

NGUYỄN XUÂN HUẤN

SINH THÁI HỌC

Quân thể



DH
QG
Hà Nội

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

NGUYỄN XUÂN HUẤN

SINH THÁI HỌC QUẦN THỂ

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

MỤC LỤC

Lời mở đầu	1
Chương 1 - Biến động số lượng và các trạng thái cân bằng của quần thể	5
1.1. Quần thể và các quá trình trong quần thể	5
1.1.1. Đại cương về quần thể	5
1.1.2. Các quá trình trong quần thể	15
1.2. Biến động số lượng quần thể và nguyên nhân biến động	22
1.2.1. Biến động số lượng quần thể	22
1.2.2. Nguyên nhân biến động số lượng quần thể	27
1.3. Sự điều chỉnh kích thước quần thể	28
1.3.1. Các quan điểm về sự điều chỉnh kích thước quần thể	28
1.3.2. Sự điều chỉnh số lượng và mật độ của quần thể	33
1.4. Các trạng thái cân bằng của quần thể	39
Chương 2 - Cạnh tranh cùng loài và các mô hình toán đơn quần thể	43

2.1. Các đặc trưng của cạnh tranh cùng loài	43
2.2. Các dạng cạnh tranh trong loài	49
2.2.1. Cạnh tranh đối kháng và cạnh tranh tàn bạo	49
2.2.2. Cạnh tranh phụ thuộc mật độ nghịch đảo và “hiệu ứng Allee”	50
2.3. Sự phân bố trong không gian của các cá thể và ý nghĩa của sự phân bố trong cạnh tranh	53
2.3.1. Các kiểu phân bố trong không gian của cá thể trong quần thể	53
2.3.2. Cạnh tranh vì nguồn sống và lý thuyết phân bố tự do lý tưởng (Ideal Free Distribution – IFD)	58
2.3.3 Cạnh tranh khi có sự bảo vệ nguồn sống	62
2.3.4. Sự kết hợp giữa phân bố tự do lý tưởng và bảo vệ nguồn sống	63
2.4. Các mô hình toán về đơn quần thể	67
2.4.1. Quần thể sinh sản không liên tục (sinh sản của các thế hệ tách biệt nhau)	67
2.4.2. Quần thể sinh sản liên tục (quần thể có các thế hệ gối nhau)	73
2.5. Quần thể có các thế hệ gối nhau và mô hình ma trận Lestie	77
Chương 3 - Chiến lược tồn tại và phát triển của quần thể	81
3.1. Sự phân phối năng lượng	82

3.1.1. Sự cần thiết phải thoả hiệp	82
3.1.2. Chi phí năng lượng cho sinh sản	84
3.1.3. Hiệu ứng của kích thước cơ thể	86
3.2. Thời kỳ đình dục, trạng thái ngủ, di cư và phân tán	86
3.2.1. Thời kỳ đình dục (ngủ đông – diapause) và trạng thái ngủ (dormancy)	87
3.2.2. Sự di cư và phân tán	91
3.3. Các kiểu chọn lọc “r” và “k”	93
Chương 4 - Mối quan hệ giữa các loài và cạnh tranh khác loài	101
4.1. Cấu trúc và đặc trưng cơ bản của quần xã	101
4.1.1. Đại cương về quần xã	103
4.2. Mối quan hệ tương hỗ giữa các loài	120
4.3. Cạnh tranh khác loài	124
4.4. Ổ sinh thái và nguyên tắc cạnh tranh loại trừ	126
4.4.1. Ổ sinh thái (ecological niche)	126
4.4.2. Nguyên tắc cạnh tranh loại trừ	130
4.5. Mô hình toán về cạnh tranh giữa hai quần thể	133
Chương 5 - Mối quan hệ vật dữ và môi	139
5.1. Các loại quan hệ vật dữ và môi	139
5.2. Các đặc điểm chung của mối quan hệ vật dữ và môi	140

5.3. Cùg tiến hoá và tồn tại giữa vật dữ và vật mồi	145
5.4. Ảnh hưởng của mật độ quần thể vật mồi lên tốc độ dinh dưỡng của vật dữ	148
5.4.1. Phản ứng loại 1	148
5.4.2. Phản ứng loại 2	149
5.4.3. Phản ứng loại 3	151
5.5. Các mô hình toán về quan hệ giữa hai quần thể vật dữ và vật mồi	152
5.5.1. Mối quan hệ giữa hai quần thể: vật ăn thịt và con mồi	153
5.5.2. Mô hình vật ký sinh – vật chủ	156
5.5.3. Mô hình hai quần thể: Động vật ăn cỏ và cỏ	159
Chương 6 - Khai thác và kiểm soát quần thể	167
6.1. Khai thác	167
6.1.1. Các đặc trưng của quần thể bị khai thác	167
6.1.2. Các nguyên tắc trong khai thác	170
6.2. Kiểm soát các quần thể	176
6.2.1. Các biện pháp kiểm soát quần thể	177
6.2.2. Các nguyên tắc trong kiểm soát quần thể	181
Tài liệu tham khảo chính	187

LỜI MỞ ĐẦU

Sinh thái học quần thể (Population Ecology) là môn học nghiên cứu sâu về kích thước các quần thể thực vật và động vật cùng với các quy luật biến động số lượng của chúng. Ngoài ra, những vấn đề liên quan khác như phân bố, chiến lược tồn tại và phát triển; mối quan hệ trong nội bộ loài và khác loài; khai thác và kiểm soát các quần thể... cũng được Sinh thái học quần thể quan tâm nghiên cứu.

Tại sao phải nghiên cứu sinh thái học quần thể ? Để hiểu được các quần xã sinh vật phức tạp gồm nhiều loài quan hệ tương hỗ với nhau và với môi trường, điều đầu tiên và cần thiết là phải hiểu được những hệ thống sinh học đơn giản hơn, gồm một hay hai loài. Sinh thái học quần thể tập trung chủ yếu vào sinh thái học của từng quần thể vì hai lý do. Thứ nhất, khi hiểu được những biến động của một quần thể sẽ giải quyết được các vấn đề liên quan đến sinh thái học quần thể. Thứ hai, đây là hệ thống đơn giản nhất có thể nghiên cứu kỹ một cách thuận tiện và có thể mô phỏng được bằng các mô hình toán học đơn giản.

Tại sao sinh thái học quần thể lại thường tập trung nghiên cứu về số lượng cá thể và coi nó như một biến số đáng quan tâm nhất mà không đi sâu nghiên cứu về các loại biến số khác, ví dụ như dòng năng lượng trong quần thể ? Bởi vì số lượng cá thể ít sẽ có ảnh hưởng rất lớn lên sự tồn tại và cân bằng của một quần thể và tiếp sau đó là cân bằng của quần xã và hệ sinh thái cũng như vai trò của nó đối với các quần thể khác. Chẳng hạn, một

quần thể vật dữ có kích thước nhỏ nhưng vẫn đóng vai trò chủ đạo trong việc điều chỉnh mật độ một quần thể vật môi có kích thước lớn. Các quần thể vật ký sinh có thể ảnh hưởng nghiêm trọng đến các quần thể vật chủ. Nhưng một quần thể nhỏ cũng có thể dễ lâm vào nguy cơ bị tiêu diệt khi gặp phải những tác động vượt quá giới hạn cho phép.

Do vậy, sinh thái học quần thể thực chất là một môn học thiên về số lượng và định lượng. Sinh thái học quần thể hướng mỗi quan tâm vào các quá trình diễn ra trong quần thể và biến động số lượng quần thể, hiểu và giải thích được chúng để rồi dự báo được những thay đổi về kích thước của quần thể. Muốn làm được như vậy, cần phải tiếp cận với các mô hình. Mô hình được coi là công cụ hữu dụng trong mô phỏng quần thể (cũng như các hệ thống sống cao hơn). Các mô hình này chủ yếu được biểu diễn bằng ngôn ngữ toán học. Tuy nhiên, vì đối tượng chính là các sinh viên ngành Sinh học nên giáo trình này đã cố tránh những mô hình phức tạp và chỉ chọn lựa những mô hình đơn giản nhưng vẫn đảm bảo được các nội dung một cách thoả đáng.

Giáo trình này được cấu trúc theo các chương sau đây:

Chương 1. Biến động số lượng và các trạng thái cân bằng của quần thể. Chương này chủ yếu khái quát những đặc trưng của quần thể và các khái niệm liên quan đến các chương tiếp theo như các quá trình diễn ra trong quần thể, các quy luật biến động quần thể, các quan điểm về điều chỉnh kích thước quần thể và các trạng thái cân bằng của quần thể.

Chương 2. Cạnh tranh cùng loài và các mô hình toán về đơn quần thể. Chương này phân tích sự cạnh tranh giữa các cá thể sống trong cùng quần thể với nhau về các nguồn sống có giới hạn và các yếu tố ảnh hưởng đến cạnh tranh. Một vài mô hình cạnh tranh liên quan đến phân bố từ trước đến nay ít được

đề cập ở Việt Nam cũng được giới thiệu trong chương này. Cuối chương là cách xây dựng các mô hình sinh trưởng quần thể bằng một tiếp cận toán học đơn giản nhất. Các mô hình này thường đã được dẫn trong các giáo trình cơ sở nhưng chỉ mang tính chất giới thiệu.

Chương 3. Các chiến lược tồn tại và phát triển trong chu kỳ sống của quần thể. Chương này giới thiệu các chiến lược sống của các cá thể trong quần thể trong điều kiện môi trường luôn biến thiên. Cuối chương là mục khái quát hai chiến lược thích nghi của quần thể trong điều kiện môi trường tương ứng với kiểu chọn lọc "r" và "K".

Chương 4. Mối quan hệ giữa các loài và cạnh tranh khác loài. Chương này khái quát một số khái niệm quan trọng liên quan đến quần xã và mối quan hệ giữa các loài trong quần xã. Phần trọng tâm của chương này là các đặc trưng của cạnh tranh khác loài và phân tích một mô hình cạnh tranh giữa 2 quần thể.

Chương 5. Mối quan hệ vật dữ và mồi. Sau khi phân tích về các mối quan hệ và khái quát những đặc điểm chung về các kiểu quan hệ giữa vật dữ và mồi, giáo trình đã giới thiệu 3 mô hình: vật ăn thịt và con mồi, vật ký sinh và vật chủ, động vật ăn cỏ và cỏ.

Chương 6. Khai thác và kiểm soát các quần thể. Đây là chương thiên về sinh thái ứng dụng. Sau khi nêu các nguyên lý cơ bản liên quan đến khai thác và kiểm soát quần thể, chương này đã phân tích sâu hơn về các quy luật biến động quần thể khi có khai thác và kiểm soát tác động lên quần thể trong điều kiện tự nhiên.

Đây là giáo trình được biên soạn chính thức lần đầu về Sinh thái học quần thể, nên chắc chắn không tránh khỏi những

khiếm khuyết và hạn chế. Tác giả rất mong được sự góp ý của đồng nghiệp và sinh viên để sau này có những sửa chữa và bổ sung hoàn chỉnh, nhằm phục vụ tốt hơn cho bạn đọc.

Tác giả

CHƯƠNG 1

BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG VÀ CÁC TRẠNG THÁI CÂN BẰNG CỦA QUẦN THỂ

1.1. QUẦN THỂ VÀ CÁC QUÁ TRÌNH TRONG QUẦN THỂ

1.1.1. Đại cương về quần thể

Trong tự nhiên, các cá thể trong cùng một loài thường sống cùng với nhau trong một vùng nhất định, trong một khoảng thời gian nhất định. Một tập hợp các cá thể như vậy được gọi là quần thể. Ví dụ, quần thể cây chò xanh ở Vườn Quốc gia Cúc Phương năm 1998; quần thể cá chép sống ở Hồ Tây năm 1998...

Như vậy, quần thể là một nhóm cá thể của một loài, khác nhau về kích thước, tuổi và giới tính nhưng có khả năng giao phối tự do với nhau để tái sản xuất số lượng và phân bố trong vùng phân bố của loài. Quần thể là một hệ thống hở và tự điều chỉnh, là dạng cơ bản của loài, tồn tại trong những điều kiện cụ

thể của môi trường. Loài có ít nhất một quần thể nhưng thường gồm một số quần thể.

Nếu các điều kiện sống trong vùng phân bố của loài đồng nhất, thì các cá thể cùng loài sống trong đó không hình thành nên những quần thể khác nhau về các dấu hiệu hình thái và sinh thái. Ngược lại, khi điều kiện sống phân bố một cách không liên tục và khác nhau đáng kể giữa các vùng khác nhau nhưng trong giới hạn của từng vùng đó, điều kiện sống lại tương đối ổn định thì loài tất yếu phải phân chia thành các quần thể tương ứng. Trong điều kiện như vậy, thường có sự thay đổi dần dần hoặc có sự chuyển tiếp các điều kiện sống giữa các vùng nên tuy sự khác biệt giữa các quần thể ở gần thường nhỏ nhưng lại thể hiện rõ ở những quần thể sống cách xa nhau.

Những loài hình thành nên nhiều quần thể khác nhau gọi là loài đa hình (*Polymorpha* hoặc *Polytype*) còn những loài không phân chia thành các quần thể khác nhau là loài đơn hình (*Monomorpha* hoặc *Monotype*). Tính đa hình càng lớn, cộng thêm các cá thể tham gia vào quần thể càng đa dạng thì chúng càng dễ dàng thích nghi với sự biến đổi có chu kỳ hay bất thường của điều kiện sống. Như vậy, những loài của vĩ độ ôn đới do sống trong môi trường vô sinh và hữu sinh không ổn định nên có cấu trúc quần thể phức tạp hơn so với những loài của vùng nhiệt đới. Những loài có vùng phân bố rộng có tính đa hình lớn hơn so với các loài có vùng phân bố hẹp.

Tuy vậy trong tự nhiên, có nhiều trường hợp ranh giới của từng quần thể không phân cách rõ ràng. Đặc biệt ở những sinh vật vận động bị động hoặc không có khả năng vận động tích cực, ví dụ như sinh vật nổi (*Plankton*) rất khó hoặc không có khả năng tách biệt thành các quần thể riêng biệt. Dòng nước, nhất là các hải lưu thường chuyển những sinh vật này đi rất xa,

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 (*Independent population*). Do những kết quả trên, trong thực tế tự nhiên còn xuất hiện cái gọi là quần thể giả (*Pseudopopulation*). Đây là một quần thể không có khả năng tái sản xuất những cá thể mới cho mình mà phải nhận một bộ phận khá lớn cá thể của quần thể độc lập.

Còn có một loại quần thể khác được gọi là quần thể cơ bản (*Elemental population*). Quần thể cơ bản là tập hợp một nhóm cá thể của loài có trạng thái sinh học giống nhau. Quần thể này xuất hiện tạm thời liên quan với những giai đoạn phát triển sớm của cá thể, nhất là tại các bãi đẻ.

Quần thể là một hệ thống sinh học thống nhất, có những đặc trưng riêng cho cả nhóm chứ không riêng cho từng cá thể, nó khác biệt với tất cả các cá thể cấu thành. Các đặc trưng riêng của nó: cấu trúc tuổi; cấu trúc sinh dục và sinh sản; sự phân hoá về hình thái của các cá thể (trong cùng nhóm tuổi hoặc cùng giới); mức tử vong và sống sót; kiểu phân bố trong không gian; kích thước và mật độ; kiểu tăng trưởng và biến động số lượng.

Như vậy, quần thể có cấu trúc không đồng nhất về các thành phần cấu tạo nên nó và không đồng nhất cả về sự phân bố trong không gian. Những thành viên của quần thể khác nhau về tuổi, giới tính, mức thành thục v.v... Hơn nữa, tỉ lệ của các nhóm khác nhau được duy trì và điều chỉnh bằng những cơ chế riêng. Tất cả các thông số về cấu trúc rất linh động, mềm dẻo, đảm bảo cho quần thể phản ứng linh hoạt với mọi biến cố của điều kiện môi trường. Ngoài ra, quần thể còn có kích thước và mật độ đặc trưng cũng như mức độ phân tán trong không

gian, sự phân hoá về hình thái các cá thể của một nhóm tuổi hoặc của một giới trong mỗi một thời điểm tồn tại của quần thể.

Từng quần thể không chỉ có mối quan hệ tương hỗ giữa các cá thể trong quần thể với nhau mà còn có mối quan hệ qua lại với các quần thể khác và môi trường. Như vậy, quần thể không phải là tổng số các cá thể mà là một thể sinh học mới, một tổ chức mới cao hơn mức cá thể.

Cấu trúc tuổi là thành phần (tỷ lệ) các nhóm tuổi trong quần thể. Tỷ lệ các nhóm tuổi của cá thể trong quần thể là đặc tính thích nghi của loài và thay đổi phụ thuộc vào trạng thái của môi trường. Trong điều kiện thuận lợi, khi quần thể gia tăng số lượng thì mật độ của những cá thể trẻ tương đối cao. Ngược lại, khi số lượng tương đối của nhóm tuổi trẻ thấp thì số lượng của quần thể bị rút ngắn do giảm mức sinh sản.

Cấu trúc tuổi của loài này phức tạp còn loài khác lại đơn giản tương ứng với tuổi thọ dài, ngắn khác nhau của loài. Sự khác nhau đó không phải là ngẫu nhiên. Theo G.V. Nikolski (1961), đối với cá hay nhiều nhóm sinh vật thủy sinh khác, cấu trúc tuổi phức tạp thích nghi với cơ sở thức ăn ổn định, những cá thể của nhóm tuổi già ít bị tiêu diệt. Những động vật có chu kỳ sống ngắn thích nghi với điều kiện sống ngược lại, tức là cơ sở thức ăn kém ổn định, nhóm tuổi cao giảm.

Cấu trúc tuổi của quần thể được tái lập lại một cách thích nghi như là một hệ thống tự điều chỉnh thông qua sự thay đổi nhịp điệu tăng trưởng, sự thành thực và độ dài của đời sống.

Ở đa số các trường hợp, cấu trúc tuổi của quần thể thay đổi có chu kỳ nếu sự hình thành thế hệ mới mang tính chu kỳ.

Ở nhiều loài tảo, các tế bào mới được sinh ra chủ yếu vào ban ngày trong khi ở giun (*Spirorbis borealis*), thân mềm (*Macoma*, *Littorina*, *Mytilus*), tôm (*Anchistioides*), v.v... sự bố

sung cá thể mới lại liên quan với các pha của mặt trăng và chu kỳ thủy triều mặc dù một vài yếu tố bất thường của môi trường (như bão tố) có thể huỷ hoại nhịp điệu đó.

Cấu trúc tuổi còn thay đổi theo nhịp điệu mùa liên quan với mùa sinh sản của các cá thể.

Trong điều kiện môi trường thuận lợi thì cấu trúc tuổi thay đổi theo xu hướng nâng cao vai trò của nhóm tuổi trẻ, còn trong trường hợp môi trường xấu đi thì khuynh hướng đó chuyển theo chiều ngược lại. Sự thay đổi cấu trúc tuổi như thế không chỉ do tăng nhịp điệu sinh sản của tuổi trẻ mà còn do nâng cao mức sống sót của chúng trong điều kiện thuận lợi.

Ở vĩ độ thấp, ưu thế nghiêng về các quần thể có chu kỳ sống ngắn, khả năng khôi phục số lượng nhanh, số lượng các nhóm tuổi ít. Điều này cho phép chúng chống chịu được mức tử vong cao đáng kể trong điều kiện bị vật dữ tiêu thụ mạnh. Ở vùng cực và Bắc bán cầu, các quần thể có nhiều nhóm tuổi là để duy trì tính ổn định cho quá trình tái sản xuất trong điều kiện môi trường biến động và thường chỉ có một mùa sinh sản ngắn trong năm. Điều này ít có ý nghĩa đối với các quần thể vĩ độ thấp vì ở đây các cá thể có thể sinh sản quanh năm.

Cấu trúc tuổi phụ thuộc rất lớn vào sự suy giảm cá thể của các nhóm tuổi do bị tiêu thụ bởi vật dữ, nhất là nhóm con non và nhóm tuổi già.

Ở những đối tượng kinh tế, cấu trúc tuổi còn phụ thuộc vào đặc tính đánh bắt, thường các nhóm tuổi già bị khai thác nhiều hơn. Tuy nhiên, trong điều kiện khai thác quá mức, không chỉ nhóm tuổi già mà cả nhóm tuổi trẻ cũng bị tiêu diệt, dẫn đến lượng bổ sung cho quần thể cũng bị tiêu diệt.

Tất nhiên, trong chu kỳ sống của cá thể có thể chia thành 3 nhóm sinh thái chính: trước sinh sản, đang sinh sản và sau

sinh sản. Nhóm đầu là nhóm hậu bị cho lực lượng sinh sản sau này. Nhóm thứ hai gồm những cá thể đóng vai trò chủ yếu trong việc bổ sung cá thể mới. Nhóm cuối cùng ngừng sinh sản và nhịp điệu tăng trưởng cũng giảm đi rất mạnh.

Trong điều kiện ổn định, tỉ lệ các nhóm tuổi cũng hướng đến sự ổn định và mang đặc tính của loài. Thời gian kéo dài của mỗi nhóm tuổi tùy thuộc vào đặc tính của loài đó. Ở nhiều động vật, thời kỳ trước sinh sản rất dài, song thời kỳ sinh sản lại rất ngắn, thời kỳ sau sinh sản cũng ngắn hoặc không có. Điều này có thể gặp ở nhiều đại diện của côn trùng sống dưới nước (chuồn chuồn, thiêu thân,...). Cá chình (*Anguilla*), một số loài thuộc họ cá hồi (*Salmonidae*), cá cháo (*Megalops*)... không có thời kỳ sau sinh sản, vì sau khi đẻ, cá bố mẹ đều chết.

Đối với cá, ở quần thể thường xuất hiện lớp tuổi ưu thế. Ví dụ, cá trính *Baltic*, lứa tuổi sinh ra từ năm 1904 được đánh bắt từ năm 1910 đến năm 1918, sau đó có một lớp tuổi khác (thế hệ khác thay thế) chiếm ưu thế. Trường hợp tương tự còn gặp ở cá Tuyết (*Gadus*) và nhiều loài khác.

Trong cơ cấu của đàn cá khai thác, Kruzanovski còn chia ra 2 phần: phần đàn bổ sung và phần đàn còn lại.

Phần bổ sung là phần gồm những cá thể lần đầu tiên bước vào sinh sản. Phần còn lại bao gồm những cá thể đã sinh sản hoặc những cá thể nghỉ sinh sản một thời gian rồi lại tiếp tục trở lại sinh sản những lần cuối trong đời. Việc phân chia này có ý nghĩa rất lớn trong nghề cá và trong việc duy trì nguồn lợi. Những biện pháp khai thác hợp lý hướng đến khai thác chủ yếu phần còn lại của đàn và phải biết bảo vệ phần bổ sung của đàn, giúp cho đàn có khả năng tự khôi phục số lượng của mình và nghề cá do đó mới có cơ hội phát triển lâu bền. Điều này hoàn

toàn phù hợp với trạng thái của cấu trúc tuổi đối với đàn đang phát triển hoặc ổn định.

Cấu trúc giới tính là tỉ lệ giữa cá thể đực và cá thể cái trong quần thể. Nhịp điệu tái sản xuất của quần thể tăng khi tăng số lượng cá thể cái, song trong điều kiện đó sức sống của thế hệ con cháu lại giảm. Bởi vậy, trong điều kiện thuận lợi, ở nhiều loài động vật, cá thể cái thường chiếm ưu thế, thậm chí không có cá thể đực. Ở nhiều giáp xác bậc thấp và luân trùng, trong mùa hè hoàn toàn vắng con đực. Khi điều kiện xấu đi, số lượng tương đối của con đực lại tăng lên, nhằm làm tăng sức sống của con cháu chúng. Sự cân bằng đực cái đảm bảo sức sống cho thế hệ sau tốt hơn vì ở đây đã tạo nên sự kết hợp chéo các đặc tính di truyền và làm giàu vốn gen.

Tỉ lệ giới tính của quần thể phụ thuộc vào tính di truyền của loài và đồng thời chịu sự kiểm soát của môi trường ngoài. Ví dụ, con non của giáp xác *Gammarus duebeni* được nuôi trong điều kiện chiếu sáng dài (16 giờ chiếu sáng), số lượng con đực nhiều gấp 3 - 12 lần số lượng con cái, nhưng khi chiếu sáng ít (8 giờ), tỉ lệ cái gấp 4 lần con đực. Thí nghiệm tương tự như thế, nhưng ở *Armadillium vulgare* lại có hiện tượng ngược lại. Tác dụng của ánh sáng chỉ gây ảnh hưởng lên pha ngưỡng, khi con vật còn chưa phân tính.

Nhiệt độ ảnh hưởng rất lớn lên cấu trúc giới tính của quần thể. Ví dụ, ở nhiệt độ từ 10 - 12 đến 25 - 28°C, số lượng con đực trong thế hệ sau của *Macrocyclus albidius* tăng từ 40,2 đến 64,7%. Tương tự, ta còn gặp ở *Acanthocyclus viridis* và nhiều Copepoda khác. Ở *Gammarus salinus*, với nhiệt độ 5°C, con đực nhiều gấp 5 lần con cái, còn ở 23°C con cái lại gấp 13 lần con đực. Giữ con cái *G. duebeni* ở thời kỳ kết thúc pha chín noãn

bào tại nhiệt độ thấp hơn 5°C sẽ làm xuất hiện ở thế hệ mới sinh toàn con đực, còn ở 7 - 8°C lại chỉ toàn con cái.

Trong điều kiện thuận lợi, ở nhiều giáp xác thấp và luân trùng thường có sự biến đổi từ một quần thể "đơn tính" sang "tính kép". Ở những động vật sinh sản lưỡng tính (*Hermaphroditism*) có sự thay đổi luân phiên giữa pha đực và pha cái thì cấu trúc giới tính phụ thuộc vào tuổi của cá thể. Ví dụ, tôm *Pandalus borealis* thường tham gia lần đầu vào đàn đẻ trứng với tư cách là con đực ở tuổi 2,5 năm, sau đó đổi sang giống cái và mùa sinh sản sau nó đã có khả năng đẻ trứng. Tôm *Solenocera membranaela* sống 3 năm, 2 năm cuối của đời sống hoạt động sinh sản như một con cái. Ở loài *Ostrea lularis*, trước mùa sinh sản thứ 2 hoặc thứ 3 có sự thay đổi đều đặn giữa pha đực và pha cái, sau đó chúng lại trở thành dạng *hermaphroditism* điển hình. Sao biển *Asterina gibbosa* 2 năm đầu là dạng đực, sau đó xảy ra sự hình thành noãn bào.

