

CHƯƠNG 4

MỐI QUAN HỆ GIỮA CÁC LOÀI VÀ CẠNH TRANH KHÁC LOÀI

4.1. CẤU TRÚC VÀ ĐẶC TRƯNG CƠ BẢN CỦA QUẦN XÃ

4.1.1. Đại cương về quần xã

Quần xã sinh vật (*Biological Community*) là một hệ thống sinh học, bao gồm các quần thể của các loài khác nhau, phân bố trong một sinh cảnh xác định (*Biotop* hay *Ecotop*), ở một thời điểm nhất định. Chúng tương tác với nhau và với môi trường trong mối quan hệ chu chuyển vật chất và biến đổi năng lượng. Ví dụ, tập hợp các sinh vật sống ở Hồ Tây vào năm 1998.

Tên của quần xã thường mang tên sinh cảnh (quần xã sinh vật vùng triều, quần xã rạn san hô...), tên loài hoặc nhóm loài ưu thế (quần xã đồng cỏ, quần xã rừng thông...) hay được gọi theo dạng sống (quần xã sinh vật nổi, quần xã sinh vật đáy). Không phải lúc nào tất cả các quần thể trong quần xã cũng đều

là đối tượng được nghiên cứu mà chỉ một số quần thể thuộc một nhóm phân loại nào đó hoặc thuộc một dạng sống nào đó. Ví dụ, nghiên cứu về quần xã sinh vật nổi hay sinh vật đáy, quần xã thực vật hay quần xã động vật, quần xã cá v.v...

Các yếu tố của một quần xã này thường xâm nhập vào những quần xã bên cạnh và ngược lại, làm cho ranh giới giữa các quần xã riêng biệt không rõ ràng, kèm theo là sự xuất hiện của một số vùng chuyển tiếp, tạo nên quần xã sinh thái đệm hay quần xã chuyển tiếp (*Ecoton*). Ví dụ, khu vực giữa rừng và đồng cỏ, vùng chuyển tiếp giữa nền đáy mềm và nền đáy cứng ở biển. Đây là vùng giáp ranh khá rộng nhưng luôn luôn hẹp hơn diện tích của các quần xã kế cận. Quần xã chuyển tiếp thường đa dạng (số lượng loài) và phong phú (mật độ quần thể) hơn so với quần xã kế cận. Khuynh hướng tăng cao về sự đa dạng và mật độ của cư dân thuộc các quần xã chuyển tiếp được gọi là “*hiệu ứng biên*”. Các sinh cảnh tiếp xúc càng khác nhau thì điều kiện sống trong vùng chuyển tiếp càng đa dạng và hiệu ứng biên càng tăng.

Quần xã có mức tổ chức cao hơn quần thể. Tính toàn vẹn của nó thể hiện trong sự thống nhất về cấu trúc và chức năng của tổ hợp các quần thể, bởi vậy, sự thay đổi của một thành phần nào trong đó ngay lập tức được phản ánh trong tập tính của toàn hệ thống. Các nút cấu trúc chức năng của quần xã gắn bó với nhau một cách phức tạp bằng các mối liên hệ ngược nhau, bảo tồn hệ thống trong điều kiện môi trường biến động nếu sự biến động không vượt quá giới hạn thích nghi của quần xã.

Cũng như một hệ thống sinh học bất kỳ nào khác, quần xã là tổ hợp các mối quan hệ tương tác. Mối tương tác của các yếu tố cấu trúc riêng biệt phối hợp với nhau, đảm bảo cho toàn hệ thống ổn định tương đối nhờ sự điều chỉnh cường độ của các quá

trình riêng biệt trong quần xã, được thực hiện dưới dạng chu trình vật chất. Để tính độc lập của quần xã được đảm bảo, dung tích vật chất trong quần xã phải được tích lũy cao hơn so với dung tích vật chất trao đổi ngoài. Sự trao đổi chất bên trong quần xã tăng không chỉ một cách tuyệt đối mà cả tương đối khi tăng sinh vật lượng và khi mở rộng không gian sống của quần xã.

Năng lượng đi qua quần xã càng lớn thì tính ổn định của quần xã càng cao. Sự ổn định cũng chính là sự bảo tồn mức độ tổ chức và hoạt động chức năng của quần xã, gồm cả sự thay đổi trạng thái có chu kỳ liên quan với các chu kỳ địa vật lý.

4.1.2. Cấu trúc của quần xã

Cấu trúc của các quần xã có mức độ phức tạp khác nhau, nhất là số lượng các yếu tố trong hệ thống, tính sắp xếp về tỉ lệ và sự phân bố của các yếu tố. Cấu trúc của quần xã được thể hiện qua các đặc tính: thành phần loài và số lượng cá thể của từng loài; sự phân bố theo không gian và nhịp điệu theo thời gian; tổ hợp các mối liên hệ, trước hết là mối quan hệ dinh dưỡng; và diễn thế theo thời gian của quần xã.

4.1.2.1. Thành phần loài và số lượng cá thể từng loài

Quần xã bao gồm một số loài mà số loài được thể hiện bằng số lượng cá thể của các quần thể. Số lượng loài và số lượng cá thể (hay sinh vật lượng hay một chỉ số nào khác) đặc trưng cho cấu trúc về thành phần loài của quần xã. Mặc dù trong quần xã gồm nhiều loài song chỉ có một hoặc vài loài chiếm ưu thế về số lượng và sinh vật lượng. Đó là những loài ưu thế (*dominant*). Những loài còn lại gồm loài thứ yếu (*subdominant*) và loài ngẫu nhiên (*unexpected*).

Để đánh giá tính đa dạng loài trong quần xã, đơn giản nhất và cũng thường được dùng phổ biến là đếm số loài. Tuy nhiên, có hai nhược điểm chính trong việc dùng số loài để xác định tính đa dạng là bỏ qua mật độ các loài và kết quả đếm số loài phụ thuộc vào kích thước mẫu. Ở nhiều nhóm sinh vật, thường khó mà thu mẫu và đếm đầy đủ số loài của quần xã. Để giải quyết vấn đề này, các nhà sinh thái học đã đề xuất nhiều chỉ số đa dạng khác nhau. Các chỉ số này không chỉ giúp đánh giá được hiện trạng đa dạng sinh vật và quan trắc biến động của nó trong từng quần xã mà còn giúp cho việc so sánh, đối chiếu tính đa dạng theo thời gian và không gian dựa trên các mẫu thu ngẫu nhiên từ quần xã. Các chỉ số đa dạng này thuộc vào hai khuynh hướng khác nhau: phân bố thống kê về mật độ tương đối của các loài và sử dụng lý thuyết thông tin để phân tích tổ chức bậc quần xã. Trong mỗi loại tiếp cận, có một số chỉ số đa dạng được đề xuất nhưng thường được sử dụng rộng rãi là chỉ số đa dạng Fisher và chỉ số phong phú Margalef (thuộc tiếp cận phân bố thống kê); chỉ số Shannon -Weiner và chỉ số Simpson (thuộc tiếp cận lý thuyết thông tin).

- Chỉ số đa dạng sinh học của Fisher

Một đặc điểm rất đặc trưng của quần xã là chúng có tương đối ít loài phổ biến nhưng lại gồm một số lượng khá lớn các loài hiếm. Trên cơ sở phân tích một khối lượng lớn các số liệu về số lượng loài và số lượng cá thể ở các quần xã khác nhau, Fisher kết luận rằng các số liệu loại này phù hợp tốt nhất bởi chuỗi logarit:

$$S = \alpha \ln (1 + N/\alpha)$$

Với: S là tổng số loài trong mẫu;

N là tổng số lượng cá thể trong mẫu;

α là chỉ số đa dạng loài của quần xã.

α thấp khi đa dạng loài thấp và ngược lại. Fisher cho rằng chỉ số α không phụ thuộc vào kích thước mẫu. Đây chính là thuộc tính rất quan trọng của bất kỳ chỉ số đa dạng nào mà chúng ta muốn sử dụng để đánh giá tổ chức bậc quần xã. Các nhà sinh thái học cho rằng có thể sử dụng chỉ số α để so sánh sự đa dạng giữa các nghiên cứu khác nhau ở các khu vực và thời gian khác nhau. Hơn nữa, việc tính chỉ số α chỉ phụ thuộc vào số loài và số lượng cá thể có trong mẫu mà số liệu này được tích lũy khá nhiều trong các nghiên cứu khác nhau.

Một ưu điểm khác của phân bố chuỗi logarit (hay phân bố log chuẩn) là nó cho phép ước tính toàn bộ số loài trong quần xã, kể cả các loài hiếm vẫn chưa thu thập được bằng phương pháp ngoại suy. Đây là một đặc tính rất hữu dụng giúp cho việc nghiên cứu các quần xã mà không thể dễ dàng bắt gặp được tất cả các loài trong quần xã đó.

- Chỉ số phong phú loài Margalef

Đây cũng là một chỉ số được sử dụng rộng rãi để xác định tính đa dạng hay độ phong phú về loài. Giống như chỉ số α của Fisher, chỉ số Margalef cũng chỉ cần biết được số loài và số lượng cá thể trong mẫu đại diện của quần xã. Có các loại chỉ số sau:

$$d = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad \text{hay } d = \frac{S}{1000} \quad \text{hay } d = \frac{S-1}{\lg N}$$

Với :

d : Chỉ số đa dạng Margalef;

S : Tổng số loài trong mẫu;

N : Tổng số lượng cá thể trong mẫu.

Hiện nay, người ta thường dùng logarit tự nhiên hơn (tức là $\ln N$), ít dùng $\lg N$.

Ngoài ưu điểm dễ sử dụng để xác định tính đa dạng cho các nhóm sinh vật khác nhau của quần xã, chỉ số H' của Margalef còn được áp dụng để phân loại mức độ ô nhiễm của thủy vực.

- Chỉ số Shannon - Wiener

Về nguồn gốc, chỉ số Shannon - Wiener được đề xuất vào năm 1949 nhằm xác định lượng thông tin hoặc tổng lượng trật tự (hay bất trật tự) có trong một hệ thống. Nó có dạng :

$$H' = - C \sum_{i=1}^s p_i (\log p_i)$$

Thông thường hay đặt $C = 1$ và cơ số logarit được sử dụng phổ biến là 2, e và 10. Tuy nhiên, do xuất phát từ mục tiêu ban đầu là xác định tổng lượng thông tin nên các nhà lý thuyết thông tin thích dùng logarit cơ số 2 (\log_2) hơn vì nó gắn trực tiếp với đơn vị thông tin tính theo bit (số nhị phân).

