nước biển chứa khoáng).

Con người đã biết sử dụng kim loại, khai khoáng và nấu chảy kim loại từ rất xa xưa, song cường độ khai thác ngày càng cao sau cuộc Cách mạng công nghiệp. Trong thế kỷ này, loài người đã lấy từ lòng đất 130 tỷ tấn than, 35 tỷ tấn dầu và trên 1 tỷ tấn hơi đốt.

Người ta đánh giá rằng, trữ lượng sắt, nhôm, titan, crôm, magiê, vanadi.. còn lớn, chưa có nguy cơ cạn kiệt; trữ lượng bạc, đồng, bismut, thủy ngân, amiăng, chì, kẽm, thiếc, molipden... không lớn, đang ở mức báo động còn trữ lượng barit, fluorit, graphit, gecmani, mica... rất nhỏ và có nguy cơ cạn kiệt hoàn toàn.

Việc khai khoáng ở biển đã được tiến hành từ lâu hoặc do ở lục địa không có (iot, brom...) hoặc dễ khai thác hơn so với ở lục địa. Hiện tại, việc thăm dò và khai thác khoáng ở biển càng trở nên hối hả khi ở trên lục địa chúng đã bị cạn kiệt, nhất là dầu mỏ và khí đốt. Người ta đã khai thác khoáng dưới các dạng "đa kim", có hàm lượng tập trung của mangan, sắt, niken, coban, đồng và cả các nguyên tố phóng xạ. Riêng dầu mỏ và khí đốt, 400 điểm có trữ lượng 1400 tỷ tấn đã được phát hiện.

Ngoài nguồn khoáng được khai thác, công nghiệp mỏ thường gây xáo trộn địa hình, cảnh quan, thu hẹp rừng, hủy hoại nơi sống của sinh vật, gây ô nhiễm môi trường đất, nước và không khí, trong quá trình khai thác, chuyển vận và tinh luyện.

Nước ta nằm trên bản lề của vành đai kiến tạo và sinh khoáng cỡ lớn của hành tinh: Thái Bình Dương và Địa Trung Hải. Bởi vậy, khoáng sản nước ta khá phong phú về chủng loại, đa dạng về nguồn gốc. Những khảo sát chỉ ra rằng, chúng ta có hơn 3500 mỏ và điểm quặng của 80 loại khoáng sản, trong đó hơn 32 loại và trên 270 mỏ đã được đưa vào khai thác hoặc thiết kế khai thác. Những khoáng có trữ lượng lớn là đá vôi, apatit, cao lanh, than, trong đó than được đánh giá khoảng 3 tỷ tấn, bôxít vài tỷ tấn, thiếc (ở Tĩnh Túc, Cao Bằng) hàng chục ngàn tấn. Sắt cũng có trữ lượng khá, riêng mỏ Thạch Khê (Hà Tĩnh) tới hàng trăm triệu tấn. Những khoáng vật quý như vàng, đá quý, đá ngọc, chì, kẽm, antimoan, các nguyên tố phóng xạ... cũng rất có triển vọng.

Sự phân bố tự nhiên của các khoáng thường hình thành nên những tổ hợp đặc trưng cho từng vùng như vùng Đông Bắc, Việt Bắc, bắc Trường Sơn, nam Trường Sơn.

Dầu mỏ và khí đốt tập trung trong các trầm tích trẻ, tuổi Mioxen ở đồng bằng ven biển và thềm lục địa. Trữ lượng được đánh giá như sau: Vịnh Bắc Bộ 500 triệu tấn, nam Côn Sơn 400 triệu tấn, bồn Cửu Long 300 triệu tấn, vịnh Thái Lan 300 triệu tấn.

Bạch Hổ là mỏ được đưa vào khai thác đầu tiên (1986). Đến nay, các mỏ mới như Đại Hùng, Rồng, Ru-bi... cũng đã bước vào sản xuất. Sản lượng năm 1998 đã lên đến 11 triệu tấn.

Trong điều kiện kinh tế còn thấp, kỹ thuật lạc hậu, công nghiệp mỏ nước ta không chỉ gây sự lãng phí về tài nguyên mà còn hủy hoại môi trường một cách nghiêm trọng. Khu mỏ Quảng Ninh, hơn 100 năm qua đã khai thác khoảng 200 triệu tấn than, ngoài việc triệt hạ hầu hết rừng tự nhiên trên đó, các mỏ còn thải ra khoảng 1.600 triệu tấn đất đá, tạo nên những "núi" chất thải cao hàng trăm mét, những bãi thải rộng hàng nghìn ha. Mặt đất bị đào bới nham nhở; các sông suối bị bồi lấp, tắc nghẽn; bãi triều bị xâm lấn; rừng ngập mặn bị tàn lụi; nước bị ô nhiễm bởi cám than, thậm trí lòng vịnh Hạ Long cũng được phủ bởi nguồn vật liệu mới từ sản phẩm của mỏ; nhiều loại động vật trên cạn và dưới nước vốn có trong vùng cũng được thay thế bằng những loài khác hoặc biến mất (Vũ Trung Tạng, 1998).

Ở những nơi khai thác vàng, đá quý... một cách tự do thuộc nhiều vùng của đất nước, cảnh quan, môi trường còn chịu những thảm họa lớn hơn nhiều.

2.1.4. Khai thác năng lượng

Năng lượng là nền tảng của sự văn minh và phát triển xã hội. Con người cần năng lượng cho sự tồn tại của bản thân, đồng thời sản ra công để làm mọi việc.

Từ rất xa xưa con người đã biết lợi dụng sức gió và sức nước để tạo ra năng lượng. Sự xuất hiện của lửa mỏ dầu cho giai đoạn khai thác những nguồn năng lượng cổ điển (đốt củi, đốt than) trong thiên nhiên. Nhu cầu năng lượng của con người tăng lên nhanh chóng.

Do vậy, năng lượng được khai thác từ nhiều nguồn:

- Năng lượng truyền thống: Khai thác từ than, củi, dầu mỏ và khí đốt, sức nước, sức gió.

- Năng lượng thứ cấp: điện.

- Năng lượng hạt nhân

- Các nguồn khác: từ Mặt Trời, địa nhiệt, nhiệt biển, thủy triều. Nhóm cuối cùng này được gọi là năng lượng sạch vì trong sử dụng không gây ra ô nhiễm môi trường. Hơn nữa, 3 nhóm đầu khi khai thác đều đụng chạm đến nhiều vấn đề về đa dạng sinh học, tài nguyên và môi trường.

Bảng VI.7 dưới đây chỉ ra con đường sử dụng năng lượng của các vùng khác nhau trên thế giới.

BẢNG VI.7. TỶ LỆ (%) SỬ DỤNG CÁC NGUỒN NĂNG LƯỢNG CỦA THẾ GIỚI

(Viện Tài nguyên thế giới (1987))

Nguồn	Các nước Tây Âu	Các nước đang phát triển	Liên Xô cũ	Trung Quốc
Khí thiên nhiên	19,9	16,3	34,7	1,8
Dầu mỏ	42,8	46,4	32,5	13,8
Than đá	22,5	21,6	26,3	80,3
Hạt nhân	7,4	2,0	2,6	4,1
Thủy điện	7,4	13,7	3,8	0,0

Rõ ràng, cơ cấu năng lượng thuộc các khu vực khác nhau rất thay đổi, song xu thế chung so với thế kỷ XIX, "Thời đại than đá", thì ở thế kỷ này "vàng đen" đã vượt lên, chiếm tỷ trọng lớn nhất trong cơ cấu năng lượng, trừ Trung Quốc.

Thủy điện trên thế giới có tiềm năng khá lớn, tập trung ở châu Á và Mỹ La Tinh. Trữ lượng có thể khai thác được đánh giá trên 2,2 triệu MW, song mức độ sử dụng còn hạn chế, mới đạt (7% bảng VI 8).

BẢNG VI.8. TIỀM NĂNG THỦY ĐIỆN THẾ GIỚI VÀ MỨC ĐÃ SỬ DỤNG

(Viện Tài nguyên thế giới (1987))

Các khu vực	Tiềm năng khai thác kỹ thuật (MW)	Đã sử dụng (% Tổng số)
Châu Á	610.000	9
Mỹ La Tinh	431.900	8
Châu Phi	358.300	5
Bắc Mỹ	356.400	36
Liên Xô (cũ)	250.000	12
Châu Âu	163.000	59
Châu Đại Dương	45.000	15
Tổng cộng	2.214.700	Trung bình 17

Ở nước ta, nguồn năng lượng dùng trong sinh hoạt chủ yếu khai thác từ gỗ, củi, rơm rạ, than đá. Nhiều nhà máy nhiệt điện ra đời nhưng công suất thấp, thiết bị cũ kỹ như nhiệt điện Uông Bí, Ninh Bình, Phả Lại... Song song với nhiệt điện, chúng ta đã chú trọng phát triển nguồn thủy điện. Ngoài các cụm thủy điện nhỏ ở miền núi; một số nhà máy có công suất lớn được xây dựng như thủy điện Thác Bà (108 MW), Trị An (400 MW), Hòa Bình

(1920 MW), Thác Mơ (150 MW), sông Hinh (66 MW)... Sắp tới, nhà máy thủy điện YaLy bước vào hoạt động với công suất 690 MW. Tiềm năng thủy điện nước ta khá dồi dào, công suất đạt khoảng 30 triệu KW với năng lượng điện có thể cung cấp hằng năm 260-270 tỷ KW/h.

Năng lượng hạt nhân trên thế giới đang được chú trọng phát triển kèm với những biện pháp đảm bảo an toàn trong quá trình vận hành. Người ta tính rằng, khi 1 kg Uran-253 phân rã hoàn toàn phát ra một năng lượng 23 triệu KW/h, tương ứng với năng lượng của 2600 tấn than. Do vậy, từ giữa thế kỷ này, nhà máy điện nguyên tử đầu tiên đã ra đời (6. 1954) thuộc Liên Xô cũ. Hội nghị năng lượng quốc tế lần thứ 10 (1979) dự đoán rằng, năng lượng nguyên tử sẽ chiếm tới 60-65% tổng công suất điện vào năm 2020.

Nguồn năng lượng sạch khác cũng ngày một coi trọng khi nạn ô nhiễm môi trường ngày một tăng do sử dụng các năng lượng truyền thống. Năm 1972 điện Mặt Trời được đưa vào sử dụng ở Hoa Kỳ. Nhà máy điện thủy triều lớn nhất hiện nay là Laranxơ (Pháp), gồm 4 tuabin, có công suất 240.000KW. Nhiều nhà máy địa nhiệt cũng được xây dựng như Larderello, công suất 450.000 KW ở Italia, Geysers ở California (Hoa Kỳ), Matsukawa ở Nhật... Năng lượng khai thác từ gió, từ khí sinh học... đang được sử dụng phổ biến hiện nay trên nhiều vùng của thế giới.