Cấu trúc sinh sản của quần thể còn được xác định bởi tỉ lệ của các cá thể ở giai đoạn trước sinh sản (*prefertile phase*), đang sinh sản (*fertile phase*) và sau sinh sản (*postfertile phase*) của đàn sinh sản.

Thời gian của mỗi giai đoạn rất biến động ở các đại diện khác nhau. Chẳng hạn, thời kỳ trước sinh sản của nhiều côn trùng 2 cánh, cá hồi Viễn Đông và nhiều động vật khác kéo dài một số năm trong khi đó thời kỳ sinh sản chỉ vài ngày hay vài tuần, còn thời kỳ sau sinh sản lại không có. Ở đa số thân mềm, giun, cá, thú ở nước, thời kỳ sinh sản kéo dài hơn so với thời kỳ trước sinh sản.

Cấu trúc giới tính và cấu trúc sinh sản của quần thể có ý nghĩa thích nghi cao nhằm nâng cao hiệu suất sinh sản trong điều kiện môi trường luôn biến động

Sự biến dị của các cá thể trong quần thể về hình thái, sinh lý, sinh thái là một trong những thích nghi quan trọng. Tính đa dạng không chỉ được thể hiện trong sự giàu có của loài mà cả sự giàu có trong nội bộ quần thể. Sự tồn tại các nhóm lãnh thổ, hình thái, sinh lý, sinh thái v.v... làm giàu thêm các mối liên hệ của sinh vật với môi trường, tạo ra khả năng sử dụng rộng rãi nguồn sống và phản ứng với mọi biến đổi tinh tế của môi trường. Trong nội bộ quần thể, sự đa dạng biểu hiện trong cấu trúc về tuổi, kích thước, giới tính, sinh sản và các trạng thái về mùa v.v... của các cá thể. Ngay trong một trạng thái (tuổi, giới tính...) của các cá thể, ở mỗi thời điểm cũng không giống nhau và mức độ biến đổi của chúng cũng mang những nét riêng biệt. Chẳng hạn, cá tầm đẻ trứng trên bãi đá, ngay các trứng của một cá thể cũng có độ dính khác nhau. Do vậy, trứng được dòng nước phân tán đi cũng khác nhau, tránh sự tập trung vào một chỗ. Mặc dù các ấu trùng muỗi *Chironomus* được sinh ra từ một cá thể với các nhóm kích thước khác nhau nhưng trong điều kiện mật độ lớn sẽ không lọt xác đồng loạt mà lọt xác kế tiếp nhau. Nhờ tính đa dạng do các biến dị của các cá thể mà toàn bộ hệ thống (quần thể) phản ứng lại có hiệu quả với những biến động của môi trường, đảm bảo cho quần thể luôn duy trì trạng thái ổn định của mình. Tính biến dị càng cao, quần thể càng mềm dẻo trước mọi sóng gió của cuộc sống. Khi điều kiện sống xấu đi, ngay trong một đàn động vật cũng xuất hiện những biến dị về kích thước, phân hoá ổ dinh dưỡng, nơi sống... nhằm giảm đi sự cạnh tranh trong nội bộ loài và giúp nhau cải thiện điều kiện sống một cách có hiệu quả (ví dụ quần thể cá tuyết - *Gadus*). Khi điều kiện sống được cải thiện, những sự biến dị tạm thời đó có thể mất đi hoặc những tập tính khác nhau về sinh thái cũng bị loại bỏ. Dường như, những dấu hiệu thích nghi đó đã được "mã hoá" trong đời sống đến từng cơ thể. Khi

điều kiện môi trường thay đổi thì đó là “tín hiệu” để “mở mã”, tạo nên những phân dị thích nghi của các cá thể trong quần thể.

Đặc trưng cơ bản của quần thể là **kích thước** (số lượng) và **mật độ**, thường biểu diễn theo số lượng cá thể hoặc sinh khối (*biomass*) hình thành nên quần thể, phù hợp với không gian mà quần thể chiếm cứ. Những loài có kích thước cơ thể nhỏ thường có số lượng đông (vi khuẩn, tảo, nguyên sinh vật) nhưng có sinh khối nhỏ. Những loài có kích thước cơ thể lớn thì số lượng không đông, nhưng sinh vật lượng lại cao (thân mềm cỡ lớn, cá, thú).

Kích thước các quần thể của một loài trong các vùng phân bố khác nhau hay trong các phần khác nhau của nó rất khác nhau. Những quần thể sinh vật sống trong các không gian rộng lớn thường rất đông vì chúng có nguồn sống dồi dào. Số lượng cá thể trong quần thể càng đông thì trường di truyền càng lớn, trị sinh thái đối với mỗi yếu tố môi trường càng mở rộng. Bởi vậy, trong sự biến động lớn của môi trường, không phải lúc nào các quần thể nhỏ cũng tồn tại được song những quần thể lớn dễ dàng chịu đựng và sống tốt hơn. Người ta đã khẳng định rằng một phần cá thể của quần thể lớn khi ngẫu nhiên bị rơi vào điều kiện nằm ngoài giới hạn sinh thái sẽ chết, số còn lại có những chất lượng khác nên chịu đựng được và sống sót, do đó quần thể được bảo tồn.

Trong vùng vĩ độ thấp, nơi mà môi trường ổn định hơn, quần thể có số lượng ít hơn so với những quần thể sống trong vùng ôn đới. Mặt khác, cũng có thể vì ở vùng vĩ độ thấp, do số lượng loài đa dạng hơn nhiều nên không đủ điều kiện sống để duy trì sự tồn tại của các quần thể có số lượng lớn.

Mật độ là số lượng cá thể hay đơn vị khối lượng hoặc năng lượng trên một đơn vị diện tích hay thể tích mà chúng chiếm. Số lượng cá thể đặc trưng cho khoảng cách trung bình của chúng, sinh vật lượng chỉ ra mức độ tập trung của chất sống, còn năng lượng là đặc tính nhiệt động học của quần thể.

Mật độ quần thể thể hiện sự cân bằng giữa tiềm năng sinh sản và nguồn sống có thể có của môi trường (hay **dung lượng** môi trường). Dung lượng môi trường được tạo ra do tốc độ khôi phục của nguồn sống hay năng suất của quá trình sản xuất chất sống. Thông số này không ổn định, phụ thuộc rất lớn vào sự khai thác các nguồn sống được tái tạo. Ví dụ, sinh vật lượng của Copepoda, nguồn thức ăn được tái tạo của cá, có thể giảm đến mức cực tiểu do bị tiêu thụ quá mức. Ngoài mức tiêu thụ, hàng loạt các yếu tố khác cũng gây ảnh hưởng lên tốc độ tái tạo nguồn sống.

Tuy nhiên, do số lượng cá thể có ảnh hưởng quyết định đến trạng thái cân bằng và khả năng tồn tại của quần thể trong tự nhiên, nhất là khi quần thể có ít cá thể, nên khi nghiên cứu quần thể, số lượng cá thể và biến động của nó được quan tâm nhiều hơn cả. Chính số lượng cá thể xác định kích thước quần thể và do vậy, như một lẽ tự nhiên, sinh thái quần thể là một môn khoa học tập trung nghiên cứu về số lượng. Nói cách khác, mối quan tâm chủ yếu trong sinh thái học quần thể là hiểu, giải thích và dự báo những thay đổi trong kích thước quần thể.

1.1.2. Các quá trình trong quần thể

Một trong các nguyên tắc cơ bản của sinh thái học là: trong môi trường thuận lợi, ổn định, không giới hạn, quần thể sẽ sinh trưởng theo hàm mũ. Tuy nhiên, trong thiên nhiên, kích thước quần thể luôn có giới hạn trên và quần thể có kiểu sinh trưởng *logistic* với đường cong dạng chữ S (đường cong *sigmoid*). Các

yếu tố giới hạn trên đối với quần thể có thể là ánh sáng, thức ăn, khoảng không gian, các sinh vật khác ... Các yếu tố này gián tiếp hoặc trực tiếp tác động lên các quá trình diễn ra trong quần thể.

Quần thể gia tăng số lượng nhờ 2 quá trình: sinh sản và nhập cư.

Các quá trình làm giảm số lượng quần thể là: tử vong và xuất cư.

- Quá trình sinh sản đặc trưng bởi tỷ lệ sinh đẻ. Tỷ lệ sinh đẻ biểu thị khả năng gia tăng về số lượng của quần thể tức là khả năng sinh ra con cháu của mọi sinh vật mà không phụ thuộc vào phương thức sinh sản (đẻ con, nở ra từ trứng, nảy mầm, phân chia tế bào...).

Có 2 loại tỷ lệ sinh:

+ Tỷ lệ sinh đẻ tối đa (tỷ lệ sinh đẻ tuyệt đối hay tỷ lệ sinh đẻ sinh lý): là khả năng sinh ra số lượng con cháu tối đa bởi một cá thể cái trong điều kiện môi trường lý tưởng (khi không có các nhân tố sinh thái giới hạn và sự sinh sản chỉ bị giới hạn do khả năng sinh lý của sinh vật).

+ Tỷ lệ sinh đẻ sinh thái hay thường gọi ngắn gọn là tỷ lệ sinh đẻ: Biểu thị sự gia tăng số lượng của quần thể trong điều kiện thực tế của môi trường. Nó phụ thuộc vào kích thước, thành phần quần thể và các điều kiện vật lý của môi trường nên thường không ổn định.

Tỷ lệ sinh đẻ được ký hiệu là B với:

$$B = \Delta N(n) / \Delta t$$

Tỷ lệ sinh đẻ tức thời tính trên một cá thể được ký hiệu là b với:

$$b = \Delta N(n) / N \cdot \Delta t$$

Trong đó $\Delta N(n)$ là số lượng cá thể mới được sinh ra trong quần thể trong khoảng thời gian Δt còn N là tổng số cá thể có trong quần thể.

- Tử vong trong quần thể được đặc trưng bởi tỷ lệ chết. Tỷ lệ chết được biểu thị bằng số lượng cá thể bị chết trong từng khoảng thời gian xác định. Nó cũng được phân ra 2 loại:

+ Tỷ lệ chết tối thiểu: Biểu thị số cá thể bị chết trong điều kiện môi trường lý tưởng và chỉ liên quan với đặc tính sinh lý trong chu trình sống (tuổi thọ sinh lý).

+ Tỷ lệ chết sinh thái: Là số cá thể bị chết trong điều kiện cụ thể của môi trường. Tỷ lệ này không ổn định mà thay đổi tùy thuộc vào điều kiện môi trường và trạng thái của quần thể.

Tỷ lệ chết được ký hiệu là D . Tuy nhiên, trong các mô hình biến động, tỷ lệ chết thường được sử dụng là các hệ số tử vong tự nhiên tức thời M . Hệ số M là xác suất chết của một cá thể trong một đơn vị thời gian (hệ số chết tức thời trên một cá thể), nghĩa là:

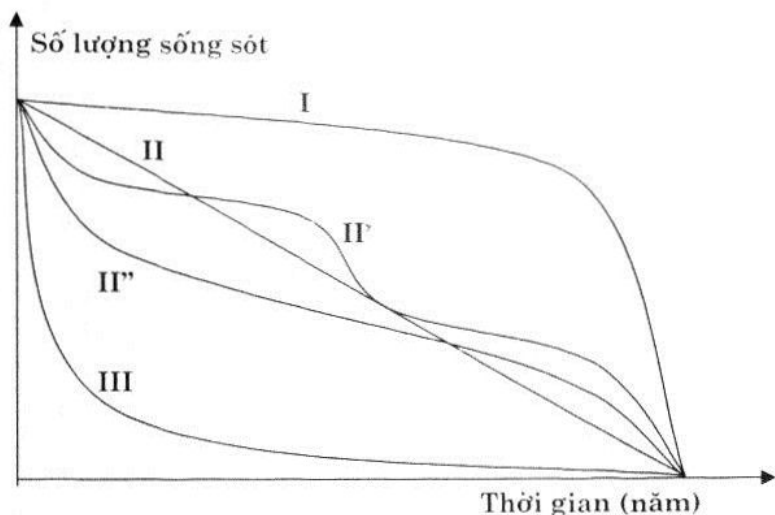
$$D = \Delta N(d)/\Delta t$$

$$\text{Và: } M = \Delta N(d)/N \cdot \Delta t$$

Trong đó $\Delta N(d)$ là số lượng cá thể bị chết trong khoảng thời gian Δt và N là tổng số cá thể của quần thể.

Ngược lại với tỷ lệ chết là tỷ lệ sống sót. Nếu biểu diễn số lượng sống sót theo thời gian bằng đường đồ thị, ta sẽ được một đường cong sống sót của quần thể.

Tùy theo loài hoặc nhóm loài khác nhau mà dạng đường cong sống sót khác nhau nhưng đều được phân thành 3 nhóm cơ bản: nhóm I, nhóm II với các biến thể gần nó là II' và II''; nhóm III (Hình 1.1).



Hình 1.1. Các dạng đường cong sống sót

I: Đường cong lồi: Tử vong xảy ra chủ yếu vào cuối đời sống (các quần thể động vật lớn và quần thể người).

II: Đường chéo thẳng: Tử vong ổn định ở các lứa tuổi (ít có trong tự nhiên, có thể gặp ở một số loài thủy tức)

II': Đường cong bậc thang: Tử vong khác nhau theo các giai đoạn phát triển, đoạn dốc nhiều ứng với pha tử vong cao, đoạn dốc ít ứng với pha tử vong thấp (nhiều loài côn trùng, nhất là ở các loài biến thái hoàn toàn)

II'': Đường cong lõm ít hoặc đường cong dạng chữ S: Tử vong cao ở các cá thể non còn ở các cá thể trưởng thành (thường từ 1 năm tuổi trở lên) thì thấp hơn và tương đối ổn định (chim, chuột nhắt và thỏ).

III: Đường cong lõm nhiều: Tử vong rất cao vào giai đoạn đầu trong chu trình sống. Ví dụ: giai đoạn trứng và ấu trùng ở động vật (thân mềm, giáp xác, cá) hoặc giai đoạn nảy mầm của thực vật. (Theo Pearl, 1928 và được Odum, 1971 trích dẫn có hiệu chỉnh)

- Quá trình nhập cư và xuất cư phụ thuộc vào đặc trưng phát tán của quần thể. Sự phát tán là sự đổi chỗ của các cá thể trưởng thành, các hạt cây, của bào tử hoặc ấu trùng... Khi mật độ quần thể tăng, trong quần thể xuất hiện hiện tượng di cư của một bộ phận cá thể do sự di chuyển chủ động hay bị động của chúng. Hiện tượng di cư thường xảy ra ở các động vật có khả năng vận động tích cực nhưng cũng gặp ở cả sinh vật vận động bị động. Thậm chí ở những dạng sống đáy ít vận động, người ta cũng thấy có hiện tượng các cá thể nổi lên trên tầng nước rồi được dòng nước cuốn đi rất xa. Hiện tượng nổi lên có chu kỳ như thế còn gặp ở nhiều đại diện động vật đáy ở nơi có dòng chảy. Sự hình thành dạng ấu trùng sống nổi của động vật đáy ít vận động, sống ở biển (thân mềm, da gai, ruột khoang, cá...) cũng là những giải pháp làm giảm mật độ quá cao của quần thể trong hoàn cảnh khó khăn của đời sống dưới đáy. Nếu chỉ có một số cá thể thường xuyên nhập cư vào quần thể hoặc di cư ra khỏi quần thể thì ít ảnh hưởng đến quần thể khi quần thể có kích thước lớn vì sự di chuyển này có thể cân bằng nhập cư hoặc di cư hoặc bù đắp bằng cách thay đổi tỷ lệ sinh đẻ và tỷ lệ chết. Nhưng khi phát tán mang tính chất đồng loạt và tiếp diễn nhanh chóng thì sẽ ảnh hưởng rõ rệt đến quần thể, đặc biệt khi quần thể có kích thước bé. Sự phát tán phụ thuộc vào chướng ngại thiên nhiên (sông, biển, núi, đồi, đập...) và khả năng di chuyển bẩm sinh của sinh vật (chủ động hoặc bị động).

Trong phát tán, có một kiểu đặc biệt là sự di trú. Khác với nhập cư và di cư là hiện tượng một bộ phận cá thể xâm nhập hoặc rời bỏ quần thể này sang một quần thể khác, sự di trú thường là sự di chuyển hàng loạt hoặc toàn bộ quần thể. Sự di trú theo mùa và ngày đêm đã tạo nên khả năng sử dụng các vùng khác nhau thích hợp hơn cho sự sống trong từng thời gian nhất định và nhờ đó mà duy trì được kích thước quần thể ở mức

tương đối cao. Như vậy, sinh sản, tử vong, xuất cư và nhập cư là 4 quá trình xác định kích thước quần thể. Đây chính là 4 tham số về nhân khẩu học cơ sở cho bất kỳ nghiên cứu nào về biến động quần thể, dù đó là quần thể thực vật, vi sinh vật hay động vật. Nếu kết hợp chúng vào một phương trình đại số thì ta sẽ có số lượng quần thể thay đổi giữa hai thời điểm t và $t + 1$ như sau:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad (1.1)$$

Với:

N_{t+1} : Số lượng cá thể tại thời điểm $t + 1$.

N_t : Số lượng cá thể tại thời điểm t .

B: Số lượng cá thể mới được sinh ra trong khoảng thời gian t đến $t + 1$.

D: Số lượng cá thể bị chết trong khoảng thời gian từ t đến $t + 1$.

I: Số lượng cá thể nhập cư trong khoảng thời gian từ t đến $t + 1$

E: Số lượng cá thể xuất cư trong khoảng thời gian từ t đến $t + 1$.

Đối với quần thể có kích thước lớn, không thể xác định các tham số này cho toàn bộ quần thể thì phương trình (1.1) phải được cấu trúc lại theo chỉ số mật độ tương đối thay cho số lượng tuyệt đối. Hơn nữa, phần lớn các loài sinh vật, từ thực vật đến thú đều trải qua các giai đoạn phát triển hoặc tuổi khác nhau trong chu kỳ sống. Mỗi giai đoạn phát triển hoặc mỗi nhóm tuổi lại có các quá trình này khác nhau nên phải được nghiên cứu riêng. Vì vậy, phương trình (1.1) chỉ là phương trình cơ sở cho việc xây dựng các phương trình khác thực tế hơn.

Những thông số trên biến động một cách thích nghi trong phạm vi khả năng của loài, phù hợp với những thay đổi có chu kỳ hoặc không có chu kỳ của điều kiện môi trường, đảm bảo cho quần thể tồn tại lâu bền trong sinh quyển.

Đối với con người, ý nghĩa quan trọng của quần thể là sự sản sinh ra sinh khối nghĩa là khả năng hình thành chất hữu cơ dưới dạng cơ thể nào đó. Đặc tính đó gọi là năng suất sinh học (*productivity*) của quần thể còn chất hữu cơ được hình thành bởi quần thể chính là sản lượng quần thể. Tùy thuộc vào việc chất hữu cơ được tập trung trong các cơ thể nào và dưới những dạng nào mà sản lượng quần thể có thể có ý nghĩa thực tiễn khác nhau đối với con người (chẳng hạn những cơ thể có lợi, bất lợi hay có hại). Nhịp điệu, hiệu suất và đặc tính năng lượng của sự sản xuất phụ thuộc vào đặc tính của quần thể và những điều kiện tồn tại.

Mặc dù mỗi một quá trình của quần thể có thể được đánh giá bằng các trị số khác nhau song đều là những phương cách phản ứng khác nhau của quần thể đối với mọi khía cạnh biến thiên của điều kiện sống, giúp cho quần thể tồn tại và phát triển ổn định trong môi trường đầy biến động. Trong đời sống của mình, ngoài các đặc tính chung vốn có, quần thể còn kế thừa và phát triển một cách có hiệu quả những “kinh nghiệm” sống của các cá thể. Đó cũng là đặc tính của một số tổ chức cao hơn mức cá thể.

Quần thể tự quyết định số phận của mình bằng trạng thái sinh lý của các cá thể, thậm chí bằng cả các quá trình di truyền tế bào diễn ra trong chúng. Có thể coi quần thể như một “nhạc trưởng”. Trong hoàn cảnh mức tử vong cao, ở quần thể xuất hiện một tín hiệu “chúng ta đang lâm nguy”. Tín hiệu đó sẽ đưa đến những thay đổi tương ứng trong trạng thái sinh lý của tất

cả các thành viên trong quần thể để hướng đến một mục tiêu duy nhất là duy động mọi nguồn dự trữ sinh thái để tự bảo vệ lấy chính mình, tránh khỏi bị diệt vong.

1.2. BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG QUẦN THỂ VÀ NGUYÊN NHÂN BIẾN ĐỘNG

1.2.1. Biến động số lượng quần thể

Trong thiên nhiên, kích thước quần thể luôn luôn biến động. Cùng với biến động về số lượng, quần thể cũng thay đổi thành phần và cấu trúc theo thời gian. Nếu lấy số lượng biến đổi ΔN chia cho thời gian Δt , ta sẽ đo được tốc độ biến đổi của quần thể là $\Delta N/\Delta t$. Ở đường cong sinh trưởng của quần thể, độ dốc (hệ số góc) của đường cong tại từng điểm bất kỳ chính là tốc độ tăng trưởng của quần thể vào thời điểm đó.

Quá trình sinh sản của quần thể có khuynh hướng nâng cao số lượng và sinh vật lượng. Số lượng trung bình của chúng có thể cao với mức dao động số lượng không lớn khi quần thể đạt được sự phát triển cực đại. Môi trường biến động, khi thì thuận lợi, khi thì không thuận lợi đối với quần thể, do đó, số lượng của nó cũng biến động một cách thích nghi, kéo theo là sự biến động của sinh vật lượng. Biến động số lượng của quần thể phản ánh mối quan hệ tương hỗ và mang tính thống nhất giữa quần thể và môi trường, đồng thời có ý nghĩa thích nghi rất lớn. Biến động số lượng phản ánh các quá trình sinh thái học chủ yếu của quần thể thông qua mức sinh sản, tử vong, sự sinh trưởng của các cá thể và độ đảm bảo thức ăn trong vùng phân bố.

Biến động số lượng còn liên quan đến trạng thái của quần thể. Những quần thể của loài có chu kỳ sống ngắn, sống trong

môi trường kém ổn định thì sự biến động càng lớn và sự suy giảm số lượng của một nhóm riêng biệt nào đó thường kéo theo sự giảm thấp số lượng chung của quần thể. Cùng với tuổi thọ tăng lên, cấu trúc tuổi của quần thể càng phức tạp và trong các trường hợp như vậy, sự biến động số lượng của một nhóm tuổi nào đó ít gây nên sự giảm chung về số lượng của cả quần thể.

Số lượng và sinh vật lượng quần thể có thể biến động theo chu kỳ hoặc không. Dạng thứ hai liên quan với sự thay đổi lớn các điều kiện sống mà không lặp lại theo thời gian hay theo những chuỗi kế tiếp xác định. Ví dụ, sự biến đổi của độ chiếu sáng và nhiệt độ bất thường, mưa bão bất thường v.v... có thể làm tăng hay giảm số lượng quần thể một cách bất thường. Con người cũng gây nên sự biến động số lượng quần thể không theo tính chu kỳ (chặt phá rừng, làm nhiễm bẩn sông biển, làm giảm mực nước, đánh bắt quá mức v.v...).

Biến động số lượng có chu kỳ liên quan đến sự biến đổi của điều kiện sống xảy ra theo chu kỳ (chu kỳ ngày đêm, tuần trăng, thủy triều, theo mùa và những hiện tượng có tính chu kỳ khác).

- Dao động số lượng theo chu kỳ ngày đêm

Sự dao động theo chu kỳ ngày đêm liên quan với sự chiếu sáng và thường phổ biến ở các dạng sinh vật nhỏ, có chu kỳ sống ngắn (vi sinh vật, nguyên sinh động vật, tảo đơn bào...). Ở chúng, sinh sản và tử vong xảy ra có nhịp điệu. Ban đêm là thời kỳ sinh sản của đa số các loài động vật bậc thấp. Ban ngày chúng bị chết, chủ yếu do bị ăn, còn sinh sản thì ngừng trệ. Thực vật đơn bào thì ngược lại do nhu cầu cần ánh sáng cho quang hợp. Chẳng hạn, trong vùng nước trời Đại Tây Dương, tại lớp nước 0 - 100m, vào ban ngày, số lượng vi khuẩn đạt đến 1 triệu tế bào/ml còn ban đêm, 0,7 triệu tế bào/ml. Liên quan

với thức ăn, nhiều loài động vật nhỏ ăn vi khuẩn ở đây cũng có nhịp điệu sống tương tự.

- Dao động số lượng theo chu kỳ mùa

Thường thể hiện rõ ở các quần thể sinh vật phù du, côn trùng, chim... và xuất hiện ở vùng nhiệt đới, ôn đới và vùng cực. Nói chung, trong thiên nhiên, phần lớn các quần thể (từ thực vật, vi sinh vật đến động vật) đều ít nhiều biến động theo mùa. Trong đó, thường những sinh vật có thời kỳ sinh sản ngắn và chu kỳ sống ngắn biểu hiện rõ nét nhất.

Do cường độ bức xạ của mặt trời thay đổi theo mùa nên các loài thực vật tăng cường trao đổi chất và sinh sản vào mùa nóng ấm, kéo theo là sự sinh sôi phát triển của các loài động vật.

Sự dao động số lượng và sinh vật lượng theo mùa của động vật nổi (*Zooplankton*) liên quan chủ yếu với sự xuất hiện có chu kỳ của nguồn thức ăn là thực vật nổi (*Phytoplankton*). Nhiệt là yếu tố quan trọng thứ hai xác định sự dao động theo mùa của *Zooplankton*. Yếu tố quan trọng thứ ba là sự tiêu hao có chu kỳ của cá cũng như những động vật khác ăn *Zooplankton*. Do phần lớn động vật nổi là nhóm “ăn cỏ” nên chúng chỉ phát triển phong phú sau khi tảo đã đạt được đỉnh cao của sự phát triển và tiếp sau đó mới là sự tập trung của các động vật khai thác nguồn thức ăn *Zooplankton*.

Khi đi lên các vĩ độ cao, độ dài mùa sinh dưỡng của tảo rút ngắn nên thời gian phát triển đồng của động vật nổi cũng rút ngắn một cách tương ứng. Song song với điều kiện đó, sự dao động số lượng của *Zooplankton* theo mùa cũng tăng lên, trong khi ở vĩ độ thấp, sự dao động lại không lớn và số lượng *Zooplankton* thường giữ ở mức cao. Nhiều trường hợp, hiện tượng nở hoa của tảo, nhất là sự phát triển mạnh của các loài

tảo *Anabaena*, *Microcystis* v.v... lại kìm hãm sự phát triển số lượng của động vật nổi. Mức độ giàu, nghèo của *Zooplankton* còn liên quan với sự xuất hiện hay mất đi có chu kỳ của ấu trùng động vật đáy, do vậy, cũng làm cho số lượng và sinh vật lượng của *Zooplankton* dao động có chu kỳ.