Sau này, công thức Shannon - Wiener được sử dụng phổ biến trong sinh thái học để tính sự đa dạng trên một cá thể trong một quần xã theo dạng:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i)$$

Hay:

$$H' = - \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

Với:

H' = Chỉ số đa dạng loài hay lượng thông tin trong mẫu (bit/cá thể);

s = Số lượng loài;

$p_i = n_i/N$ (tỷ lệ cá thể của loài i so với số lượng cá thể toàn bộ mẫu):

N = Tổng số lượng cá thể trong toàn bộ mẫu;

n_i = Số lượng cá thể loài i ;

Hai thành phần của sự đa dạng được kết hợp trong hàm Shannon - Weiner là số lượng loài và bình quân của sự phân bố các cá thể giữa các loài. Do vậy, số loài càng cao, chỉ số H' càng cao và sự phân bố các cá thể giữa các loài càng ngang bằng thì cũng gia tăng chỉ số đa dạng loài được xác định qua hàm số Shannon - Weiner. Chỉ số “bình quân” hay “mức đồng đều” của các loài phụ thuộc vào số lượng cá thể phân bố trong chúng.

Thực chất, tính bình quân trái ngược với tính ưu thế của loài. Ví dụ, có 2 hệ thống, mỗi hệ thống gồm 10 loài với 100 cá thể. Nếu xét theo tỷ lệ sự giàu có về loài thì 2 hệ thống này là ngang nhau, tức là:

$$S/N = 10/100 = 10\%$$

Nhưng nếu 2 quần xã giả định này phân bố đối nhau theo 2 thái cực, thì có thể xảy ra 2 trường hợp như sau:

a	91	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
b	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10

Trường hợp (a) mức bình quân là tối thiểu, tính ưu thế là tối đa còn trong trường hợp (b) mức bình quân là tối đa, không có loài ưu thế.

- Chỉ số bình quân (e) của quần xã: được tính bằng công thức Pielou :

$$e = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Ở đây:

H' là chỉ số Shannon - Weiner và S là tổng số loài.

e biến thiên từ 0 đến 1 ($e = 1$ khi tất cả các loài có số lượng cá thể bằng nhau).

- Chỉ số ưu thế và chỉ số đa dạng Simpson

Chỉ số ưu thế có thể biểu diễn bởi giá trị phần trăm theo số lượng, sinh vật lượng hoặc một chỉ số khác của các loài trong quần xã. Loài ưu thế thể hiện vai trò lớn của mình trong sự chuyển hoá năng lượng và thường quyết định chiều hướng phát triển của quần xã. Mỗi một quần xã đều có đường cong ưu thế đặc trưng của mình.

Không phải tất cả các loài ưu thế đều đóng vai trò như nhau trong quần xã. Trong chúng có thể gặp loài trụ cột (*edificator*) mà trong đời sống của mình, loài này làm cho môi trường biến đổi mạnh nhất và do đó gây tác động mạnh lên những loài còn lại. Nếu ở trên cạn, các loài trụ cột là thực vật thì ở thủy sinh vật là san hô. Chúng phát triển tạo nên giá thể sống cho nhiều loài khác. Những quần xã càng giàu về số lượng loài thì phần đóng góp cho quần xã của loài ưu thế càng cao. Trong vùng phân bố của một quần xã, đôi khi còn gặp sự "quần hợp" tức là các nhóm loài tương tác với nhau mạnh hơn so với những loài khác. Trong những trường hợp đặc biệt, quần xã được cấu tạo từ n loài có thể chỉ thể hiện một "quần hợp". Các "quần hợp" được tách ra theo vi sinh cảnh, theo đặc tính của thức ăn v.v...

Trên cơ sở lý thuyết xác suất, năm 1949, Simpson đã đề xuất một chỉ số để tính độ tập trung (*concentration*) hay tính ưu thế (*dominance*) của quần xã:

$$C = \sum \left(\frac{n_i}{N} \right)^2$$

Hoặc:
$$C = \sum n_i \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right]$$

Với:

C - Chỉ số của loài ưu thế;

n_i - Lượng giá trị của loài i (số lượng cá thể hay sinh vật lượng);

N - Tổng lượng giá trị của các loài trong quần xã (số lượng hay sinh vật lượng).

Sau đó, công thức này đã được biến đổi để tính sự đa dạng của quần xã như sau:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (p_i)^2$$

Với: D là chỉ số đa dạng Simpson;

p_i là tỷ lệ cá thể loài i trên tổng số các cá thể ($p_i = n_i / N$);

S là tổng số loài;

D biến thiên từ 0 đến $(1 - 1/S)$.

Theo Pielou (1977), chỉ số Simpson và chỉ số Shannon - Weiner có quan hệ gần gũi với nhau và thuộc cùng một loại tiếp cận nhưng chỉ số H hữu dụng hơn chỉ số D về mặt sinh thái học. Mặt khác, giống như chỉ số H', chỉ số D tính được khi biết số loài và số cá thể riêng cho từng loài.

Krebs (1972) cho rằng trong thực hành, việc sử dụng chỉ số đa dạng nào trong các chỉ số khác nhau thường dùng trong sinh thái (α , d, H', D) là không quan trọng, miễn là nếu chỉ số sử dụng kết hợp được hai đại lượng: số lượng loài và mật độ tương đối các loài thì chỉ số đó đã tóm lược được hầu hết thông tin về đa dạng sinh học.

Các chỉ số đa dạng cho phép so sánh các quần xã theo sự giàu có về loài và tính bình quân giữa các loài và thể hiện về mặt số lượng các nguyên lý quần xã của A. Thiemanm. Theo ông, trong những điều kiện môi trường thuận lợi, số lượng loài thường tăng nhưng số lượng cá thể của mỗi loài lại giảm. Trong trường hợp như thế, chỉ số về tính đa dạng cao nhất. Khi môi trường bất lợi, số lượng loài trở nên ít nhưng số lượng (sinh vật lượng) của một số loài trong chúng lại rất cao còn một số loài khác lại thấp và chỉ số đa dạng giảm.

Trong quá trình tồn tại và phát triển tính đa dạng về loài của quần xã tăng lên trong một giới hạn nhất định. Những quần xã trẻ, mới hình thành thường nghèo về số lượng loài so với những quần xã trưởng thành và thành phần của nó đồng đều hơn. Trong nhiều trường hợp, ta thấy tính đa dạng về loài giảm khi điều kiện dinh dưỡng của vực nước tăng. Chỉ số Shannon - Weiner đối với Zooplankton của các vực nước nghèo dinh dưỡng thường cao hơn (1,8 - 2,5 bit/đơn vị sinh khối) so với những thủy vực giàu dinh dưỡng (1,4 - 1,7bit/đơn vị sinh khối).

Từ vĩ độ thấp lên vĩ độ cao, thành phần loài của quần xã giảm còn mức độ phong phú của cá thể tăng lên. Do đó, theo hướng này, cấu trúc về loài bị thu hẹp. Cũng đúng như thế trong các thủy vực nhỏ, ví dụ, trong các đầm với một động vật giới có mật độ khá cao nhưng cấu trúc về loài không phức tạp so với các vực nước lớn.

Những nghiên cứu ở Hắc Hải chỉ ra rằng lượng thông tin trên một cá thể (H') trong thành phần *Phytoplankton* và *Zooplankton* tăng lên khi nhiệt độ tăng và do đó, trong mùa hè cao hơn so với các mùa khác. Mối quan hệ nghịch giữa tính đa dạng và sinh vật lượng của *Plankton* biểu hiện rất rõ. Sự thay đổi về lượng thông tin của quần xã được giải thích rằng trong thời kỳ thuận lợi cho sự tồn tại của *Phytoplankton* và *Zooplankton*, số lượng cá thể tăng mạnh hơn số lượng loài. Phù hợp với điều đó, lượng thông tin trên một cá thể (H') giảm.

Trong hồ chứa *Kiston* (Mỹ), lượng thông tin trên một cá thể (H') giảm nhẹ khi mùa đông đến, giảm mạnh vào đầu xuân và liên quan thuận với nhiệt độ nhưng nghịch với hàm lượng oxy. Việc cung cấp các chất dinh dưỡng (*biogene*) làm giảm tính đa dạng về thành phần loài của *Phytoplankton*. Tác dụng nghịch này do sự giảm độ chiếu sáng gây ra. Điều này biểu hiện một điểm chung là lượng thông tin tăng lên khi tác động của các yếu tố giới hạn giảm đi. Rõ ràng rằng H' của *Phytoplankton* và *Zooplankton* ở Bạch Hải vào đầu mùa xuân sinh học được gia tăng khi sinh khối (*biomass*) tăng lên và tăng đồng đều ở tất cả các loài. Nếu vào thời kỳ đỉnh cao của sự phát triển mùa xuân, sự tăng nhanh sinh vật lượng kèm với sự ưu thế của một hay một số loài phổ biến thì chỉ số thông tin của quần xã lại giảm. Ở sông *York* (Mỹ) lại có mối quan hệ thuận giữa số lượng của tảo và tính đa dạng của nó khi đi từ bề mặt xuống đáy. Thông tin trên một cá thể thường giảm mạnh trong các thủy vực bị nhiễm bẩn.

Để so sánh mức độ giống nhau của các quần xã, người ta thường sử dụng chỉ số *Jaccard*, tính theo công thức :

$$K = \frac{c}{a + b + c}$$

Hoặc *Sorenxen*:

$$K = \frac{2c}{a + b}$$

Ở đây: a và b là số loài được phát hiện trong mỗi một quần xã cần so sánh.

c là số lượng loài trùng nhau giữa chúng.

K có giá trị từ 0 đến 1. Giá trị K càng gần 1 thì hai quần xã càng tương tự nhau.