Năng lượng là nhu cầu của sự phát triển. Đời sống vật chất và tinh thần của con người ngày một cao thì nhu cầu năng lượng ngày một lớn, kèm với nó là ô nhiễm môi trường cũng tăng theo. Hiện tại, trung bình một người ở nước "tiêu thụ cao" đã sử dụng một năng lượng lớn gấp 18 lần năng lượng tiêu thụ của một người ở nước có mức "tiêu thụ thấp" và gây ô nhiễm cũng nhiều hơn: Bắc Mỹ thải khí CO₂ gấp 2 lần so với Nam Mỹ và gấp 10 lần so với các nước ở Đông Nam Á (IUCN và UNEP..., 1993). Nhân khẩu Hoa Kỳ chiếm tỷ lệ nhỏ hơn 6% nhân khẩu thế giới, nhưng mỗi năm tiêu tốn tới 33% nguồn năng lượng toàn cầu.

Phân bố và sử dụng năng lượng trong các quốc gia trên thế giới rất chênh lệch, đang trở thành mâu thuẫn lớn nhất giữa các khu vực Đông-Tây, Nam- Bắc của hành tinh, khó có thể dung hòa.

2.2. Những dạng tài nguyên sinh vật

Tài nguyên sinh vật là nguồn sống chính của loài người, nền tảng của mọi nền văn minh trong lịch sử phát triển của nhân loại.

Con người đã khai thác từ các hệ sinh thái mọi thứ để thỏa mãn các nhu cầu của mình về ăn, mặc, ở... cho đến việc vui chơi giải trí... Những cái còn lại mà con người chưa khai thác, sẽ được khai thác trong tương lai, hoặc những cái mà con người không sử dụng được hay cho là độc hại lại rất cần thiết và

hữu ích trong việc duy trì sự ổn định bền vững của các hệ sinh thái, duy trì sự ổn định của cả nguồn lợi mà con người đang khai thác. Do vậy, duy trì và phát triển nguồn lợi, tức là duy trì sự tồn tại của tất cả các loài, các hệ sinh thái, hay nói cách khác, duy trì đa dạng sinh học của từng vùng và toàn sinh quyển. Sự diệt vong của một quần thể làm tổn hại đến quỹ gen của loài, song sự mất đi của loài là sự kết thúc gây ra sự suy giảm quỹ gen mà không thể nào lấy lại được. (Vũ Trung Tạng, 1994)

Tài nguyên sinh vật có giá trị cho cuộc sống của con người là rừng và các động vật hoang dã sống trong rừng, nguồn lợi thủy sản chứa trong các sông hồ, đồng ruộng, đặc biệt tiềm tàng trong các biển và đại dương. Sự phân bố, tính đa dạng và giàu có của các tài nguyên này chúng ta đã nói kỹ trong chương IV và V. Ở đây sự chú ý được tập trung vào tác động của con người đưa đến sự suy giảm đa dạng sinh học và nguồn lợi.

2.2.1. Sự suy giảm diện tích rừng và nạn hoang mạc hóa

Rừng là dạng đặc trưng và tiêu biểu nhất của tất cả các hệ sinh thái trên cạn, đồng thời cũng là đối tượng tác động sớm nhất và mạnh nhất của con người. Sự mất rừng ngày một tăng do con người chuyển đất rừng thành đất trồng trọt, mở mang đô thị, đường xá, khai thác khoáng sản trong đất rừng, khai thác rừng để lấy gỗ, lấy củi, tách chiết các hóa chất làm dược liệu và phục vụ cho các nhu cầu khác. Tốc độ thu hẹp rừng ngày một cao do nhu cầu của con người ngày một tăng, dân số ngày một đông và quá trình đô thị hóa, công nghiệp hóa diễn ra càng sôi động. Crosby (1986) đã mô tả sự triệt hạ rừng Greenland bởi người Nooc-măng và rừng Madeira (tức là rừng Mộc) bởi người Bồ Đào Nha trong thế kỷ XIV cũng như ở mọi nơi khi chủ nghĩa đế quốc và sự khai phá của chúng mở rộng ra toàn thế giới.

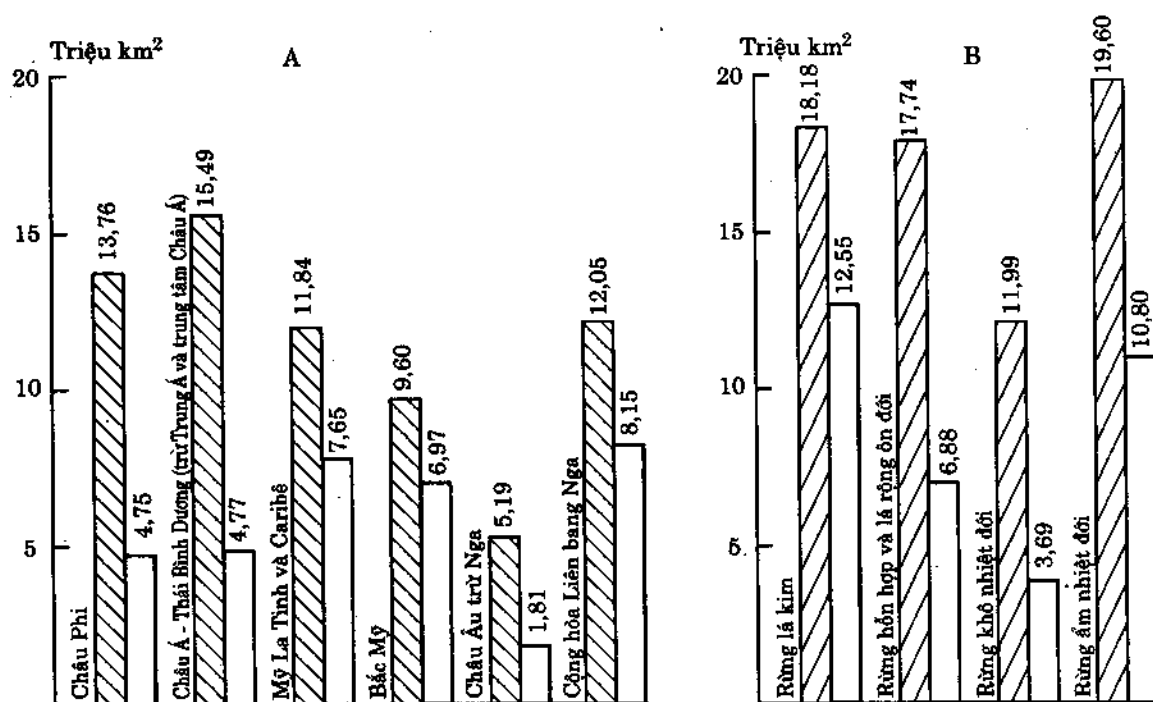
Theo tài liệu mới công bố của Quỹ bảo vệ động vật hoang dã (WWF, 1998), trong thời gian 1960 - 1990, độ che phủ của rừng trên toàn thế giới đã giảm đi gần 13%, tức là diện tích rừng đã giảm đi từ 37 triệu km² xuống 32 triệu km², với tốc độ trung bình 160.000 km² mỗi năm. Sự mất mát lớn nhất xảy ra ở các vùng nhiệt đới (bảng VI.9). Ảnh vệ tinh đã chỉ ra rằng, ở Amazon (Braxin) trung bình mỗi năm rừng bị thu hẹp 19.000km² trong suốt hơn 20 năm qua. Từ năm 1960, mặc dù rừng ôn đới ít nhiều ổn định, nhưng chất lượng của chúng đã biến đổi, phần lớn là rừng thứ sinh và bán tự nhiên mà không phải là rừng già. Hơn nữa, rừng hiện tại bị chia cắt thành những diện tích nhỏ đến mức không thể hỗ trợ cho sự bổ sung đầy đủ các loài đã từng sống trong các rừng tự nhiên chưa hề bị xáo động. Rừng trồng cũng thành rừng dải, song cũng không thực hiện được chức năng sinh thái như rừng già. Rừng nguyên sinh, tồn tại sau kỷ Băng hà lần cuối, cách chúng ta chừng 6000-8000 năm đã biến mất khoảng 50% do hoạt động của con người. Hình

17.07.07
17.07.07
17.07.07

VI.9 chỉ ra rằng, về lịch sử, thì rừng ôn đới trước đây đã từng bị hủy hoại nhanh chẳng kém gì tốc độ mất rừng của vùng nhiệt đới hiện nay. Bốn loại rừng bị hủy diệt khá lớn: Rừng hỗn hợp và rừng ôn đới lá rộng 60%, rừng lá kim khoảng 30%, rừng ẩm nhiệt đới khoảng 45% và rừng khô nhiệt đới lên đến khoảng 70%. Châu Á là nơi mất rừng nguyên sinh lớn nhất, khoảng 70%. Ngày nay, những dải rừng còn tương đối lớn thuộc về liên bang Nga, Đức, lưu vực sông Amazon và Congo.

BẢNG VI.9. DIỆN TÍCH RỪNG TỰ NHIÊN TOÀN THẾ GIỚI 1960-1995
(triệu km²) (WWF, 1998)

Các khu vực	1960	1965	1970	1975	1980	1985	1990	1995
Châu Phi	5,906	5,720	5,533	5,321	5,110	4,898	4,686	-
Châu Á/Thái Bình Dương	5,301	5,066	4,830	4,549	4,358	4,140	3,921	-
Mỹ La Tinh và Caribê	9,688	9,361	9,034	8,676	8,318	7,934	7,550	-
Bắc Mỹ	6,705	6,705	6,705	6,705	6,705	6,689	6,673	-
Châu Âu	1,139	1,171	1,202	1,219	1,236	1,244	1,252	-
Liên Bang Nga	7,983	7,983	7,983	7,983	7,983	7,983	7,983	-
Tổng số	36,723	36,005	35,287	34,498	32,709	33,887	32,066	31,260



Hình VI.9. Độ che phủ của rừng đã có trước đây và rừng hiện tại, theo vùng (A) và theo loại rừng (B)
(triệu km², WWF, 1998)

Ở nước ta trước năm 1945 rừng đã che phủ 43,8% diện tích đất đai với khoảng 7.000 loài thực vật có hoa, cho sinh khối trên 5 tấn/ha/năm và mức tăng trưởng đạt đến 350-500tạ/ha. Hiện nay, diện tích này chỉ còn 9,312 triệu ha, chiếm 26% diện tích đất đai được che phủ. Trong 25 năm qua, tổng diện tích rừng tự nhiên (cả ở vùng đất cao và ven biển) đã giảm với tốc độ trung bình 350.000ha/năm. Trong gần 19 triệu ha đất lâm nghiệp chỉ còn 8,7 triệu ha được che phủ bởi cây rừng, trong khi đó đất trống, đồi trọc tăng đến con số 13,4 triệu ha, gần gấp đôi diện tích cây cấy (WB, 1994)

Đi đôi với sự mất rừng, mất đồng cỏ là quá trình hoang mạc hóa, nhất là ở những vùng có khí hậu khô nóng. Hiện nay, hoang mạc chiếm khoảng 1/3 bề mặt lục địa, song chỉ hỗ trợ cho đời sống của 1/6 dân số thế giới.