- Dao động số lượng theo chu kỳ năm

Gặp ở một số quần thể côn trùng, chim, thú... Cào cào sống trong hoang mạc di cư hàng loạt thành nạn "dịch" với chu kỳ khoảng 40 năm. Các quần thể có chu kỳ tăng số lượng hàng loạt 3 - 4 năm một lần như: chuột Lemmus (*Lemmus lemmus*, *L. sibericus*), cáo cực bắc, cú. Số lượng thỏ và mèo rừng Bắc Mỹ đạt cực đại theo chu kỳ 9 - 10 năm (trung bình 9,6 năm) một lần. Thỏ đạt cực đại trước mèo rừng theo chu kỳ 1 - 2 năm.

Đối với các quần thể thủy sinh vật, thường trong khoảng thời gian một vài năm, có trường hợp dài hơn, xảy ra sự biến động có chu kỳ liên quan đến sự dao động có chu kỳ của cường độ bức xạ mặt trời, đến sự dao động mực nước, chế độ dòng chảy v.v... Ví dụ, hoạt tính của mặt trời xảy ra theo chu kỳ 11 - 12 năm đã đưa dòng *El - Ninô* (nước nóng) xâm nhập bờ biển Peru, đẩy dòng nước lạnh Peru xuống phía nam đồng thời nước trong vùng ấm lên đột ngột, làm cho hàm lượng oxy giảm đi nhanh chóng. Hậu quả là động vật nổi và cá ăn nổi bị chết. Trong những năm lượng bức xạ được nâng cao, ở phần bắc *Caspien* và *Azou*, những dòng sông đồng bằng trở nên ít nước, làm giảm lượng muối dinh dưỡng trong biển, do đó, điều kiện tái sản xuất số lượng của các quần thể thủy sinh vật trở nên xấu đi. Ngược lại, ở nam *Caspien* và *Azal*, do nước băng tan nên vào những năm đó, biển lại được các dòng sông làm giàu bằng muối dinh

dưỡng, điều kiện tồn tại của các quần thể thủy sinh vật được cải thiện.

- Dao động số lượng theo chu kỳ mặt trăng và thủy triều

Dao động số lượng của dạng này liên quan với sự sinh sản có nhịp điệu theo tuần trăng của nhiều loài động vật sống dưới nước. Ảnh hưởng của mặt trăng lên vực nước biểu hiện ở 2 khía cạnh: ánh sáng và mực nước triều. Hai yếu tố trên chi phối quá trình sinh sản của nhiều thủy sinh vật như: giun nhiều tơ, giáp xác, thân mềm v.v...

- Sự biến động không có chu kỳ và biến động bất thường

Biến động không có chu kỳ là kiểu biến động không lặp lại theo chu kỳ. Khi gặp điều kiện thuận lợi, quần thể phát triển nhanh về số lượng. Chẳng hạn, trong những năm đầu mới được nhập vào châu Úc, quần thể cừu, thỏ sinh trưởng rất nhanh do chúng đến sống ở môi trường mới thuận lợi. Khi điều kiện trở nên bất lợi, quần thể giảm nhanh về số lượng. Ví dụ, quần thể cò xám *Ardea cineria* giảm nhanh số lượng vào năm nào có mùa đông rét đậm, phải 1 - 2 năm sau mới khôi phục được.

Cũng là loại biến động không lặp lại theo chu kỳ nhưng thường xảy ra nghiêm trọng hơn và có thể gọi là biến động bất thường. Loại biến động này thường xảy ra khi có thiên tai như: động đất, núi lửa, cháy rừng... Khi xảy ra các thiên tai này, quần thể có thể bị tiêu diệt hoặc nếu may mắn vẫn còn một số cá thể sống sót thì cũng phải sau một thời gian khá dài, số lượng quần thể mới được hồi phục.

Biến động số lượng không có chu kỳ không chỉ do những yếu tố bất thường của thiên nhiên gây ra mà nghiêm trọng hơn là do tác động bất thường của con người. Trường hợp xây đập

ngăn nước, tạo dựng hồ chứa đã làm cho các loài ưa oxy bị huỷ diệt, đồng thời, nhờ sự giàu có của muối khoáng ở giai đoạn đầu, nhiều loài nước đứng có thời cơ phát triển số lượng của mình. Do sự nhiễm bẩn trong hồ Eury (Mỹ), nhiều loài cá kinh tế như cá tầm, cá hồi v.v... đã bị mất đi. Việc tăng cường khai thác cá trích Thái Bình Dương đã gây lên sự phát triển nhanh chóng của các loài gann với nó về ổ dinh dưỡng nhưng không có giá trị khai thác là *Engraulis mordox*.

Biến đổi số lượng và sinh vật lượng của thủy sinh vật còn xảy ra do việc thuần hoá tự nhiên hoặc nhân tạo. Sự xuất hiện ngẫu nhiên của loài thân mềm ở Hắc Hải đã làm thay đổi số lượng của nhiều loài thủy sinh vật khác khi loài này sinh sản và phát triển. Việc chuyển ốc bươu vàng từ các nước lân cận ở Đông Nam Á vào nước ta là một ví dụ khá điển hình. Loài này sinh sôi rất mạnh, lan tràn ra nhiều vùng, đã trở thành mối đe dọa cho các đồng lúa, ruộng rau. Hiện tại, chúng ta phải tốn kém nhiều công của để ngăn chặn sự phát triển của ốc như ngăn chặn một bệnh dịch mà vẫn chưa triệt trừ được.

1.2.2. Nguyên nhân biến động số lượng quần thể

Nguyên nhân biến động thường được chia làm 2 loại:

- Các yếu tố ở bên ngoài quần thể và quần xã (các yếu tố vô sinh). Các yếu tố vật lý của môi trường như: nhiệt độ, độ ẩm, lượng mưa... ảnh hưởng đến số lượng quần thể, đặc biệt đối với các quần thể động vật biến nhiệt. Các yếu tố này thường là yếu tố độc lập mật độ, nghĩa là ảnh hưởng của chúng không phụ thuộc vào mật độ.

- Các yếu tố sinh học có bản chất sinh vật như thức ăn, cạnh tranh trong loài và khác loài, vật dữ, ký sinh... Chúng thường là các yếu tố phụ thuộc mật độ. Ảnh hưởng của các yếu

tổ này thường bị chi phối bởi kích thước quần thể. Ảnh hưởng của các yếu tố phụ thuộc mật độ gia tăng khi mật độ của quần thể tăng lên nhưng cũng có thể giảm mức độ ảnh hưởng khi mật độ tăng.

Tuy nhiên, khi tác động lên quần thể và làm biến động số lượng của nó, các yếu tố hữu sinh và vô sinh có sự liên đới với nhau. Chẳng hạn, yếu tố chủ yếu hạn chế sự phát triển số lượng của quần thể là thức ăn nhưng thức ăn không hoàn toàn tước bỏ được vai trò của các yếu tố khác như thiếu oxy, điều kiện nhiệt độ quá khắc nghiệt, vật dữ và bệnh tật.v... Khi thức ăn đầy đủ, có thể làm giảm đi ảnh hưởng giới hạn của hàng loạt các yếu tố khác, còn ngược lại, các yếu tố khác trở nên ác liệt hơn khi thiếu thức ăn. Trong thực tế, biến động quần thể là kết quả tác động của nhiều yếu tố, kể cả độc lập và phụ thuộc mật độ. Trong đó, có yếu tố ảnh hưởng gián tiếp, có yếu tố ảnh hưởng trực tiếp lên số lượng quần thể nhưng tùy quần thể và thời gian khác nhau mà có một hoặc một số yếu tố chính khác nhau.

1.3. SỰ ĐIỀU CHỈNH KÍCH THƯỚC QUẦN THỂ

1.3.1. Các quan điểm về sự điều chỉnh kích thước quần thể

Số lượng quần thể trong tự nhiên không thể gia tăng vô hạn mà có mức giới hạn trên. Mức giới hạn này ứng với khả năng cho phép tối đa của điều kiện môi trường nhất định. Như vậy trong điều kiện môi trường cụ thể, mỗi quần thể có mức đặc trưng riêng, gọi là “**dung lượng**” (*carrying capacity*) của môi trường và tương ứng với điểm cân bằng (mức giới hạn trên và thường được ký hiệu là K) của quần thể. Sự điều chỉnh số lượng

quần thể là khả năng giảm kích thước quần thể khi số lượng vượt quá mức này nhưng lại cho phép tăng kích thước quần thể khi số lượng nằm dưới mức đó. Khi quần thể đạt tới điểm cân bằng, kích thước quần thể sẽ dao động ở mức giới hạn trên và có tốc độ tăng trưởng $\Delta N/\Delta t$ trung bình bằng không.

Từ trước đến nay, đã có nhiều giả thiết khác nhau, thậm chí trái ngược nhau được đề xuất để giải thích sự điều chỉnh kích thước quần thể thực vật và động vật. Các giả thiết này có thể tóm lược như sau:

- + Kích thước quần thể bị giới hạn bởi các yếu tố độc lập mật độ, chẳng hạn như những thay đổi về thời tiết.
- + Kích thước quần thể bị giới hạn bởi nguồn thức ăn.
- + Quần thể tự điều chỉnh thông qua các cơ chế như tính lãnh thổ hoặc ăn thịt đồng loại.
- + Quần thể được điều chỉnh qua cạnh tranh.
- + Quần thể được điều chỉnh bởi vật dữ (ăn thịt, ký sinh và dịch bệnh).

Tuy các giả thiết trên đây được đưa ra bởi các nhà sinh thái học khác nhau nhưng đều tập trung vào hai quan điểm đáng chú ý nhất là quan điểm Nicholson và quan điểm Andrewartha và Birch.

* Quan điểm Nicholson (Nicholson, 1933, 1954, 1957, 1958): Nicholson được coi là người đề xướng chủ đạo cho quan điểm “quần thể được điều chỉnh bởi các quá trình phụ thuộc mật độ”. Ông cho rằng, các mối quan hệ tương hỗ hữu sinh và các quá trình phụ thuộc mật độ đóng vai trò chính (*main role* hoặc *key role*) trong việc xác định kích thước quần thể và duy trì trạng thái cân bằng của quần thể trong môi trường sống của chúng. Trong đó, cơ chế điều chỉnh phụ thuộc mật độ gần như

luôn luôn diễn ra là cạnh tranh cùng loài hay là cạnh tranh giữa các cá thể sinh vật vì các nhu cầu cần thiết có giới hạn hoặc giữa các kẻ thù tự nhiên với nhau vì có chung nhu cầu.

* Quan điểm Andrewartha và Birch (1954) cho rằng: Các quá trình phụ thuộc mật độ ít quan trọng hoặc chỉ có vai trò thứ yếu trong việc xác định kích thước quần thể, thậm chí không đóng vai trò nào trong việc xác định mật độ quần thể của một số loài. Theo quan điểm này, số lượng động vật của một quần thể tự nhiên bị giới hạn theo 3 cách:

Do thiếu các nguồn sống như thức ăn, nơi ở.

Do không tiếp cận và khai thác được nguồn sống vì khả năng phát tán và tìm kiếm kém.

Do thay đổi thời tiết, do vật dữ hoặc do mọi yếu tố bất kỳ của môi trường ảnh hưởng lên tốc độ sinh trưởng (r) của quần thể.

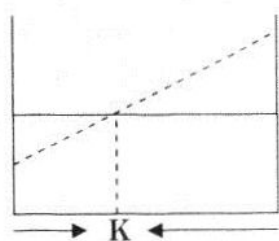
Theo các nhà sinh thái này, trong 3 cách trên đây, cách thứ nhất ít quan trọng nhất, còn cách thứ ba là quan trọng nhất trong tự nhiên. Hai tác giả này còn bác bỏ quan điểm sinh thái học truyền thống về việc phân chia các yếu tố môi trường thành các yếu tố vật lý và yếu tố hữu sinh cũng như việc phân ra các yếu tố độc lập mật độ và phụ thuộc mật độ.

Quan điểm hiện nay cho rằng cần phải phân biệt rõ khái niệm mật độ và sự điều chỉnh kích thước quần thể. Theo như định nghĩa đã nêu trên thì sự điều chỉnh kích thước quần thể có thể chỉ diễn ra như là kết quả của các quá trình phụ thuộc mật độ. Tuy nhiên, mật độ quần thể lại được xác định bởi sự phối hợp ảnh hưởng của tất cả các yếu tố và tất cả các quá trình tác động lên quần thể. Các yếu tố vô sinh như khí hậu và thời tiết không trực tiếp điều chỉnh kích thước quần thể nhưng lại ảnh hưởng đến các quá trình phụ thuộc mật độ. Chúng có mối tương

tác qua lại với các yếu tố hữu sinh của môi trường nên không thể xem xét các yếu tố phụ thuộc mật độ một cách đơn giản và riêng biệt. Do vậy, khi xét ảnh hưởng của các yếu tố phụ thuộc mật độ, cần chú ý là: từng yếu tố phụ thuộc mật độ đều tác động qua các quá trình phụ thuộc mật độ. Chẳng hạn, các yếu tố phụ thuộc mật độ như thức ăn, không gian sống... gây biến động số lượng quần thể qua các quá trình cạnh tranh. Ngược lại, nếu một tập hợp các yếu tố phụ thuộc mật độ tác động tổng hợp lên quần thể thì khi đó, mỗi yếu tố riêng rẽ chưa chắc đã gây ra biến động số lượng dù từng yếu tố có xu hướng như vậy.

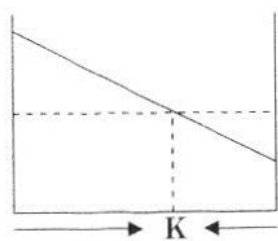
Như vậy, mặc dù các yếu tố độc lập mật độ cũng có vai trò đáng kể gây ra biến động quần thể nhưng khả năng điều chỉnh số lượng quần thể liên quan trực tiếp đến các yếu tố và các quá trình phụ thuộc mật độ ảnh hưởng lên quần thể (đúng theo quan điểm Nicholson). Các yếu tố phụ thuộc mật độ có tác dụng giúp cho quần thể điều chỉnh số lượng, ngăn ngừa tình trạng dư thừa dân số và xác lập trạng thái cân bằng bền vững thông qua hai quá trình tự điều chỉnh chính yếu là sinh sản và tử vong (Hình 1.2). Tuy nhiên, cần nhớ rằng, vì tất cả các yếu tố môi trường luôn biến thiên nên vị trí của điểm cân bằng cũng luôn thay đổi. Do vậy, trong tự nhiên, chưa có một quần thể nào thực sự đã từng ở trạng thái dừng tại một điểm cân bằng. Nhưng có thể khẳng định rằng tất cả các quần thể trong tự nhiên đều có sự tự điều chỉnh kích thước ở mức độ nào đó và do vậy, đều chịu sự ảnh hưởng các quá trình phụ thuộc mật độ ở mức độ nào đó. Điều này dĩ nhiên là trái ngược với quan điểm Andrewartha và Birch khi họ cho rằng ở một số loài, các quá trình phụ thuộc mật độ không đóng vai trò nào trong việc xác định mật độ quần thể. Nhận xét này có lẽ không hợp lý vì nó bao hàm rằng, quần thể một số loài hoàn toàn không có sự điều

chỉnh kích thước hay nói cách khác, là thuộc kiểu sinh trưởng không giới hạn. Thế nhưng kiểu sinh trưởng không giới hạn lại chưa từng gặp trong tự nhiên còn kiểu biến động suy thoái số lượng dẫn đến tuyệt chủng hoàn toàn do các yếu tố thiên nhiên cũng là cực hiếm.



Kích thước quần thể

(a)

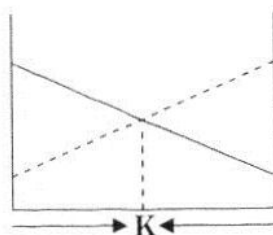


Kích thước quần thể

(b)

Tỷ lệ sinh —————

Hệ số chết - - - - -



Kích thước quần thể

(c)

Hình 1.2. Điều chỉnh số lượng quần thể với:

- Sinh sản độc lập mật độ và tử vong phụ thuộc mật độ.
- Sinh sản phụ thuộc mật độ và tử vong độc lập mật độ.
- Sinh sản và tử vong phụ thuộc mật độ.

Kích thước quần thể tăng khi tỷ lệ sinh cao hơn tỷ lệ chết phía dưới điểm cân bằng K và giảm xuống khi tỷ lệ chết cao

hơn tỷ lệ sinh phía trên K; K là điểm cân bằng bên. (Theo Begon và Mortimer, 1988)

1.3.2. Sự điều chỉnh số lượng và mật độ của quần thể

Trong thiên nhiên, bằng sự tự điều chỉnh kích thước của mình, các quần thể đã luôn tìm cách thích hợp để duy trì một mật độ tương ứng với dung lượng môi trường và đảm bảo cho sự tồn tại của loài. Mật độ quá cao gây suy giảm điều kiện sống khi làm giảm mức đảm bảo thức ăn và những nhu cầu khác của các cá thể. Ngược lại, mật độ giảm quá mức giới hạn lại gây cản trở cho việc tìm đồng loại của các cá thể, nhất là những cá thể khác giới, giảm tần suất gặp gỡ của trứng và tinh trùng trong nước vào mùa sinh sản đối với động vật thủy sinh, giảm khả năng bảo vệ khỏi vật dữ v.v... Như vậy, mỗi quần thể trong điều kiện cụ thể đều có một kích thước và mật độ xác định, đặc trưng cho loài. Giới hạn trên được qui định bởi dung lượng của môi trường còn giới hạn dưới là trạng thái đòi hỏi của chính quần thể (tức là kích thước và mật độ tối hạn) và là đặc tính của loài.

Để duy trì mật độ quần thể ở một mức cần thiết, quần thể có cơ chế tự điều chỉnh số lượng theo mối liên hệ ngược giữa số lượng và dung lượng môi trường. Theo G.V. Nikolski (1953, 1973), khi nguồn sống giảm, trong quần thể xuất hiện :

Tăng mức tử vong, nhất là những cá thể già và những cá thể non.

Giảm nhịp điệu tăng trưởng của các cá thể trong quần thể.

Trong điều kiện đó, các cá thể trong quần thể phân hoá về kích thước, một bộ phận cá thể trở nên chậm lớn, thậm chí còn còi cọc. Bộ phận còn lại, nhờ nguồn thức ăn được giải phóng do

bộ phận chậm lớn không sử dụng, vẫn giữ mức tăng trưởng bình thường, thậm chí một số ít tăng trưởng nhanh hơn.

Đầy tuổi sinh sản lần đầu của các cá thể mở rộng do một bộ phận sinh trưởng chậm có thời gian sinh sản lần đầu đến muộn hơn.

Sức sinh sản chung của quần thể giảm do số lượng cá thể tham gia đàn bổ sung ít hơn, những cá thể của đàn đẻ trứng có sức sinh sản thấp hơn, lượng tinh trùng ít hơn.

Chất lượng sản phẩm sinh dục kém hơn, do đó, con non sinh ra cũng giảm về số lượng và chất lượng.

Từ kết quả trên, số lượng quần thể giảm xuống.

Nếu điều kiện môi trường được cải thiện trở lại thì :

Mức tử vong giảm đi.

Nhịp điệu tăng trưởng nhanh. Sự biến dị kích thước không xuất hiện, các cá thể có mức tăng trưởng đồng đều.

Đầy tuổi sinh sản lần đầu được rút ngắn. Đàn bổ sung do đó tăng lên.

Sản phẩm sinh dục có chất lượng tốt, độ thụ tinh cao. Sức sống của con cái được sinh ra tốt hơn.

Do đó, số lượng của quần thể tăng.

Sự thay đổi nhịp điệu sinh sản giúp điều chỉnh một cách có hiệu quả mật độ quần thể. Khi mật độ quần thể quá cao, *Daphnia* thường tạo trứng nghỉ nên mật độ giảm. Khi mật độ quần thể cao, độ thụ tinh cũng giảm. Chẳng hạn, khi mật độ *Daphnia pulex* tăng từ 1 đến 4, 8, 16, 32 cá thể/ml thì số lượng con cái trên một cá thể mẹ sau một ngày đêm giảm từ 4 đến 2,8 ; 1,8 ; 0,4 và 0,1 con.

Một trong những cơ chế quan trọng điều chỉnh số lượng và mật độ quần thể là sự bài tiết các chất trao đổi, gây ảnh hưởng lên sự tăng trưởng và phát triển của cá thể. Nghề nuôi cá cũng chỉ ra rằng khi có mặt của chất trao đổi ngoài (ngoại *hoocmon*) đặc trưng cho loài và khi mật độ động vật nuôi đạt đến lượng "tới hạn" thì sự tăng trưởng của phần lớn cá thể bị chậm lại, một bộ phận khác tăng trưởng bình thường hoặc thậm chí còn tăng hơn. Do vậy, các cá thể trong quần thể cũng có sự biến dị về kích thước.

Như trên đã nói, ngoài hai quá trình quan trọng nhất là sinh sản và tử vong diễn ra bên trong chính bản thân từng quần thể, sự thay đổi số lượng quần thể còn phụ thuộc vào quá trình nhập cư, xuất cư và các yếu tố bên ngoài quần thể.

Khi mật độ quần thể tăng, trong quần thể xuất hiện hiện tượng di cư của một bộ phận cá thể do sự di chuyển chủ động hay bị động của chúng. Sự hình thành dạng ấu trùng sống nổi của động vật đáy ít vận động sống ở biển (Thân mềm, Da gai, Ruột khoang, cá...) đã được đề cập ở mục 1.1.2. cũng là những giải pháp làm giảm mật độ quá cao của quần thể trong hoàn cảnh khó khăn của đời sống đáy.

Mật độ quần thể của nhiều thủy sinh vật, đặc biệt là vi khuẩn, tảo, động vật không xương sống... phụ thuộc rất lớn vào sự tiêu hao của vật dữ (còn gọi là hiện tượng tủa đàn). Khi mật độ của quần thể tăng lên quá cao thì giá trị dinh dưỡng cũng như điều kiện bị khai thác của chúng đối với vật sử dụng cũng tăng lên. Do vậy, khi khai thác chúng làm thức ăn, vật dữ làm cho mật độ con mồi giảm xuống. Do đó, điều kiện sống của con mồi lại được cải thiện và bằng cơ chế tự điều chỉnh, mật độ con mồi lại tiếp tục tăng. Tác dụng điều chỉnh tương tự như thế cũng có ở cả vật chủ và ký sinh.

Trong mối tương tác giữa con mồi và vật dữ đã xuất hiện mối liên hệ ngược mà *Manteifel* (1963) gọi đó là “*dãy thức ăn 3 bậc*” (*triotrophage*):

Con mồi ↔ vật dữ 1 ↔ vật dữ 2

Trong mối quan hệ thuận nghịch này, con mồi và vật dữ đã tạo nên sự cân bằng động. Vật dữ “biết” khai thác con mồi ở một mức nào đó để duy trì sự tồn tại lâu dài của chính mình, mặt khác con mồi cũng thích nghi với tác động của vật dữ một cách có hiệu quả, nhờ đó bảo tồn được sự sống của mình một cách bền vững.

Khai thác của con người cũng tương tự như tác động của vật dữ đối với con mồi và con mồi ở đây chính là tài nguyên thiên nhiên, mà trước hết là nguồn lợi sinh vật.

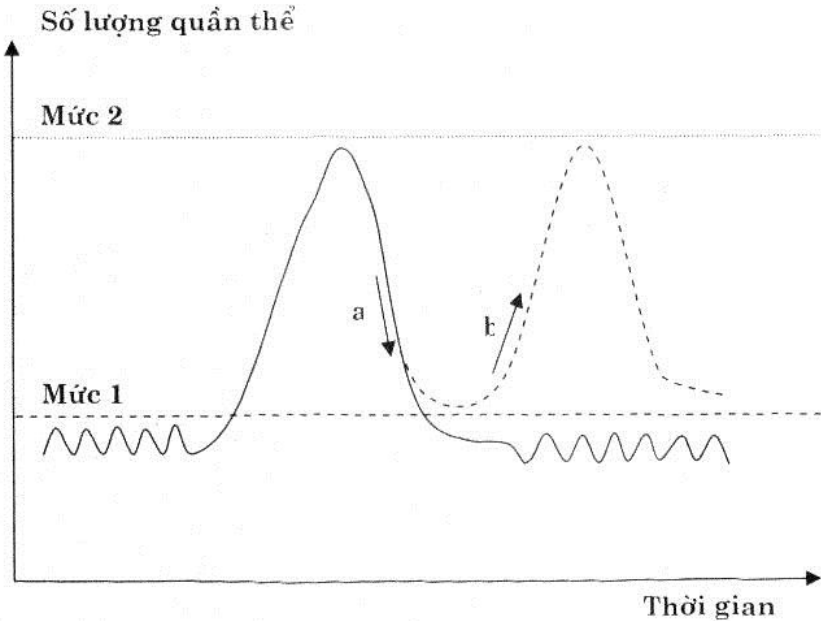
Khai thác của con người là hợp lý khi nằm trong phạm trù của *triotropha*. Nếu tác động vượt khỏi giới hạn đó, con người sẽ làm cho tài nguyên khánh kiệt, không còn khả năng và cơ hội khôi phục mật độ của các quần thể bị khai thác. Chính vì con người ngày nay quá thông minh kiểu vụ lợi, biết tạo ra mọi phương tiện để khai thác đến kiệt quệ nguồn sống của mình, song lại không học được cách khai thác mồi của vật dữ nên đã huỷ diệt nhiều loài, huỷ hoại nguồn lợi và môi trường sống của muôn vật, thậm chí cả môi trường sống của chính mình. Ví dụ, trong nghề cá, con người chỉ chú trọng đến cái lợi trước mắt, đã sử dụng các loại lưới mắt dày để đánh bắt tất cả cá đủ loại kích thước, từ bé đến lớn. Không những thế, con người còn khai thác bằng các phương thức lạc hậu như đánh mìn, kích điện, bồng đèn cao áp... Bằng cách thức khai thác huỷ diệt như vậy, con người không chỉ đã tiêu diệt cả những loài hoặc các cá thể không phải là mục tiêu khai thác mà còn huỷ hoại cả môi trường sống của nhiều loài. Đó là chưa kể, con người đã đón

chạm sản bắt triệt để cá bố mẹ một số loài trên đường di cư di dè (cá mò, cá chày ở miền Bắc Việt Nam).