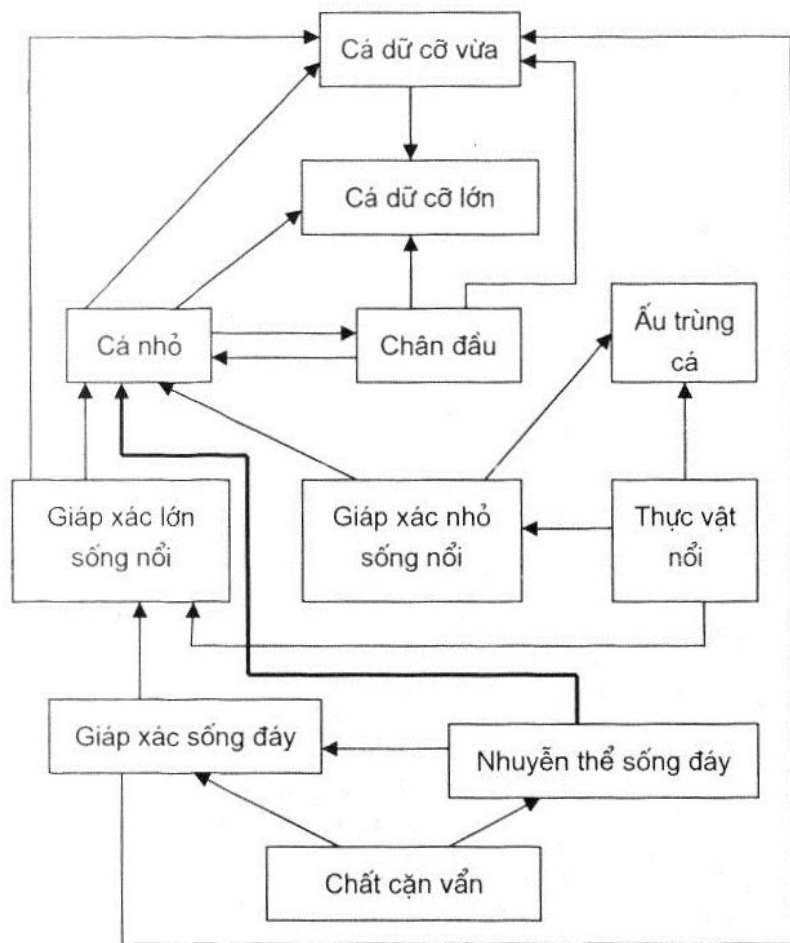
4.1.2.2. Cấu trúc dinh dưỡng

Theo đặc điểm dinh dưỡng, quần xã sinh vật gồm sinh vật sản xuất (*producer*), sinh vật tiêu thụ (*consumer*) và sinh vật phân huỷ (*decomposer*). Bản thân những sinh vật tiêu thụ cũng được coi là những sinh vật phân huỷ cỡ lớn (*macro-decomposer*) còn các vi sinh vật, nấm... là sinh vật phân huỷ cỡ nhỏ (*micro-decomposer*). Các loài sinh vật thuộc các nhóm này có quan hệ với nhau về mặt dinh dưỡng, tạo nên nhiều xích thức ăn (hay chuỗi thức ăn) trong quần xã.

Xích thức ăn là một chuỗi sinh vật kế tiếp nhau về mặt dinh dưỡng mà dọc theo nó, chất hữu cơ của sinh vật sản xuất được chuyển từ một bậc dinh dưỡng này sang một bậc dinh dưỡng khác, có khi tới 5 - 6 mắt xích.

Bậc dinh dưỡng bao gồm một nhóm sinh vật khác nhau về mặt phân loại nhưng cùng sử dụng một loại thức ăn (ăn cỏ, ăn mùn bã, ăn thịt ...) và được coi là một điểm dừng của vật chất, nhờ đó mà các nhóm sinh vật tiếp sau (bậc kế tiếp) có sản phẩm để tiêu thụ.

Tổ hợp các xích thức ăn trong quần xã gọi là lưới thức ăn (Hình 4.1).



Hình 4.1. Xích và lưới thức ăn trong một quần xã sinh vật ở biển (Theo Zenkevithch, 1956)

Trong lưới thức ăn, có thể tách ra xích thức ăn “chăn nuôi” và xích thức ăn “phế liệu”. Xích thức ăn chăn nuôi được khởi đầu bằng nguồn thức ăn thực vật còn xích thức ăn phế liệu được khởi đầu bằng các sản phẩm phân huỷ của sinh vật. Xích phân huỷ (phế liệu) được tạo nên do hoạt động sống của các vi khuẩn, nấm và các vi sinh vật khác khi chúng khoáng hoá các hợp chất hữu cơ. Tất cả các sinh vật tiêu thụ đều sống nhờ vào các sinh vật sản xuất, tức là thực vật trừ một số vi sinh vật có khả năng quang hợp hoặc hoá tổng hợp. Trong lưới thức ăn của các quần xã ở các thuy vực nghèo dinh dưỡng (*Oligotrophic*), chiếm ưu thế là xích thức ăn chăn nuôi vì ít vi sinh vật và xích phân huỷ thường yếu. Xích thức ăn phế liệu ngày càng trở nên ưu thế khi độ dinh dưỡng của vực nước tăng lên. Xích phân huỷ trở thành gần như duy nhất trong quần xã khi ở trong thuy vực thiếu ôxy và giàu chất hữu cơ.

Khi chuyển từ một bậc dinh dưỡng này sang một bậc dinh dưỡng khác, số lượng và sinh vật lượng của các bậc sau giảm đi đáng kể so với các bậc trước kể liên do sự hao hụt của chất hữu cơ. Chính vì lẽ đó, trong quần xã hình thành nên các tháp sinh thái như: tháp số lượng, tháp sinh vật lượng (tháp sinh khối) và tháp năng lượng. Tuy nhiên, không phải bao giờ các tháp sinh thái cũng tuân theo dạng hình tháp điển hình. Do có những sinh vật có kích thước nhỏ nhưng có năng lực tạo nên chất hữu cơ tính trên một đơn vị sinh khối lớn hơn so với những sinh vật có kích thước lớn nên tháp sinh khối không phải lúc nào cũng lớn ở lớp dưới. Chẳng hạn, tảo có sinh khối nhỏ so với các nhóm động vật song vẫn tạo ra lượng hữu cơ lớn đủ nuôi sống một sinh khối lớn của động vật. Tháp số lượng cũng có hiện tượng tương tự. Chẳng hạn, một vật chủ chứa trong mình một lượng lớn vật ký sinh.

Riêng về mặt năng lượng thì tháp luôn luôn ở dạng chuẩn, tức là giảm dần khi chuyển từ sinh vật sản xuất đến sinh vật tiêu thụ ở các bậc cao hơn.

4.1.2.3. Cấu trúc không gian

Cấu trúc không gian của quần xã là sự sắp xếp các cá thể trong vùng phân bố. Nguyên nhân dẫn đến sự phân bố của các cá thể trong quần xã là sự phân bố không đồng đều của các yếu tố sinh thái như: nhiệt độ, độ ẩm, ánh sáng, độ muối, thức ăn... Sự phân bố của chúng có thể theo 2 khuynh hướng : phân bố theo chiều thẳng đứng (tạo nên các lớp hay tầng) và phân bố theo mặt ngang (thường tạo nên các “quần tụ”). Tất nhiên, sự phân bố đó phụ thuộc vào điều kiện sống của môi trường (thức ăn, O_2 , ánh sáng, nồng độ muối...) và vào tập tính của các loài cũng như các dạng sống của chúng.

Trong không gian của bất kỳ vực nước nào, cách phân bố theo các dạng sống cũng tạo nên sự phân lớp của thủy sinh vật như: sinh vật ở màng nước (*neiston*), sinh vật nổi (*plankton*), sinh vật tự bơi (*necton*) và sinh vật đáy (*benthos*). Tuy nhiên, phân bố thẳng đứng đặc trưng đối với *plankton* và *necton* còn phân bố theo mặt phẳng ngang đặc trưng cho sinh vật đáy, nhất là những dạng ít hoặc không vận động.

Trong vùng thềm lục địa, tảo lục, tảo lam tập trung ở lớp trên, xuống sâu là tảo nâu còn tảo đỏ lặn sâu nhất, tuân theo sự tắt dần của ánh sáng.

Ngay ở nền đáy, động vật đáy cũng phân tầng đi vào sâu trong đáy.

Quần xã sinh vật ở các hệ sinh thái trên cạn cũng có sự phân bố theo chiều thẳng đứng khá rõ. Ví dụ, rừng ôn đới

thường có 3 tầng là tầng cây gỗ, tầng cây bụi và tầng cỏ, rêu. Một số quần xã rừng nhiệt đới còn có sự phân bố đến 7 tầng.

3.1.2.4. Nhịp điệu sinh học

Liên quan với sự biến đổi có chu kỳ của ngày và mùa khí hậu (nhiệt độ, độ chiếu sáng) cũng như sự thay đổi có chu kỳ của tuần trăng và thủy triều mà các yếu tố sinh học cũng biến đổi có nhịp điệu, đặc biệt là nhịp điệu sinh sản. Mỗi quần xã thể hiện một nhịp điệu sinh học riêng và mang tính chu kỳ. Nhịp điệu này có thể là nhịp điệu ngày đêm, nhịp điệu mùa, nhịp điệu theo tuần trăng và thủy triều, nhịp điệu có chu kỳ nhiều năm... Nhịp điệu sinh học của quần xã là tổng tất cả các nhịp điệu sinh học của các quần thể cấu trúc nên quần xã. Chúng bao gồm các hoạt động như di cư (kiếm ăn, trú đông, sinh sản), tìm môi, mùa sinh sản, sự đình dục, ngủ đông, ngủ hè, rụng lá...

- Nhịp điệu ngày đêm

Nhịp điệu ngày đêm thường biểu hiện rõ ở các quần xã thủy sinh vật. Ngoài một số ít loài sinh sản vào lúc bình minh hoặc ban ngày liên quan với cường độ chiếu sáng trên mặt nước hoặc trong tầng nước, phần lớn các loài động vật không xương sống ở nước thường sinh sản vào ban đêm, nhất là khoảng nửa đêm về sáng. Điều này dẫn đến sinh vật lượng của động vật nổi ban đêm thường cao hơn ban ngày. Nhịp điệu của thực vật nổi thì ngược lại.

- Nhịp điệu mùa

Chu kỳ mùa ôn đới là thuộc tính của hầu hết quần xã vì ở đây các yếu tố khí hậu rất thay đổi theo mùa. Ví dụ, vào mùa đông, chim di di trú, lá rụng, cấu trúc quần xã thay đổi... Còn ở vùng nhiệt đới, các hiện tượng này ít rõ hơn vì điều kiện nhiệt độ và độ chiếu sáng giữa các mùa ít chênh lệch nhưng nhiều khi

cũng phân biệt được sự sai khác về cấu trúc của quần xã giữa mùa khô và mùa mưa như ở kiểu rừng khộp của Tây Nguyên.