Mặc dầu hoang mạc đã thay thế cho đất nông nghiệp trước đây hay từ khởi đầu của nền văn minh nhân loại (tại thung lũng Tigris - Euphrates, nơi ra đời của nền nông nghiệp nay là những hoang mạc muối) thì 150 năm qua con người đã từng được chứng kiến sự bành trướng của hoang mạc. Hoang mạc hóa là vấn đề quốc tế lớn. Theo liên hiệp quốc, hàng năm hoang mạc tăng lên 80.000 km² và tổng diện tích mặt đất bị hoang mạc hóa đe dọa trong thời gian tới ước tính khoảng 39 triệu km².

Nguyên nhân chung của nạn hoang mạc hóa là sự chắn thả quá mức ở những đồng cỏ khô hạn. Song song với điều đó là do nạn phá rừng, khai mỏ, tạo nên những vùng đất canh tác, nhưng tuổi tiêu bất hợp lý cũng như quá trình đô thị hóa..., nhất là ở những nơi khô hạn, lắm gió.

Hoang mạc hóa đang tác động mạnh lên đời sống của 6% dân số thế giới sống kiểu du mục. Nhiều nơi, người và gia súc bị chết với tỷ lệ rất cao, buộc họ phải bỏ đi sống tỵ nạn. Hoang mạc hóa làm giảm diện tích canh tác là điều rất đáng lo ngại cho cư dân của nhiều vùng trên thế giới.

2.2.2. Sự suy giảm các hệ sinh thái ở nước và nguồn lợi thủy sản

Các hệ sinh thái nước ngọt rất đa dạng về loại hình, về thành phần sự sống phân bố trong đó và về các chức năng sinh thái cũng như giá trị của chúng đối với thiên nhiên và con người. Chúng là những bộ phận cùng với vùng nước biển ven bờ đến độ sâu 6m, cấu trúc nên dạng đất ngập nước của toàn thế giới.

Tổng diện tích đất ngập nước được đánh giá là 8,558 triệu km², chiếm 6,4% tổng diện tích lục địa (bảng VI.10)

**BẢNG VI.10. DIỆN TÍCH ĐẤT NGẬP NƯỚC ĐƯỢC ĐÁNH GIÁ THEO
CÁC VÙNG KHÍ HẬU THẾ GIỚI**

Vùng khí hậu	Diện tích (triệu km ²)	% so với diện tích của vùng
Vùng cực	0,200	2,5
Vùng Boreal	2,558	11,0
Vùng cận Boreal	1,017	13,4
Vùng cận nhiệt đới	2,145	29,3
Nhiệt đới	2,638	10,9
Tổng	8,558	Trung bình 6,4

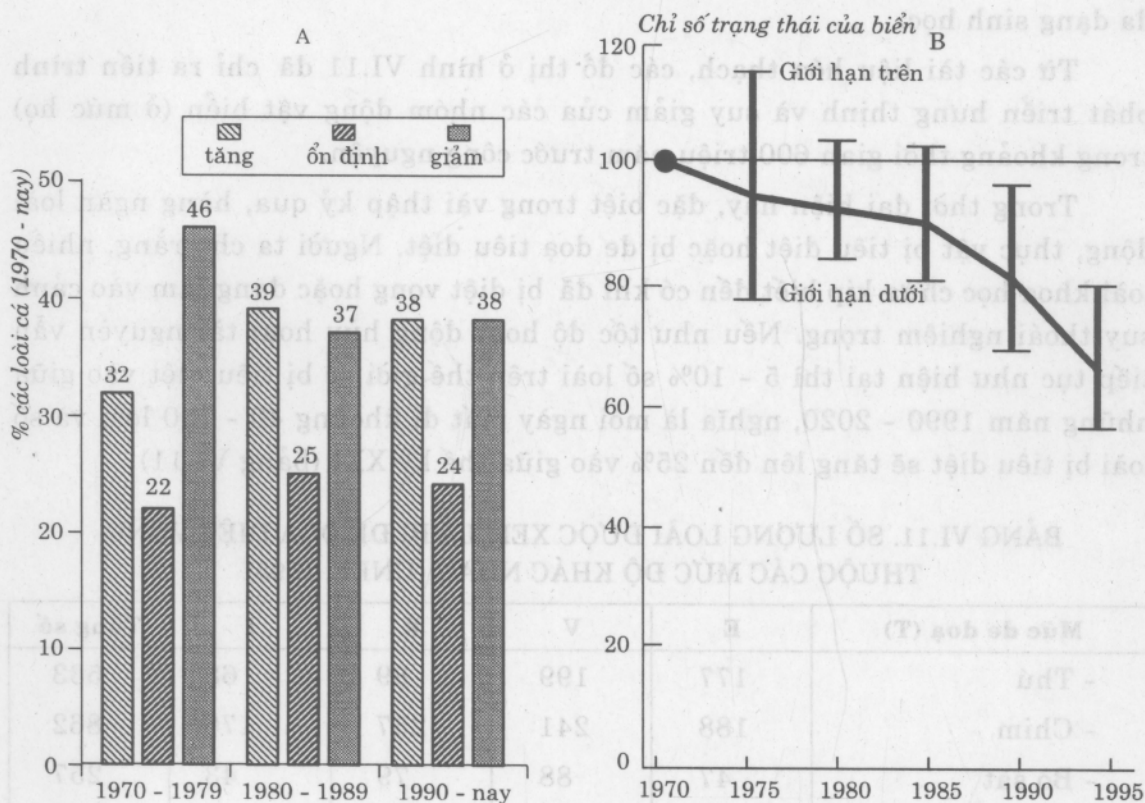
Đất ngập nước có những chức năng sinh thái quan trọng trong việc nạp và tiết nước ngầm; khống chế lũ lụt và ổn định đường bờ; thanh lọc cặn vẩn, nhưng duy trì chất dinh dưỡng; xuất khẩu sinh khối... Do vậy, đất ngập nước chứa đựng những sản phẩm có giá trị như tài nguyên rừng, động vật hoang dã và chăn nuôi, tài nguyên nước và nông nghiệp. Các hệ sinh thái đất ngập nước duy trì mức đa dạng sinh học cao, đồng thời còn là những cảnh quan văn hóa độc đáo.

Hoạt động của con người trong quá trình phát triển đã gây ra những tổn thất lớn lao đối với các hệ sinh thái đất ngập nước, từ việc loại bỏ chúng hay biến đổi chúng thành các hệ nghèo kiệt đến việc làm cho chúng bị ô nhiễm bởi các chất thải, bị hủy hoại dưới các trận mưa axit... Theo FAO, trên thế giới hiện có khoảng 40 triệu ha, tức 20% đất ngập nước được tưới tiêu nhưng do úng, phèn hóa và mặn hóa... phần lớn bị bỏ hoang hằng năm. Biển Aral có thời đã từng xếp thứ 4 trong những hồ lớn trên thế giới, nay đã tụt xuống hàng thứ 6. Nước của sông Amua Daria và Syr cung cấp cho hồ đã bị thu hồi giành cho các cánh đồng bông ở lân cận nên mặt nước hồ giảm, độ muối tăng lên, nguồn lợi cá mất đi và khí hậu xung quanh hồ trở nên khắc nghiệt đến nỗi nhiều nơi dân đã bỏ đi. Vào năm 2000, diện tích hồ sẽ mất thêm 1/3 so với hiện tại (Ellis, 1990).

Ở nước ta, nhiều hệ sinh thái đất ngập nước cũng biến đổi rất mạnh: hàng loạt hồ chứa mới ra đời, nhiều dòng sông bị ngăn chặn bởi đập, hàng trăm ngàn ha bãi triều được bao bởi đê lấy đất cho nông nghiệp và mở rộng các ao tôm, gần 40% diện tích rừng ngập mặn ven biển bị triệt hạ...

Biển và đại dương giàu tiềm năng thiên nhiên, song hiện nay cũng không tránh khỏi hiểm họa gây ra bởi con người. Nhiều biển nội địa đang trong tình trạng kêu cứu như biển Bantic, Địa Trung Hải... Nguyên nhân dẫn đến sự suy thoái đa dạng sinh học và nguồn lợi hải sản là khai thác quá mức, hủy hoại các hệ sinh thái ven bờ (rừng ngập mặn, bãi cỏ ngầm, rạn san hô...), nơi giàu nguồn lợi đồng thời hỗ trợ cho sự phát triển phồn thịnh của các vùng nước xa bờ, do nước bị ô nhiễm, nhất là dầu và các chất phóng xạ...

Theo WWF (1998), sản lượng hải sản của thế giới trong giai đoạn 1990-1995 trung bình đạt 84 triệu tấn mỗi năm, gấp 2 lần năm 1960, ấy là không kể 27 triệu tấn bị loại bỏ, đó là những loài mà nghề cá không mong muốn. Với sản lượng đó thì nghề cá thế giới đã vượt lên sức chịu đựng của đại dương (82-100 triệu tấn năm). Theo FAO, trong năm 1994 khoảng 60% nguồn lợi cá đại dương hoặc đã được khai thác đến giới hạn cho phép hoặc đã rơi vào tình trạng suy giảm. Theo WWF (1998), trên cơ sở phân tích tình trạng của 116 loài cá chính, từ năm 1970 đến nay có 40% các quần thể cá khai thác đã bị suy kiệt, 25% duy trì sản lượng của mình, số còn lại (35%) đang có chiều hướng tăng lên, tuy nhiên, tình trạng chung của biển thể hiện qua chỉ số tổng hợp (chỉ số sức sống hay "sức khỏe" của hành tinh LPI) đang trong trạng thái suy giảm (hình VI.10)



Hình VI.10 Xu hướng của các loài sinh vật biển (A) và chỉ số về trạng thái của hệ sinh thái biển (B) (Theo WWF, 1998).

Nghề cá nước ta trong gần nửa thế kỷ qua hoạt động trong vùng nước nông, chưa vượt quá 30m do vậy, đã rơi vào tình trạng có thể gọi là suy sụp, với năng suất khai thác trên đơn vị cường lực (CPUE) giảm từ 1,15 (1982) xuống 0,50 vào năm 1997. Nhiều hệ sinh thái ven bờ bị hủy diệt, chất lượng nước biển cũng không còn trong sạch nữa. Do đó, phát triển đánh cá xa bờ là lối thoát duy nhất của nghề cá để tránh khỏi sự sụp đổ hoàn toàn.

2.2.3. Sự suy giảm đa dạng sinh học

Như ở chương V đã đề cập, số lượng loài trong sinh quyển đã được xác định 1392.485 cũng chỉ là tương đối. Theo UNEP (1995), hiện tại, số loài đã được mô tả lên đến 1750.000 loài, dao động trong số lượng loài có thể có, từ 3.635.000 đến 111.655.000 loài.

Trong tiến trình lịch sử của sự phân hóa và tiến hóa, số lượng các loài còn đông gấp bội, song chúng đã bị tiêu diệt phần lớn do những biến động lớn lao của vỏ Trái Đất và của khí hậu toàn cầu. Con người đóng góp vào nạn diệt chủng của các loài chỉ sau khi họ ra đời và phát triển nền văn minh của mình. Đặc biệt, khi Trái Đất bước vào giai đoạn yên tĩnh thì con người trở thành mối đe dọa lớn đối với đời sống sinh giới, là tác nhân chủ yếu hủy hoại đa dạng sinh học.