Tóm lại, các yếu tố vô sinh và hữu sinh đều có vai trò xác định mật độ quần thể nhưng sự điều chỉnh số lượng quần thể lại là kết quả của quá trình phụ thuộc mật độ. Các yếu tố phụ thuộc mật độ (thường là các yếu tố sinh vật) có vai trò chính và trực tiếp điều chỉnh số lượng quần thể còn các yếu tố vật lý có vai trò gián tiếp, thông qua các mối tương quan với các thành phần hữu sinh. Do đó, các hệ sinh thái càng phức tạp càng ổn định thì biên độ biến động mật độ quần thể theo thời gian càng nhỏ và trạng thái cân bằng của quần thể càng bền vững nhờ số lượng được điều chỉnh qua các quá trình phụ thuộc mật độ (nhờ các yếu tố sinh học). Ngược lại, ở các hệ sinh thái có cấu trúc đơn giản, sự điều chỉnh số lượng quần thể thể hiện yếu và mật độ quần thể được xác định chủ yếu bởi các yếu tố vật lý của môi trường như: thời tiết, dòng chảy, các yếu tố hoá học có giới hạn, tình trạng nhiễm bẩn... đặc biệt là các ảnh hưởng bất thường của các yếu tố này (bão lớn, giảm nhiệt độ đột ngột...).

Vì các yếu tố môi trường thường biến thiên nên điểm cân bằng của quần thể cũng luôn thay đổi. Nếu sự biến thiên của các yếu tố môi trường không lớn, quần thể tự điều chỉnh qua các quá trình sinh sản, tử vong để hồi phục số lượng thích hợp với dung lượng của môi trường. Nhưng ở mức biến đổi mạnh hoặc đột ngột, các yếu tố vật lý của môi trường không phụ thuộc mật độ có thể gây ra những biến động lớn số lượng quần thể và làm dịch chuyển mức tiệm cận trên (dung lượng) của quần thể. Kiểu biến động tăng hoặc giảm vượt quá ngoài điểm cân bằng hiện có này gặp ở nhiều quần thể và làm cho quần thể không chỉ có một mà có thể có một số điểm cân bằng. Chẳng hạn, bình thường, do ảnh hưởng tổ hợp của các yếu tố độc lập và phụ thuộc mật độ nên quần thể duy trì ở mức cân bằng thấp (Mức 1)

nhưng khi có điều kiện thuận lợi hoặc quần thể không tự điều chỉnh tự nhiên được, quần thể vượt ra khỏi mức cân bằng thường có để nhảy vọt lên mức cao hơn (Mức 2) và làm cho nguồn sống nhanh chóng bị huỷ hoại. Do cơ chế điều chỉnh tự nhiên chỉ có hiệu quả ở dưới mức 1, trong khi ở mức 2, vì thiếu thức ăn và nơi ở nên quần thể thường không duy trì được lâu số lượng ở mức này mà buộc phải giảm mật độ để quay về mức 1 theo chiều mũi tên a, hiếm khi gia tăng theo chiều mũi tên b (Hình 1.3). Trong trường hợp này, mức 1 là trạng thái cân bằng bền còn mức 2 là điểm cân bằng không bền.



Hình 1.3. Biến động số lượng quần thể bọ ăn lá châu Úc *Carsdapina albipuncta* ăn hại lá cây bạch đàn *Eucalyptus blackelyi* với 2 mức cân bằng K khác nhau (Theo Clark, 1964 và được Odum trích dẫn 1971)

1.4. CÁC TRẠNG THÁI CÂN BẰNG CỦA QUẦN THỂ

Nếu một quần thể có các thể hệ gối nhau, phân bố đều trong không gian và tất cả các cá thể đều như nhau trong quần thể thì sự tăng trưởng số lượng theo thời gian sẽ là:

$$dN/dt = (b - M) \cdot N \quad (1.2)$$

Với: M: Tốc độ chết tức thời trên một cá thể.

b: Tốc độ sinh tức thời trên một cá thể.

N: Số lượng cá thể trong quần thể.

Gọi r ($r = b - M$) là tốc độ sinh trưởng tiềm năng của quần thể trong môi trường không giới hạn (tốc độ sinh trưởng tự nhiên nội tại của quần thể hay thông số *Malthus*) thì phương trình (1-2) sẽ là $dN/dt=rN$. Nếu quần thể thuộc một hệ sinh thái ổn định thì giữa r và N có tương quan âm (trừ quần thể người có tương quan dương).

Tất cả các mối quan hệ hàm phụ thuộc giữa r và N có thể xếp vào 2 nhóm:

Nhóm I : Giảm r xuống dần khi N tăng lên (hình 1.4a).

Nhóm II: Khi N tăng, r chủ yếu giảm xuống dần, nhưng có lúc lại tăng (Hình1.4.b).

Các hàm thuộc nhóm II gặp ở các quần thể có biểu hiện tập tính sống đàn rõ ràng và có sự hỗ trợ lẫn nhau. Ví dụ: ở các quần thể chim, thú sống đàn, chúng hình thành các nhóm chống lại sự tấn công của vật dữ hoặc chúng có vùng sinh sản chung. Khi nào hiệu xuất nhóm biểu hiện, thì r tăng theo N . Nhưng sau đó, khi quần thể tăng đến một mức nào đó mà điều kiện môi trường (Dung lượng) không đáp ứng được, thì r lại giảm khi N đang tăng. Đồ thị dạng này thường được gọi là đường cong Allee và các quần thể có mối quan hệ r và N theo dạng này sẽ có một số trạng thái cân bằng bền.

Ở phương trình $dN/dt = rN$, điểm cân bằng đạt được khi $dN/dt = 0$.

Để $dN/dt = 0$ thì hoặc $N = 0$, hoặc $r(N) = 0$. Trường hợp $N = 0$ chỉ có ý nghĩa toán học nên ta bỏ qua và chỉ xét $r(N) = 0$. Nếu hàm $r(N)$ thuộc nhóm I thì thêm điểm cân bằng N^* . Nếu hàm $r(N)$ thuộc nhóm II thì có thêm các điểm cân bằng N_1^* , N_2^* và N_3^* .

Để phân tích các trạng thái cân bằng này, ta vẽ sự phụ thuộc của dN/dt theo N và thừa nhận rằng: hàm $r(N)$ đơn trị (tức là ứng với mỗi giá trị N chỉ có một giá trị r ; Điều kiện ngược lại: ứng với mỗi giá trị r có một giá trị N là không đúng (ít ra trong trường hợp đường cong Allee).

Hình 1.5 thể hiện 2 dạng hàm $r(N)$ ở hình 1.4.

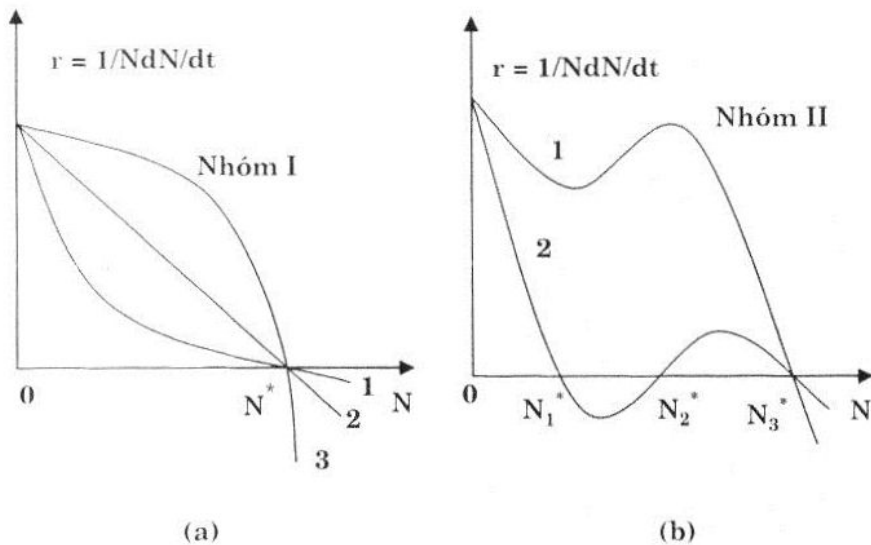
Từ hình 1.4, có thể thấy rõ là trong mọi trường hợp, trạng thái cân bằng lân cận $N = 0$ là không bền vững và quần thể luôn có xu hướng tăng lên về số lượng. Đối với hàm $r(N)$ thuộc nhóm I, quần thể chỉ có một điểm cân bằng bền N^* . Đối với hàm thuộc nhóm II, quần thể có 2 trạng thái cân bằng bền: N_1^* và N_3^* (khi N dưới các điểm này, quần thể sẽ tăng trưởng còn khi N trên các điểm này, quần thể sẽ giảm xuống). Điểm N_2^* (quần thể có kích thước trung bình) là điểm cân bằng không bền, quần thể có thể quay về N_1^* hoặc tăng trưởng để đạt tới N_3^* .

(Điều kiện đủ cho trạng thái cân bằng bền và không bền phụ thuộc vào dấu của đạo hàm $(r.N)$ theo N tại điểm cân bằng:

$$d/dN(r.N) = (dr/dN).N + r = (dr/dN).N + (1/N).(dN/dt)$$

Khi $dN/dt = 0$ tại điểm $N^* > 0$ thì điểm N^* là điểm cân bằng bền nếu $dr/dN < 0$ tại điểm này và N^* là điểm cân bằng không bền nếu $dr/dN > 0$).

Sự có mặt 2 trạng thái cân bằng bền khác nhau ở quần thể có mối quan hệ dạng Allee là do xuất hiện khả năng thích ứng môi của quần thể khi điều kiện môi trường cho phép quần thể tăng trưởng, tức là khi có sự mở rộng “dung lượng” của môi trường đối với quần thể hoặc sinh trưởng của quần thể sẽ suy giảm khi môi trường thu hẹp “dung lượng” của nó.

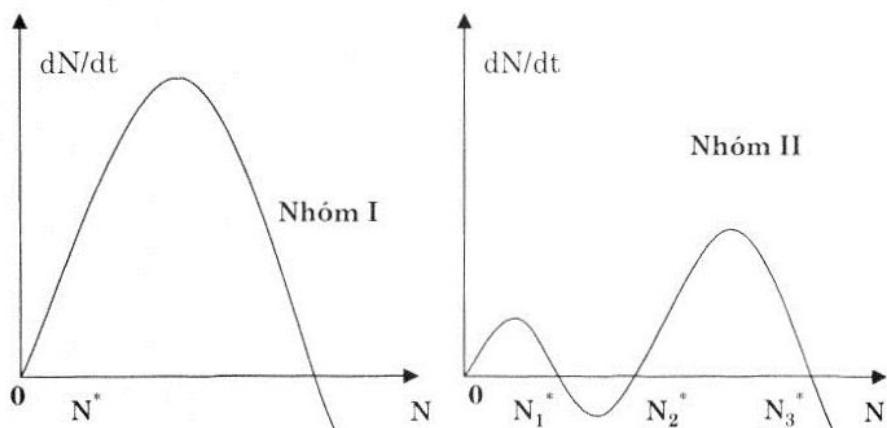


Hình 1.4. Mối quan hệ hàm giữa tốc độ sinh trưởng (r) và số lượng quần thể (N)

a) r giảm khi N tăng (Nhóm I)

b) Dạng cường cong Allee của hàm $r(N)$

(Theo Svirezhev và Logofet, 1983)



Hình 1.5. Biến thiên của dN/dt theo N trên cơ sở các quan hệ khác nhau giữa $r(N)$ và N

(Theo Svirezhev và Logofet, 1983)

CHƯƠNG 2

CẠNH TRANH CÙNG LOÀI VÀ CÁC MÔ HÌNH TOÁN VỀ ĐƠN QUẦN THỂ

2.1. CÁC ĐẶC TRƯNG CỦA CẠNH TRANH CÙNG LOÀI

Mối quan hệ trong nội bộ loài hướng tới việc nâng cao tính ổn định của hệ thống, tối ưu hoá mối liên hệ giữa quần thể và môi trường, nâng cao hiệu suất sử dụng nguồn sống, nhằm giúp cho loài tồn tại và phát triển lâu bền.

Mối tương tác trong nội bộ loài được biểu hiện rất đa dạng, bao gồm các mối tương tác âm (đấu tranh trực tiếp về thức ăn, nơi ở, tranh giành con cái, ký sinh v.v...) và tương tác dương (hình thành bầy, đàn v.v...). Chúng cũng tương tự như mối quan hệ giữa các loài khác nhau, tuy nhiên, mức độ của chúng thấp hơn và hướng đến sự phát triển tối ưu cho loài. Trong các mối tương tác trong nội bộ loài, cạnh tranh cùng loài có ý nghĩa quyết định đến khả năng duy trì sự tồn tại của loài, giúp cho quần thể thích ứng với điều kiện cụ thể của môi trường

Cạnh tranh cùng loài là sự cạnh tranh giữa các cá thể sống trong cùng quần thể với nhau về các nguồn sống (thức ăn, ôxy, khoảng không gian...) hoặc là sự tranh giành con cái giữa các con đực. Cạnh tranh cùng loài là một trong những phương thức của đấu tranh sinh tồn nhằm duy trì số lượng quần thể ở mức độ nhất định, phù hợp với các điều kiện sinh thái, tránh cho loài khỏi bị tiêu diệt. Nhìn chung trong quá trình phát triển của quần thể, sự cạnh tranh cùng loài thường biểu hiện rõ nhất ở pha cuối cùng của sự tăng trưởng.

Ta hãy xét một ví dụ về một quần thể châu chấu sống ở một bãi cỏ (giả sử ở bãi cỏ này, các cá thể châu chấu đều thuộc cùng một loài). Những con châu chấu đực quyến rũ và lôi kéo châu chấu cái bằng âm thanh tạo ra bởi sự cọ xát chân sau vào mặt ngoài của cánh trước. Khi một con đực thụ tinh được cho một con cái tức là nó đã truyền được thông tin di truyền (*fitness*) cho thế hệ sau. Như vậy, nếu nó quyến rũ và thụ tinh được cho càng nhiều con cái thì thông tin di truyền của nó càng lan rộng và những con đực thành công nhất hoặc khỏe mạnh nhất là những cá thể lưu truyền được thông tin di truyền rộng rãi nhất. Nếu trong quần thể chỉ có một con đực thì dần dần nó có thể thụ tinh được cho tất cả các con cái, nhưng nếu có nhiều con đực thì chúng phải cạnh tranh với nhau để thu hút sự chú ý của các con cái nhằm được quyền giao phối với chúng. Kết quả là số lượng con cái mà mỗi con đực có thể thụ tinh được sẽ ít đi. Càng có nhiều con đực thì sự cạnh tranh diễn ra càng mãnh liệt, rốt cuộc khả năng lan truyền thông tin di truyền và phần đóng góp của mỗi con đực cho thế hệ sau sẽ bị thu hẹp.

Sau khi được thụ tinh, con cái sẽ phải tìm chỗ đẻ trứng. Nơi đẻ là những khoảng trống trong các bãi cỏ chưa bị các con cái khác sử dụng nên tương đối hiếm và không dễ dàng mà có được. Đối với con cái, mức độ lan truyền thông tin di truyền cho

thế hệ sau thể hiện qua số lượng trứng mà nó đẻ ra. Rõ ràng là, nếu càng có nhiều con cái cạnh tranh với nhau chỗ đẻ trứng thì thời gian để mỗi con cái tìm được nơi đẻ thích hợp càng kéo dài, do đó số lượng trứng đẻ ra trong một đơn vị thời gian sẽ giảm đi. Hơn nữa, do mất thời gian tìm kiếm nên năng lượng phải tiêu hao của con cái tăng lên, dẫn đến sự giảm sút năng lượng cần cho sự phát triển của trứng, ngoài ra còn làm giảm sức sống và tuổi thọ của con cái. Càng có nhiều con cái cùng cạnh tranh thì số lượng trứng đẻ ra và nở thành công của mỗi con cái càng giảm.

Trong quá trình sống, cả châu chấu dục và cái cần phải tìm kiếm thức ăn (cỏ) để tự cung cấp năng lượng cho mình nhưng quá trình tìm kiếm và tiêu thụ thức ăn cũng là một quá trình tiêu tốn năng lượng. Mỗi con châu chấu có thể thường xuyên gặp phải những khoảnh cỏ từng rất ngon lành nhưng đã bị những con khác ăn mất. Lúc đó, nó sẽ phải tiếp tục tìm kiếm nên càng phải tiêu hao nhiều năng lượng hơn. Sự hao tổn năng lượng một mặt làm tăng tỷ lệ chết, mặt khác làm giảm tốc độ phát triển cá thể, dẫn tới thu hẹp mức độ lan truyền thông tin di truyền cho thế hệ sau. Số lượng cá thể cùng cạnh tranh càng lớn thì thời gian tìm kiếm thức ăn càng dài và càng làm giảm khả năng lưu truyền thông tin di truyền.

Cũng chính trong hệ sinh thái lý thuyết này, các cây cỏ trong quần thể (giả sử chúng đều cùng một loài mặc dù trên thực tế, điều này ít xảy ra) cũng cạnh tranh với nhau. Mức độ lan truyền của mỗi cá thể cỏ phụ thuộc vào số lượng cây con mà nó sinh ra phát triển được tới dạng trưởng thành có khả năng sinh sản. Một mầm cây phát triển đơn độc trên một mảnh đất phì nhiêu sẽ có điều kiện rất thuận lợi để phát triển đến tuổi trưởng thành và sẽ sinh ra rất nhiều cây con khỏe mạnh cho thế hệ sau. Tuy nhiên, nếu một mầm cây bị bao bọc bởi rất nhiều

cây khác thì do bị che tối và thiếu các chất dinh dưỡng, nó chưa chắc có thể sống sót hoặc nếu có sống sót thì cũng sẽ phát triển yếu ớt, còi cọc. Càng có nhiều cá thể cùng cạnh tranh thì mỗi cây cỏ non càng dễ lâm vào tình trạng khó phát triển và thu hẹp khả năng lưu truyền thông tin di truyền của từng cá thể cho thế hệ sau.

Có thể khái quát chung 4 đặc điểm đặc trưng về cạnh tranh cùng loài:

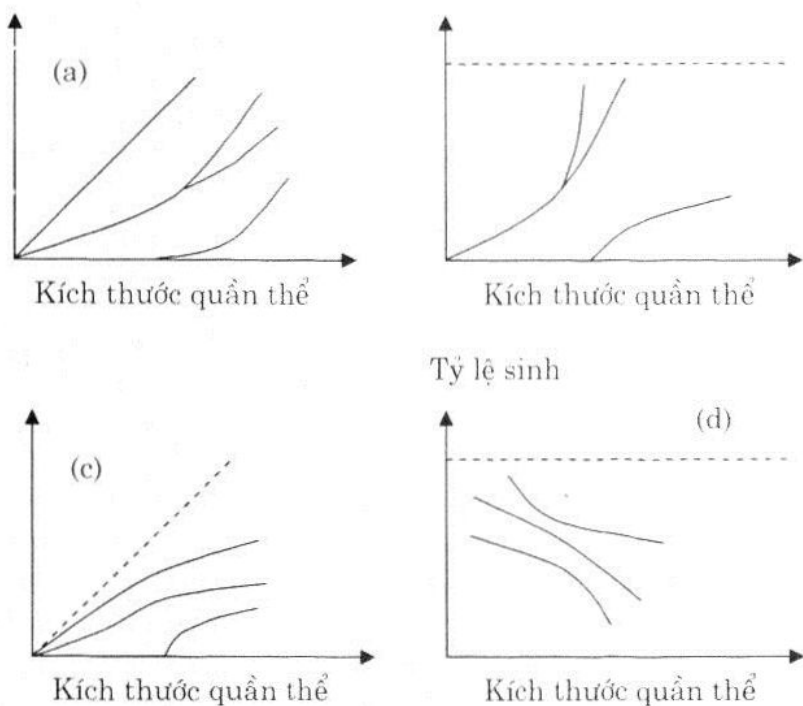
1) Hiệu quả cuối cùng của sự cạnh tranh là khả năng lưu truyền thông tin di truyền của từng cá thể có thể đóng góp vào các thế hệ sau (hoặc trên thực tế là cho tất cả các thế hệ tương lai) bị giảm xuống so với tiềm năng mà các cá thể sẽ thực hiện được nếu không có cạnh tranh. Đặc trưng này thể hiện rõ qua mức độ tranh giành con cái giữa các con đực và có ảnh hưởng trực tiếp đến khả năng lưu truyền thông tin di truyền. Số lượng con đực càng đông thì sự cạnh tranh càng gay gắt và sự đóng góp vào thế hệ sau của từng con đực bị giảm xuống. Mặt khác, trong quá trình cạnh tranh, năng lượng sẽ mất đi cho quá trình này. Bên cạnh đó, có những trường hợp cạnh tranh không tác động một cách trực tiếp mà thông qua việc làm giảm sức sống hoặc giảm khả năng sinh sản, từ đó gián tiếp ảnh hưởng tới mức lan truyền thông tin di truyền cho thế hệ sau. Ví dụ, trong quá trình cạnh tranh thức ăn, nơi ở, nơi làm tổ... các cá thể cũng phải tiêu hao năng lượng mà lẽ ra phần năng lượng này có thể giúp cho quá trình sinh sản, sống sót, sinh trưởng hiệu quả hơn. Mặt khác, cạnh tranh cùng loài không chỉ làm thay đổi số lượng mà còn cả chất lượng các thế hệ sau và các cá thể sống sót.

2) Cạnh tranh chỉ xảy ra khi các nguồn sống hoặc các yếu tố cạnh tranh ở mức có giới hạn. Ví dụ, tuy ôxy là một yếu tố thiết yếu cần cho sự sống nhưng các cá thể châu chấu hoặc cây cỏ

không cần phải cạnh tranh vì luôn có lượng ôxy dư thừa trong không khí trong khi các nguồn sống khác như ánh sáng, thức ăn hay khoáng không gian... trở thành yếu tố cạnh tranh trong các quần thể thực vật hay động vật chỉ khi các yếu tố này bị hạn chế. Vì vậy, tùy điều kiện môi trường và vào thời gian khác nhau, yếu tố mà các cá thể trong cùng quần thể cạnh tranh sẽ có thể khác nhau.

3) Đặc tính của cạnh tranh cùng loài là tính “nhân nhượng lẫn nhau” về quyền lợi (buộc phải dành cho nhau đặc quyền). Tất cả các cá thể cạnh tranh cùng loài trong quần thể có bản chất tương đương nhau, khác hẳn với kiểu quan hệ giữa các cá thể vật dữ và vật mồi của hai quần thể mà trong đó, vật dữ luôn luôn vốn là kẻ gây hại còn vật mồi luôn luôn vốn là kẻ phải chấp nhận bị hại. Dĩ nhiên, trong nhiều trường hợp, cạnh tranh cùng loài có thể diễn ra theo một chiều: cây cỏ mọc trước khoẻ mạnh sẽ che bóng những cây cỏ mọc sau còi cọc, một con châu chấu cái đã chiếm cứ được vị trí thuận lợi ở khoảng đất trống dễ đẻ trứng sẽ buộc những con châu chấu cái đến sau phải tiếp tục đi tìm kiếm chỗ đẻ khác. Dù vậy, vì vai trò đặc quyền trong cạnh tranh (cây mọc trước đối với cây mọc sau, kẻ đến trước đối với kẻ đến sau) đến một lúc nào đó có thể dễ dàng bị đảo ngược nên các cá thể cạnh tranh cùng loài về bản chất là bình đẳng với nhau.

4) Cạnh tranh cùng loài sẽ ảnh hưởng lên từng cá thể bất kỳ trong quần thể. Một cá thể bị ảnh hưởng bất lợi càng lớn khi số lượng các cá thể cạnh tranh càng lớn. Trường hợp này được gọi là cạnh tranh phụ thuộc mật độ. Bất cứ khi nào cạnh tranh trong loài ảnh hưởng đến khả năng sống và sức sinh sản đều là ảnh hưởng phụ thuộc mật độ. Tuy nhiên, không phải tất cả ảnh hưởng phụ thuộc đều là kết quả cạnh tranh trong loài (còn có cạnh tranh khác loài, vật dữ và mồi...).



Hình 2.1 Sự phụ thuộc và độc lập mật độ của số lượng chết (a), số lượng sinh ra (c), tỷ lệ chết (b), và tỷ lệ sinh (d). (Theo Solomon, 1969)

(-----) : Độc lập mật độ

(——) : Phụ thuộc mật độ

Thường có sự nhầm lẫn về hiệu quả giữa hai kiểu tác động độc lập mật độ và phụ thuộc mật độ. Để tránh được sự nhầm lẫn và đánh giá đúng ảnh hưởng phụ thuộc mật độ hay là độc lập mật độ, ta phải biểu diễn mối tương quan giữa tốc độ chết hoặc tốc độ sinh sản và kích thước (mật độ) quần thể thay cho mối quan hệ giữa số lượng chết hoặc số lượng sinh ra với mật độ quần thể (Hình 2.1).

2.2. CÁC DẠNG CẠNH TRANH TRONG LOÀI

2.2.1. Cạnh tranh đối kháng và cạnh tranh tàn bạo

Cạnh tranh trong loài là một trong những phương thức quan trọng duy trì mật độ ở mức cân bằng. Tùy thuộc vào sự thay đổi sức sinh sản và tỷ lệ chết của quần thể biểu hiện bằng nguồn lợi thu được trong quá trình cạnh tranh của cá thể chiến thắng đóng góp cho quần thể, Nicholson (1954) và Warley (1957) đã phân biệt hai dạng cạnh tranh trong loài khác nhau với tên gọi cạnh tranh đối kháng và cạnh tranh tàn bạo.

Tính chất cạnh tranh đối kháng thể hiện ở chỗ các cá thể “chiến thắng” chiếm được tất cả những gì mà nó cần còn các cá thể “thất bại” chỉ lấy được một phần nhỏ, không đủ để sinh sống hoặc sinh sản. Để làm ví dụ, có thể lấy sự cạnh tranh phụ thuộc mật độ ở loài tò vò sống đơn độc. Giả sử quần thể tò vò có sự cạnh tranh chiếm đoạt 100 tổ. Trong trường hợp nếu quần thể chỉ có 100 cá thể hoặc ít hơn tham gia cạnh tranh thì sẽ không thiếu tổ. Nếu số cá thể tham gia cạnh tranh bằng 200 thì trong đó chỉ có 100 cá thể tìm được tổ và như vậy sẽ có 50% cá thể không có điều kiện sinh sản. Nếu như số cá thể tham gia cạnh tranh lên đến 1000 thì kết quả sẽ có 90% số cá thể không có điều kiện sinh sản.