Nhịp điệu sinh sản theo mùa thể hiện rất rõ trong các vùng ôn đới nhưng ít rõ ràng ở vùng nhiệt đới. Nhịp điệu sinh sản theo mùa ở vùng nhiệt đới không phải do nhiệt độ và độ chiếu sáng mà chủ yếu phụ thuộc vào các điều kiện khác như chế độ mực nước (ngập nước hay khô cạn) trong sông, trong đồng, sự ngọt hoá vùng ven bờ và nước tầng mặt ở biển liên quan đến lượng mưa, đặc biệt là hoạt động của gió mùa. Do vậy, vào mùa xuân, hè ở vùng ôn đới, nhiệt độ và độ chiếu sáng tăng, cơ sở thức ăn của thuỷ vực cũng nâng cao, tạo điều kiện cho sự sinh sản của hàng loạt loài và đều sinh sản một lần trong năm. Các thời kỳ còn lại là lúc sinh vật dinh dưỡng, tăng trưởng, tạo sản phẩm sinh dục và trú đông. Ở vùng nhiệt đới, đa số các loài sinh vật sinh sản nhiều đợt và thường để kéo dài, trừ những loài di cư biển sông hay sông biển. Tuy để nhiều đợt song để tránh sự căng thẳng thức ăn ở giai đoạn phát triển sớm, mỗi nhóm động vật cũng sinh sản xen kẽ nhau, trùng với sự phát triển của nguồn thức ăn mà chúng ưa thích. Mỗi lứa đẻ của một loài cũng trùng vào đỉnh cao của sự phát triển của con mồi ở giai đoạn tương ứng.

- Nhịp điệu theo tuần trăng và theo thuỷ triều

Hoạt động của thuỷ triều liên quan với sự vận động của Mặt Trăng quanh Trái Đất. Vận động này gây ra sự dao động mực nước ở vùng biển có thuỷ triều và sự chiếu sáng của Mặt Trăng vào ban đêm. Nhiều loài giáp xác, giun nhiều tơ v.v... sinh sản trùng vào các pha của mặt trăng. Ví dụ, rươi (*Tylorhynchus sinensis*) ở bờ biển đồng bằng Bắc Bộ hàng năm đều sinh sản tập trung vào 2 thời kỳ: tuần trăng thứ 3 của

tháng 9 (âm lịch) và tuần đầu của tháng 10 (âm lịch). Do vậy mới có câu "tháng chín đôi mươi, tháng 10 mồng năm".

Loài rươi *Palolo* sống ở rạn san hô *Fifi* (Thái Bình Dương), mỗi năm chỉ sinh sản một lần vào buổi sáng (0h07') trong tuần trăng thứ tư của tháng 10 và tháng 11. Trước thời điểm đó người dân địa phương có phong tục ăn mừng, ca hát, nhảy múa để đón giờ vớt rươi. Điều rất thú vị là loài rươi này sống ở thêm đáy, khi thành thục, các đốt sau thân chứa đầy trứng hoặc tinh trùng. Đến thời điểm sinh sản, các đốt này đứt khỏi thân, nổi lên mặt nước. Ở đây, chúng mọc đầu và túm tơ giả để bơi lội. Khi trứng chín, các đốt này vỡ tung, phóng các sản phẩm sinh dục vào nước để thụ tinh.

Trứng nở và trải qua các giai đoạn ấu trùng rồi chuyển xuống đáy sống dạng trưởng thành, sau một hoặc vài năm lại sinh sản. Những con bố mẹ còn ở dưới đáy lại tiếp tục hình thành các đốt sinh dục mới cho mùa sinh sản năm sau.

Loài cá *Leuresthes tenuis* (California) lại sinh sản theo thủy triều. Cá bố mẹ chọn ngày triều cực đại, lên tận đỉnh triều. Tại đây, con đực đào hố, con cái đẻ trứng và trứng được thụ tinh. Trứng được vùi trong hốc cát. Những ngày tiếp sau, nước không bao giờ đạt tới đó, trứng được sưởi ấm bởi ánh sáng mặt trời rồi phát triển. Ngày nước cực đại tiếp theo (sau 14 ngày), mực nước cũng vừa đạt tới, trứng đã kịp nở và ấu trùng lại theo nước triều ròng xuống biển ra khơi.

3.1.2.5. Diễn thế sinh thái của quần xã

Diễn thế sinh thái (hay sự tiến hóa) của quần xã được coi là một đặc trưng cơ bản của quần xã về mặt động lực học. Theo dõi một cánh đồng bỏ hoang sau nhiều năm liên tiếp, ta thấy lần lượt xuất hiện lúc đầu có một số loài cỏ mọc, tiếp theo là các loài

cây bụi, sau cùng là các cây gỗ. Sự diễn thế này được bắt đầu bằng quần xã tiên phong, tiếp đến là các quần xã kế tiếp và được kết thúc bằng quần xã đỉnh cực (*climax*). Các quần xã nối tiếp nhau theo một chuỗi các quần xã. Quần xã đỉnh cực bền vững, không thay đổi trong một thời gian khá dài, có khi hàng thế kỷ.

Nếu như quá trình diễn thế bắt đầu từ một vùng đá trọc hay vùng cát trước đó chưa hề có sự sống thì người ta gọi đó là diễn thế sơ cấp (hay diễn thế nguyên sinh) còn nếu như nơi đó dù bắt đầu là một vùng trống nhưng trước đây đã từng có sự sống (ví dụ: một vùng đất hoang hay một nơi trước đây là một cái hồ nhưng sau đó bị bồi lấp hoặc một khu rừng bị cháy trụi sau đó tái sinh trở lại) thì được gọi là diễn thế thứ cấp (hay diễn thế thứ sinh).

Diễn thế sinh thái là một quá trình phát triển theo thứ bậc của quần xã, liên quan đến biến đổi cấu trúc thành phần loài và diễn biến theo hướng xác định nên dự báo được. Các quan điểm truyền thống cho rằng vai trò quan trọng nhất tạo ra diễn thế là các quần xã sinh vật. Trong quá trình diễn thế, các quần xã sinh vật đã làm biến đổi điều kiện vật lý và làm thay đổi điều kiện sống kém hiệu quả đối với chúng thành điều kiện thuận lợi cho các quần xã kế tiếp.

Trong quá trình diễn thế, người ta nhận xét thấy :

+ Một số loài mất đi, một số loài xuất hiện (từ nơi khác phát tán đến), tính đa dạng của quần xã ngày càng tăng.

+ Các loài sống ở quần xã đỉnh cực thường có kích thước lớn, tuổi thọ cao, chu kỳ sống phức tạp, tiềm năng sinh học kém.

+ Tổng sinh khối ngày càng lớn, tỷ số giữa gia tăng sinh khối trên tổng sinh khối ngày càng giảm vì cường độ hô hấp rất lớn.

+ Chuỗi và lưới thức ăn, phân hóa tổ sinh thái ngày càng phức tạp.

+ Vòng tuần hoàn vật chất càng nhanh và càng có hiệu quả.

+ Chiến lược dân số của quần thể thay đổi dần từ kiểu r sang K.

+ Khả năng tự phục hồi cân bằng ngày càng lớn. Tính bền vững càng cao. Chiến lược thích nghi của quần xã đối với các nhân tố sinh thái của môi trường được chuyển từ chiến lược i (quần xã tiên phong) sang chiến lược s (quần xã đỉnh cực).

4.2. MỐI QUAN HỆ TƯƠNG HỖ GIỮA CÁC LOÀI

Các quần xã tự nhiên thường gồm nhiều quần thể của các loài khác nhau và trong nhiều nơi cư trú, những cá thể sống lân cận với một cá thể bất kỳ nào đó có thể không cùng loài với cá thể này. Mặt khác, do quần xã gồm nhiều loài nên mối quan hệ giữa chúng rất phức tạp. Những mối quan hệ này đã được hình thành trong quá trình phát triển và tiến hoá của loài.

Các mối quan hệ giữa các loài trong quần xã có thể là trực tiếp hoặc gián tiếp thông qua các hoạt động sống của chúng. Theo chức năng, các mối quan hệ đó được chia thành các loại:

- Mối quan hệ xuất hiện trong trường hợp khi cá thể của quần thể này làm biến đổi môi trường vật lý của một quần thể khác (ví dụ sự làm thoáng khí hoặc thiếu khí ở thực vật).

- Quan hệ dinh dưỡng: Xuất hiện khi một cá thể loài này sử dụng cơ thể sống, các sản phẩm trao đổi chất hoặc phần còn lại sau khi chết của một loài khác làm thức ăn...

- Quan hệ làm công cụ: Loài này sử dụng loài kia hay phần của xác chết... làm công cụ cho mình (ví dụ: làm nơi cư trú)

- Mỗi quan hệ giao thông: Khi cá thể loài này chuyển chỗ phải nhờ vào loài khác (ví dụ: cá ép bám vào cá khác để di chuyển).

Mặc dù mối quan hệ giữa các loài rất đa dạng nhưng có thể gộp thành 2 nhóm chung: tương tác dương (hội sinh, cộng sinh, hỗ sinh, tiền hợp tác) và tương tác âm (hãm sinh, cạnh tranh, vật dữ và mồi).

Mặc dù quá trình ảnh hưởng qua lại giữa các loài có thể diễn ra theo nhiều cách khác nhau (đánh nhau ở động vật, che bóng ở thực vật...) nhưng nói chung, có 3 loại ảnh hưởng cơ bản:

+ Làm tăng khả năng sống sót, sinh sản và sinh trưởng của loài khác.

+ Làm giảm khả năng sống, sức sinh sản và sinh trưởng của loài khác.

+ Không có ảnh hưởng gì đến loài khác.

Bảng 4.1. Ảnh hưởng của loài 1 (hoặc loài 2) lên khả năng sống, sinh sản và sinh trưởng của loài 2 (hoặc loài 1)

Dạng ảnh hưởng		Ảnh hưởng của loài 1 lên loài 2		
		Tăng	Trung tính	Giảm
Ảnh hưởng của loài 2 lên loài 1	Tăng	++	+O	+ -
	Trung tính	O+	OO	O-
	Giảm	-+	-O	--

Nếu ký hiệu các ảnh hưởng này theo dạng ở bảng 4.1 thì sẽ có 6 hậu quả có thể xảy ra (trừ 3 khả năng trùng nhau về hậu quả và chỉ là đảo ngược vai trò ảnh hưởng của 2 loài), trong đó có 5 loại thể hiện một loài bị ảnh hưởng bởi loài khác.

Mối quan hệ “0 0” là mối quan hệ bằng quan hay mối quan hệ **trung tính** (*neutralism*). Dạng quan hệ này không có tương tác âm, không có mối tương tác trực tiếp. Ví dụ: giáp xác và cá chép, cá trắm cỏ và mè hoa, hổ và cỏ.