Từ các tài liệu hóa thạch, các đồ thị ở hình VI.11 đã chỉ ra tiến trình phát triển hưng thịnh và suy giảm của các nhóm động vật biển (ở mức họ) trong khoảng thời gian 600 triệu năm trước công nguyên.

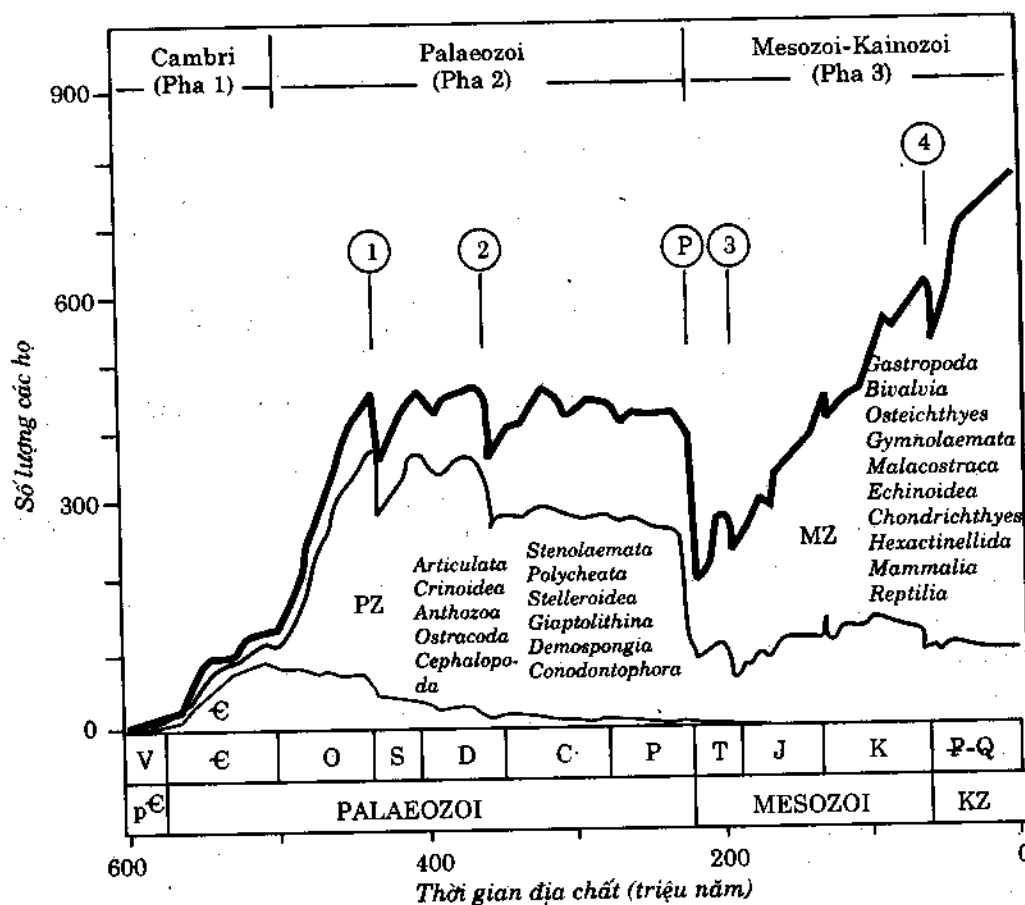
Trong thời đại hiện nay, đặc biệt trong vài thập kỷ qua, hàng ngàn loài động, thực vật bị tiêu diệt hoặc bị đe dọa tiêu diệt. Người ta cho rằng, nhiều loài khoa học chưa kịp biết đến có khi đã bị diệt vong hoặc đang lâm vào cảnh suy thoái nghiêm trọng. Nếu như tốc độ hoạt động hủy hoại tài nguyên vẫn tiếp tục như hiện tại thì 5 - 10% số loài trên thế giới sẽ bị tiêu diệt vào giữa những năm 1990 - 2020, nghĩa là mỗi ngày mất đi khoảng 40 - 140 loài và số loài bị tiêu diệt sẽ tăng lên đến 25% vào giữa thế kỷ XXI (bảng VI.11)

BẢNG VI.11. SỐ LƯỢNG LOÀI ĐƯỢC XEM LÀ BỊ ĐE DỌA DIỆT VONG THUỘC CÁC MỨC ĐỘ KHÁC NHAU (UNEP, 1995)

Mức đe dọa (T)	E	V	R	I	Tổng số
- Thú	177	199	89	68	533
- Chim	188	241	257	176	862
- Bò sát	47	88	79	43	257
- Lưỡng cư	32	32	55	14	133
- Cá	158	226	246	304	934
- Động vật không xương sống	582	702	422	941	2647
- Thực vật	3632	5687	11485	5302	26106

(Ghi chú: T: Bị đe dọa, E: Đang nguy cấp, V: Sẽ nguy cấp,

R: hiếm, I: chưa xác định được)



Hình VI.11. Đa dạng của các họ động vật biển qua các thời kỳ địa chất khác nhau

Đường cong đậm chỉ ra số lượng họ với những loài đã cốt hóa được biết từ tài liệu hóa thạch trong các pha chính của lịch sử địa chất. 3 đường cong chỉ ra 3 hệ động vật tiến hóa mạnh: C - hệ động vật Cambri; PZ - hệ động vật Palaeozoi; MZ - hệ động vật hiện đại, trong đó tên một số lớp động vật được ghi kèm. Các mũi tên chỉ ra 5 lần diệt vong lớn của động vật biển: P - Permi- cuối (lớn nhất); 1 - Ordovic-cuối; 2 - Devon- muộn; 3 - Trias-cuối; 4 - Creta-cuối (Sepkoski; 1992 trích từ UNEP, 1995). Các ghi chú khác trong hình V-Vend (phần trên cùng của Proterozoi), C - Cambri, O-Ordovic, S-Silua, D-Devon, C-Carbon, P-Permi, T-Trias, J-Jura, K - Creta, P - Paleogen, Q - Kỷ Thứ Tư, còn MZ-Mesozoi, PZ-Palaeozoi, p C tiền Cambri.

Sự suy giảm đa dạng ở Việt Nam đã được đề cập đến trong nhiều đề mục ngay ở chương này, song cần nói thêm rằng, tốc độ suy giảm đa dạng sinh học, ngày một gia tăng do khai thác tài nguyên bừa bãi, nhất là sử dụng hàng loạt các công cụ mang tính hủy diệt để săn bắt cá, chim thú... như dùng thuốc độc, chất nổ và điện... Nhiều loài có giá trị kinh tế hiện nay không còn hoặc không cho sản lượng khai thác, nhiều loài đang lâm vào cảnh mất nơi ở, nơi kiếm sống hoặc bị tiêu diệt hoặc bỏ đi nơi khác. Do vậy, đã có tới 365 loài động vật, từ không xương sống đến có xương sống, sống trên cạn hay dưới nước và 356 thực vật bậc thấp đến bậc cao được đưa vào "Sách đỏ Việt Nam". Nhiều khu bảo vệ, khu dự trữ thiên nhiên ra đời.

3. MÔI TRƯỜNG CỦA SINH VẬT VÀ CON NGƯỜI NGÀY MỘT XUỐNG CẤP

Ô nhiễm môi trường đang trở thành hiểm họa đối với đời sống của sinh giới và cả đối với con người ở bất kỳ phạm vi nào, từ quốc gia, khu vực đến toàn cầu. Đó là sản phẩm của quá trình công nghiệp hóa và đô thị hóa diễn ra trên 200 năm nay. Hội nghị Stockholm về môi trường toàn cầu họp năm 1972 là tiếng chuông báo động đầu tiên về tình trạng môi trường của chúng ta đang xuống cấp. Từ đó, nhiều tổ chức quốc tế, những chương trình liên quốc gia... về môi trường được ra đời, nhằm ngăn chặn có hiệu quả những hành động của con người đang làm cho chất lượng môi trường, chất lượng cuộc sống của chính con người suy thoái.

Ô nhiễm môi trường là một khái niệm để chỉ sự xuất hiện của một chất lạ trong môi trường tự nhiên hoặc làm biến đổi thành phần, tỷ lệ về hàm lượng của các yếu tố có sẵn, gây độc hại cho sinh vật và con người nếu như hàm lượng của những chất đó vượt khỏi giới hạn thích nghi tiềm tàng của cơ thể.

Ô nhiễm hiện nay đã lan tràn vào mọi nơi, từ đất, nước đến khí quyển, từ bề mặt đến các lớp sâu của đất và của đại dương, từ nước này đến nước khác...

Nguyên nhân của nạn ô nhiễm là các sinh hoạt thường nhật và hoạt động kinh tế của con người, từ trồng trọt, chăn nuôi... đến các hoạt động công nghiệp, chiến tranh và công nghệ quốc phòng, trong đó công nghiệp là thủ phạm lớn nhất.

Chất gây ô nhiễm rất đa dạng về nguồn gốc và chủng loại, song được gộp thành 3 nhóm lớn: chất thải rắn, chất thải lỏng và chất thải khí. Mỗi dạng có thể chứa đựng nhiều chất, từ các hóa chất, các kim loại nặng, đến chất phóng xạ và vi trùng.. Nhiệt cũng là tác nhân trực tiếp hay gián tiếp gây nên nạn ô nhiễm khi được thải ra từ các nhà máy, khu công nghiệp vào nước hay khí quyển.

3.1. Ô nhiễm môi trường đất

Đất là một hệ sinh thái giàu có, trong đó được thiết lập nên mối quan hệ qua lại giữa các yếu tố hữu sinh, vô sinh và khả năng tự điều chỉnh của nó thông qua các chu trình vật chất và sự chuyển hóa của năng lượng. Sự tự điều chỉnh để duy trì trạng thái cân bằng ổn định của hệ sinh thái đất cũng có giới hạn. Nếu tác động vào hệ vượt khỏi ngưỡng này thì hệ cũng bị suy thoái và giảm sức sản xuất.

Trong hoạt động kinh tế, con người chưa hiểu hết hoặc cố tình không hiểu những chức năng sinh thái này, coi đất như nguồn "dinh dưỡng" giàu có

để thỏa sức bóc lột qua việc trồng trọt, chăn thả; coi đất như một chất trợ, biến chúng thành nghĩa địa để chôn vùi mọi thứ, từ nước thải, phân rác đến các phế thải của nền công nghiệp và cả bã phóng xạ...

Trong nông nghiệp, lượng phân hóa học và thuốc diệt sâu bọ dư thừa cũng gây nên ô nhiễm đất trầm trọng do đất hấp thụ hoặc chuyển hóa hóa học, một phần bị rửa trôi hoặc ngấm sâu xuống lớp nước ngầm. Nhiều loại thuốc trừ sâu chứa photpho hay clo hữu cơ rất độc hại, nhiều chất khó phân hủy gây độc lâu dài và tích lũy cao ở các sinh vật tiêu thụ đầu bảng của xích thức ăn, có thể gây hại cho kẻ sử dụng cuối cùng. Đó là hiện tượng "khuếch đại sinh học" đã được đề cập đến ở chương IV và thể hiện ở hình IV.13.