Đặc trưng của cạnh tranh “tàn bạo” là ở chỗ chiến thắng không trọn vẹn và mỗi cá thể trong quần thể đều chiếm được một phần nào đó nguồn sống cho riêng mình nhưng ngay cả phần nhiều hơn mà các cá thể cạnh tranh mạnh hơn giành và chiếm đoạt được vẫn không đủ để sinh sống bình thường. Như vậy, nguồn dự trữ bị phân tán trong tất cả cá thể tham gia cạnh tranh. Trong trường hợp đó, nếu nguồn dự trữ thức ăn không đủ

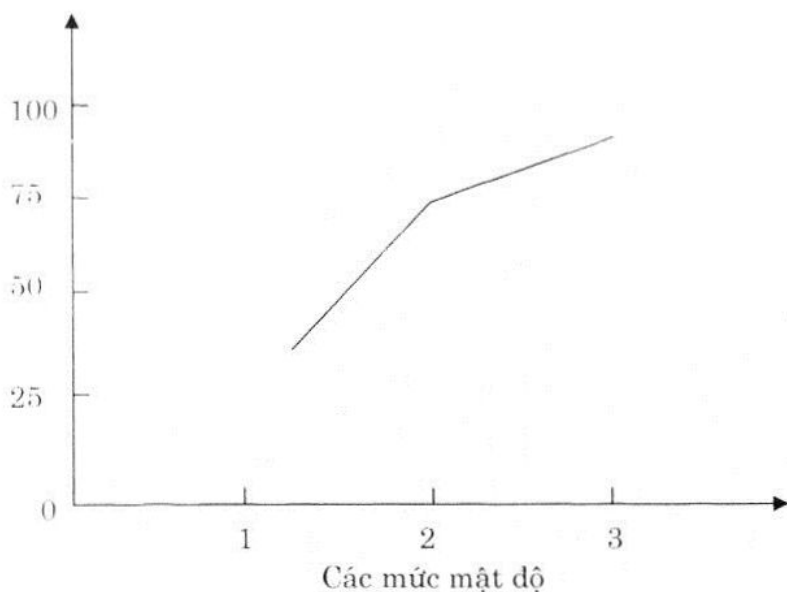
để sinh sống, tỷ lệ chết sẽ tăng nhanh từ 0 đến 100%. Sự cạnh tranh trong quần thể ruồi quả (*Drosophila melanogaster*) là một ví dụ điển hình cho sự cạnh tranh tàn bạo cùng loài ở côn trùng (Bakker, 1961). Ấu trùng ruồi quả vừa mới nở với số lượng nhất định được chuyển lên bề mặt môi trường thạch có chứa men bia làm thức ăn theo liều lượng khác nhau. Kết quả thí nghiệm cho phép xác định lượng thức ăn tương ứng với ngưỡng giới hạn tối thiểu của một ấu trùng. Khi lập đồ thị phản ánh tỉ lệ sống sót phụ thuộc vào trọng lượng môi trường thức ăn cho một ấu trùng thì chúng ta có đường cong sống sót. Trong trường hợp này, tỷ lệ sống sót sẽ tăng dần từ 0% với 0,3mg thức ăn đến 90% với 0,6 mg thức ăn trong môi trường bình quân trên một ấu trùng. Tất nhiên các cá thể ruồi quả cái sinh ra từ những ấu trùng sống sót này đã có thể lực rất yếu và kích thước rất nhỏ so với ruồi bình thường bởi vì ruồi quả cái đạt kích thước bình thường chỉ trong trường hợp nếu như mỗi ấu trùng được cung cấp hơn 2mg thức ăn. Hậu quả là, nếu cứ tiếp tục sống trong môi trường thức ăn như vậy, các thế hệ tiếp theo sẽ dần dần suy giảm về chất lượng, kéo theo sự tồn tại mỏng manh của quần thể trong thế giới tự nhiên đầy biến động.

2.2.2. Cạnh tranh phụ thuộc mật độ nghịch đảo và “hiệu ứng Allee”

Trong một số trường hợp, khi mật độ quần thể tăng lên, số lượng con được sinh ra lại tăng lên hoặc mức tử vong lại giảm xuống (hình 2.2). Hiện tượng này được Birkhead (1977) phát hiện thấy ở quần thể chim Uria (*Uria oalge*) tại đảo Skomer, South Wales. Loài chim này sống thành từng bầy có mật độ khác nhau. Chim cái chỉ đẻ mỗi lứa một trứng và một cặp chim được coi là sinh sản thành công khi chúng nuôi được chim non tới khi tự bay rời tổ. Bằng cách quan sát cẩn thận các đàn chim

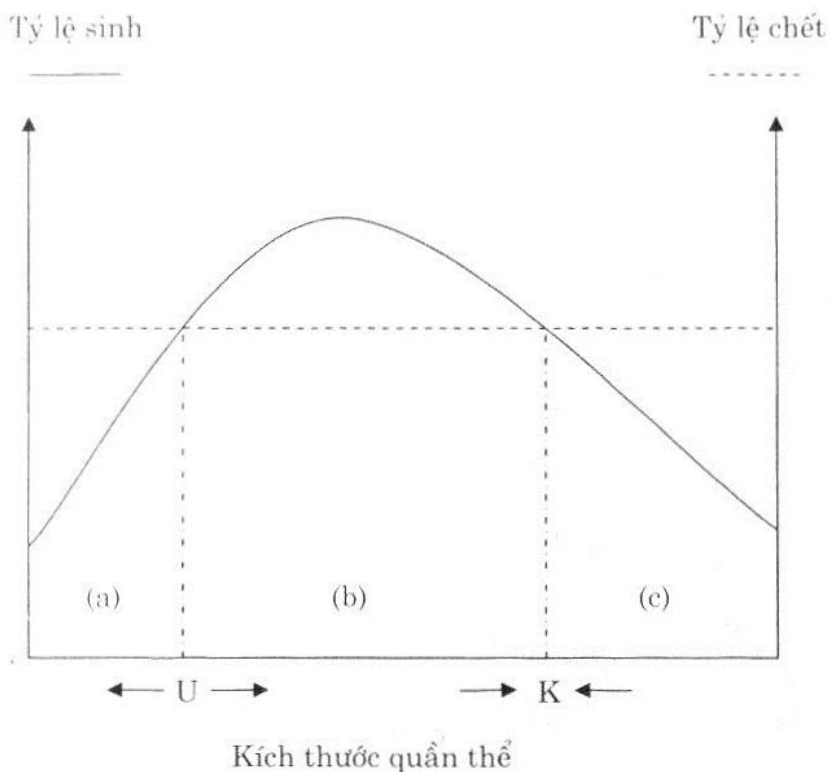
khác nhau ít nhất mỗi ngày một lần trong suốt mùa sinh sản về số lượng trứng và con non mất đi và tính toán tỷ lệ các cặp chim sinh sản thành công, ông thấy rằng khi mật độ quần thể loài chim này tăng thì hiệu quả trong sinh sản (sức sinh sản) cũng tăng lên. Hiện tượng cạnh tranh phụ thuộc mật độ nghịch đảo (trái ngược với các trường hợp thông thường) này do sự "hợp tác" giữa các cá thể chim *Uria*, bằng cách liên kết thành từng nhóm để chống lại chim mòng biển lưng đen (*Larus* sp.) và mòng biển lưng trắng (*Larus argentarius*), không cho bọn này ăn trứng và chim non của chúng. Khả năng bảo vệ này chỉ có được khi quần thể chim *Uria* đã đạt tới một số lượng nhất định.

Thành công sinh sản (%)



Hình 2.2. Ảnh hưởng của mật độ lên hiệu quả sinh sản ở chim *Uria oalge*
(Begon và Mortimer, 1988 theo số liệu Birkhead, 1977)

Như vậy, có sự điều chỉnh số lượng phụ thuộc vào mật độ theo chiều hướng thông thường và cũng có sự điều chỉnh số lượng phụ thuộc vào mật độ theo chiều hướng nghịch đảo (Hình 2.3). Ở phía dưới, nằm bên trái hình 2.3 (vùng a), sức sinh sản tăng theo mật độ trong khi tốc độ tử vong vẫn giữ không đổi. Trong khoảng này, quần thể có kích thước nhỏ sẽ vẫn nhỏ vì tỷ lệ chết cao hơn tỷ lệ sinh. Khi quần thể có kích thước lớn hơn thì kích thước của nó sẽ tăng lên vì lúc này tỷ lệ sinh cao hơn tỷ lệ chết (phần giữa của hình 2.3 và nằm trên đường thẳng biểu diễn tỷ lệ chết ở vùng b). Nhưng khi kích thước của quần thể vượt quá “dung lượng” K, chiều hướng này sẽ bị đảo ngược (phần bên phải ở hình 2.3 - vùng c). Chiều hướng tăng giảm số lượng ở tất cả các mức mật độ như đã minh họa ở hình 2.3 được gọi là “hiệu ứng Allee”. Ảnh hưởng phụ thuộc mật độ có điều chỉnh số lượng để đạt tới trạng thái cân bằng bền K nằm phía bên phải hình 2.3 còn ảnh hưởng phụ thuộc mật độ nghịch đảo với điểm cân bằng không bền U nằm phía bên trái hình 2.3. Quần thể ở điểm cân bằng không bền U chỉ là tạm thời và sẽ tăng số lượng để hướng tới trạng thái ổn định K hoặc có thể bị giảm số lượng đến mức bị tuyệt diệt.



Hình 2.3. "Hiệu ứng Allee" và chiều hướng tăng giảm số lượng của quần thể
(Theo Begon và Mortimer, 1988)

2.3. SỰ PHÂN BỐ TRONG KHÔNG GIAN CỦA CÁC CÁ THỂ VÀ Ý NGHĨA CỦA SỰ PHÂN BỐ TRONG CẠNH TRANH

2.3.1. Các kiểu phân bố trong không gian của cá thể trong quần thể

Có 3 kiểu phân bố: ngẫu nhiên, đều và theo nhóm:

a) Phân bố **ngẫu nhiên** rất ít gặp trong thiên nhiên, trong đó xác suất để bắt gặp mỗi cá thể là như nhau. Dạng này chỉ xảy ra khi môi trường đồng nhất và các cá thể không có xu hướng liên kết thành nhóm. Ví dụ: Một bột (*Tribolium*) trong môi trường nuôi.

b) Phân bố **đều** thường chỉ xảy ra ở những nơi có cạnh tranh gay gắt hoặc có mâu thuẫn đối kháng giữa các cá thể. Các cá thể có khuynh hướng phân bố cách biệt nhau và có khuynh hướng bảo vệ "lãnh địa" của mình. Ví dụ: quần thể cá đuôi cờ (*Macropodus opercularis*) trong ao. Kiểu này cũng ít gặp trong tự nhiên.

c) Phổ biến nhất là phân bố theo **nhóm** (phân bố điểm) với kích thước nhóm khác nhau và ở các **đang** khác nhau. Ví dụ: hình thành nhóm có kích thước nhất định như từng đôi ở động vật, từng nhóm sinh trưởng ở thực vật hoặc có kiến thức không theo quy luật. Cũng có thể phân bố thành đám ngẫu nhiên, đám không đồng đều hoặc đám tập trung.

Xác định được kiểu phân bố, thời gian hình thành các nhóm và kích thước các nhóm giúp cho việc tính mật độ quần thể chính xác và chọn được phương pháp nghiên cứu thích hợp.

Trong thiên nhiên, hầu hết các quần thể có xu hướng quần tụ các cá thể lại với nhau. Sự quần tụ do các nguyên nhân: sự khác biệt cục bộ của các yếu tố môi trường; ảnh hưởng của sự thay đổi các yếu tố thời tiết theo chu kỳ ngày đêm, mùa; do các quá trình sinh sản và tập tính sinh sản của từng loài; do tập tính quần tụ xã hội của một số loài hoặc những nguyên nhân sinh học khác. Quần tụ (sống theo nhóm) có thể gia tăng sự cạnh tranh giữa các cá thể về thức ăn, nơi ở và dễ dàng lây lan bệnh tật nhưng lại có khả năng tạo điều kiện sống sót tốt hơn cho cả nhóm. So với các cá thể sống đơn độc, các cá thể trong

nhóm có tỷ lệ chết thấp hơn nếu điều kiện sống trở nên bất lợi và khả năng săn mồi hoặc trốn tránh kẻ thù hiệu quả hơn. Cá sống trong nhóm, chất nhầy của chúng tiết ra đủ trung hoà chất độc trong nước với hàm lượng cao. Sự hợp đàn có thể là tạm thời (để săn mồi, đấu tranh chống lại vật dữ, sinh sản...) hoặc lâu dài (đối với những sinh vật sống tập đoàn và chuyên sống đàn).

Nhím biển *Echinarachnius*, *Mellita*, *Dendrastei*... dinh dưỡng bằng sinh vật nổi cỡ nhỏ (*seston*), chúng tập trung thành lớp, con nọ chồng lên con kia. Trong cách ăn lọc như vậy, những dòng nước thứ sinh gây ra do hoạt động lọc mồi cũng nâng cao thêm hiệu suất sử dụng thức ăn chung cho tập đoàn. Hơn nữa, con trưởng thành nằm trên còn bảo vệ những lớp con non nằm dưới. Sự tập trung như thế còn nâng cao độ thụ tinh của quần thể.

Tập đoàn của *Maja squinado* gồm những con đã lột xác và những con chưa lột xác. Những con đực đã lột xác rồi nằm ngoài biên (có đường kính đến 1m) để bảo vệ những con chưa lột xác và của cái nằm phía bên trong. Những con nằm ngoài còn gài chân vào nhau, tránh tối đa sự tấn công của bạch tuộc.

Sự hình thành đàn là đặc tính của những loài sống nổi. Trong những rạn san hô, có thể gặp những đàn lớn tới hàng triệu cá thể của các quần thể thuộc *Oithona*, *Acartia*, *Centropages* trên những diện tích 20 - 30m². Những đàn này lại tản ra vào ban đêm khi kẻ thù khó khai thác. Ở Nam Cực, *Euphausia* hình thành đàn lớn trên một khoảng cách dài hàng vài cây số với bề dày một vài trăm mét. Những đàn mực *Ommatostrephes pterofus* có thể gồm đến 1000 con cùng kích thước. Khi săn mồi chúng tản ra, sau đó tụ họp lại.

Nhiều loài cá có tập tính sống đàn. Cá sống đàn có màu sắc đàn.

Tín hiệu sinh học để tạo nên sự liên kết tương tác giữa các cá thể của loài là các *pheromon*. Đó là các chất hoá học có ý nghĩa tín hiệu. Các *pheromon* được chia thành *pheromon* hợp đàn (*Balanus*, vẹm ...), *pheromon* sinh sản (*Nematoda*, *Crustacea*, cá...), *pheromon* báo động (thân mềm, cầu gai, cá...), *pheromon* doạ nạt, làm dấu v.v... Đàn, bầy còn được hình thành do nhu cầu của một giai đoạn sống nhất định, ví dụ để di cư di đẻ, trú đông. Bầy, đàn không phải là một đơn vị ô hợp mà có sự tổ chức và phân chia ra các nhóm theo sự giống nhau về trạng thái sinh lý, sinh thái.

Mức độ quần tụ thay đổi theo loài và điều kiện môi trường.

Trong quần tụ, kiểu quần tụ xã hội thường gặp ở côn trùng xã hội (bộ Cánh màng - *Hymenoptera* như ong, kiến và bộ Cánh đều - *Isoptera* như mối) và động vật có xương sống (chim, thú...).

Ngược lại với biểu hiện quần tụ là sự cách ly và tính lãnh thổ. Đây là sự phân chia không gian sống giữa các cá thể. Nguyên nhân có thể là: cạnh tranh thức ăn do thiếu thức ăn; cạnh tranh nơi làm tổ; cạnh tranh khi ghép đôi hay cạnh tranh về khu kiếm ăn cho các con non hoặc các mâu thuẫn đối kháng khác. Ở động vật có xương sống và các động vật không xương bậc cao, các cá thể, các đôi hay các nhóm thường sống giới hạn trong một vùng nhất định gọi là khu vực cá thể (hay khu vực gia đình). Khi các khu vực này được bảo vệ tích cực bởi một hoặc một số sinh vật này nhằm chống lại sự xâm nhập của một hoặc một số sinh vật khác thì được gọi là lãnh thổ. Tính lãnh thổ là cách điều chỉnh việc sử dụng nơi sống và được phát hiện trong sự phân bố của các nhóm động vật, thực vật, cả ở trên cạn lẫn dưới nước nhưng thường gặp nhất là ở động vật có xương sống (chim, thú) và một số chân khớp trong việc xây tổ, đẻ trứng, chăm sóc, bảo vệ con cái. Ở các nhóm động vật này, lãnh thổ

được xác định bằng cơ chế tập tính (thần kinh). Động vật bậc thấp và thực vật lại duy trì lãnh thổ bằng cơ chế hoá học, tức là tiết ra chất kháng sinh để kìm hãm hoặc ức chế các cá thể lân cận. Do đó, sự cách ly giảm nhẹ cạnh tranh, ngăn ngừa tình trạng dư thừa dân số và cạn kiệt nguồn thức ăn dự trữ (đối với động vật) hoặc các chất hữu cơ, nước, ánh sáng... (đối với thực vật). Tính lãnh thổ còn gặp ở các loài thuộc các dạng sống đáy, nhất là giáp xác bậc cao, thân mềm, da gai v.v... và nhiều loài cá. Ví dụ, loài thân mềm *Lottia gigantea* sống ở vùng triều, dinh dưỡng bằng màng tảo phủ trên nền đáy, duy trì lãnh thổ kiếm mồi của mình vào khoảng 300 - 900cm². Khi con vật lớn lên thì lãnh thổ của nó được mở rộng. Những con cua đực ở đảo *Hawaii* không cho những cá thể khác xây tổ trong phạm vi bán kính 70cm cách tổ của mình bằng cách dùng càng đẩy kẻ mới đến ra xa. Tôm ký cư đánh nhau để chiếm đoạt hải quỳ. Cua *Pieumnus sayi* tranh giành nơi ẩn nấp trong tập đoàn *Bryozoa* và trận chiến chỉ kết thúc khi một trong 2 đối thủ phải bỏ đi. Cuộc tranh chấp có mức độ căng thẳng thấp nhất khi kẻ xâm lược mạnh gấp bội so với kẻ bị xâm lược. Chẳng hạn, bạch tuộc nhỏ thường nhường nhịn một cách hoà bình "hang mà" cho các cá thể lớn.

Hình thức bảo vệ lãnh thổ khác nhau theo loài, có thể là đánh đuổi, xua đuổi bằng tiếng hét, phô bày màu sắc dọa nạt hoặc các tập tính khác.

Trong thiên nhiên, từng quần thể vừa biểu hiện quần tụ vừa biểu hiện cách ly. Hai kiểu này xuất hiện vào các thời gian khác nhau trong chu kỳ sống (ví dụ: chim sáo thích sống riêng trong lãnh thổ của mình vào mùa sinh sản còn mùa đông thì hợp đàn); theo tuổi (ví dụ: các cá thể trưởng thành thường biểu hiện tính lãnh thổ còn các cá thể non lại có xu hướng hợp đàn)

và theo giới tính (ví dụ: cá vược đực bảo vệ tổ hoặc bãi đẻ, không cho các cá khác đến gần).

Cùng với sự phân chia nơi ở, các cá thể cùng loài cũng có sự phân chia ổ sinh thái theo tuổi (hoặc giai đoạn phát triển) và giới tính. Mức độ gay gắt của sự cạnh tranh cùng loài giảm xuống rất nhiều nếu các tuổi (hay giai đoạn phát triển) khác nhau có ổ sinh thái không giống nhau. Ví dụ: cùng sống trong ao nhưng nòng nọc ăn thực vật còn ếch trưởng thành ăn động vật. Số lượng và kích thước ổ sinh thái dinh dưỡng của các cá thể đực và các cá thể cái ở nhiều loài chim và côn trùng có sự khác nhau rõ rệt. Việc phân ly ổ sinh thái được thực hiện nhờ những cơ chế riêng như phân hoá về kích thước, về hình thái, về sinh lý và tập tính. Ví dụ, chuyển sang kiểu dinh dưỡng thức ăn khác nhau giữa con đực và con cái (cá tuyết *Gadus*), để phân đợt, mở rộng phổ thức ăn ở con trưởng thành... Trong điều kiện mật độ đông, các cá thể tiết ra các chất trao đổi cao hơn mức ngưỡng, ức chế quá trình tăng trưởng của đại bộ phận cá thể, đưa đến sự biến dị về kích thước. Hiện tượng này gặp trong nhiều nhóm động vật, nhất là nhóm sống đáy, nơi điều kiện khó khăn hơn so với các nhóm động vật khác.

2.3.2. Cạnh tranh vì nguồn sống và lý thuyết phân bố tự do lý tưởng (*Ideal Free Distribution - IFD*)

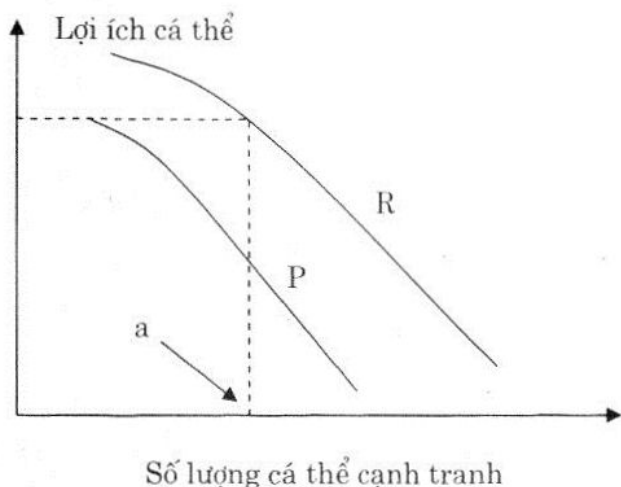
Các mục trước đã trình bày đầy đủ về những đặc điểm đặc trưng của cạnh tranh cùng loài và các kiểu phân bố trong không gian của các cá thể trong quần thể. Tuy nhiên nếu nghiên cứu sâu hơn về cạnh tranh cùng loài, đặc biệt về khía cạnh khai thác nguồn sống mà chủ yếu ở đây là nguồn thức ăn, càng cho chúng ta hiểu rõ thêm bản chất của sự cạnh tranh. Theo nghĩa bảo tồn, sự cạnh tranh không chỉ để duy trì mật độ quần thể.

tránh được mức bột phát về mặt số lượng mà nó còn đưa đến sự tối ưu cho hiệu quả khai thác nguồn sống của mỗi cá thể.

Giả sử có 2 khu vực (nơi sống), một nơi giàu có nguồn sống (có thể là thức ăn, không gian, nơi làm tổ...) cho một quần thể nào đó gọi là “vùng giàu” còn nơi kia gọi là “vùng nghèo” với sự nghèo nàn về nguồn sống và mỗi cá thể sẽ lựa chọn nơi sống sao cho có thể tìm kiếm được nhiều tài nguyên hơn (điều này được xác định bằng tốc độ tiêu thụ nguồn sống). Trong điều kiện không có áp lực cạnh tranh từ cá thể khác thì mỗi cá thể sẽ tìm đến vùng giàu có hơn và sẽ có một cá thể đầu tiên đi vào “vùng giàu” để khai thác. Sau đó, các cá thể khác cũng sẽ dần dần kéo đến nơi sống giàu có này và nếu không có sự phân chia và bảo vệ lãnh thổ, số lượng cư dân mới sẽ không bị hạn chế. Tuy nhiên, cùng với việc tăng số lượng cá thể đến định cư, nguồn tài nguyên nhanh chóng bị suy giảm và khi đó nơi này không còn là một nơi sống giàu có như trước cho những cư dân mới nữa vì lợi ích cho mỗi cá thể đến sau sẽ ít đi. Cuối cùng, đến một lúc nào đó (điểm a ở hình 2.4), các cá thể tiếp theo buộc phải chuyển sang chọn “vùng nghèo” để khai thác. Dù cho nguồn sống nơi đây nghèo nàn nhưng mức độ cạnh tranh lại không đáng kể và do vậy, lợi ích cho cá thể khai thác ở “vùng nghèo” sẽ là tốt hơn so với nếu nó cứ cố tình tập trung sang “vùng giàu” hiện đã bị cạn kiệt. Cuối cùng cả 2 vùng đều đã có những cá thể phân bố đầy đủ, tuy nhiên với số lượng không giống nhau theo một tỉ lệ nào đó sao cho lợi ích mà mỗi cá thể thu được là như nhau dù là cá thể đó ở “vùng nghèo” hay “vùng giàu” (Hình 2.4).

Nói một cách khác, các cá thể đều phải tự điều chỉnh sự phân bố của nó theo mối liên hệ với chất lượng nơi sống để mỗi cá thể có thể hưởng thụ một tỉ lệ giống nhau của nguồn sống. Mô hình lý thuyết về sự phân bố của các cá thể giữa 2 nguồn sống này được Stephen Fretwell (1972) gọi là phân bố “tự do lý

tưởng” vì lý thuyết này dựa trên giả thiết là động vật có thể tự do di chuyển tới những nơi sống thuận lợi nhất và có khả năng nhận biết được một cách lý tưởng mức độ sẵn có của nguồn sống trong vùng phân bố của quần thể.