Cộng sinh hay **hỗ sinh** (*mutualism*) “+ +” là mối quan hệ có lợi cho cả hai loài. Quan hệ này rất chặt và hai con vật không thể tồn tại độc lập được khi vắng nhau. Trùng roi sống trong ruột mối có men tiêu hoá *xenluloza* thành đường. Trùng roi dùng một phần đường đã phân giải được làm thức ăn nhưng vẫn có đủ đường cho mối. Giun *Bankia setacea* (ăn thực vật) không thể sống được khi trong tuyến riêng của nó (*mycetoxit*) vắng mặt vi khuẩn có khả năng tổng hợp hàng loạt các axit amin không thay thế cho giun (*Trytek* và *Allen*, 1982). Kiến *Pseudomyces ferruginea* cư trú trên cây *Acacia cornigera* (ở Trung Mỹ) dinh dưỡng bằng dịch do cây tiết ra (ở gốc và ngọn lá) nhưng lại bảo vệ cây “chủ” của mình khỏi bị ăn hại bởi các loài côn trùng khác và ngăn ngừa những cây khác sống lân cận cạnh tranh ánh sáng với cây “chủ”. Khi các côn trùng khác đến, kiến tấn công lại và đuổi chúng đi còn khi cành lá của bất cứ cây nào khác vươn tới cây “chủ”, kiến cắn đứt các cành này để cây “chủ” không bị che bóng.

Một số loài còn có khả năng chăm sóc những cá thể thuộc loài hỗ sinh trong của mình. Chẳng hạn, khi mất khả năng dinh dưỡng ngoài, giun *Convoluta roscoffensis* cố bò lên mặt các bãi biển để được chiếu sáng mạnh, giúp cho *Zooxanthes* tổng hợp thức ăn mạnh hơn. Quang hướng động dương là đặc tính của nhiều loài *Foraminifera* hỗ sinh với tảo. Tảo không chỉ cung cấp thức ăn mà còn tạo canxi giúp *Foraminifera* tạo vỏ. Còn một dạng khác mà hậu quả giống như cộng sinh và có thể coi là một biến thể của cộng sinh, đó là **tiền hợp tác** (*pro-cooperative*). Đây là mối quan hệ không bắt buộc giữa hai loài và cả 2 đều có

lợi. Ví dụ, cá con của cá tuyết *Gadus* và cá hổ *Trachiurus* nấp trong xúc tu của *Physostoma*. Tôm *Alpheus* và cua *Tropezia* chung sống với san hô *Pocillopora elegans* và đánh đuổi sao biển khỏi vật chủ của chúng khi con này muốn gặm san hô.

Sự **hội sinh** (*commensalism*) “+ 0” hay một dạng khác có hậu quả tương tự được gọi là sống nhờ (*carpose*). Tất cả các dạng chung sống chỉ có lợi cho một trong hai quần thể mà không gây hại cho đối tác được gọi là sống nhờ. Nếu sống nhờ kèm theo sự dinh dưỡng của một loài này nhờ vào một loài khác nhưng không gây hại cho loài cùng sống được gọi là sự hội sinh.

Mối tương tác này đóng vai trò ít quan trọng hơn so với những mối tương tác khác nhưng rất phổ biến trong các quần xã thủy sinh vật. Dạng sống nhờ phổ biến nhất là động vật sử dụng thực vật bậc cao làm giá bám hoặc tảo sử dụng động vật làm giá bám cho mình. Một số loài động vật còn sử dụng phần còn lại của động vật khác làm nơi cư trú (ví dụ, tôm ký cư sống ở vỏ ốc).

Giáp xác *Serpuliduoła* và *Phabdops* ở trong ống tiêu hoá của giun nhiều tơ *Serpulidae*. Giáp xác ăn chất tiết trên tuyến bì và các cục phân của giun, nhưng không làm hại chủ mình. Nhiều loài động vật thủy sinh thường ẩn nấp hoặc lẩn trốn nhờ các loài động vật khác. Ví dụ, dưới dù của sao biển *Culcita* có rất nhiều giáp xác vào đây ẩn nấp.

Ngược lại với hội sinh là **hãm sinh** (*amensalism*) “- 0”. Trong quan hệ này, tác động của loài này chỉ ảnh hưởng bất lợi đối với một loài khác nhưng chẳng gây hại cho mình và có lợi một cách gián tiếp. Ví dụ, những động vật đáy vỡ thức ăn trên mặt đáy làm đục nước, ảnh hưởng đến sự quang hợp của tảo. Về đêm, do hô hấp của thực vật diễn ra mạnh ở những nơi chúng

tập trung với mật độ cao đã làm giảm điều kiện hô hấp của động vật.

Điển hình cho quan hệ hãm sinh là sản phẩm trao đổi chất của loài này kìm hãm sinh trưởng của loài khác. Ví dụ, nấm sinh ra *Penicilin* ức chế sinh trưởng của vi khuẩn.

Mối quan hệ “+ -” là mối quan hệ giữa vật dữ và con mồi, một bên luôn luôn có lợi còn bên kia luôn bị hại (sẽ được xét riêng trong chương 5).

“- -” là mối quan hệ cạnh tranh khác loài.

4.3. CẠNH TRANH KHÁC LOÀI

Cạnh tranh khác loài là mối quan hệ tương tác âm, mỗi loài đều khiến cho loài kia giảm rõ rệt khả năng sống sót, sức sinh sản và sinh trưởng. Thông thường, bất cứ khi nào 2 loài cạnh tranh với nhau thì cũng sẽ có những điều kiện dẫn tới một loài bị ảnh hưởng mạnh hơn nhiều so với loài kia. Trong trường hợp như vậy, rất khó có thể nhận thấy rõ các ảnh hưởng có hại lên loài cạnh tranh mạnh hơn nhưng thực tế, nó cũng bị gây hại ở mức độ nhất định.

Cạnh tranh khác loài có những đặc điểm chung như sau:

- Cũng tương tự như cạnh tranh cùng loài, cạnh tranh khác loài chỉ xảy ra vì các nguồn sống cung cấp giới hạn, chẳng hạn như: không gian, thức ăn, chất hữu cơ, ánh sáng... và cũng phụ thuộc vào mật độ, vật ăn thịt, vật ký sinh...

- Cạnh tranh khác loài cũng có thể xảy ra giữa những quần thể có quan hệ xa về họ hàng nhưng cạnh tranh gay gắt thường xảy ra giữa các loài có quan hệ họ hàng gần gũi (ví dụ: cùng giống). Bởi vì các loài có họ hàng gần gũi thường có những đặc điểm hình thái và sinh lý giống nhau nên nếu cùng sống trong

một môi trường (cùng nơi ở) thì dễ trùng nhau về ổ sinh thái. Do đó, sự cạnh tranh có ảnh hưởng quyết định đến sự phân bố của các loài có họ hàng gần, đặc biệt là những loài có nhu cầu và tập tính sinh hoạt giống nhau. Trong thiên nhiên, các loài có họ hàng gần và có nhu cầu giống nhau thường sống ở các vùng địa lý khác nhau hoặc tránh sự cạnh tranh với nhau bằng một phương thức sống khác biệt nào đó. Chẳng hạn, có chu kỳ hoạt động ngày đêm khác nhau hay khác nhau về phương thức dinh dưỡng. Ví dụ: ở Anh có 2 loài chim cùng ăn cá, cùng sống và làm tổ trên một khối đá, cùng kiếm ăn trong một vục nước nhưng loài *Phalacrocorax carbo* chủ yếu bắt cá tầng đáy (cá bơn) và các động vật không xương sống ở đáy (tôm) trong khi *P. aristotelis* bắt cá ở tầng nước trên.

- Cạnh tranh không nhất thiết dẫn tới sự loại bỏ một trong 2 loài. Các loài cạnh tranh vẫn có thể cùng tồn tại. Các loài cùng tồn tại này ít nhất khác nhau một mặt nào đó về phương thức sử dụng nguồn sống có giới hạn hoặc có sự phân chia nguồn sống.

Trong ba loài tôm ký cư tại vùng triều, cùng sống ở đảo San Juan, thuộc bang Washington thì *Pagurus hirsutiusculus* thích sống trong các vỏ ốc hình chóp thấp, mỏng và nhẹ và chủ yếu ở vùng trên triều hoặc ở xen với loài tảo nâu *Hedophyllum sessile* mọc trên đá tại vùng dưới triều. Hai loài khác lại thích sống trong các vỏ ốc cao và nặng nhưng loài *Pagurus beringanus* chủ yếu sống ở các vũng tại vùng dưới triều, trong khi *P. granosimanus* chủ yếu sống ở các vũng cạn thuộc vùng trung triều.

Hai loài cạnh tranh cũng cùng tồn tại nếu chúng có sự khác nhau một mặt nào đó về sinh lý, chẳng hạn về tốc độ tăng trưởng. Hai loài cỏ ba lá cùng sống trong một môi trường (cùng

chế độ ánh sáng, nhiệt độ, cùng sống trên một loại đất, ...) nhưng loài *Trifolium repens* tăng trưởng nhanh hơn và đạt tới độ che phủ nhanh hơn còn loài *T. fragiferum* lại có cuống lá dài hơn và lá dựng đứng cao hơn nên có thể vươn lá lên tầng trên nhằm cạnh tranh ánh sáng với loài kia.

- Kết quả cuối cùng của cạnh tranh phụ thuộc vào tốc độ tăng trưởng r . Loài chiến thắng thường có r cao hơn nhiều so với r của loài kia. Nếu r của 2 loài không chênh lệch nhau nhiều thì loài có r cao hơn không phải bao giờ cũng là loài chiến thắng.

Kết quả cạnh tranh còn phụ thuộc vào dung lượng K của mỗi quần thể, mức độ cạnh tranh trong từng loài và mối quan hệ với vật ăn thịt hay vật ký sinh sống trong cùng quần xã.

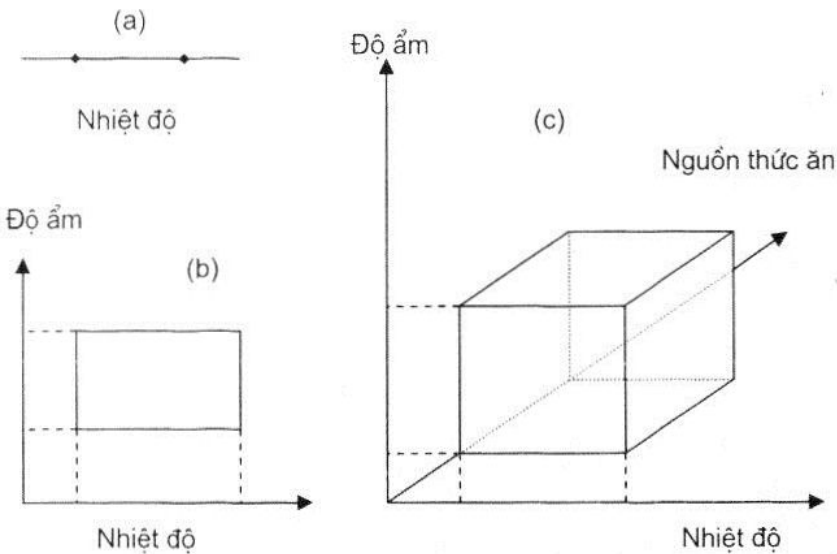
4.4. Ổ SINH THÁI VÀ NGUYÊN TẮC CẠNH TRANH LOẠI TRỪ

4.4.1. Ổ sinh thái (ecological niche)

Mặc dù thuật ngữ “ổ sinh thái” đã được nhắc tới nhiều trong sinh thái học từ lâu nhưng ý nghĩa của nó vẫn còn là vấn đề đang tranh cãi. Quan điểm chung được chấp nhận nhiều nhất hiện nay được bắt nguồn từ quan điểm của Hutchinson (1957).