Nước thải sinh hoạt của con người, phân rác súc vật, nhất là những trang trại, đồng cỏ chăn nuôi còn làm cho đất bị nhiễm các chất hữu cơ tối mức dư thừa, gây mất cân bằng sinh học trong đất, và ô nhiễm do các mầm bệnh (thương hàn, tả chảy, giun sán...). Những bệnh này có thể truyền trực tiếp hay gián tiếp cho người và gia súc. Trong quá trình phân hủy, phân, xác sinh vật còn là nguồn gây ô nhiễm không khí bằng các khí CH_4 , NH_3 , H_2S ...

3.2. Ô nhiễm môi trường nước

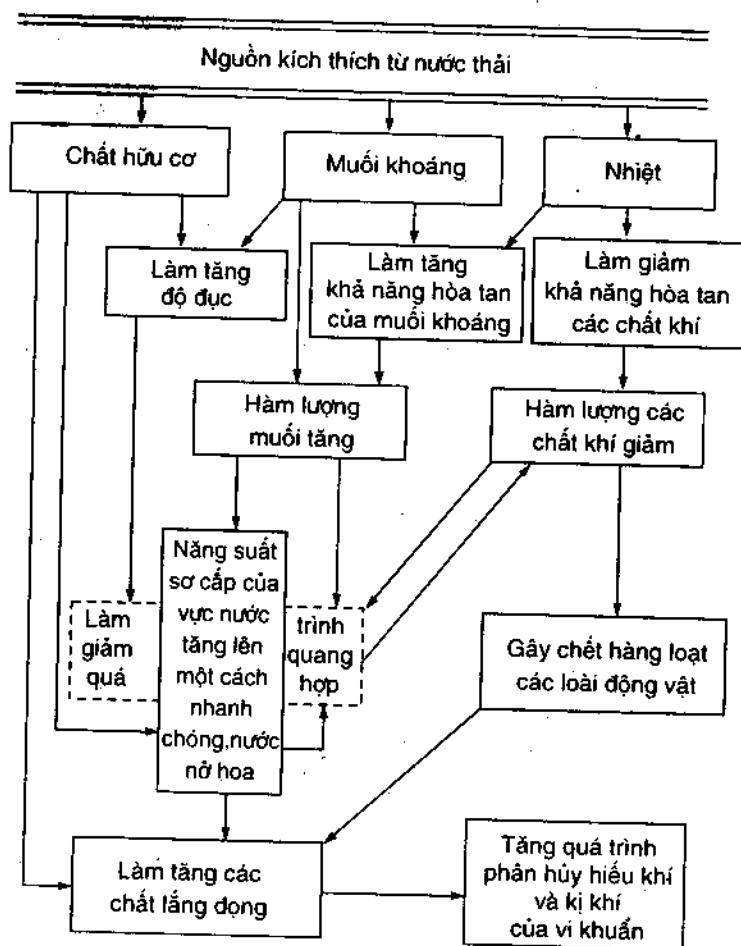
Nước bị ô nhiễm lan tràn nhanh và rộng hơn so với đất. Nước bị ô nhiễm thường biến đổi cá tính của mình một cách mạnh mẽ. Để kiểm tra chất lượng nước sử dụng trong nông nghiệp, nuôi trồng thủy sản, trong công nghiệp... đặc biệt dùng trong sinh hoạt (nước sinh hoạt và nước uống) buộc người ta phải quan tâm đến hàng loạt các chỉ tiêu (vật lý, hóa học, sinh học) và xây dựng những hàm lượng tối thiểu cho phép và hàm lượng ngưỡng an toàn.

Ô nhiễm nước thuộc nhiều dạng, song đối với các vực nước ngọt, sự phì dưỡng (eutrophication) là mối quan tâm hàng đầu, còn ở biển nói chung, điều đáng lo ngại nhất hiện nay là ô nhiễm do dầu.

Sự phì dưỡng gây ra do tự nhiên đã từng xảy ra trong lịch sử phát triển của sinh giới. Đã có 2 lần hàm lượng CO_2 tăng vượt bậc làm cho thực vật phát triển một cách "bùng nổ". Khí hậu biến động mạnh, thực vật bị chôn vùi, tạo nên những nguồn nhiên liệu hóa thạch mà chúng ta đang khai thác như than đá, dầu mỏ và khí đốt. Hiện nay, sự phì dưỡng gây ra do con người, song cũng là hiện tượng phổ biến không chỉ trong nước ngọt, mà cả ở các vùng ven biển và biển kín.

Phì dưỡng là quá trình biến đổi của hệ sinh thái thủy vực do nguồn nước cấp cho nó có lượng muối khoáng và chất hữu cơ quá dư thừa mà các quần xã sinh vật không thể đồng hóa được. Tất nhiên các chất đưa vào và dẫn xuất

phân hủy của chúng, đặc biệt là muối tạo sinh (N, P, K) trước hết gây hiện tượng bùng nổ số lượng của thực vật thủy sinh sau đó là sự chết của chúng và quá trình phân hủy xác chết do các vi khuẩn hiếu khí và kỵ khí. Kết quả đưa đến sự giảm hàm lượng oxy, xuất hiện các khí CO_2 , CH_4 , H_2S ... giảm độ trong, pH thay đổi, các điều kiện môi trường khác biến động mạnh, cuối cùng, thủy vực bị suy thoái. Con đường dẫn đến sự phì dưỡng được mô tả ở hình VI.12.



Hình VI.12. Cơ chế chính của quá trình phì dưỡng của các vực nước nội địa và ven biển

Ô đại dương dầu đang là yếu tố hàng đầu gây nên sự ô nhiễm. Nguồn dầu xâm nhập vào biển bằng nhiều con đường. Theo Witherby (1991), gần 37% hydrocacbua dầu thải vào biển từ lục địa, khoảng 33% từ vận tải biển, 9% từ khí quyển, khoảng 7% từ thẩm thấu tự nhiên từ lòng đất và 2% từ việc khai thác dầu ở biển.

Những vụ tai nạn trên biển (cháy dàn khoan, tràn dầu từ các giếng khai thác, dò rỉ đường ống dẫn, đắm tàu chở dầu...) thường gây ô nhiễm nghiêm trọng cho một vùng rộng lớn và kéo dài.

Người ta cũng tính rằng, mỗi ngày có ít nhất 10.000 tấn dầu đổ vào biển, còn theo Witherby thì tổng lượng dầu xâm nhập vào biển trên dưới 3,2 triệu tấn năm.

Biển nước ta cũng không còn trong sạch nữa. Trong nước biển đã xuất hiện nhiều kim loại nặng như đồng, chì, kẽm, eadimi, thủy ngân... mặc dù còn dưới mức tiêu chuẩn cho phép. Ở nhiều hải cảng như Hải Phòng, cảng

thành phố Hồ Chí Minh, Đà Nẵng... hàm lượng dầu đã vượt mức cho phép đối với nước sử dụng cho nuôi thủy sản (0,05mg/l), thậm chí có điểm vượt cả mức quy định cho các bãi tắm (0,3mg/l).

3.3. Ô nhiễm khí quyển

Tác nhân gây ô nhiễm khí quyển là hoạt động của núi lửa, cháy rừng và các hoạt động kinh tế của con người. Hoạt động của con người đưa đến 2 khía cạnh: thải chất ô nhiễm vào khí quyển và hủy hoại những đối tượng tham gia vào quá trình thanh lọc chất độc (triệt hạ rừng, hủy hoại các rạn san hô ở biển...).

Các chất ô nhiễm khí quyển có thể gây tác hại trực tiếp đến đời sống của sinh vật và của con người, dẫn đến hiện tượng ô nhiễm sơ cấp, còn nếu các chất đó biến đổi đi rồi tiếp tục gây tác hại sẽ tạo nên sự ô nhiễm thứ cấp (mưa axit, tạo mù...)

Hiện nay, trong khí quyển tồn tại rất nhiều chất khí và bụi lơ lửng độc hại như CO , CO_2 , NO_x , SO_x , CH_4 , bụi silic, bụi chì, hơi thủy ngân, các vi khuẩn gây bệnh. Chúng được tạo ra bởi các hoạt động công nghiệp và giao thông khi đốt những nhiên liệu hóa thạch, sử dụng các chất do công nghiệp tạo ra (CFC_3), do hoạt động của nông nghiệp (bón phân, chăn thả gia súc...), đốt rừng làm nương rẫy, thử bom nguyên tử...

Trong lịch sử tiến hóa của sinh quyển, tỷ số CO_2/O_2 được quy định chủ yếu do quá trình quang hợp và hô hấp đã bước vào trạng thái ổn định từ lâu. Nó như một chỉ số tổng hợp để bàn đến chất lượng không khí, đến "sức khỏe" của môi trường. Như trên đã có lần nói đến, hàm lượng CO_2 trong khí quyển trước Cách mạng Công nghiệp ổn định ở mức 290 ppm (hay 0,029%). Lần đo đầu tiên vào năm 1958 phát hiện thấy hàm lượng này đã tăng đến 315 ppm. Hàm lượng CO_2 lên 335 ppm được ghi nhận vào năm 1980, và tiếp tục tăng, có thể lên gấp 2 lần ở cuối thế kỷ tới. Song song với sự gia tăng của CO_2 , nền công, nông nghiệp hiện đại hằng năm còn tung vào khí quyển nhiều chất độc hại, bụi và vi khuẩn (xem mục 6.6 chương IV).

Những khí trên tạo nên bầu không khí ngột ngạt và "sương mù", nhất là những nơi tập trung công nghiệp, gây nhiều bệnh cho con người (bệnh bụi phổi, viêm phế quản, ho...). Những trận mưa axit là hậu quả của CO_2 , NO_x , SO_x kết hợp với hơi nước ngưng tụ và chúng đã hủy diệt hàng triệu ha rừng, đồng ruộng ở các nước Tây Âu, Bắc Âu.