Hình 2.4. Phân bố tự do lý tưởng (Theo Fretwell, 1972)

P: Đường biểu diễn cho “vùng nghèo” (Poor habitat)

R: Đường biểu diễn cho “vùng giàu” (Rich habitat)

Lý thuyết này đã được chứng minh qua kết quả thí nghiệm của Manfred Milinski (1979) với động vật thí nghiệm là cá gai lưng. Ông tiến hành nuôi 6 con cá gai lưng trong bể thí nghiệm. Giáp xác nhỏ *Daphnia* được đưa vào bể bằng 2 pipet đặt ở 2 đầu bể để làm thức ăn cho cá. Lượng thức ăn được điều chỉnh sao cho số lượng thức ăn được cung cấp ở pipet đầu bể này gấp đôi ở pipet của đầu bể đối diện. Kết quả thấy rằng ở đầu bể được cung

cấp thức ăn nhiều hơn (gấp đôi) thường tập trung 4 cá thể còn đầu kia là 2. Khi chế độ thức ăn thay đổi ngược lại thì tỉ lệ cá thể phân bố cũng đảo ngược theo, tức là tỉ lệ phân bố luôn luôn là 2/4 theo tỷ lệ thức ăn 1/2 ở hai đầu bể nuôi. Trong điều kiện tự do lý tưởng của thí nghiệm thì đây là kiểu phân bố bền vững nhất. Các dạng phân bố khác đều dẫn tới hiện tượng tự điều chỉnh để tái phân bố lại các cá thể theo kiểu phân bố bền vững này. Ví dụ, nếu vì lý do nào đó mà vào một lúc nào đó, ở mỗi đầu bể có 3 con cá thì ngay sau đó, **một** con ở đầu bể ít thức ăn sẽ bơi về phía đầu bể có lượng thức ăn gấp đôi để lập lại cân bằng 2/4 trong khi những con cá khác không phải tự điều chỉnh phân bố nữa. Như vậy, mô hình IDF dự báo rằng tại một nơi sống, các cá thể sinh vật sẽ phân bố cân bằng theo một tỷ lệ đúng bằng tỷ lệ của nguồn sống có được ở nơi sống đó, tức là:

$$\frac{N_1}{N_2} = \frac{R_1}{R_2} \quad \text{hay} \quad \frac{N_i}{N_j} = \frac{R_i}{R_j}$$

Với N_1 hay N_i và N_2 hay N_j là số lượng cá thể phân bố ở các nơi sống có các nguồn sống tương ứng bằng R_1 hay R_i và R_2 hay R_j

Tuy nhiên, có lẽ thực tế hơn là các cá thể sẽ phân bố cân bằng theo 2 cách:

1) Các cá thể sẽ tự điều chỉnh phân bố sao cho số lượng cá thể ở nơi sống có nhiều hơn 2 lần sẽ gấp đôi so với số cá thể ở nơi sống có thức ăn chỉ bằng một nửa.

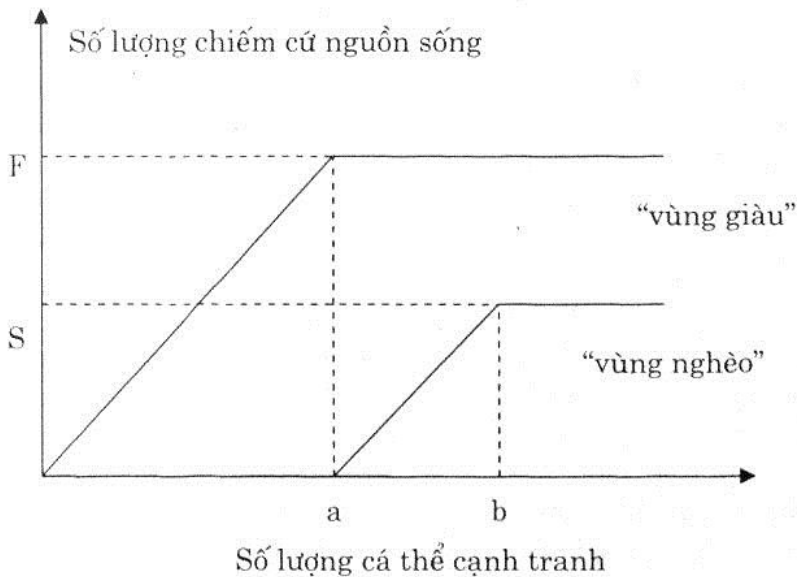
2) Tất cả các cá thể sẽ đến kiếm ăn ở cả 2 nơi sống nhưng thời gian kiếm ăn của các cá thể ở nơi sống thức ăn nhiều hơn 2 lần sẽ gấp đôi thời gian kiếm ăn ở nơi sống có thức ăn chỉ bằng một nửa.

2.3.3. Cạnh tranh khi có sự bảo vệ nguồn sống

Giả sử cũng có 2 nơi sống như trong mục (2.3.2), một nơi giàu và nơi kia nghèo nguồn sống đối với một loài động vật nào đó. Nhưng khi những cá thể đến định cư đầu tiên ở “vùng giàu” đã bảo vệ nguồn sống bằng việc thiết lập nên vùng lãnh thổ của mình buộc cá thể đến sau phải chiếm cứ nơi ở nghèo nguồn sống và tại đây, ở “vùng nghèo”, chúng cũng lại tạo nên vùng lãnh thổ cho riêng mình (Hình 2.5). Cuối cùng, cả 2 vùng giàu và nghèo đều bị chiếm cứ hết và thiết lập nên vùng lãnh thổ để bảo vệ nguồn sống cho từng cá thể (số cá thể chiếm cứ vùng giàu tương ứng với điểm a và vùng nghèo tương ứng với điểm b ở hình 2.5). Sau thời điểm này, các cá thể đến sau sẽ bị đuổi đi.

Hiện tượng nêu trên rất phổ biến ở ngoài tự nhiên. Người ta đã quan sát thấy rằng, ở Wytham Woods, gần Oxford nước Anh, nơi sinh sản tốt nhất của loài chim bạc má (*Parus major*) là ở trong rừng sồi. Đến mùa xuân, vùng này được chiếm cứ nhanh chóng và lập thành các vùng lãnh thổ của các cá thể. Các cá thể khác, vì một lý do nào đó (hoặc đến sau, hoặc cạnh tranh yếu hơn...), bị loại khỏi rừng sồi và phải đến sống ở các hàng rào cây lân cận mặc dù nơi đây có ít thức ăn hơn và không thuận lợi cho việc làm tổ, đẻ trứng (dẫn đến kết quả sinh sản thấp hơn). Nếu như một chủ nhân trong vùng lãnh thổ giàu có bỏ đi hoặc bị chết thì một cá thể khác ở vùng lân cận (hàng rào) sẽ lập tức bay đến chiếm cứ để thay thế ngay chỗ trống đó. Tương tự như chim bạc má, gà gô đỏ (*Lagopus lagopus scoticus*) chiếm cứ lãnh địa ở nơi tốt nhất để kiếm ăn và sinh sản. Những con không tìm được lãnh địa phải hợp thành bầy đàn bay đến những nơi có nguồn sống nghèo hơn mặc dù ở những nơi này, cơ hội sống sót của chúng thấp hơn. Cũng giống như chim bạc má, nếu chủ nhân của một lãnh địa nào đó bỏ đi thì lập tức có cá thể khác rời đàn bay đến chiếm cứ.

Trong những ví dụ này, cá thể mạnh nhất sẽ trở thành những kẻ chuyên quyền tước đoạt nguồn sống có chất lượng tốt nhất (tương ứng với F ở trục tung hình 2.5 và do vậy thu được lợi ích cao hơn) và buộc các cá thể khác phải đến sống ở những vùng có chất lượng thấp hơn (tương ứng với S ở trục tung hình 2.5 và do vậy đã thu được lợi ích thấp hơn) hoặc phải rời đi nơi khác xa hơn hoặc sống lang thang theo bầy đàn.



Hình 2.5. Cạnh tranh khi có sự bảo vệ nguồn sống
(Theo Brown, 1969)

2.3.4. Sự kết hợp giữa phân bố tự do lý tưởng và bảo vệ nguồn sống

Hầu hết các trường hợp trong tự nhiên đều có đặc tính của 2 mô hình đơn giản nêu trên mặc dù phổ biến nhất là nơi kiếm

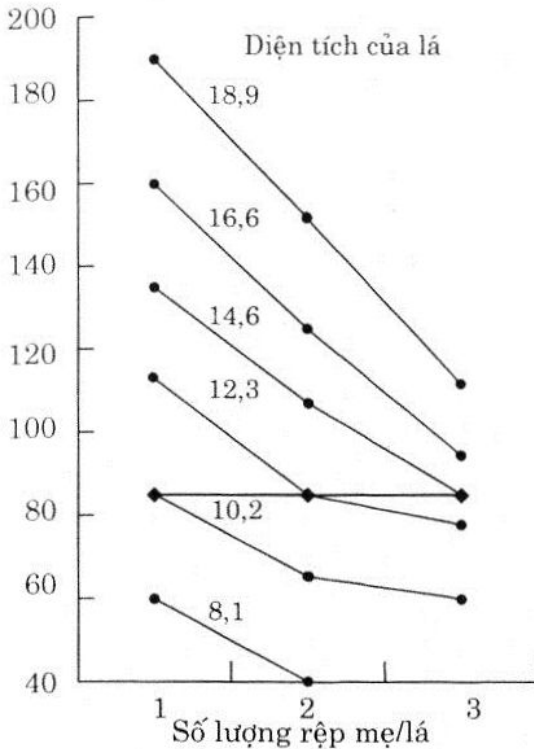
ăn tối ưu nhất của mỗi cá thể sẽ phụ thuộc vào vị trí hiện hữu của các cá thể khác nhưng trong cùng một nơi sống, bao giờ cũng có một số cá thể thu lợi được nhiều hơn. Chẳng hạn ở thí nghiệm nuôi cá gai lưng, mặc dù tuân theo sự phân bố tự do lý tưởng và ổn định số lượng cá ở mỗi đầu bể nhưng có khả năng một vài con cá cạnh tranh tốt hơn. Tại mỗi đầu bể nuôi, có thể 1 hoặc 2 con lớn hơn, khỏe hơn chiếm được nhiều thức ăn hơn. Có thể nói, các cá thể mạnh hơn là một phần của nơi sống mà các cá thể yếu hơn phải đối phó khi tìm kiếm và khai thác nguồn sống. Các cá thể yếu hơn khi quyết định sự phân bố của mình để kiếm ăn một cách có hiệu quả ngoài việc cân nhắc về chất lượng nguồn sống ở nơi phân bố, còn phải tính đến áp lực cạnh tranh của các cá thể khác, đặc biệt là mối quan hệ với các cá thể mạnh hơn trong cạnh tranh.

Trong thực tế, hiếm có quần thể nào mà các cá thể có khả năng cạnh tranh tương đương nhau và kết quả cuối cùng trong khai thác nguồn sống là hệ quả kết hợp của sự bảo vệ nguồn sống và phân bố tự do lý tưởng. Điều này có thể thấy rõ trong kết quả nghiên cứu về lựa chọn nơi sống ở rệp cây (*Pemphigus betae*) của Thomas Whitham (1978, 1979, 1980). Vào mùa xuân, những con cái phát sinh (cá thể bắt đầu chu trình sinh ở rệp) sẽ định cư trên những lá hẹp của cây Dương (*Populus angustifolia*) để kiếm ăn và nhanh chóng bị vùi vào trong lá do chúng bị các mô lá phát triển trù lên hình thành các cấu trúc gọi là "mụn lá". Các con cái phát sinh này sinh sản đơn tính và số lượng con cháu mà nó sinh ra phụ thuộc vào số lượng và chất lượng của dịch cây mà nó hút được từ lá. Các lá lớn rộng nhất sẽ cho nhiều dịch cây nhất nên giàu có nhất cả về số lượng cũng như chất lượng thức ăn, vì vậy sự sinh sản của rệp cái ở những lá này là tốt nhất, con cháu sinh ra có thể nhiều gấp tới 7 lần so với số lượng rệp con ở lá nhỏ. Do đó, tất cả các lá lớn nhanh chóng bị chiếm cứ. Các cá thể đến sau phải đối mặt với vấn đề

hoặc là cùng chung sống trên lá to và chia sẻ nhau nguồn sống hoặc là đến sống riêng trên một lá khác nhỏ hơn.

Từ những kết quả quan trắc về sinh sản, Whitham đã vẽ được các đường cong biểu diễn tương quan giữa chất lượng nơi sống (kích thước lá) và mật độ của cá thể tham gia cạnh tranh (số lượng các mụn lá trên một lá) cũng như mối quan hệ giữa số lượng con sinh ra trên một mụn lá và số lượng rệp mẹ có ở các lá kích thước khác nhau (Hình 2.6).

Số con sinh ra/ mụn lá



Hình 2.6. Mối quan hệ giữa số lượng con được sinh ra với kích thước lá và số lượng rệp mẹ sống trên một lá (Theo Whitham, 1980)

(Các đường mảnh biểu diễn kết quả sinh sản phụ thuộc vào kích thước lá và mật độ rệp mẹ sống trên một lá; đường to đậm nằm ngang là đường biểu diễn thành công sinh sản trung bình của 1 rệp mẹ trên 1 lá đối với các trường hợp 1 rệp mẹ, 2 rệp mẹ hoặc 3 rệp mẹ trên 1 lá; các con số nằm trên các đường mảnh là diện tích lá tính bằng cm^2).

Từ đó, một số nhận xét được rút ra như sau:

- Ở bất kỳ mật độ cá thể cạnh tranh nào, kết quả sinh sản trung bình (số cá thể được sinh ra) sẽ tăng lên cùng với chất lượng nơi sống (kích thước lá).

- Cùng một chất lượng nơi sống (cùng một kích thước lá nhất định), sự thành công trong sinh sản sẽ giảm xuống khi số lượng cá thể cạnh tranh tăng lên. Như vậy, các cá thể cái phát sinh cư trú trên cùng một lá đã phải cạnh tranh với nhau về nguồn sống (thức ăn).

- Số lượng trung bình cá thể được sinh ra bởi một con rệp mẹ trên một lá ở các lá có kích thước khác nhau không phụ thuộc đáng kể vào số lượng cá thể cái phát sinh có trong lá. Nói cách khác, không có sự khác nhau có ý nghĩa về thành công sinh sản trung bình của một rệp mẹ trên 1 lá, dù chỉ có 1 rệp mẹ phân bố trên 1 lá nhỏ hay 2 rệp mẹ trên 1 lá vừa và 3 rệp mẹ sống cùng trên 1 lá to. Thành công sinh sản trung bình của các cá thể rệp mẹ ở các mật độ khác nhau cũng không khác biệt nhiều khi sử dụng những tham số quan trắc khác như trọng lượng rệp mẹ, tỷ lệ rệp con không phát triển, tốc độ phát triển hoặc tỷ lệ bị vật dữ ăn.

Như vậy, kết quả sinh sản trung bình của rệp mẹ sống trong điều kiện thuận lợi (trên những lá to) nhưng với mật độ cao cũng tương đương với rệp mẹ phân bố thưa ở những nơi

sống nghèo hơn (trên những lá nhỏ). Những kết quả này minh chứng cho những dự báo trong mô hình phân bố tự do lý tưởng.

Tuy nhiên, mặc dù kết quả sinh sản trung bình của rệp mẹ trên các lá có kích thước khác nhau phù hợp với mô hình phân bố tự do lý tưởng nhưng kết quả sinh sản trung bình của rệp mẹ sống trên cùng một lá không như nhau vì mỗi lá không phải là một nơi sống đồng nhất. Vị trí kiếm ăn tốt nhất trên lá là gần giữa cạnh gốc phiến lá vì mọi chất trao đổi khi đi vào hay ra lá đều qua đây. Những mụn lá nằm ở vị trí này có số con được sinh ra nhiều hơn so với những mụn lá nằm xa hơn nên các cá thể rệp mẹ đánh nhau để tranh đoạt vị trí màu mỡ này. Như dự báo của mô hình cạnh tranh có bảo vệ lãnh thổ, nếu cá thể nào rời bỏ vị trí này thì lập tức có một rệp mẹ khác (từ điểm xa gốc lá hơn) đến thay thế.

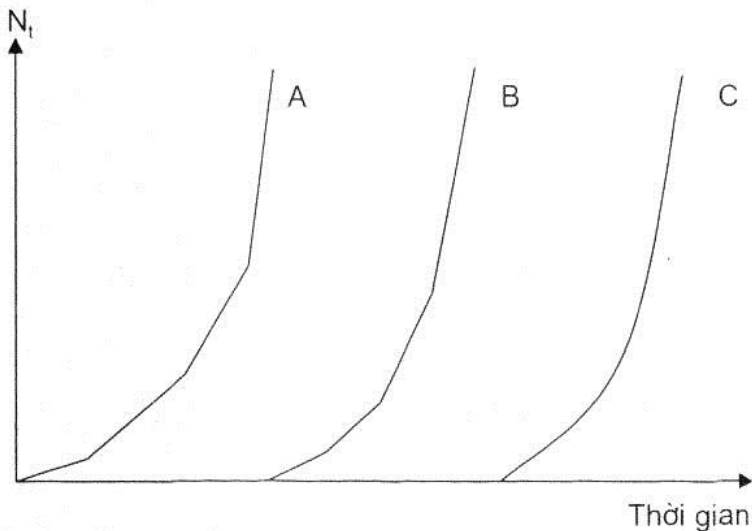
2.4. CÁC MÔ HÌNH TOÁN VỀ ĐƠN QUẦN THỂ

Có 2 loại quần thể chủ yếu: Quần thể sinh sản không liên tục hoặc quần thể có sự sinh sản của các thế hệ tách biệt nhau (đường cong A và B) và quần thể sinh sản liên tục (đường cong C) (Hình 2.7). Các quần thể có các thế hệ gối nhau cũng thuộc loại quần thể sinh sản liên tục.

2.4.1. *Quần thể sinh sản không liên tục (sinh sản của các thế hệ tách biệt nhau).*

Gồm các quần thể không có các thế hệ gối nhau, sinh sản chỉ xảy ra vào các mùa riêng biệt và không có thời kỳ đình dục (ngừng hoạt động) kéo dài vượt quá chu kỳ sống của thế hệ. Các

cá thể trưởng thành trong quần thể sống một thời gian đủ để chúng thành thực và đẻ trứng nhưng sau đó sẽ bị chết, hoặc ngay sau khi đẻ, hoặc sau khi thế hệ mới đã đạt đến giai đoạn trưởng thành có khả năng sinh sản. Nhiều quần thể như côn trùng, cá chình Châu Âu, cá hồi... thuộc loại này.



Hình 2.7. Ba quần thể sinh trưởng tiềm năng với cùng một tốc độ sinh trưởng nhưng có đường cong sinh trưởng khác nhau (Theo Begon và Mortimer, 1988)

(A: Quần thể có các thế hệ tách biệt và có vòng đời dài; B: Quần thể có các thế hệ tách biệt và có vòng đời ngắn; C: Quần thể sinh sản liên tục)

Ở các quần thể này, số lượng của thế hệ kế tiếp N_{t+1} chính là số lượng cá thể của quần thể vào thời gian đó và chỉ phụ

thuộc vào số lượng N_t và tỷ lệ sinh của chính thế hệ ngay trước đó. Vì vậy, mô hình sinh trưởng của quần thể sẽ là mô hình rời rạc, được biểu diễn bằng phương trình sai phân.

Nếu gọi số lượng của quần thể vào thời gian t_0 là N_0 (thế hệ bắt đầu được tính) và trung bình mỗi cá thể (tính trung bình cho cả đực và cái) của thế hệ này đóng góp được R cá thể cho thế hệ sau thì số lượng các thế hệ tiếp theo tương ứng với t_1, t_2, t_3, \dots sẽ là:

$$N_1 = N_0 \cdot R = N_0 \cdot R \quad = N_0 \cdot R^1$$

$$N_2 = N_1 \cdot R = N_0 \cdot R \cdot R \quad = N_0 \cdot R^2$$

$$N_3 = N_2 \cdot R = N_0 \cdot R \cdot R \cdot R \quad = N_0 \cdot R^3$$

... ..

$$\text{Tổng quát lại, ta có:} \quad N_{t+1} = N_t \cdot R \quad (2.1)$$

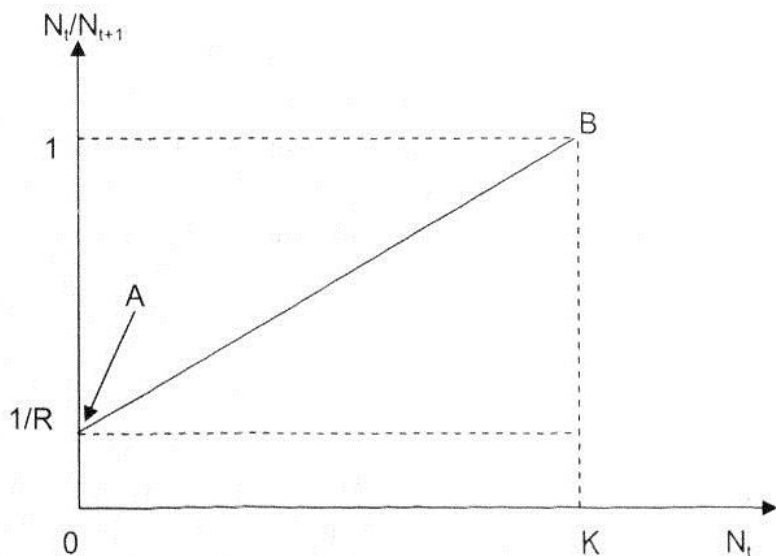
$$N_t = N_0 \cdot R^t \quad (2.2)$$

Biểu thức (2.1) là một phương trình sai phân. Ở đây, R bao hàm tất cả các quá trình làm thay đổi số lượng quần thể trong từng thời gian của các thế hệ nên R chính bằng số lượng sinh ra trừ đi số lượng chết tính bình quân trên một cá thể. Bởi vậy, R chính là tốc độ tăng trưởng thực hay tỷ lệ sinh sản thực của quần thể.

Phương trình (2.1) hoặc (2.2) sẽ đưa quần thể liên tục tăng kích thước một cách vô hạn, Trong thực tế, điều kiện môi trường có giới hạn. Vì vậy, khi quần thể đạt tới số lượng nhất định, cạnh tranh cùng loài sẽ xuất hiện. Lúc đó, R sẽ chịu sự điều chỉnh lại và sẽ giảm xuống. Cạnh tranh cùng loài sẽ mạnh dần lên khi số lượng quần thể tăng lên. Đến một lúc mà số lượng thế hệ sau sẽ được thay thế đúng bằng số lượng của thế hệ trước đó, tức là $N_{t+1} = N_t$, thì quần thể đạt đến dung lượng K . Bởi vậy,

ta cần tìm một phương trình khác biểu diễn được sinh trưởng của quần thể trong môi trường có giới hạn.

Khi N_t tăng, N_t/N_{t+1} cũng tăng lên. Để đơn giản, ta giả định rằng, cạnh tranh trong loài (thể hiện qua tỷ lệ N_t/N_{t+1}) có tương quan tuyến tính với mật độ (tức là N_t) theo đường thẳng nối từ điểm A tới điểm B ở hình 2.8, trong đó điểm B tương ứng với khi số lượng quần thể đạt tới dung lượng K. Vì các phương trình đường thẳng đều có dạng: $y = bx + a$, nên trong trường hợp đang xét, phương trình biểu diễn đường thẳng nối từ A đến B này sẽ có dạng $N_t/N_{t+1} = b.N_t + a$. Để thiết lập phương trình này, ta chỉ cần tìm hằng số a (điểm cắt trên trục tung) và hệ số góc b.



Hình 2.8. N_t/N_{t+1} tăng theo số lượng quần thể N_t

Khi kích thước quần thể rất nhỏ, tức là khi $N_t \rightarrow 0$, nguồn sống đang dư thừa, thì trong quần thể không hề có cạnh tranh hoặc cạnh tranh không đáng kể. Khi đó, R chưa bị điều chỉnh và

quần thể sinh trưởng đúng theo phương trình (2.1). Sắp xếp lại phương trình (2.1) ta được:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = \frac{1}{R}$$

$1/R$ chính là hằng số a cần tìm của phương trình bậc nhất trên vì nó là điểm cắt A của đường đồ thị tại trục tung. Vì điểm B tương ứng với K nên tại điểm này $N_t = N_{t+1}$ hay giá trị tung độ ứng với B sẽ là $N_t/N_{t+1} = 1$. Như vậy, hệ số góc b của phương trình bậc nhất cần tìm khi N_t tiến tới K sẽ là:

$$\frac{1-1/R}{K}$$

Thay a và b vào phương trình bậc nhất trên, ta có:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = \frac{1-1/R}{K} N_t + \frac{1}{R} = \frac{R-1}{K.R} N_t + \frac{1}{R} = \frac{N_t(R-1) + K}{K.R}$$

hay:

$$N_{t+1} = \frac{N_t.K.R}{N_t(R-1) + K} = \frac{N_t.R}{N_t \frac{R-1}{K} + 1}$$

Thay $(R-1)/K = a$, ta có:

$$N_{t+1} = N_t \frac{R}{1 + a.N_t} \quad (2.3)$$

Như vậy, trong điều kiện thực tế của môi trường, quần thể sinh trưởng có giới hạn với tốc độ tăng trưởng thực là:

$$\frac{R}{1+a.N_t} \quad \text{hay} \quad \frac{R}{1+\frac{R-1}{K}N_t}$$

Thay cho tốc độ tăng trưởng không có giới hạn (R) ở phương trình (2.1).

Chúng ta hãy kiểm tra lại đặc tính của phương trình (2.3) vừa được lập xong và tốc độ tăng trưởng thực của quần thể trong phương trình này xem nó có thoả mãn với lý thuyết cạnh tranh phụ thuộc mật độ hay không.

Khi N_t tiến tới 0 (tức là số lượng quần thể rất ít và không có cạnh tranh hay cạnh tranh trong loài rất kém) thì $1 + aN_t$ tiến tới 1 và $R/(1+a.N_t)$ tiến tới R nên quần thể sẽ sinh trưởng theo phương trình (2.1) với tốc độ sinh trưởng bằng R và đường cong sinh trưởng có dạng chữ J .

Khi N_t đang tiến dần tới K (nhưng N_t chưa đạt tới K), cạnh tranh tăng dần lên, thì quần thể sinh trưởng theo phương trình (2.3) với tốc độ sinh trưởng bằng $R/(1+a.N_t)$ và đường cong sinh trưởng có dạng *sigmoid*.

Khi quần thể đạt tới K , tức là $N_t = K$ thì :

$$1 + aN_t = 1 + \frac{(R-1)N_t}{K} \approx 1 + \frac{(R-1)K}{K} = 1 + (R-1) = R$$

Như vậy:

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + a.N_t} = \frac{N_t \cdot R}{R} = N_t$$

Nếu quần thể chịu tác động của các yếu tố môi trường đến mức N_t vượt quá K thì khi đó $1 + a.N_t > R$ và $N_{t+1} < N_t$ nên quần thể sẽ tự điều chỉnh để quay về K . Do vậy, K là điểm cân

bằng ổn định và phương trình (2.3) biểu diễn đặc tính tự điều chỉnh của quần thể liên quan đến cạnh tranh cùng loài.