Để dễ hình dung, trước hết, chúng ta hãy xét một tham số của môi trường là nhiệt độ. Một loài chỉ có khả năng tồn tại và sinh sản trong một khoảng giới hạn của nhiệt độ. Khoảng nhiệt độ này chính là “ổ sinh thái” của loài theo một chiều không gian (sơ đồ a, hình 4.1). Loài này cũng chỉ tồn tại và sinh sản được trong một khoảng độ ẩm có giới hạn nhất định nên nếu ta xét thêm cả tham số độ ẩm thì khi đó, ổ sinh thái của loài trở thành ổ sinh thái có không gian 2 chiều (sơ đồ b, hình 4.1). Nếu

ta cộng thêm một tham số thứ ba của môi trường, ví dụ khoảng giới hạn của nguồn thức ăn thì ổ sinh thái của loài trở thành ổ sinh thái 3 chiều, có dạng khối lập phương, chứa đựng một dung tích xác định (sơ đồ c, hình 4.2).



Hình 4.2. Các ổ sinh thái giả định 1, 2 và 3 chiều (Theo Begon và Mortmer, 1988)

- a) ổ sinh thái 1 chiều (nhiệt độ)
- b) ổ sinh thái 2 chiều (nhiệt độ và độ ẩm)
- c) ổ sinh thái 3 chiều (nhiệt độ, độ ẩm và nguồn thức ăn)

Tuy nhiên, còn nhiều các yếu tố vô sinh và hữu sinh khác trong môi trường ảnh hưởng lên một loài và vì vậy, ổ sinh thái thực tế của một loài không phải chỉ có 3 chiều mà là n chiều. Hutchinson gọi nó là “ổ sinh thái siêu không gian n chiều”.

Như vậy "ổ sinh thái" là một không gian sinh thái mà ở đây, những điều kiện môi trường qui định sự tồn tại lâu dài, không hạn định của các cá thể trong loài.

Đây là ổ sinh thái chung còn ổ sinh thái thành phần là tổng hợp tất cả các yếu tố cần thiết đảm bảo cho hoạt động của một chức năng nào đó của cơ thể. Chẳng hạn, ổ sinh thái dinh dưỡng. Tổ hợp các ổ sinh thái thành phần tạo nên ổ sinh thái chung.

Như vậy, ổ sinh thái khác với nơi sống (*habitat*). Nơi sống là nơi mà sinh vật sinh sống và thường xuất hiện ở đó. Theo Odum (1971) thì nơi sống chỉ ra "địa chỉ" của sinh vật còn ổ sinh thái chỉ ra "nghề nghiệp" của nó. Nói cách khác, ổ sinh thái phải được xác định từ góc độ thích ứng của một loài. Mặc dù cả ổ sinh thái và nơi ở đều được xác định thông qua các yếu tố môi trường nhưng ổ sinh thái là đặc tính của loài còn nơi sống là đặc tính của môi trường nơi mà loài đó sinh sống.

Dựa vào sự có mặt hay vắng mặt một tham số đặc biệt khác của môi trường là cạnh tranh khác loài, Hutchinson còn chia ra ổ sinh thái cơ bản (*fundamental niche*) và ổ sinh thái thực (*real niche*). Ổ sinh thái cơ bản là một không gian lớn nhất mà loài phân bố trong đó khi không có các cá thể cạnh tranh của loài khác. Ổ sinh thái thực chỉ ra một không gian mà sinh vật phân bố trong đó bị hạn chế về mặt sinh học do có mặt các loài cạnh tranh. Chẳng hạn, *Gammarus duebeni* sống "đơn độc" trong vùng nước lợ thuộc bờ biển Anh còn trong thủy vực nước ngọt ở Iceland, loài này phải chung sống cạnh tranh với loài *G. pulex*. Tuy nhiên, cần lưu ý rằng ổ sinh thái thực theo quan điểm Hutchinson vẫn chưa hoàn toàn thực tế trong điều kiện tự nhiên. Ổ sinh thái Hutchinson vẫn chưa bao hàm đầy đủ mối quan hệ giữa loài và môi trường của nó khi các yếu tố này có

ảnh hưởng phối hợp với nhau. Chẳng hạn, hình 4.1c đã coi 3 tham số nhiệt độ, độ ẩm và thức ăn độc lập với nhau khi tác động lên ổ sinh thái của loài.

Sự khác biệt về ổ sinh thái giữa hai loài (hoặc 2 nhóm cá thể của loài) thường được thể hiện bằng các dấu hiệu hình thái, trước hết là bộ máy hàm. Ví dụ, trong rừng ngập mặn, người ta có thể gặp 3 - 4 loài của giống *Uca*, những loài sống trên nền bùn ăn chất vụn hữu cơ còn loài sống trên cát sạch lại nạo ăn các sinh vật sống bám (*Periphyton*) trên các hạt cát nhờ có mút lông hình thìa của bộ máy hàm.

Ở chim, các loài khác nhau về ổ dinh dưỡng thường có chiều dài và bề dày của mỏ khác nhau.

Hutchinson (1957) đã chỉ ra những loài chiếm vị trí giống nhau trong xích thức ăn ở cùng một nơi sống thì kích thước cơ thể thường phải khác nhau hoặc bộ máy dinh dưỡng cũng phải khác nhau tối thiểu 1,3 lần để giảm sự trùng lặp về ổ dinh dưỡng. Do vậy, không chỉ là về đặc tính sinh thái nói chung mà ngay cả về mặt hình thái, hai loài càng gần giống nhau, chúng càng sống tách biệt trong các phần khác nhau của vùng phân bố và ngược lại, càng khác nhau, càng dễ gặp chúng sống chung với nhau. Ví dụ, 2 loài *Hydrobia ulvae* và *H. ventrosa* có kích thước tương ứng là 3,3mm và 3,1mm thì sống cách biệt nhau còn khi 2 loài này có kích thước tương ứng 4,5 và 2,8mm thì chúng lại sống cùng một chỗ (*Fenchel*, 1975).

4.4.2. Nguyên tắc cạnh tranh loại trừ

Kết quả của cạnh tranh khác loài thường rất lớn và được thừa nhận như một cơ chế của chọn lọc tự nhiên đối với sự phân bố của các sinh vật. Cạnh tranh khác loài có thể dẫn tới: hoặc là sự thích nghi tương hỗ giữa các loài, hoặc thay thế loài

này bằng loài khác, hoặc buộc một loài phải chuyển đi sống nơi khác, hoặc chuyển sang loại thức ăn khác. Bằng thực nghiệm và quan sát trong thiên nhiên đã phát hiện thấy rằng, mỗi loài có một ổ sinh thái riêng biệt (cách ly sinh thái). Nếu hai loài cùng có chung một nơi sống mà lại có ổ sinh thái hoàn toàn giống nhau thì không thể tồn tại cùng nhau mà sớm hay muộn, loài này sẽ loại trừ loài kia và một trong hai loài (loài cạnh tranh yếu) sẽ bị tiêu diệt hoặc buộc phải rời bỏ đi nơi khác. Hiện tượng này được Hardin (1960) gọi là “nguyên tắc cạnh tranh loại trừ” hay “quy luật Gause” để ghi công nhà sinh học Nga lần đầu tiên phát hiện ra nguyên tắc này bằng thực nghiệm.

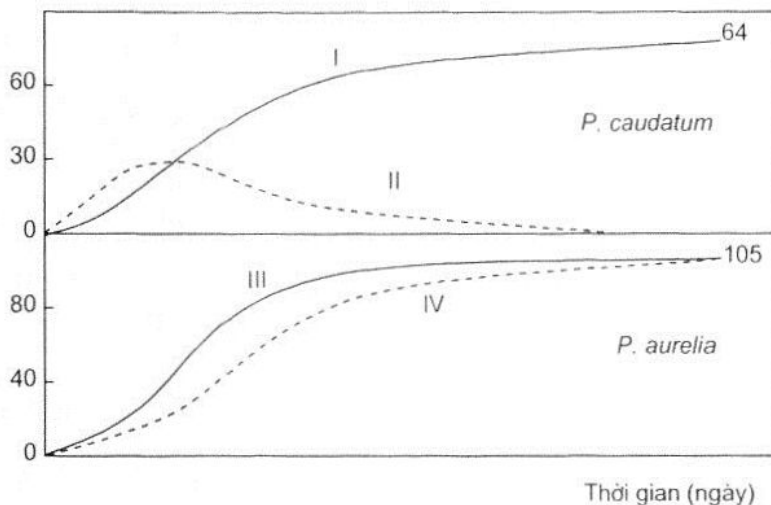
Gause (1934) đã tiến hành nghiên cứu trên đối tượng thí nghiệm là 2 loài nguyên sinh động vật *Paramecium caudatum* và *P. aurelia*. Khi Gause nuôi cách ly từng loài trong môi trường nhân tạo được cung cấp vật mỗi ổn định (bổ sung đều đặn thức ăn là vi khuẩn để duy trì mật độ mỗi ở mức không đổi) thì cả 2 loài đều sinh trưởng theo dạng đường cong chữ S điển hình (I và III, hình 4.3) và sau khi đạt tới dung lượng K, số lượng của cả 2 loài đều duy trì ở mức cân bằng. Nhưng khi ông nuôi chung 2 loài trong cùng một nơi để chúng cạnh tranh với nhau về nguồn thức ăn thì sau 16 ngày đêm, chỉ còn lại *P. aurelia* (đường cong sinh trưởng IV, hình 4.3) còn *P. caudatum* thì bị tiêu diệt (đường cong sinh trưởng II, hình 4.3).

Tuy nhiên trong một thí nghiệm khác, Gause cũng nuôi chung 2 loài có quan hệ gần gũi là *Paramecium caudatum* và *P. bursaria*) trong cùng bể nuôi có các vi cảnh khác nhau thì cả 2 loài cùng tồn tại và sinh trưởng đạt được trạng thái cân bằng bền. Mặc dù 2 loài này đều ăn một loại thức ăn (trùng nhau về ổ dinh dưỡng) nhưng loài *P. bursaria* đã chiếm được một phần không gian mà ở đó, nó vẫn dinh dưỡng nhưng không phải cạnh tranh với loài cạnh tranh mạnh là *P. caudatum*.