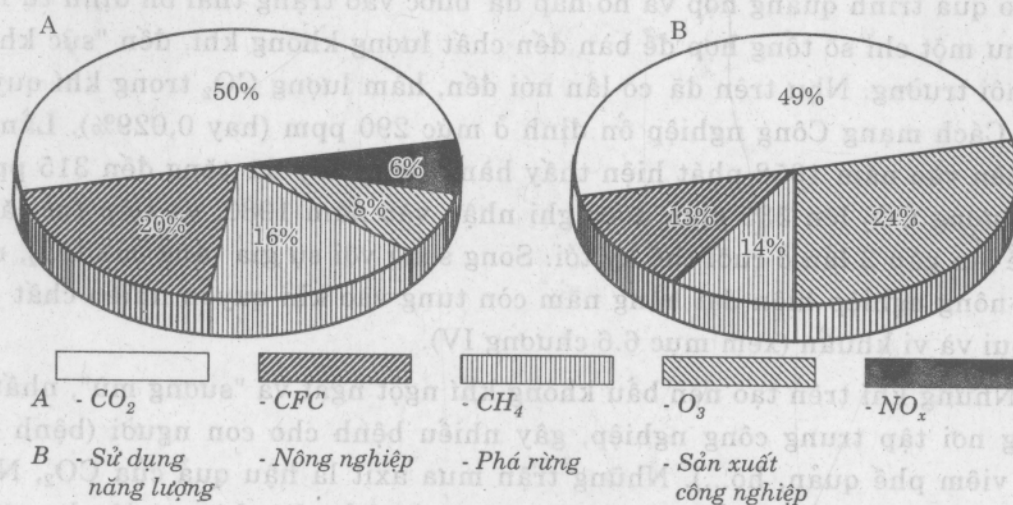
Nhiều ao hồ của bán đảo Scandinavơ có pH rất thấp do bị mưa axit nên không có cá hoặc sản lượng thủy sản giảm hẳn.

Hậu quả tổng hợp của sự ô nhiễm không khí mà loài người đang quan tâm là "hiệu ứng nhà kính" và sự suy giảm tầng ozon.

Hiệu ứng nhà kính đi kèm với sự dâng mực nước của đại dương do Trái Đất ấm lên.

Ở tầng đối lưu của khí quyển, các khí CO_2 , N_2 , CH_4 , NO_x ... hơi nước và bụi tạo nên một lá chắn với bề dày khoảng 25 km từ mặt đất, giữ lại một phần nhiệt sóng dài khỏi thoát vào vũ trụ, nhờ vậy, Trái Đất ấm lên đủ cho sự sống tồn tại và phát triển hưng thịnh. Nếu không có chúng, nhiệt độ trung bình của Trái Đất sẽ nằm ở $18,7^\circ\text{C}$ dưới số không. Song sự tích tụ quá nhiều CO_2 và các khí thải công nghiệp khác đã làm tăng hiệu ứng nhà kính tới mức báo động.

Sự nóng lên của hành tinh được đóng góp bởi khí CO_2 (50%), Clorofluocacbon (viết tắt là CFCs) (20%), metan (16%), ozon (8%) và NO (6%). Khí CO_2 , thủ phạm lớn nhất, làm tăng hiệu ứng nhà kính, ngày một gia tăng. Do đó, trong 100 năm qua, nhiệt độ trung bình toàn cầu tăng lên 0,2 đến $0,6^\circ\text{C}$, nhanh gấp 10-50 lần so với sự gia tăng nhiệt độ sau kỷ Băng hà lần cuối, cách chúng ta khoảng 10.000 năm về trước, còn mực nước biển đã dâng cao 12 cm. Như dự báo, vào năm 2050, nhiệt độ toàn cầu sẽ cao hơn từ $1,5$ đến $4,5^\circ\text{C}$, Trái Đất sẽ ấm lên, băng trên đỉnh núi và 2 cực sẽ tan chảy một phần, nước đại dương nở ra làm cho mực nước biển dâng cao hơn hiện nay từ 0,5 đến 1,5 m, gây ngập lụt cho các vùng đồng bằng và thành phố thấp ven biển. Kéo theo nó là hàng loạt các hậu họa khác: băng càng co về 2 cực, mưa nắng, bão tố ác liệt và thất thường hơn, nhiều dịch bệnh có cơ hoành hành.

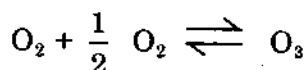


Hình VI.13. Các yếu tố đóng góp làm tăng hiệu ứng nhà kính
A: các chất khí; B: Các hoạt động của con người (WRI, UNEP, 1998).

Rõ ràng, hoạt động của con người là nguyên nhân chính làm tăng hiệu ứng nhà kính như sử dụng năng lượng, sản xuất công nông nghiệp, hủy hoại rừng (Hình VI.13)

Nước ta hiện nay có 34.000 km² đất và gần 3 triệu người sống ở nơi thấp đang bị đe dọa bởi lụt lội và tới năm 2005, diện tích này sẽ mở rộng đến 50.000km² và khoảng 5 triệu người bị đe dọa do ngập lụt. Khi nước biển dâng lên vào năm 2030 thì vùng bị ngập lớn nhất là đồng bằng sông Cửu Long, sau là châu thổ sông Hồng và phần Bắc của Trung Bộ. Nơi ít chịu ảnh hưởng lụt là Nam Trung Bộ (TT KT TV B và et, 1996).

Vấn đề được quan tâm thứ 2 là sự suy giảm tầng ozon. Ozôn (O₃) được hình thành trong tầng bình lưu do sự kết hợp của oxy phân tử (O₂) với một nguyên tử oxy (cũng được phân ly từ O₂ do tia cực tím). Ozôn dưới tác động của tia cực tím lại bị phân hủy trở về dạng oxy phân tử. Song, trong thiên nhiên, 2 quá trình này luôn cân bằng động với nhau vì thực tế, ở tầng bình lưu, từ khi xuất hiện, ozôn đã có một lượng xác định và khá ổn định.



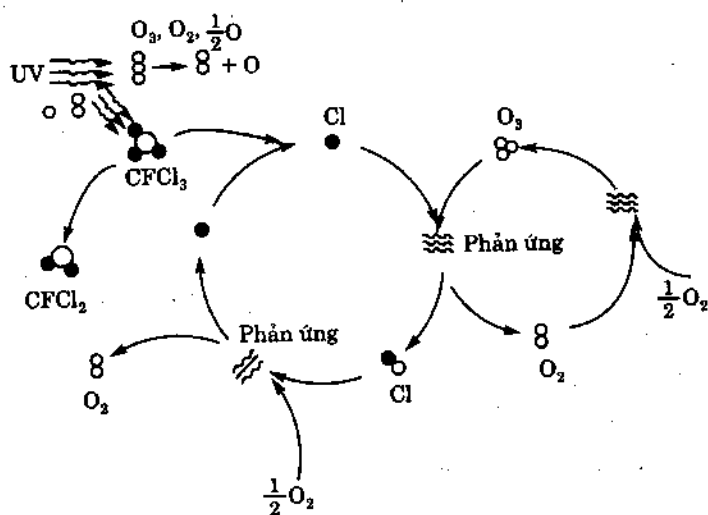
Ozôn tạo nên lớp khí mỏng, phân bố ở độ cao 15 – 40 km cách mặt đất. Tầng bình lưu chứa 90% lượng ozon có trong khí quyển, song mật độ ozôn cao ở đáy tầng, cách mặt đất 19 - 20 km. Nhờ phản ứng quang hóa thuận nghịch trên mà tầng ozôn ổn định như một lá chắn, đã giữ lại khoảng 90% lượng bức xạ cực tím, chỉ 10% còn lại lọt xuống Trái Đất, đủ thuận lợi cho các hoạt động sống.

Các quan trắc chỉ ra rằng, tháng X/1987, hàm lượng ozon trên bầu trời Nam cực giảm 50% so với mức trung bình thời kỳ 1957 - 1978 và ở đây xuất hiện một lỗ thủng ozon bằng diện tích châu Âu. Kể từ đó sự suy giảm ozon tiếp tục diễn ra mạnh hơn, ở mức báo động: Mức Ôzôn dưới 100m atm cm (tức giảm khoảng 70%) là mức thấp kỷ lục được ghi nhận trong vòng vài ngày. Sự phá hủy mạnh nhất xảy ra ở tầng bình lưu thấp.

Lỗ thủng ozon có diện tích lớn nhất lên đến 24 triệu km² (gấp 2 lần châu Âu) xuất hiện ngày 17.X.1994 và lan rộng tới phía nam châu Mỹ.

Sự thiếu hụt ozon trong mùa xuân thường lớn hơn 40% trung bình năm. Từ năm 1970 đến nay, sự suy giảm tổng lượng ozôn là đáng kể trên tất cả các vùng, trừ vùng xích đạo. Theo các nghiên cứu gần đây, tổng lượng ozon suy giảm trên vùng cực và vĩ độ trung bình khoảng 10%, còn tốc độ ozon suy giảm tăng từ 1,5 đến 2% trong thời gian từ 1981 đến 1991 so với giai đoạn 1970 - 1980. Thực nghiệm cũng chỉ ra rằng, khi lượng ozôn tầng bình lưu giảm đi 1% sẽ làm tăng 1,3% lượng bức xạ cực tím loại B (UV - B) trên bề mặt Trái Đất và bệnh ung thư da cũng tăng khoảng 2%, đồng thời tăng bệnh đục thể thủy tinh, phá hủy hệ miễn dịch của cơ thể, làm cho hệ sinh thái mất cân bằng và năng suất cây trồng giảm.

Nguyên nhân gây suy giảm tầng ozon là do các chất khí (gọi tắt là ODS) như CFCs, halon, HCFCs, HBFCs, cacbon tetracloarit, metyl cloroform, metyl bromit... những chất chứa clo, brom..., có khả năng xâm nhập lên tầng bình lưu và khá bền vững. Cơ chế hủy hoại tầng ozon được mô tả trên sơ đồ (hình VI.14).



Hình VI.14. Quá trình phá hủy ozon của CFCs

Các chất ODS được sản xuất và sử dụng trong nhiều ngành công nghiệp (làm lạnh, điều hòa không khí, tạo bọt xốp, sol khí...).

Để bảo vệ tầng ozon, cộng đồng quốc tế đã ra Nghị định thư Montrean vào năm 1987. Nghị định thư được sửa đổi lần đầu tại Luân đôn, theo đó việc sản xuất chất CFCs ở các nước phát triển sẽ bị loại trừ dần và chấm dứt hoàn toàn vào năm 2000. Lần sửa đổi thứ 2 được tiến hành ở Copenhagen năm 1992. Thời gian loại bỏ đối với Halon là trước năm 1994 và đối với CFCs là trước năm 1996. Tháng I/1994 Việt Nam đã gia nhập công ước Viên về bảo vệ tầng ozon và Nghị định thư Montrean. Thực tế, Việt Nam không sản xuất các chất ODS, song chỉ nhập khẩu để phục vụ cho các ngành kinh tế. Tổng lượng tiêu thụ ở nước ta là 409, 86 tấn (Văn phòng ozon, TC.KTTV, 1996).

4. CON NGƯỜI GÂY RA SỰ SUY GIẢM CUỘC SỐNG CỦA CHÍNH MÌNH

Chất lượng cuộc sống của con người phụ thuộc vào trình độ phát triển của xã hội, vào mức sống (hay mức thu nhập), điều kiện môi trường và quan hệ của con người với nhau (sự bình đẳng). Thực tế, con người đang trong vòng luẩn quẩn: muốn cải thiện đời sống vật chất và tinh thần con người phải khai thác tài nguyên, phát triển nền kinh tế..., song điều đó lại gây nên sự giảm sút tài nguyên, ô nhiễm môi trường, tác động tiêu cực đến cuộc sống.