Đối với các quần thể thuộc loài thực vật một năm và không có thể hệ gối nhau thì mô hình mà Watkinson (1980) đưa ra hơi khác một ít so với phương trình (2.3). Trong phương trình, ông tách riêng số lượng hạt sinh ra trên một cá thể là λ và tốc độ tử vong của hạt trên một cá thể là m :

$$N_{t+1} = \frac{\lambda.N_t}{(1 + \lambda.N_t)^b + m.\lambda.N_t} \quad (2.4)$$

Tuy nhiên, phương trình (2.3) chỉ mới mô tả được các trạng thái của một quần thể có các thể hệ tách biệt nhau và có tốc độ sinh trưởng phụ thuộc mật độ. Để thể hiện được mức độ khác nhau về phụ thuộc mật độ ở các quần thể khác nhau, phương trình (2.3) được tổng quát hoá bằng cách đưa thêm vào số mũ b :

$$N_{t+1} = \frac{R.N_t}{(1 + a.N_t)^b} \quad (2.5)$$

2.4.2. Quần thể sinh sản liên tục (quần thể có các thể hệ gối nhau)

Khác với các quần thể sinh sản không liên tục, các quần thể sinh sản liên tục có quá trình sinh sản và tử vong diễn ra nối tiếp nhau trong mọi khoảng thời gian vô cùng nhỏ. Do đó, đường cong sinh trưởng là đường cong liên tục và phương trình sinh trưởng là phương trình vi phân.

Từ phương trình sai phân (2.2), sau khi lấy ln, ta có:

$$\ln N_t = \ln N_0 + t.\ln R$$

Lấy vi phân phương trình này theo t , ta được:

$$\frac{dN}{dt} * \frac{1}{N} = 0 + \ln R \text{ hay } \frac{dN}{dt} = N \cdot \ln R$$

Thay $\ln R$ bằng tốc độ tăng trưởng tức thời hay thường gọi là **tốc độ tăng trưởng tự nhiên nội tại r** (r cũng là tốc độ tăng trưởng thực, tức là bao gồm tốc độ sinh trừ đi tốc độ chết), ta có phương trình mô tả sự sinh trưởng của quần thể trong môi trường không giới hạn là:

$$dN/dt = rN \quad (2.6)$$

Lấy tích phân (2.6), ta được:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2.7)$$

Trong trường hợp này, sinh trưởng của quần thể theo hàm mũ và chỉ phụ thuộc vào kích thước quần thể và tốc độ sinh trưởng của quần thể. Đường cong sinh trưởng sẽ là một đường cong chữ J liên tục. Điều này là không thực tế. Tuy nhiên, trong một số trường hợp, quần thể có thể gia tăng số lượng một thời gian theo phương trình (2.7) nhưng khi đạt tới một mức nào đó, do thiếu nguồn sống nên phải dừng lại ở mức đó một thời gian ngắn hoặc giảm nhanh xuống và tạo ra kiểu “dao động hồi phục”. Kiểu này gặp ở một số quần thể tự nhiên như các loài thảo “nở hoa”, thực vật 1 năm, một số côn trùng và chuột *Lemus* ở lãnh nguyên. Trong thực tế, điều kiện môi trường luôn có giới hạn và kích thước quần thể có giới hạn trên tại dung lượng K . Khi ở mật độ thấp, quần thể sinh trưởng theo phương trình (2.6) với tốc độ tăng trưởng r . Khi kích thước quần thể lớn hơn, cạnh tranh trong loài sẽ xảy ra và càng mạnh hơn khi kích thước của quần thể càng lớn. Nếu tốc độ tăng trưởng trên một cá thể $dN/dt \cdot 1/N$ có tương quan đường thẳng với mật độ quần thể, tức là có dạng phương trình bậc nhất:

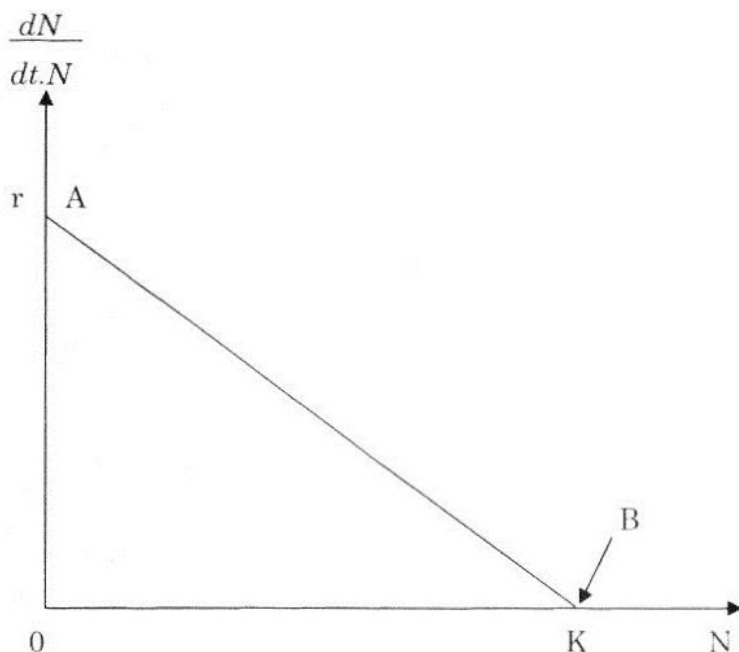
$$\frac{dN}{dt} = b.N + a$$

Thi điểm cắt của phương trình bậc nhất (hằng số a) chính là r (điểm A hình 2.9). Bởi vì khi số lượng quần thể rất thấp (N tiến tới 0 hoặc gần 0), cạnh tranh trong loài chưa xuất hiện hoặc yếu đến mức có thể bỏ qua nên lúc này sinh trưởng của quần thể tuân theo phương trình (2.6). Nhưng khi số lượng quần thể tăng lên, cạnh tranh cùng loài cũng tăng theo trong khi tốc độ tăng trưởng lại giảm xuống và bằng 0 khi kích thước quần thể đạt giá trị cực đại tại dung lượng K của môi trường (điểm B ở hình 2.9). Do vậy, hệ số góc (hệ số b) của đường thẳng đồ thị ở hình 2.9 (biểu diễn phương trình bậc nhất ở trên) sẽ bằng $-r/K$. Thay hằng số a và hệ số b đã tìm được này vào phương trình bậc nhất trên, ta có:

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{r}{K}N + r = r \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

hay:

$$\frac{dN}{dt} = r.N \cdot \left(\frac{K - N}{K}\right) \quad (2.8)$$



Hình 2.9. Tốc độ tăng trưởng tính trên một cá thể giảm xuống khi N tăng

Lấy tích phân (2.8), ta được phương trình sinh trưởng *logistic*:

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{\alpha - rt}} \quad (2.9)$$

với α là hằng số tích phân, xác định vị trí bắt đầu của đường cong sinh trưởng quần thể, tức là khi $t = t_0$, $N_t = N_0$ và α bằng $\ln [(K - N_0)/ N_0]$.

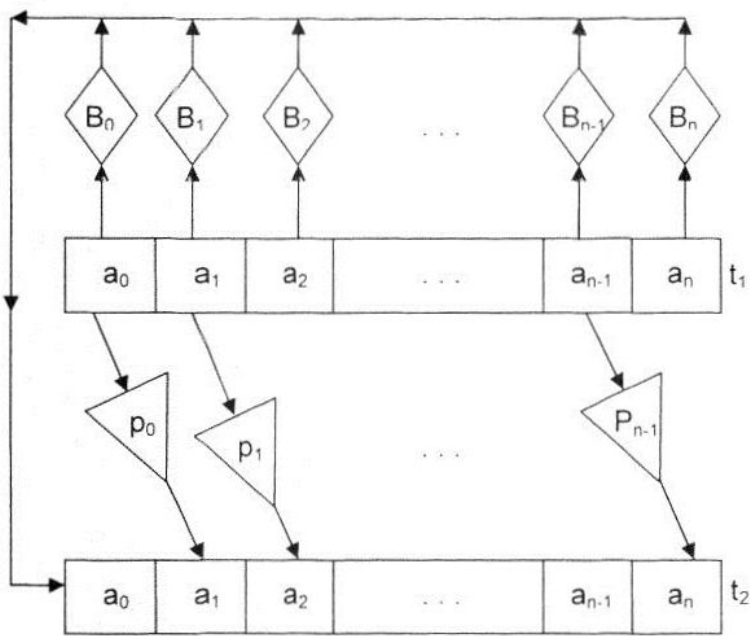
Đường cong sinh trưởng *logistic* theo phương trình (2.9) có dạng chữ S (dạng *sigmoid*). Khác với đường cong của phương trình (2.3), nó là đường cong liên tục. Trong thiên nhiên và điều

kiện phòng thí nghiệm, hầu như các quần thể vi sinh vật, thực vật và động vật đều có kiểu sinh trưởng này.

2.5. QUẦN THỂ CÓ CÁC THỂ HỆ GỒI NHAU VÀ MÔ HÌNH MA TRẬN LESLIE

Ở các quần thể có các thể hệ gọi nhau, quần thể gồm nhiều nhóm tuổi (hoặc các pha phát triển) khác nhau cùng tồn tại trong một khoảng thời gian và số lượng của mỗi nhóm tuổi phụ thuộc vào số lượng nhóm tuổi trước đó hoặc phụ thuộc vào số lượng của tất cả các nhóm tuổi. Mỗi nhóm tuổi hoặc mỗi pha phát triển có tốc độ sống sót (hay tốc độ tử vong) và tỷ lệ sinh khác nhau. Trong nghiên cứu, nhiều khi ta lại thu được cấu trúc tuổi và các số liệu này theo tuổi. Ở các mô hình sinh trưởng đã xét trong đó có mô hình *logistic*, mới chỉ tính đến số lượng và tốc độ tăng trưởng chung mà chưa phân tích riêng tỷ lệ sinh và tốc độ tử vong theo tuổi. Trong trường hợp này, nên sử dụng một mô hình khác để tính số lượng quần thể - mô hình ma trận Leslie.

Giả sử rằng một quần thể gồm n nhóm tuổi là $0, 1, 2, \dots, n$ với số lượng tương ứng cho từng nhóm tuổi là $a_0, a_1, a_2, \dots, a_n$. Từ thời gian t_1 đến t_2 , các cá thể trong các nhóm tuổi từ 0 đến $n-1$ với số lượng là $a_0, a_1, a_2, \dots, a_{n-1}$ trở thành các cá thể thuộc các nhóm tuổi tiếp theo tương ứng với tỷ lệ sống sót là $p_0, p_1, p_2, \dots, p_{n-1}$, còn tất cả các cá thể thuộc nhóm tuổi n là a_n sẽ bị chết. Nếu các nhóm tuổi đều sinh sản, thì từng nhóm tuổi với số lượng tại thời điểm t_1 là a_0, a_1, \dots, a_n sẽ đóng góp vào số lượng a_0 tại thời điểm t_2 theo tỷ lệ sinh sản tương ứng là $B_0, B_1, B_2, \dots, B_{n-1}, B_n$. Quần thể này được minh họa bằng sơ đồ ở hình 2.10.



Hình 2.10. Bảng sống dạng biểu đồ của một quần thể n nhóm tuổi và có các thế hệ gối nhau

Tại t_2 , số lượng cá thể của các nhóm tuổi trong quần thể sẽ là:

$$t_2 a_0 = (t_1 a_0 \cdot B_0) + (t_1 a_1 \cdot B_1) + (t_1 a_2 \cdot B_2) + \dots + (t_1 a_n \cdot B_n)$$

$$t_2 a_1 = t_1 a_0 \cdot P_0$$

$$t_2 a_2 = t_1 a_1 \cdot P_1$$

$$t_2 a_3 = t_1 a_2 \cdot P_2$$

... ..

$$t_2 a_{n-1} = t_1 a_{n-2} \cdot P_{n-2}$$

$$t_2 a_n = t_1 a_{n-1} \cdot P_{n-1}$$

Các biểu thức đại số này chính là phép nhân ma trận đại số và được P.H. Leslie áp dụng vào quần thể năm 1945. Kết quả

phép nhân ma trận (tức là số lượng các nhóm tuổi ở thời điểm t_2) được xếp trong ma trận vectơ cột t_2A có được do nhân ma trận vuông T chứa các giá trị biểu thị tỷ lệ sống sót và tỷ lệ sinh (các giá trị này được xếp ở các vị trí đặc biệt) với ma trận vectơ cột t_1A . Vectơ cột t_1A gồm các phần tử tương ứng với số lượng các nhóm tuổi tại thời điểm t_1 .

$$\begin{bmatrix} B_0 & B_1 & B_2 & \dots & B_{n-1} & B_n \\ P_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} t_1 a_0 \\ t_1 a_1 \\ t_1 a_2 \\ t_1 a_3 \\ \dots \\ t_1 a_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} t_2 a_0 \\ t_2 a_1 \\ t_2 a_2 \\ t_2 a_3 \\ \dots \\ t_2 a_n \end{bmatrix}$$

Hoặc có thể viết: $T \times t_1A = t_2A$

Ma trận vuông T được gọi là ma trận chuyển tiếp. Chú ý rằng, trong phép nhân ma trận đại số thì $T \times A$ khác với $A \times T$.

CHƯƠNG 3

CHIẾN LƯỢC TỒN TẠI VÀ PHÁT TRIỂN CỦA QUẦN THỂ

Sống trong điều kiện môi trường tự nhiên đa dạng về không gian và luôn biến động theo thời gian, bằng mối quan hệ trong nội bộ loài, khác loài cũng như với các yếu tố khác của môi trường, quần thể luôn phải tự điều chỉnh để thích ứng với môi trường và duy trì trạng thái cân bằng nhằm bảo đảm sự tồn tại của loài. Cơ chế của những điều chỉnh này rất đa dạng, trong đó có sự chọn lựa các chiến lược thích nghi trong chu kỳ sống không chỉ của toàn bộ quần thể mà còn ở mức cá thể. Các chiến lược thích ứng này là hệ quả của một quá trình tối ưu về khả năng sinh sản và sống sót của các cá thể trong quần thể. Tất cả những gì đã biết về chọn lọc tự nhiên đều cho thấy rằng, những cá thể nào có chu trình sinh sản và sống sót thích hợp nhất trong môi trường sống của chúng sẽ có ưu thế trong tiến trình chọn lọc tự nhiên. Theo nghĩa đó nhiều khía cạnh chủ yếu của

các chu trình này là “chiến lược” sống mà các cá thể biểu hiện ra đã được chọn lọc tự nhiên chấp nhận, còn các khía cạnh khác chỉ đơn giản là những phản ứng tức thời của sinh vật với môi trường. Chiến lược đó bao gồm:

Tuổi và kích thước bắt đầu sinh sản cũng như những “chi phí” dành cho sinh sản

Sinh nhiều con kích thước nhỏ hay chỉ vài con kích thước lớn và sự đầu tư cho năng lực sinh sản (“năng lực sinh sản” là phần đầu tư các nguồn lực có được cho quá trình sinh sản và thường được đánh giá bằng các chỉ số như “trọng lượng tuyến sinh dục” trên một đơn vị “trọng lượng cơ thể”).

Sự sinh trưởng, sự sống sót và khả năng lẩn tránh vật dữ...

Việc phân phối các “chi phí” cho vòng đời của một cá thể và sự tiêu phí năng lượng để di cư hay phân tán.

Mặc dù các thành phần này của chiến lược sống thuộc về “Sinh thái học cá thể” nhưng rất đáng được quan tâm vì chúng cũng chính là nền tảng của “Sinh thái học quần thể”. Điều rõ ràng là, mỗi cá thể, mỗi quần thể và mỗi loài phải có chiến lược sống riêng cho chính mình nhưng mục tiêu chung đều là sự tồn tại của loài.

3.1. SỰ PHÂN PHỐI NĂNG LƯỢNG

3.1.1. Sự cần thiết phải thoả hiệp

Không khó khăn gì trong việc mô tả một sinh vật giả định có độ thích ứng và khả năng truyền thông tin di truyền cho thế hệ sau đặc biệt cao hoặc ở mức tối đa. Ví dụ, nó bắt đầu sinh sản ngay sau khi nó được sinh ra, sinh một lượng con nhiều, bảo vệ được con cái của mình, có thể sinh sản liên tục suốt cuộc đời,

cạnh tranh thắng lợi với các cá thể khác, tránh được vật săn mồi và bắt được mồi cho mình. Một sinh vật như vậy thật dễ mô tả nhưng rất khó tìm được trong thực tế. Bởi vì một sinh vật đã dành tối đa năng lượng cho sinh sản thì không thể cũng dành tối đa năng lượng cho sự sống sót; một sinh vật chăm sóc con cái thật tốt thì không thể lại đồng thời sinh ra được một lượng con đông. Nói cách khác, chiến lược sống thực sự của sinh vật phải có sự thoả hiệp. Bảng 3.1 là những số liệu ủng hộ cho nhận xét đó.

Bảng 3.1. Mức độ trung bình cho phép các loài ốc sên *Arion* và *Agriolimax* xâm phạm các loài thực vật thuộc các giai đoạn diễn thế khác nhau

(Theo Cates Orians 1975 và Southwood, 1976)

Quần xã thực vật	Số loài kiểm tra	Chỉ số cho phép <i>Arion</i> xâm phạm	Chỉ số cho phép <i>Agriolimax</i> xâm phạm
Loài 1 và 2 năm, ở giai đoạn sớm của diễn thế	18	0.99	0.96
Loài cây lâu năm, ở giai đoạn sớm của diễn thế	45	0.69	0.77
Loài cây lâu năm, ở giai đoạn cuối của diễn thế và cao đỉnh	17	0.40	0.46

Ghi chú: Chỉ số cho phép xâm phạm là $\log(\text{số vật chất bị ốc sên ăn được thử nghiệm})/\log(\text{số lượng bị ăn đối chứng})$.

Chính những cây đến muộn trong diễn thế đã dành chi phí ít cho sinh sản mà đầu tư nhiều vào việc sản sinh ra các hoá chất bảo vệ giúp nó ít bị ăn hại. Tương tự như vậy, Cody (1966) nhận xét rằng các loài chim quan tâm nhiều đến sinh sản (lừa dễ lớn) ở những nơi không có sinh vật cạnh tranh và vật dũ (như ở các đảo, nơi ít phải cạnh tranh và ít phải lẩn tránh vật dũ).

Ngoài ra, các dẫn liệu còn cho thấy rằng trong chiến lược sống của mình, một cá thể dành nhiều năng lượng trong mặt này thì hiển nhiên phải dành ít năng lượng cho mặt khác. Ví dụ, một sinh vật dành tối đa năng lượng mà nó có được cho sinh sản thì không thể cũng dành nhiều năng lượng cho sống sót; một sinh vật đầu tư lớn vào việc chăm sóc con cái sẽ không thể cứ để nhiều con từ lứa này qua lứa khác. Nói cách khác, chiến lược sống của mỗi sinh vật là phải thoả hiệp ở mức độ nào đó. Ví dụ, kết quả thí nghiệm của Inglesfield (1979) cho thấy một con ruồi quả cái (*Drosophila subobscura*) (nhiều con phải bay quãng đường khá dài ở cánh đồng) di chuyển nhiều thì khả năng sinh sản lập tức bị hạn chế và không thể bằng với mức độ sinh sản của “những con đối chứng” không di chuyển.

3.1.2. Chi phí năng lượng cho sinh sản

Nhiều số liệu đã chứng minh rằng trong chu kỳ sống của một sinh vật, một chi phí đặc biệt cao đã dành cho sinh sản. Ở động vật có vú, tỷ lệ chết tăng lên ở các cá thể trưởng thành trong thời kỳ sinh sản và sau khi sinh. Hậu quả này còn thấy rõ hơn ở những sinh vật vẫn sinh trưởng tiếp tục sau khi qua giai đoạn tiền thành thục và thành thục sinh dục. Ví dụ, ở một loài cỏ (*Poa annua*), cái giá phải trả cho tốc độ sinh sản cao vào giai đoạn sớm trong chu kỳ sống là kích thước cây còi nhỏ dần. Hậu quả tiếp theo sẽ là giảm tốc độ sinh và sống sót của quần thể.

Tương quan âm giữa độ sống sót của thế hệ tương lai và khả năng sinh sản của thế hệ hiện tại cũng thấy rõ ở loài ăn thịt *Aplancha brightweilli* (Snell và King, 1977). Ở loài sùn *Balanus balanoides* và cây linh sam *Pseudotsuga menziesii* (một loài họ hàng với cây Thông), do sinh sản tăng lên ở thế hệ hiện tại đã dẫn đến giảm tốc độ sinh trưởng và do đó giảm tiềm năng sinh sản ở thế hệ tương lai (Barnes, 1962; Eis và cộng sự 1965). Rõ ràng là việc gia tăng sinh sản trong hiện tại dường như đã làm cho các cá thể giảm sút khả năng sống sót hoặc giảm tốc độ sinh trưởng và do đó giảm tiềm năng sinh sản trong tương lai, nhất là khi các nguồn sống trong môi trường bị hạn chế. Các số liệu của bảng 3.2 chỉ rõ rằng hậu quả chính của sự sinh sản là lấy đi một phần năng lượng đáng kể khỏi quá trình sinh trưởng.

Bảng 3.2. Năng lượng ước tính được phân phối cho sinh trưởng và sinh sản ở *Armadilidium vulgare* (Theo Lawlor, 1976)

Các hoạt động sống	Nhóm trọng lượng (g)			
	Sinh sản		Không sinh sản	
	25-59	60-100	20-59	60-100
Sinh trưởng	10,0	11,9	24,1	30,5
Sinh sản	16,0	26,4	-	-
Tổng số	26,0	38,3	24,1	30,5

Tổng quát lại, chúng ta có thể thấy rằng chiến lược được cá động vật và thực vật chấp nhận là phân phối một cách thoả hiệp năng lượng cho các hoạt động sống khác nhau diễn ra trong chu kỳ sống của chúng sao cho mỗi mặt hoạt động này đều đóng góp vào tổng khả năng thích ứng (fitness) chung. Kết quả là có được

sự “đồng phù hợp” của các đặc điểm mà chọn lọc tự nhiên chấp thuận.

3.1.3 Hiệu ứng của kích thước cơ thể

Có những tính trạng không đơn giản chỉ là kết quả của chọn lọc tự nhiên mà còn là nguyên nhân tác động đến các đặc tính khác của chu kỳ sống. Tính trạng quan trọng nhất kiểu như vậy là kích thước.

Ở mức độ nào đó, kích thước là đặc điểm di truyền của một bậc phân loại nhất định, chẳng hạn như nhiều loài côn trùng có kích thước nhỏ. Có mối tương quan dương chặt chẽ giữa kích thước cơ thể và thời gian sống của sinh vật và cũng có tương quan âm chặt chẽ như vậy giữa kích thước và tốc độ tăng trưởng thực của quần thể (r). Cho nên bản thân kích thước có ảnh hưởng quan trọng đến các tính trạng khác trong chu kỳ sống. Khi kích thước giảm, tốc độ trao đổi chất trên một đơn vị trọng lượng tăng, dẫn đến giảm tuổi thọ. Điều đó chắc chắn dẫn đến sự giảm độ dài thời gian của một thế hệ và do vậy làm tăng r . Mặc dù điều này không bao hàm toàn bộ mọi trường hợp nhưng nó cũng đủ tin cậy để lưu ý chúng ta đừng nên so sánh cuộc đời của một con voi với một con ruồi mà chỉ nên đánh giá chúng dựa trên sự thích nghi có tính chiến lược của mỗi loài với các môi trường sống khác nhau. Kích thước và những mối tương quan sinh lý của nó có thể có ảnh hưởng lớn đến chiến lược tồn tại và phát triển trong chu kỳ sống của cá thể và quần thể.

3.2. THỜI KỲ ĐÌNH DỤC, TRẠNG THÁI NGỦ, DI CƯ VÀ PHÂN TÁN

Chiến lược tồn tại và phát triển trong chu kỳ sống liên quan chặt chẽ với nơi sống. Chọn lọc tự nhiên sẽ chọn lọc “trạng thái

ngủ” ở những nơi sống hoặc bất lợi theo mùa hoặc bất lợi vừa phải nhưng hay có những sự cố bất thường. Chiến lược di cư (*migration*) hoặc phân tán (*dispersal*) sẽ được chọn lọc tự nhiên ủng hộ ở những môi trường không đồng nhất, đặc biệt là những môi trường không ổn định hoặc biến động thất thường.

3.2.1 Thời kỳ đình dục (ngủ đông - diapause) và trạng thái ngủ (dormancy)

Cái giá phải trả cho trạng thái ngủ gồm 3 dạng :

Nguy cơ bị chết khi pha nghỉ kéo dài;

Sự tiêu phí năng lượng lấy từ quá trình sinh sản để duy trì trạng thái ngủ;

Chậm trễ trong sinh sản dẫn đến giảm tốc độ sinh sản.

Lợi ích của trạng thái ngủ chỉ đơn giản là có thêm cơ hội để tồn tại và sinh sản tiếp tục sau khi môi trường được cải thiện. Có thể hiểu là trạng thái ngủ đem lại lợi ích nhiều hơn cái giá phải trả, tuy nhiên cũng nên nhớ rằng, trạng thái ngủ có cả lợi ích và chi phí cho nó. Di cư và phân tán cũng tương tự.

Trạng thái ngủ liên quan đến 2 đặc điểm quan trọng. Thứ nhất là một hay nhiều giai đoạn phát triển của sinh vật không chịu đựng được những điều kiện bất lợi cực đoan. Thứ hai là quá trình đồng bộ hoá các giai đoạn chịu đựng được và không chịu đựng được với các điều kiện bất lợi. Các chiến lược kiểu như vậy có thể là chiến lược *đoán nhận trước được* hoặc *chiến lược hệ quả* (Muller, 1970). Chiến lược đoán nhận trước chỉ có khi biết trước các điều kiện bất lợi, ví dụ trong môi trường biến thiên theo mùa và sinh vật sẽ tìm cách thích ứng với sự biến thiên của môi trường đó. Trạng thái ngủ định trước (thường được coi là hiện tượng đình dục hay ngủ đông ở động vật) thường được gọi là “trạng thái ngủ bẩm sinh” ở động vật hoặc

“trạng thái ngủ sơ cấp” ở thực vật (Harper, 1977). Ngược lại, chiến lược hệ quả xảy ra như là kết quả trực tiếp của điều kiện bất lợi. Trạng thái ngủ hệ quả (hay “trạng thái ngủ thứ cấp”) có thể là bị cưỡng bức hay gây tạo (Harper, 1977). Tuy nhiên, phải chú ý rằng, những khác biệt đó chỉ là tương đối và có các trường hợp trung gian không tuân theo một cách chính xác sự phân loại này. Trạng thái ngủ được nghiên cứu nhiều ở côn trùng và các kết quả nghiên cứu cho thấy nó xảy ra ở mọi giai đoạn phát triển và ở nhiều đại diện của lớp động vật này, tuy mức độ có khác nhau. Ví dụ điển hình là châu chấu *Chorthippus brunneus*. Loài này có tuổi thọ một năm và trải qua trạng thái ngủ đông bắt buộc ở giai đoạn trứng khi phải chịu điều kiện lạnh lẽo của mùa đông phương bắc. Giá lạnh này có thể nhanh chóng giết chết ấu trùng và cả con trưởng thành. Theo định nghĩa, ngủ đông cưỡng bức là có thể đoán nhận được, song để gia tăng sự đồng bộ hoá (nở cùng một lúc) ở trứng, phải cần một thời gian dài (trong vòng 5 tuần khi nhiệt độ là 0°C) (Richards và Waloff, 1954) trước khi nó phát triển được. Điều đó đảm bảo cho trứng không bị huỷ hoại bởi giai đoạn ấm bất thường xuất hiện ngắn trong mùa đông rồi lại lạnh kéo dài. Như vậy, loài này cũng giống như nhiều loài khác, đã có một chiến lược tiến hoá thích nghi nhằm nâng mức sống sót trung bình lên tối đa khi trải qua một thời kỳ bất lợi đã biết trước, thậm chí loại bỏ cả khả năng tận dụng những điều kiện có lợi nhưng không ổn định.