Crombie (1947) cũng thu được kết quả tương tự khi tiến hành thí nghiệm trên 2 loài mọt bột khác giống là *Tribolium confusum* và *Oryzaephilus surinamensis*. Hai loài này vẫn duy trì được sinh trưởng ổn định khi nuôi riêng trong các điều kiện khác nhau của phòng thí nghiệm. Nhưng khi được nuôi chung, loài *T. confusum* luôn luôn trừ khử loài *O. surinamensis* do nó có tốc độ sinh sản và sống sót cao hơn. Tuy nhiên, nếu đặt thêm vào trong môi trường nuôi các ống thuỷ tinh nhỏ thì *O. surinamensis* không bị tiêu diệt vì nó có kích thước bé nên chui vào chiếm cứ các ống trong khi *T. confusum* lớn hơn miệng ống nên chỉ sống bên ngoài ống. Trong trường hợp này, cả 2 loài đều có ổ sinh thái thực của riêng mình và sẽ cùng tồn tại.

Như vậy, 2 loài vẫn chung sống khi chúng có điều kiện phân hoá nơi ở. Nói cách khác, 2 loài có thể chung sống với nhau khi có sự trùng lặp về ổ sinh thái không lớn. Khi ổ sinh thái chồng chéo lên nhau càng nhiều thì sự cạnh tranh càng khốc liệt và sẽ có một loài chắc chắn bị loại trừ khi chúng có ổ sinh thái hoàn toàn trùng nhau.

Kích thước quần thể



Hình 4.3. Sự cạnh tranh giữa 2 loài nguyên sinh động vật có ở sinh thái giống nhau

I. *Paramecium caudatum* được nuôi riêng (sinh trưởng dạng chữ S)

II. *Paramecium caudatum* khi nuôi chung (bị tiêu diệt)

III. *Paramecium aurelia* được nuôi riêng (sinh trưởng dạng chữ S)

IV. *Paramecium aurelia* khi nuôi chung (cạnh tranh thắng lợi)

(Theo Gause, 1934; Alle và cộng tác, 1949; dẫn từ Odum, 1971)

Sự chông chéo đáng kể về ổ sinh thái không chỉ là chỉ số cạnh tranh gay gắt mà còn nhanh chóng tạo ra sự chọn lọc tự nhiên trên cơ sở của nguồn thức ăn. Tuy nhiên, chu kỳ sống của

các loài càng gần thì nguyên tắc đấu tranh loại trừ càng ít xuất hiện (ví dụ các loài tảo).

Cạnh tranh khác loài khác với cạnh tranh trong nội bộ loài ở chỗ sự cạnh tranh cùng loài dẫn đến việc mở rộng ổ sinh thái, tăng việc đồng hoá những yếu tố mới của môi trường và tăng cơ sở nguồn sống của chúng. Còn cạnh tranh giữa các loài lại đưa đến sự thu hẹp các ổ sinh thái của chúng. Khi phải sống trong điều kiện khó khăn và phải đương đầu với cạnh tranh gay gắt, mỗi loài có xu hướng quay về điểm cực thuận sinh thái của riêng mình.

4.5. MÔ HÌNH TOÁN VỀ CẠNH TRANH GIỮA HAI QUẦN THỂ

Phương trình (2.8):

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

Biểu thức chứa trong ngoặc biểu thị cho cạnh tranh cùng loài. Nếu 2 quần thể cạnh tranh với nhau thì biểu thức này phải thay bằng một biểu thức khác bao hàm không chỉ cạnh tranh cùng loài mà cả cạnh tranh khác loài.

Ký hiệu số lượng cá thể của loài 1 là N_1 với dung lượng K_1 và tốc độ tăng trưởng r_1 . Tương tự đối với loài 2 là N_2 , K_2 và r_2 .

Giả sử, từng cá thể của loài 2 cũng có hiệu quả ảnh hưởng cạnh tranh khác loài lên loài 1 giống nhau và bằng một cá thể của loài 1 ảnh hưởng lên các cá thể khác trong cùng loài 1 (cạnh tranh cùng loài). Nếu gọi α_{12} là hệ số cạnh tranh của từng cá thể loài 2 lên loài 1 thì ảnh hưởng cạnh tranh tổng cộng lên loài 1 (gồm cả cạnh tranh cùng loài và khác loài) sẽ bằng $[N_1 +$

$(N_2 \cdot \alpha_{12})$]. Thay N trong ngoặc của phương trình (2.8) bằng biểu thức này, ta có phương trình sinh trưởng của quần thể 1 là:

$$dN_1/dt = r_1 N_1 [(K_1 - (N_1 + N_2 \alpha_{12})) / K_1].$$

Hoặc sắp xếp lại sẽ là:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \quad (4.1)$$

Tương tự, phương trình sinh trưởng cho quần thể 2 là:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right) \quad (4.2)$$

với α_{21} là hệ số cạnh tranh của từng cá thể loài 1 lên loài 2

Các phương trình (4.1) và (4.2) là mô hình cơ sở về cạnh tranh giữa hai quần thể (Mô hình Lotka, 1925 và Volterra, 1926). Kết hợp lại, ta có hệ phương trình:

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

Để xác định mức độ cạnh tranh và chiều hướng tăng giảm số lượng của từng quần thể, chúng ta phải lập các đường đẳng khuynh riêng cho chúng sao cho mọi điểm trên đường đẳng khuynh đó sẽ có $dN/dt = 0$ và khi phía dưới đường này, số lượng của quần thể thấp còn phía trên đường này, số lượng của quần thể cao.

Khi $dN_1/dt = 0$ (khi quần thể đạt tới trạng thái cân bằng) thì theo phương trình (4.1) ta có: $r_1 N_1 [(K_1 - N_1 - N_2 \alpha_{12}) / K_1] = 0$.

Biểu thức này bằng 0 khi: $r_1 = 0$ hoặc $N_1 = 0$; hoặc $K_1 - N_1 - N_2 \alpha_{12} = 0$.

$$\text{Từ đây ta có: } N_1 = K_1 - N_2 \alpha_{12} \quad (4.3)$$

Phương trình (4.3) là phương trình bậc nhất và đường thẳng biểu diễn trên đồ thị của phương trình này chính là đường đẳng khuynh theo N_1 .

Xét đẳng thức (4.3) ta thấy rằng khi $N_1 = 0$ thì $N_2 = K_1/\alpha_{12}$ (điểm A, hình 4.4a) và khi $N_2 = 0$ thì $N_1 = K_1$ (điểm B, hình 4.4a).

Vì biết 2 điểm nên đường đẳng khuynh của quần thể 1 dựng được như hình 4.4a. Phía dưới đường này, N_1 thấp, cạnh tranh yếu nên quần thể 1 tăng kích thước để đạt tới K_1 (các mũi tên hướng từ trái sang phải). Phía trên đường này, N_1 cao, cạnh tranh cùng loài mạnh nên kích thước quần thể 1 giảm xuống (các mũi tên hướng từ phải sang trái).

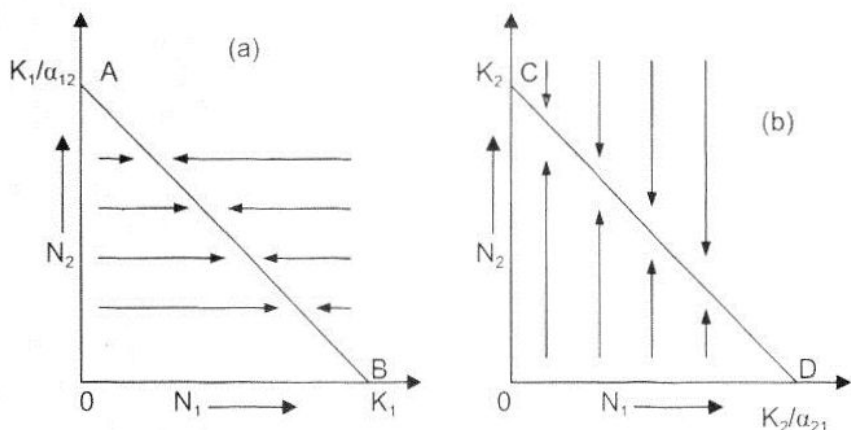
Theo phương trình (4.4), khi $dN_2/dt = 0$ (khi quần thể đạt tới trạng thái cân bằng), thì:

$$r_2 N_2 [(K_2 - N_2 - N_1 \alpha_{21}) / K_2] = 0.$$

Biểu thức này bằng 0 khi: $r_2 = 0$ hoặc $N_2 = 0$ hoặc $K_2 - N_2 - N_1 \alpha_{21} = 0$.

$$\text{Từ đây ta có: } N_2 = K_2 - N_1 \alpha_{21} \quad (4.4)$$

Tương tự như đối với loài 1, từ đẳng thức (4.4), ta dựng được đường đẳng khuynh của loài 2 ở hình 4.1b. Vùng tăng và vùng giảm kích thước của quần thể 2 được phân cách bằng đường này và vì đang xét quần thể 2 nên các mũi tên hướng thẳng đứng theo trục N_2 (trục tung).



Hình 4.4. Các đường đẳng khuynh khi $dN/dt = 0$ (Theo Begon và Mortimer, 1988)

(a) : Của quần thể 1

(b) : Của quần thể 2

Nếu gộp 2 đường đẳng khuynh này vào cùng một đồ thị thì sẽ có 4 trường hợp khác nhau có thể xảy ra (Hình 4.5 a, b, c, d).

* Ở hình 4.5a, ta có:

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

hay :

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

Do đó, loài 1 ảnh hưởng lên chính nó mạnh hơn loài 2 ảnh hưởng lên nó và cũng ảnh hưởng lên loài 2 mạnh hơn loài 2 ảnh hưởng lên chính loài 2. Trong trường hợp này, loài 1 là loài cạnh tranh mạnh, loài 2 là loài cạnh tranh yếu trong cạnh tranh khác loài. Kết cục, loài 1 sẽ loại trừ loài 2.

* Tình trạng này bị đảo ngược ở hình 4.2b vì:

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

hay: $K_1 < K_2 \alpha_{12}$ và $K_2 > K_1 \alpha_{21}$

nên loài 2 sẽ loại trừ loài 1. Loài 2 cạnh tranh mạnh hơn loài 1 là loài cạnh tranh yếu.