Con người sống dựa chủ yếu vào nguồn lương thực, thực phẩm khai thác từ thiên nhiên, nhất là các hệ sinh thái nông nghiệp, và sử dụng nguồn năng lượng lấy ra từ nhiên liệu hóa thạch, năng lượng điện, nước và hạt nhân. Theo các số liệu tổng kết, tốc độ gia tăng sản xuất nông nghiệp toàn cầu hàng năm giảm dần từ 3,1% vào những năm 1950 xuống 2,5% (thập kỷ 60), 2,3% ở

giai đoạn 1971 - 1984 và 2,1% vào năm 1985. Từ năm 1970, sản lượng ngũ cốc tăng lên không đáng kể, sản lượng rau quả, thịt sữa theo đầu người hầu như không tăng, trong khi sản lượng các loại củ lại giảm đi.

Mức năng lượng trung bình cần cho 1 người ở các nước có thu nhập thấp là 2380 Cal mỗi ngày, phần lớn từ thực vật, còn ở các nước thu nhập cao 3380 Cal, phần lớn lấy từ động vật. Nếu tính tổng mức sử dụng năng lượng cho cuộc sống thì 42 nước phát triển tiêu thụ tới 80%, 128 nước còn lại chỉ tiêu thụ 20% tổng số.

Những nước có mức bình quân thu nhập thấp chiếm 19% dân số; mức trung bình thấp 44%, mức trung bình cao 12% và ở mức cao chiếm 25%. Vì lẽ đó, trên thế giới có gần 1 tỷ người ăn không đủ calo để lao động bình thường. Phần lớn, họ tập trung ở các nước chậm phát triển, trong đó 2/3 ở châu Á. Ở 87 nước chậm phát triển trên, trong 10 năm qua số người đói tuy có giảm đi 6%, song vì sự gia tăng dân số vẫn duy trì ở mức 2%, nên số lượng tuyệt đối người bị đói vẫn tăng lên, nhất là ở các nước châu Phi, giáp nam hoang mạc Sahara.

Điều kiện sinh hoạt của con người rất chênh lệch. Riêng về nước sinh hoạt trong năm 1993, 61% dân số ở nông thôn và 26% dân số thành thị thuộc các nước đang phát triển không được cung cấp đủ nước uống. Tình trạng đó đưa đến nhiều bệnh (ỉa chảy, kiết lỵ, thương hàn, giun sán...). Theo UNICEF và WHO, hàng năm trên thế giới có tới 95 triệu trường hợp mắc bệnh sốt rét, 200 triệu người mắc bệnh sán máng và khoảng 600 triệu người khác bị bệnh này đe dọa. Hơn một thập kỷ qua, bệnh thế kỷ (AIDS) đã xuất hiện và đang lan tràn khắp nơi, nhất là châu Phi và châu Á. Nạn mù chữ chưa được xóa bỏ.

Nguyên nhân của sự nghèo khổ và các cuộc di dân còn do bao cuộc chiến tranh sắc tộc và tôn giáo và vì quyền lực thống trị của một nước này đối với một nước khác, mà điển hình là cuộc chiến tranh vùng Vịnh (1991) và các cuộc tấn công của NATO vào Nam Tư (1999) một cách tàn bạo.

5. CHIẾN LƯỢC CHO SỰ PHÁT TRIỂN BỀN VỮNG

Xin nhắc lại, Trái Đất của chúng ta là một hệ sinh thái khổng lồ đã bước vào giai đoạn ổn định trong quá trình tiến hóa hàng trăm triệu năm nay. Con người dù tài giỏi tới mấy cũng chỉ là "vật ký sinh" trên nó. Song trong lịch sử phát triển của mình, con người đang làm cạn kiệt tài nguyên vốn giàu có, làm cho môi trường vốn trong sạch của Trái Đất bị ô nhiễm và xáo động nặng nề. Trái Đất rất rộng, nó đã tiêu hóa được tất cả các thải bã của con người trong nhiều thế kỷ, nhưng Trái Đất tròn, cái vòng sắp khép lại: các nhiễu loạn gây ra do hoạt động của con người bắt đầu làm cản trở hoạt động của nó. Nếu những hoạt động đó làm cạn đi những tài nguyên thiết yếu cho sự sống, môi

trường ngày một ô nhiễm và xuống cấp, thì khi đó, con người sẽ lụi tàn như một cây khi hút hết nước và muối khoáng ở nơi nó tồn tại hoặc như một vật dữ khi bắt hết con mồi. Ta gây hại cho thiên nhiên một thì đòn giáng trả của thiên nhiên đối với chúng ta gấp bội lần.

Chính vì lẽ đó, con người thông minh (*Homo sapiens*) phải sớm nhận thức ra và thay đổi cách cư xử của mình với thiên nhiên để tồn tại và phát triển hưng thịnh.

Từ Hội nghị quốc tế về môi trường ở Stockholm (1972) đến hội nghị ở Rio de Janeiro (1992), con người đang cố gắng tự nâng cao nhận thức về mối quan hệ của mình với tự nhiên và tìm ra mọi phương sách để "cứu lấy Trái Đất", hay đúng hơn "cứu lấy chính mình". Cũng trong tiến trình đó, con người đã đề ra chiến lược cho sự phát triển một xã hội bền vững, gọi nôm na là phát triển bền vững (PTBV).

Phát triển bền vững là sự phát triển "thỏa mãn nhu cầu của thế hệ hiện tại mà không ảnh hưởng đến khả năng thỏa mãn nhu cầu của thế hệ tương lai" (UNEP, 1991). Cũng theo UNEP, khái niệm về PTBV còn mới mẻ và còn nhiều tranh cãi, những chính sách để thực hiện sự PTBV còn đang hình thành, chưa có một quốc gia nào thực sự đang theo đuổi một chính sách PTBV.!

PTBV được xem như một tiến trình đòi hỏi sự phát triển đồng thời của 4 lĩnh vực: Kinh tế, nhân văn, môi trường và kỹ thuật.

Cơ sở của sự PTBV bao gồm:

- Giảm đến mức thấp nhất sự khánh kiệt tài nguyên (dạng tái tạo và không tái tạo) để đảm bảo cho sự khai thác lâu dài, tương tự như mối quan hệ vật dữ-con mồi

- Bảo tồn đa dạng sinh học trong mọi khía cạnh, mọi mức độ trên cơ sở quản lý và sử dụng hợp lý; duy trì các hệ sinh thái thiết yếu và các hệ hỗ trợ đảm bảo cho cuộc sống lâu dài của cộng đồng.

- Bảo vệ sự trong sạch và sự ổn định của môi trường.

Tóm lại, sự phát triển của xã hội không thể vượt quá sức chịu đựng của Trái Đất, khi con người chưa thể sống trên các hành tinh khác.

Các chỉ tiêu của PTBV được thể hiện ở 2 nhóm mang tính định hướng sau:

- Chất lượng cuộc sống hay chỉ tiêu phát triển của con người:

- + Thu nhập quốc dân tính theo đầu người (tính theo GDP)

- + Tuổi thọ trung bình của con người

- + Trình độ học vấn (mù và xóa mù, các cấp học cao hơn)

- + Tự do của con người trong các hoạt động KT-XH, văn hóa chính trị.

+ Chất lượng của môi trường (mức độ ra sao)

■ Sự bền vững sinh thái:

+ Bảo tồn được các hệ sinh thái (thiết yếu và hỗ trợ) và đa dạng sinh học.

+ Sử dụng tài nguyên tái tạo bền vững (hợp lý) và giảm tới mức tối thiểu sự suy thoái của tài nguyên không phục hồi.

+ Nằm trong sức chịu đựng của các hệ sinh thái hỗ trợ.

Tiếp cận đối với sự PTBV bao hàm trong 3 khía cạnh về đạo đức, kinh tế và sinh thái.

■ Về khía cạnh đạo đức trong PTBV là sự bình đẳng trong quan hệ của con người với con người, giữa con người với muôn vật. Điều đó cho phép ta hiểu, cuộc sống của cộng đồng không làm tổn hại đến cuộc sống của cá nhân, của quốc gia này không tổn hại đến quốc gia khác, của thế hệ này không ảnh hưởng đến thế hệ khác, lợi ích trước mắt phải gắn với lợi ích lâu dài, thiên nhiên và nền văn hóa của nhân loại là tài sản chung, mọi người đều có quyền hưởng, song đều có trách nhiệm bảo tồn, tôn tạo...

■ Về khía cạnh kinh tế, theo Young (1990) có 4 lĩnh vực

+ Tăng trưởng kinh tế bền vững được xác định bằng lượng hàng hóa cực đại có thể thu được mà không làm giảm giá trị của nguồn vốn:

Tổng số (TS) vốn = TS tạo nên + TS tự nhiên + Chất lượng môi trường.

+ Sử dụng tài nguyên tái tạo theo phương thức sao cho chất lượng cuộc sống là hàm số đồng biến với chất lượng môi trường, nghĩa là cuộc sống càng sung túc, càng phong phú thì chất lượng môi trường không những không bị suy giảm mà còn được cải thiện ngày một tốt hơn.

+ Sử dụng tài nguyên không tái tạo sao cho giá trị thực của tổng lượng của chúng không bị suy giảm theo thời gian (sử dụng, tái sử dụng, tiết kiệm...).

+ Đảm bảo trạng thái bền vững kinh tế, nghĩa là sự phát triển của nó ở trạng thái cân bằng.

■ Về khía cạnh sinh thái trong PTBV đòi hỏi khi tác động vào tài nguyên tái tạo cần duy trì:

+ Khả năng phục hồi của chúng.

+ Sức sản xuất sinh học và năng suất sinh học.

+ Tính bền vững của các hệ sản xuất.

Ở Việt Nam quan niệm về PTBV được ghi nhận đầu tiên trong bản "Kế hoạch Quốc gia về môi trường và PTBV" do Hội đồng bộ trưởng ban hành ngày 12/6/1991. Đó là cơ sở khởi đầu để xây dựng một nền KT - XH lâu bền trên đất nước vinh quang của chúng ta.