Ngủ đông còn thấy ở các loài có hơn một thế hệ trong một năm. Ví dụ ruồi quả *Drosophila obscura* ở Anh trải qua bốn thế hệ một năm và ngủ đông chỉ xảy ra ở một thế hệ (Begon, 1976). Trạng thái ngủ đông không bắt buộc này có nhiều điểm quan trọng giống với ngủ đông bắt buộc: nó cũng là sự thích nghi để tăng tối đa tỷ lệ sống sót trung bình trong giai đoạn bất lợi

(mùa đông) theo mùa đã biết trước. Ngủ đông được các cá thể trưởng thành thực hiện và có khả năng chống chịu được nhờ tuyến sinh dục ngừng phát triển và chất dinh dưỡng được cung cấp từ sự chuyển hoá lượng lớn mỡ dự trữ ở bụng. Tuy nhiên, trong trường hợp này, sự đồng bộ không chỉ đạt được trong thời kỳ ngủ đông mà còn từ trước đó. Những con trưởng thành phản ứng lại với độ dài ngày ngắn vào mùa thu (ở mức độ nào đó còn với nhiệt độ thấp) bằng cách tích mỡ và chuyển sang giai đoạn ngủ đông. Chúng phát triển trở lại khi ngày dài (với nhiệt độ cao) của mùa xuân. Như vậy, giống như nhiều sinh vật khác, *D. obscura* hoàn toàn dựa vào tín hiệu quang chu kỳ mà phát triển theo mùa, đảm bảo cho nó không bị ảnh hưởng lớn bởi điều kiện thời tiết thất thường. Tuy nhiên, cho dù đây là hiện tượng đoán nhận trước được nhưng trạng thái ngủ đông cũng chỉ xảy ra ở những thế hệ buộc phải trải qua các điều kiện bất lợi chứ không phải tất cả các thế hệ của quần thể.

Mặc dù trạng thái ngủ đông hoặc trạng thái ngủ bảm sinh ở thực vật tương tự như ngủ đông ở động vật và cũng thuộc loại đoán nhận trước được nhưng trạng thái ngủ đông bắt buộc của chúng vẫn chưa biết rõ. Có lẽ do rất ít thực vật trải qua vài thế hệ trong một năm ở môi trường biến thiên theo mùa. Trạng thái ngủ đông của hạt rất phổ biến ở cây một năm, mặc dù chúng không phải thực sự là “cây một năm sống vào mùa đông” tức là cây nảy mầm vào cuối mùa hè hoặc vào mùa thu và trải qua mùa đông khi cây đã phát triển hoàn chỉnh.

Những cây lâu năm thường trải qua pha nghỉ (chính xác theo mùa ở những vùng ôn đới nhưng ít chính xác hơn ở các vùng nhiệt đới). Tín hiệu thường là những kích thích theo mùa nhận biết được như quang chu kỳ. Các hạt ở trạng thái nghỉ của nhiều cây lâu năm được kích thích nảy mầm nhờ ánh sáng và ngày dài của mùa xuân. Có lẽ điểm quan trọng nhất của trạng

thái ngủ đông ở thực vật là các hạt do một cây tạo ra nhưng lại có khả năng thích nghi khác nhau về các nhu cầu cho sự nảy mầm. Điều này thấy rõ ở loài *Xanthium* có một đôi hạt, 1 lớn, 1 nhỏ kết hợp với nhau và cùng phát tán ra. Nhu cầu phá vỡ trạng thái nghỉ của 2 loại hạt này thường khác nhau, vì thế mà chúng nảy mầm cách nhau ít nhất 12 tháng. Như vậy, ở đây có chiến lược hỗn hợp để đưa thế hệ đời sau vào hai môi trường khác nhau (Harper, 1977). Ở loài *Rumex crispus*, cũng diễn ra tương tự (Cavers và Harper, 1966). Khi có ánh sáng ổn định và nhiệt độ trong khoảng 10°C - 20°C, hầu hết các hạt từ tất các các cây khác nhau đều nảy mầm. Tuy nhiên, ở chế độ nhiệt khác thì lại có phản ứng rất khác nhau. Như vậy, trong môi trường biến thiên theo mùa nhưng có những điều kiện bất lợi không đoán trước được thì ưu điểm của chiến lược hỗn hợp đã rõ ràng: thực vật đã có một cách chọn lựa khôn ngoan vì chúng không “đổ “ toàn bộ “ trứng” của mình vào cùng một “rọ”.

Trạng thái nghỉ hệ quả, mang tính bắt buộc là chiến lược ít đòi hỏi sự tiên đoán hơn so với trạng thái nghỉ đoán nhận được trước. Tuy nhiên, nó lại thường xảy ra ở môi trường không đoán nhận được trước hoặc rất hay gặp ở môi trường biến thiên theo mùa có mức độ bất lợi không biết trước. Trong những hoàn cảnh như vậy, việc ứng phó với điều kiện bất lợi sau khi các điều kiện đó xuất hiện chắc chắn sẽ không thuận lợi. Tuy nhiên, điều này có thể khắc phục nhờ các ưu thế:

Phản ứng được một cách tức thời khi có những điều kiện có lợi;

Chỉ chuyển sang trạng thái nghỉ nếu các điều kiện bất lợi xuất hiện.

Khi đi trú đông, sau pha chuẩn bị bắt buộc, nhiều loài thú đã làm như vậy trong việc phản ứng lại với các điều kiện bất lợi

của môi trường. Để tự bảo vệ, chúng thực hiện trú đông nhằm chi phí năng lượng ít nhất nhưng định kỳ rời nơi trú để nhận biết môi trường và bỏ qua trạng thái ngủ đông bất cứ khi nào điều kiện bất lợi không còn (Precht và cộng sự, 1973).

Tương tự như vậy, nhiều loài côn trùng như *Drosophila subobscura* (một loài gần gũi của loài ngủ đông *D. obscura*) chỉ chuyển sang giai đoạn ngừng phát triển trong thời tiết lạnh còn khi nhiệt độ tăng, chúng phát triển trở lại (Begon, 1976). Các hạt cây cũng vậy, chúng chuyển sang trạng thái nghỉ bắt buộc khi không có đủ điều kiện cần thiết để nảy mầm hoặc để cây non mới nảy mầm phát triển (Harper, 1977).

Ngoài ra, một số loài thực vật biểu hiện chiến lược hệ quả theo cách phức tạp hơn, được gọi là trạng thái nghỉ gây tạo (Harper, 1977). Bằng cách phối hợp các thí nghiệm thực địa và trong phòng thí nghiệm, Wesson và Wareing (1969) đã phát hiện thấy rằng ánh sáng chỉ cần thiết cho hạt của một số loài thực vật để nảy mầm khi chúng bị vùi lấp lúc gieo (đó là trạng thái nghỉ bắt buộc) chứ không phải khi hạt còn tươi. Hơn nữa, thời gian nghỉ phụ thuộc vào độ sâu khi gieo hạt và lượng nước của môi trường. Theo thuật ngữ chiến lược thì hiện tượng này rõ ràng là sự ứng phó hệ quả với môi trường không nhận biết trước được nhưng nó hàm chứa sự phân biệt giữa tín hiệu nghỉ (ở đây là bị vùi lấp khi gieo) và tín hiệu kích thích nảy mầm (ánh sáng).

3.2.2. Sự di cư và phân tán

Có một mối liên quan rất chặt chẽ giữa sự di cư hoặc chiến lược phân tán với môi trường không đồng nhất, đặc biệt là các môi trường không ổn định hoặc biến đổi bất thường. Điều này thể hiện rõ ở nhiều loài côn trùng qua số liệu trong bảng 3.3 (Johnson, 1969). Một số loài chim có khả năng bay xa chiếm cứ

trước được những nơi định cư mới trên các hòn đảo nhưng sau đó buộc phải bỏ đi nơi khác vì không cạnh tranh được với những con đến muộn hơn (Diamond, 1973). Ở những cây sống ký sinh, hạt của chúng nhỏ và nhiều, khi phân tán nhờ gió đã tìm được những cây chủ mới không định trước được (Harper, 1977).

Sự di cư đường dài thể hiện ở những môi trường biến thiên theo mùa và gặp ở nhiều loài chim. Hiện tượng này có thể coi như một dạng của trạng thái nghỉ biết trước. Nhiều loài di chuyển đến những vùng có ngày dài hơn ở gần cực Trái Đất vào mùa hè và trở lại những vùng ấm áp hơn ở xích đạo vào mùa đông. Ví dụ, trung bình cứ 4 năm 1 lần, loài cú tuyết di cư từ Bắc Cực đến miền bắc nước Mỹ và lân cận Canada để tránh sự thiếu con mồi vào mùa đông tại nơi định cư ở vùng cực (Gross, 1947).

Nhiều nghiên cứu ở thực vật đã cho thấy rằng ở những môi trường ổn định (có thể dự đoán trước) và môi trường liên tục, số lượng cá thể cùng với khoảng cách di cư hay phân tán có tầm quan trọng rất lớn. Điều này thấy rõ ở những cây không dùng động vật làm tác nhân phân tán. Khi phát tán, xu hướng chung là càng xa cây bố mẹ thì mật độ hạt phân tán càng ít nhưng ở vùng lân cận (không cách xa nhưng cũng không quá gần) cây bố mẹ lại có xu hướng ngược lại. Như vậy, chúng vãi hạt ở những nơi dường như là có lợi: gần cây bố mẹ, nơi có điều kiện sống phù hợp đối với chúng. Nhưng chúng cũng tránh những nơi quá chật chội : ngay sát cây mẹ. Như vậy, chiến lược này là một sự thoả hiệp giữa việc phân bố ở những nơi vốn dĩ đã thích nghi với việc tránh sự cạnh tranh gay gắt trong nội bộ loài.

Bảng 3.3 . Mối liên quan giữa số loài côn trùng có hay không có khả năng di cư (hoặc bay) và tính ổn định hay tạm thời của nơi sống (Theo Johnson 1969)

Loài	Nơi sống lâu dài	Nơi sống tạm thời
Các loài <i>Anisoptera</i> (ở nước Anh)		
- Tổng số loài	20	23
- Di cư hay di cư không thường xuyên	6	13
Các loài <i>Macrolepidoptera</i> (ở nước Anh)		
- Tổng số loài	594	181
- Di cư	14	42
Các loài bọ cánh cứng sống ở nước (ở Anh)		
- Tổng số loài	52	127
- Có khả năng bay	13	81
- Không có khả năng bay	20	9
- Có khả năng bay không ổn định	19	37

Ghi chú: Nơi sống ổn định và lâu dài là: hồ, sông, suối, kênh, rừng cây, trảng cây bụi, đầm nước mặn. Nơi sống tạm thời là: ao, vũng, mương rãnh, cây một năm, cây lâu năm nhưng không phải ở pha cao đỉnh của diễn thế, đất trồng trọt).

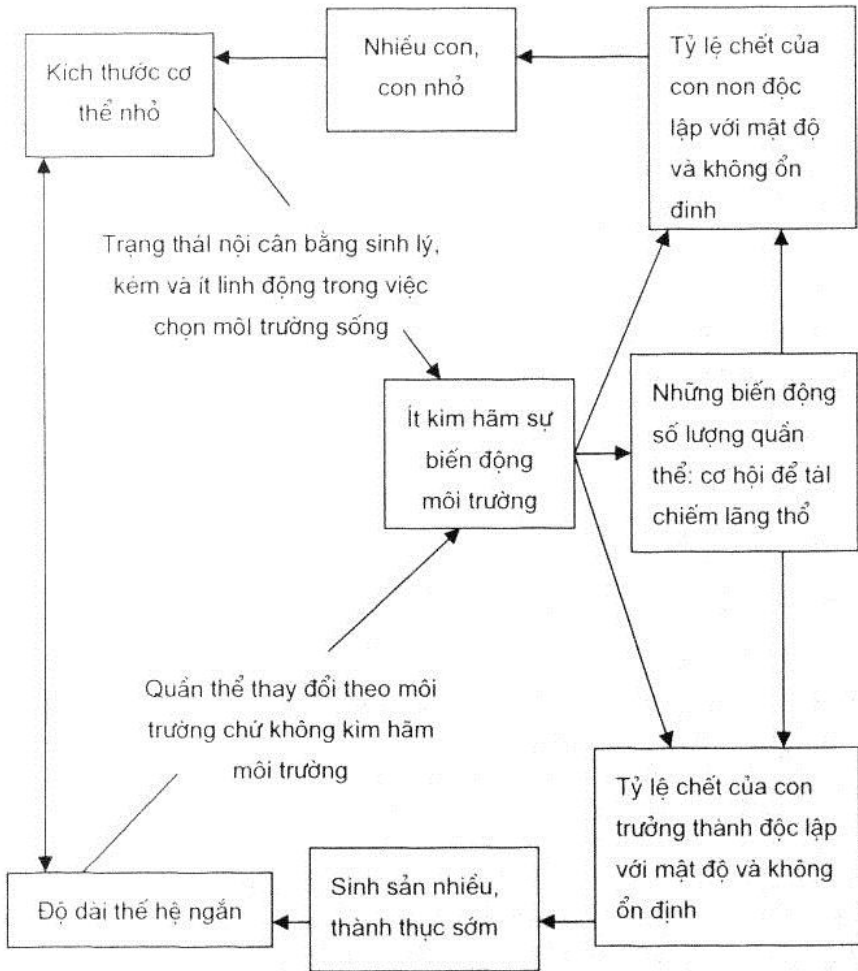
3.3. CÁC KIỂU CHỌN LỌC “r” VÀ “K”

Sự ngủ đông, trạng thái nghỉ, sự phân tán và di cư đều là những chiến lược quan trọng. Tuy nhiên, đặc điểm nổi trội nhất trong việc nghiên cứu chiến lược tồn tại và phát triển trong chu

kỳ sống của quần thể là xu thế phân chia đặc tính môi trường và các đặc tính thích nghi có liên quan của quần thể thành hai kiểu trái ngược nhau: “r” và “K”. Những chữ này là các thông số của một phương trình sinh trưởng *logistic* (mục 2.4). Các thông số này chỉ ra rằng các cá thể chọn lọc kiểu “r” có chiến lược tối đa hoá tính thích ứng (*fitness*) bằng cách sinh sản nhanh trong môi trường có nguồn sống dồi dào (nghĩa là chúng có giá trị r cao) trong khi các cá thể chọn lọc kiểu “K” lại tối đa hoá tính thích ứng bằng cách góp phần để duy trì quần thể gần với dung lượng cho phép của môi trường. Mặc dù cách phân làm hai đơn giản như vậy không phải đã hoàn toàn thoả đáng đối với thế giới tự nhiên nhưng cách phân loại này đã được chấp nhận.

Từ cách nhìn nhận môi trường phải được xem xét từ quan điểm chính của sinh vật, chúng ta có thể bắt đầu bằng cách xem xét chi tiết hơn nguyên nhân dẫn đến chọn lọc theo kiểu r và K .

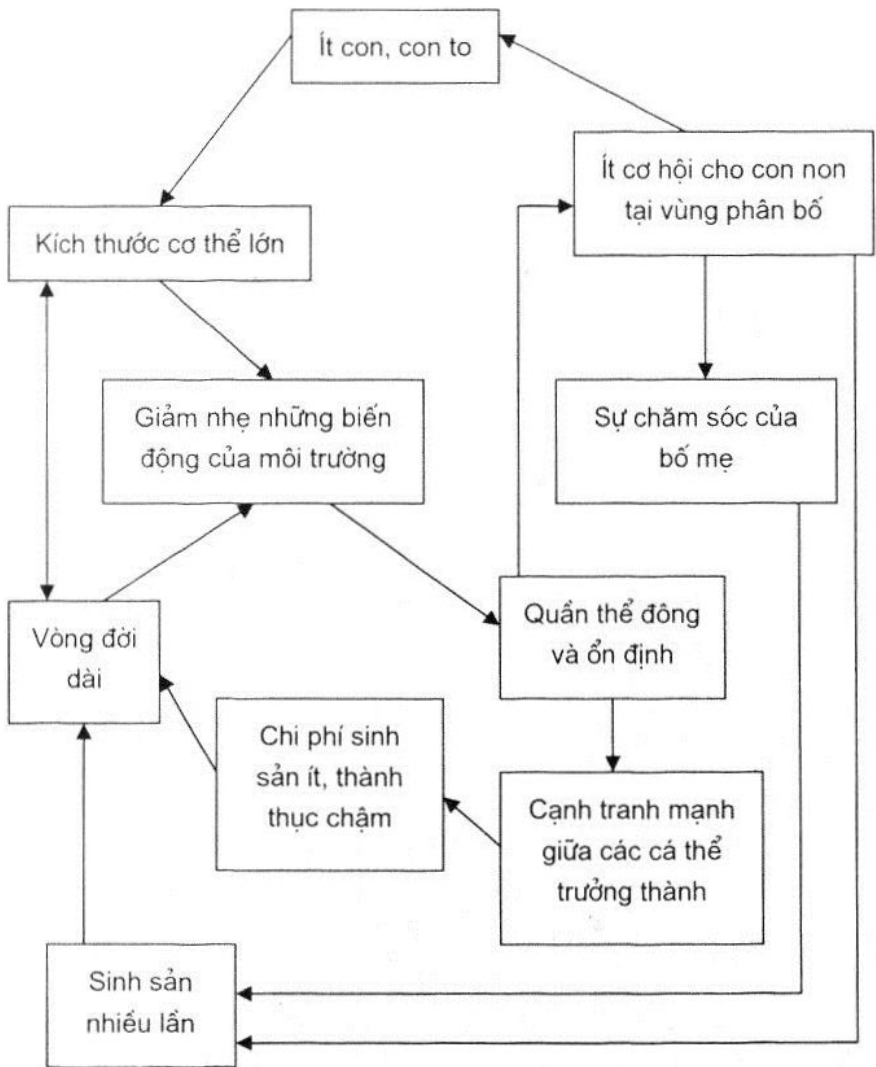
Quần thể chọn lọc kiểu r (Hình 3.1) sống ở môi trường hoặc là không dự báo trước được theo thời gian, hoặc là không ổn định (qua “con mắt” của chính sinh vật) và do đó, môi trường có sự biến động mạnh.



Hình 3.1. Chuỗi nguyên nhân dẫn đến các cá thể chọn lọc theo kiểu r ở những môi trường sinh ra kiểu chọn lọc r (Begon và Mortimer, 1988. Sửa đổi từ sơ đồ của Horn, 1978)

Kết quả là bản thân quần thể cũng biến động mạnh về kích thước (hoặc trong phạm vi nơi phân bố hoặc do kết quả của sự tái chiếm lãnh địa), tốc độ chết của con trưởng thành, con non là không thể dự báo trước và thường độc lập với mật độ. Vì tỷ lệ chết non độc lập với mật độ nên chọn lọc có xu thế nghiêng về sự sinh sản nhiều con nhỏ chứ không phải là vài con to. Điều này là để tỷ lệ sống sót không thay đổi vì số lượng cá thể sống sót tăng theo số lượng được sinh ra. Đến lượt mình, các con non kích thước nhỏ sẽ phát triển thành con trưởng thành có kích thước nhỏ. Trong khi đó, tỷ lệ chết độc lập mật độ ở những con trưởng thành lại có xu thế nghiêng về hiện tượng sinh sản sớm và nhiều (với sức sinh sản cao) vì lúc này nếu cố gắng để sinh trưởng sẽ phải đối mặt với thảm họa nhưng sự cố gắng để sinh sản nhiều lại dẫn đến vòng đời ngắn và độ dài thế hệ ngắn. Ngoài ra, hình 3.1 còn cho thấy cả kích thước có thể nhỏ và độ dài thế hệ ngắn đều ảnh hưởng đến khả năng thích nghi của chúng với môi trường biến động và các yếu tố khác cho nên kiểu ảnh hưởng như vậy có dạng khép kín và áp lực chọn lọc tự nhiên nghiêng về các cá thể có kiểu chọn lọc r với các đặc điểm như: thành thực sớm, nhiều con, con nhỏ, sinh sản nhiều, vòng đời ngắn.

Ngược lại, các quần thể chọn lọc kiểu K (Hình 3.2) sống ở những nơi có điều kiện môi trường hoặc ổn định, hoặc có thể dự báo trước được theo thời gian về những biến thiên theo mùa. Do vậy, loại quần thể này ít gặp trong môi trường biến động một cách ngẫu nhiên.



Hình 3.2. Chuỗi nguyên nhân dẫn đến các cá thể chọn lọc theo kiểu K trong môi trường chọn lọc kiểu K (Begon và Mortimer, 1988. Sửa đổi từ sơ đồ của Horn, 1978)

Kết quả là quần thể đạt tới một kích thước gần như ổn định mà trong đó có sự cạnh tranh phụ thuộc mật độ mạnh mẽ giữa các cá thể trưởng thành và ít có cơ hội cho các cá thể non trở thành những thành viên mới trong môi trường như vậy. Trong sự cạnh tranh mạnh mẽ giữa các cá thể trưởng thành, chọn lọc tự nhiên sẽ thiên về các cá thể cạnh tranh thành công và các cá thể đó sẽ giành nhiều nguồn lực để tự duy trì và sinh trưởng và do vậy ít quan tâm đến sinh sản và chăm thành thực. Theo hướng như vậy, các cá thể non không đủ sức cạnh tranh trong cạnh tranh phụ thuộc mật độ cũng là một đảm bảo để các cá thể cạnh tranh thành công nhất sống sót. Như vậy, sự sinh sản một số ít cá thể to sẽ được ưu tiên (dẫn đến tạo ra các con trưởng thành lớn) và được bố mẹ chăm sóc kỹ. Hơn nữa, sự cần thiết được bố mẹ chăm sóc cùng với sự cần thiết giảm hiệu quả cạnh tranh phụ thuộc mật độ đối với con non sẽ làm cho quá trình sinh sản của chúng kéo dài. Kiểu sinh sản nhiều lần trong đời cùng với sinh sản ít dẫn đến vòng đời của sinh vật và độ dài thế hệ dài hơn. Những đặc tính này khi phối hợp với kích thước lớn sẽ tạo ra những ảnh hưởng qua lại giữa sinh vật và môi trường, làm giảm nhẹ những biến động của cả quần thể và môi trường. Một lần nữa, chu trình được khép kín. Trường hợp này, các cá thể chọn lọc kiểu K có sự thành thực chậm, ít con non và con non to, kích thước lớn, ít chi phí cho sinh sản, vòng đời dài, sinh sản nhiều lần và chăm sóc con non.

Mặc dù được phân ra hai kiểu chọn lọc nhưng chúng lại có quan hệ với nhau. Các điều kiện môi trường của mọi nơi sống luôn biến động và đều dẫn đến sự biến thiên ngẫu nhiên về tốc độ chết nhưng chúng khác biệt nhau ở chỗ, tỷ lệ chết non (hay "tỷ lệ chết trẻ" được gán cho những cái chết trước khi trở thành các cá thể sống tự lập trong quần thể và có tiềm năng cạnh

tranh với các cá thể trưởng thành) hay tỷ lệ chết ở cá thể trưởng thành bị ảnh hưởng mạnh nhất. Tác động chủ yếu lên tỷ lệ chết non là đặc tính của kiểu chọn lọc K còn ngược lại sẽ là đặc tính của kiểu chọn lọc r. Mặc dù hiện tượng chết không dự đoán được trước của các cá thể trưởng thành là đặc điểm phân biệt chính của môi trường chọn lọc theo kiểu r nhưng tỷ lệ chết non biến động lại đơn thuần chỉ là sự pha trộn tính không ổn định với tỷ lệ chết cao của những con non chưa hoàn chỉnh trong một môi trường chọn lọc theo kiểu K. Từ hai sơ đồ minh họa mối liên hệ ngược nhân quả theo mạch kín ở trên, chúng ta có thể nhận thấy rằng môi trường kiểu r (hoặc K) sẽ dẫn đến chiến lược r (hoặc K) để rồi tiếp theo đó càng làm cho môi trường trở nên mang tính chọn lọc theo kiểu r (hoặc K) nhiều hơn. Tuy môi trường chọn lọc r hay K có thể dẫn đến việc hình thành các tính trạng r hay K nhưng không có nghĩa là các tính trạng đó là kết quả duy nhất của môi trường r hay K.

Các thành phần của chiến lược tồn tại và phát triển trong chu kỳ sống của quần thể rất khó định lượng vì 2 lý do. Thứ nhất, sinh sản được thực hiện trong thời gian dài và hiệu suất sử dụng năng lượng trong quá trình này lại không giống nhau. Ngoài ra, ở nhiều động vật, các quá trình này còn bao gồm thêm một yếu tố quan trọng là tập tính “khoe mẽ”. Do vậy, khó mà đo lường được các “chi phí” một cách tuyệt đối. Thứ hai là nếu chỉ quan tâm về kích thước, chẳng hạn khi lấy những con ngỗng non to lớn để so sánh với những con ốc sên con bé nhỏ thì điều so sánh ấy cũng chẳng nói gì với chúng ta về tính “r” hay tính “K”.

Nói cách khác, những nghiên cứu về các chiến lược trong chu kỳ sống của quần thể phải được tiến hành trên những sinh vật cùng loại và vì không thể đo lường chính xác một cách tuyệt đối nên phải dùng cách so sánh. Vì các loài sinh vật trên Trái

Đất rất đa dạng và chúng lại thích ứng rất khác nhau đối với những môi trường sống rất khác nhau nên khó mà so sánh về lượng nhưng có thể so sánh về chất. Trong thực tế, nếu chúng ta so sánh hai hay nhiều loài (hoặc quần thể), chúng ta chỉ có thể biết loài nào mang tính “r” nhiều hơn hay “K” nhiều hơn so với loài khác.

Tóm lại, chiến lược tồn tại và phát triển trong chu kỳ sống của quần thể là cách phản ứng thích nghi riêng của sinh vật đối với toàn bộ môi trường của nó.