CÁC TÀI LIỆU THAM KHẢO CHÍNH

- Phan Nguyên Hồng, Vũ Văn Dũng, 1976. *Sinh thái học Thực vật*. Nhà xuất bản Giáo dục, Hà Nội.
- Phan Nguyên Hồng, Vũ Trung Tạng và nnk, 1996. *Chiến lược quản lý và bảo vệ các loại đất ngập nước Việt Nam giai đoạn 1996-2020* (Tài liệu lưu trữ)
- Nguyễn Đình Khoa, 1987. *Môi trường sống và con người*, Nhà xuất bản ĐHTHCN, Hà Nội, 195 tr.
- Trần Kiên và Phan Nguyên Hồng, 1990. *Sinh thái học đại cương*. Nhà xuất bản Giáo Dục, Hà Nội.
- Vũ Trung Tạng, 1971. *Một số dẫn liệu về đặc điểm phân loại, sinh học của cá mè ven biển Việt Nam và ý nghĩa kinh tế của nó*. Điều tra nguồn lợi thủy sản nước ngọt. Nhà xb KHKT, Hà Nội, 84-98.
- Vũ Trung Tạng, 1994. *Các hệ sinh thái cửa sông Việt Nam*. Nhà xb KHKT, Hà Nội, 273 tr.
- Vũ Trung Tạng, 1997. *Biển Đông - Tài nguyên thiên nhiên và môi trường*. Nhà xb KHKT, Hà Nội 284 tr.
- Dương Hữu Thời, 1998. *Cơ sở sinh thái học*, Nhà xb ĐHQG-HN, 345 tr.
- Mai Đình Yên, 1969. *Bài giảng cơ sở sinh thái động vật*, Nhà xb ĐHTHCN, Hà Nội, 143 tr.
- Mai Đình Yên, 1990. *Bài giảng cơ sở sinh thái học*, Tủ sách trường ĐHTH-HN, Hà Nội, 106 tr.
- Bộ KHCN-MT, 1992. *Sách Đỏ Việt Nam (Phần động vật)*. Nhà xb KHKT, Hà Nội, 396 tr.
- Bộ KHCN-MT, 1996. *Sách Đỏ Việt Nam (Phần thực vật)*. Nhà xb KHKT, Hà Nội, 483 tr.
- IUCN, UNEP, WWP, 1993. *Cứu lấy Trái Đất* (Tài liệu dịch). Nhà xb KHKT, Hà Nội, 240 tr.
- Tổng cục Thống kê, 1991. *Phân tích kết quả phân tích mẫu. Tổng điều tra dân số Việt Nam 1989*. Tổng cục Thống kê Hà Nội, 165 tr.
- Trung tâm TNMT, 1995. *Tiến tới môi trường bền vững (soạn theo Teacher's Guide to World Resources 1992-1993, Viện Tài nguyên Thế giới, Hoa Kỳ)*. Nhà xb Nông nghiệp, Hà Nội, 126 tr.

- Ủy ban QGDS-KHHGD, 1998. *Tóm tắt số liệu dân số và sức khỏe sinh sản Việt Nam*, Hà Nội, 19 tr.
- Aguess. P. , 1978. *L'Ecologie collection "Clefs", Seghers*
- Allee, W.C., 1951. *Comperation Among Animals with human implications*, New York, Schuman (Revised ed. of Social life of animals, New York, W.W. Norton, 1938 pp..
- Allee, W.C., A.E.Emerson, O.Park Th.,K.P.Schmidt, 1949. *Principles of Animal Ecology*, Philadelphia, W.B.Saunders. Co, 837 pp.
- An, Le Quy et al., 1995. *Environment and Bioresources of Vietnam "The gioi"* Publishers, HaNoi, 235 pp.
- Aulie, R.P., 1971. *Orgin of the idea of the nitrogen cycle*. American Biology Teacher, 33: 461-471.
- Australia Academy of Sciences, 1994. *Environmental Science*, AAS, 465 pp.
- Barthemes, D., 1981. *Hydrobiologische Grundlagen der Binnen-fisherei*. Jena und Stuttgart, 252 pp..
- Begon, M.,J.L.Harper, C.R.Townsend, 1995. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (2nd ed.), Blachwell Science, 945 pp.
- Bertness, M.D., L.Gouch and S.W.Shumway, 1992. *Salt tolerances and the distribution of fugitive salt marsh plant*. Ecology 73 : 1842-1851.
- Brian. F. and J.E. Cohen, 1987. *Environmental correlates of food chain length*. Science, 238: 956-960.
- Claud, P.E., Jr. (ed.), 1978. *Cosmos, Earth and Man: A short history of the Universe*, New Haven, Yale Univ. Press.
- Constantinov, A.X., 1984. *Obshaja Hydrobiologia*. "Vushaja Skola", M., 469 (tiếng Nga).
- Ehrlich, P.R. and A.N. Ehrlich, 1970. *Population Resources Environment*. Issues in Human Ecology, W.H.Freeman and Company, San Francisco, 381 pp.
- Etkin. R., E.S. Epstein, 1982. *The rise of global mean sea level as an indication of climate change*, Science, 215, 287-289.
- Hassell, M.P., 1985. *Insect natural enemies as regulating factors*. Journal of animal Ecology, 54, 323-334.
- Hileman, B., 1989. *Global warming*. Chemical and Engineering News, 67: 25-44.
- Hutchinson, G.E., 1965. *The niche: an abstractly inhabited hypervolume*. In: *The ecological Theatre and the Evolutionary Play*, New Haven, Yale Univ. Press, 26-78.

- Jørgensen, B.B., 1990. *A thiosulfate shunt in the sulfur cycle of marine sediment*. *Science*, 249: 152-154.
- Keeton, W.T., J.L. Gould and C.G. Gould, 1993. *Biological Science* (5th ed.), W.W. Norton and Company, New York London, 1194pp..
- Kormondy, E.J., 1996. *Concepts of Ecology* (4th. ed.). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey 07458, 599 pp.
- Lalli, C.H. and T.R. Parson, 1993. *Biological Oceanography: An introduction*, Institute I, Pergamon Press, 301 pp.
- McNeely, J.A., K.R. Miller, W.V. Reid, R.A. Mittermeier, and T.B. Werner, 1991. *Conserving the World's biological Diversity*. WRI. WCU, WB, WWF, Conservation International, Washington, D.C. and Gland Switzerland.
- Moixev, P.A., 1969. *Biologicheskije resursy mirovovo okeana, "Pishevaja Promyshlennost"*, M., 338 (Tiếng Nga).
- Nikolski, G.V., 1974. *Ecologia rub* (3rd ed.), M., 367str. (Tiếng Nga)
- Odum E.P., 1983. *Basic Ecology*. Saunders College Publ., Philadelphia New York Chicago San Francisco Montreal Toronto London Sydney Tokyo Mexico City Rio de Janeiro Madrid.
- Pennings, S.C. and R.M. Callaway, 1992. *Salt marsh plant zonation: The relative importance of competition and physical factors*. *Ecology* 73 : 681-690.
- Putman, R.J., 1994. *Community Ecology*. London: Chapman and Hall.
- Raven, P.H. and E.O. Wilson, 1992. *A fifty-year plan for biodiversity Studies*. *Science* 258: 1099-1100.
- Rex, M.A., 1981. *Community structure in The deep sea benthos*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 331-353.
- Simberloff, D. & T. Dayan, 1991. *The guild concept and the structure of ecological communities*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 115-143.
- Government of the SRV and the Global Environment Facility Project VIE/91/G31, 1994. *Biodiversity Action Plan for VietNam*, HaNoi, 203 pp.
- Government of the SRV and the Netherland, 1996. *VietNam Coastal Zone Vulnerability Assessment: Final Report*, 56 pp.
- UNEP, 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge Univ.
- Witherby Co. Ltd., 1991. *Response to marine Oil spills*, London, 137 pp.
- WWF, 1998. *Living Planet Report: Overconsumption is driving the rapid decline of the World's natural Environment*, 36 pp.

MỤC LỤC

	Trang
Lời nói đầu	3
Bài mở đầu	5
<i>Chương I. CÁC MỐI QUAN HỆ TƯƠNG TÁC GIỮA CƠ THỂ VÀ MÔI TRƯỜNG</i>	
1- Những khái niệm sinh thái học cơ bản trong mối quan hệ giữa cơ thể và môi trường	10
2- Các mối quan hệ của cơ thể và môi trường	19
3- Tập tính và cơ sở sinh lý học của tập tính ở sinh vật	48
<i>Chương II. QUẦN THỂ SINH VẬT (POPULATION)</i>	
1- Định nghĩa	63
2- Cấu trúc của quần thể	64
3- Mối quan hệ của các cá thể trong quần thể	79
4- Sản lượng chất hữu cơ và cân bằng năng lượng	82
5- Động học và sự dao động số lượng của quần thể	85
<i>Chương III. QUẦN XÃ SINH VẬT (COMMUNITY)</i>	
1- Một số khái niệm chung	105
2- Cấu trúc của quần xã	107
<i>Chương IV. HỆ SINH THÁI (ECOSYSTEM)</i>	
1- Cấu trúc của hệ sinh thái	141
2- Các ví dụ về hệ sinh thái	143
3- Mối quan hệ giữa quần xã sinh vật và môi trường	146
4- Tính bền vững của hệ sinh thái	147
5- Quá trình tổng hợp và phân hủy các chất	149
6- Chu trình sinh địa hóa	154
7- Dòng năng lượng trong hệ sinh thái và sự phân bố của năng suất sơ cấp	171
8- Sự phát triển và tiến hóa của hệ sinh thái	185
<i>Chương V. SINH QUYỂN VÀ CÁC KHU SINH HỌC (BIOME)</i>	
1- Sự tiến hóa của sinh quyển và thế giới sinh vật	194
2- Các khu sinh học	206
<i>Chương VI. DÂN SỐ, TÀI NGUYÊN VÀ MÔI TRƯỜNG</i>	
1- Con người và dân số	220
2- Tài nguyên và sự suy thoái tài nguyên do hoạt động của con người	235
3- Môi trường của sinh vật và con người ngày một xuống cấp	250
4- Con người gây ra sự suy giảm cuộc sống của chính mình	256
5- Chiến lược cho sự phát triển bền vững	257
Các tài liệu tham khảo chính	260
	263

Chịu trách nhiệm xuất bản :
Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI
Tổng biên tập VŨ DƯƠNG THỤY

Biên tập lần đầu :
TRẦN THỊ PHƯƠNG

Biên tập tái bản :
BÙI ĐÌNH HỘI

Trình bày bìa :
NAM THÁI

Sửa bản in :
VƯƠNG TRÌNH

Chế bản :
TTTH SỨC TRẺ

CƠ SỞ SINH THÁI HỌC

In 2.500 bản. Khổ 19 x 27cm. In tại Nhà in Công ty Sách - TBTH
Đà Nẵng. Số in : 193. Số xuất bản : 189/78-03. In xong và nộp lưu chiểu
tháng 10 năm 2003.

TÌM ĐỌC SÁCH THAM KHẢO BỘ MÔN SINH HỌC CỦA NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

1. Tiếng kêu cứu của Trái Đất

Nguyễn Phước Tương

2. Động vật hoang dã kêu cứu

Nguyễn Thị Thanh Huyền

3. Hỏi đáp về môi trường và sinh thái

Phan Nguyên Hồng,...

4. Môi trường và ô nhiễm

Lê Văn Khoa (Chủ biên)

5. Nông nghiệp và môi trường

Lê Văn Khoa (Chủ biên)

6. Môi trường và phát triển bền vững ở miền núi

Lê Văn Khoa (Chủ biên)

7. Đất và môi trường

Lê Văn Khoa (Chủ biên)

8. Từ điển Sinh học phổ thông

Lê Đình Lương (Chủ biên)

Học sinh và giáo viên có thể mua tại các Công ti Sách - Thiết bị trường học ở địa phương hoặc các Cửa hàng của Nhà xuất bản Giáo dục : 81 Trần Hưng Đạo hoặc 57 Giảng Võ - Hà Nội ; 15 Nguyễn Chí Thanh - TP Đà Nẵng ; 231 Nguyễn Văn Cừ - Quận 5 - TP Hồ Chí Minh.



Giá: 24.400đ