* Ở hình 4.5 c, ta có:

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

hay: $K_1 < K_2 \alpha_{12}$ và $K_2 < K_1 \alpha_{21}$

Trong trường hợp này, cạnh tranh khác loài mạnh hơn cạnh tranh cùng loài. Cả 2 quần thể đều cạnh tranh khác loài mạnh. Chỉ có thể xảy ra 1 trong 2 điểm cân bằng ổn định tương ứng cho mỗi quần thể khi 1 trong 2 quần thể bị loại trừ còn quần thể kia đạt tới điểm cân bằng K. Đó là:

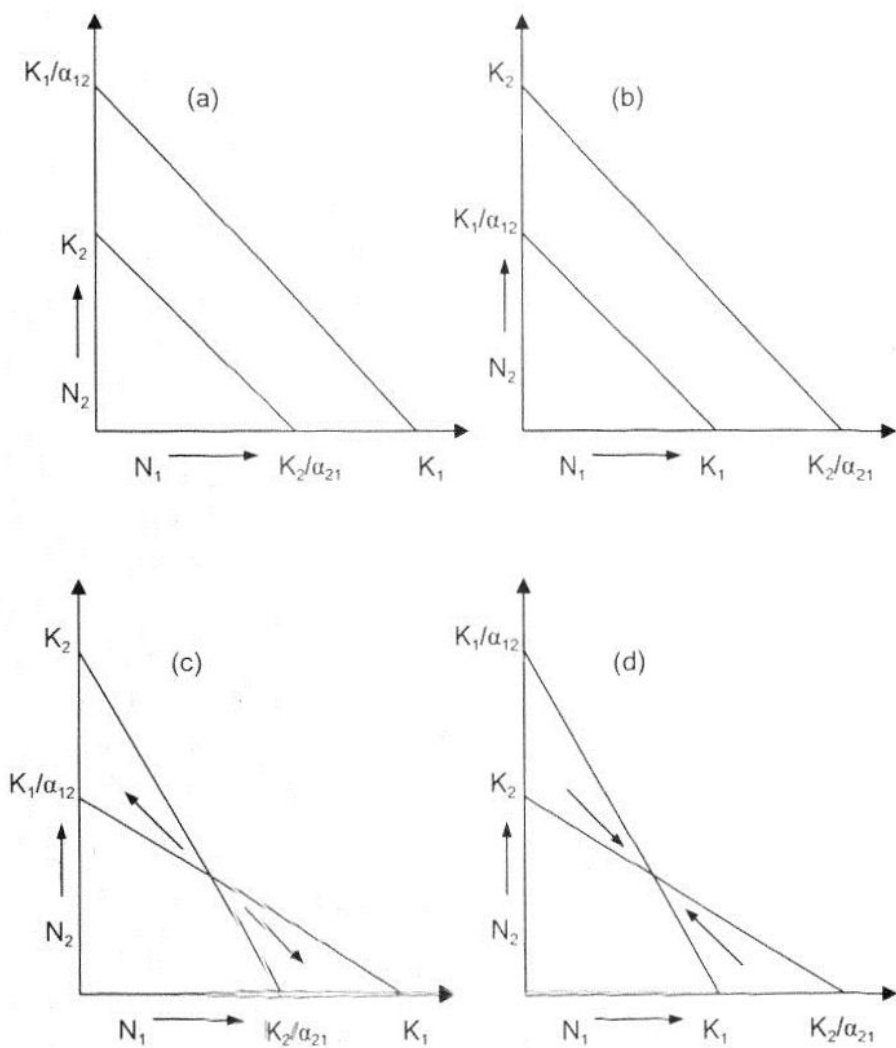
$$N_1 = K_1 \text{ khi } N_2 = 0 \quad \text{và} \quad N_2 = K_2 \text{ khi } N_1 = 0$$

Có một điểm cân bằng không bền cho 2 quần thể này tại điểm giao nhau của 2 đường đẳng khuynh. Trong trường hợp này, mỗi loài luôn có xu hướng loại trừ loài kia.

Ở hình 4.5 d, ta có: $K_1/\alpha_{12} > K_2$ và $K_2/\alpha_{21} > K_1$

hay: $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ và $K_2 > K_1 \alpha_{21}$

Do vậy, trong trường hợp này, cạnh tranh cùng loài mạnh hơn cạnh tranh khác loài. Cả 2 quần thể đều cạnh tranh khác loài yếu và cùng tồn tại với 1 điểm cân bằng bền tại giao điểm của 2 đường đẳng khuynh.



Hình 4.5. Giải bằng đồ thị sự cạnh tranh giữa hai quần thể N_1 và N_2
(Theo Begon và Mortimer, 1988)

CHƯƠNG 5

MỐI QUAN HỆ VẬT DỮ VÀ MỐI

5.1. CÁC LOẠI QUAN HỆ VẬT DỮ VÀ MỐI

Mối quan hệ vật dữ và mối là quan hệ tương tác âm khác loài giữa các quần thể. Trong mối quan hệ này, quần thể vật dữ sẽ gây hại cho toàn bộ hoặc một phần các quần thể vật mối. Do đó, quần thể vật dữ làm giảm kích thước các quần thể vật mối.

Có thể phân chia các loài vật dữ sau:

1) **Vật ăn thịt thực sự:** Là các động vật ăn động vật khác để duy trì sự tồn tại và phát triển của mình (ví dụ, mèo ăn chuột).

2) **Vật ký sinh không hoàn toàn:** Gồm nhiều loài côn trùng, chủ yếu thuộc bộ Cánh màng Hymenoptera (ong, tò vò...) và bộ Hai cánh Diptera (ruồi, nhặng...). Chúng sống tự do trong giai đoạn trưởng thành nhưng đẻ trứng lên trên hoặc bên trong côn trùng khác. Ấu trùng của chúng phát triển ở trên hoặc bên trong "vật chủ" của chúng. Lúc đầu, gây hại ít nhưng cuối cùng

sẽ tiêu thụ gần như hoàn toàn “vật chủ” nên đã giết chết vật chủ trước khi thành nhộng. Thông thường, một vật ký sinh không hoàn toàn phát triển trên một “vật chủ” nhưng ở một số loài, có thể có một số cá thể ấu trùng cùng ký sinh trên một “vật chủ”.

3) **Vật ký sinh:** Gồm các động vật và thực vật có phần lớn vòng đời sống ký sinh bắt buộc trong vật chủ của chúng. Chúng sử dụng các chất dinh dưỡng từ vật chủ, gây hại cho vật chủ nhưng ít khi gây chết vật chủ (ví dụ, giun và sán ký sinh ở người).

4) **Động vật ăn thực vật:** Những động vật ăn hạt có vai trò gây hại như là vật ăn thịt thực sự (ví dụ, gà ăn hạt ngô hay lúa). Một số loài lại giống như vật ký sinh. Ví dụ, rệp cây sống trên vật chủ thực vật đã sử dụng chất dinh dưỡng từ vật chủ, làm giảm sức sống và sinh trưởng của vật chủ.

Điển hình cho loại này là động vật ăn cỏ. Chúng ăn các phần khác nhau của thực vật nhưng ít khi gặm sạch và tiêu diệt hoàn toàn cây cỏ.

5.2. CÁC ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA MỐI QUAN HỆ VẬT DỮ VÀ MỐI

Mặc dù các loại quan hệ vật dữ và mối khác nhau về phương thức quan hệ và quá trình diễn ra các mối quan hệ đó cũng khác nhau nhưng hậu quả của những mối quan hệ này có những đặc điểm chung như sau:

- Ở hệ sinh thái bền vững đã hình thành nội cân bằng sinh thái cùng với sự tiến hoá đồng thời của các quần thể, mức độ ảnh hưởng âm giảm xuống. Quần thể này có thể gây hại cho quần thể khác chỉ ở mức không tiêu diệt hoàn toàn vật mồi

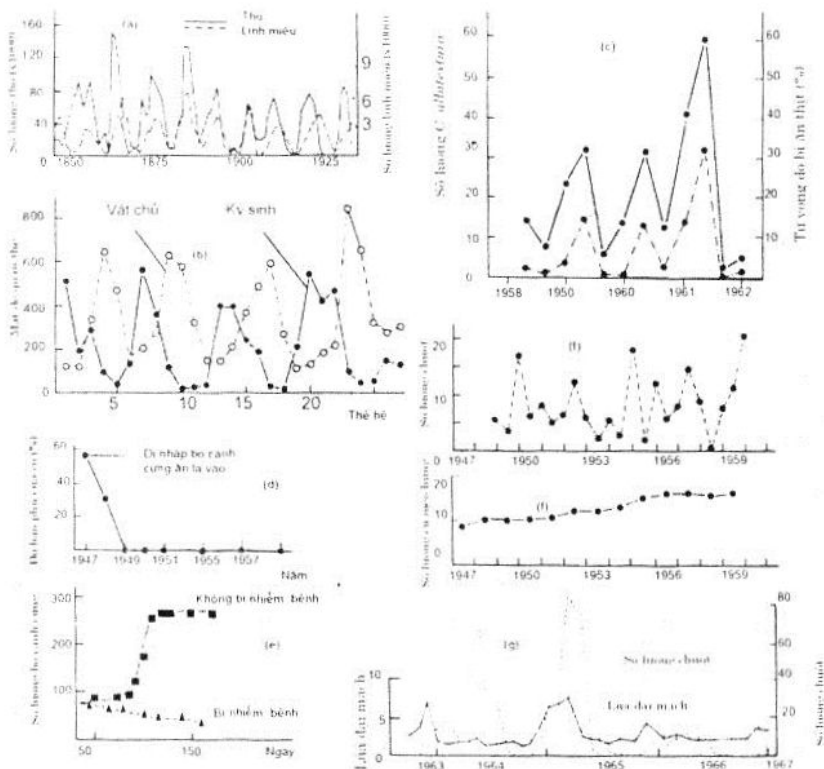
(hoặc vật chủ) của nó và chúng có thể chung sống với nhau trong trạng thái cân bằng ổn định. Trong trường hợp này, các quần thể vật dữ và vật mồi (hoặc vật chủ) đã thiết lập được khả năng thích nghi tương hỗ giữa chúng. Chính áp lực chọn lọc tự nhiên tác động lên cả quần thể vật dữ và quần thể vật mồi đã làm giảm ảnh hưởng âm bởi vì sự lấn át lâu dài và mạnh mẽ của quần thể vật dữ đối với vật mồi sẽ dẫn đến một hoặc cả hai bị tiêu diệt.

- Ảnh hưởng âm mạnh nhất thường gặp ở nơi có mối quan hệ giữa các quần thể mới được xác lập. Các loài ký sinh mới và các loài ăn thịt mới thường gây hại mạnh nhất. Nếu thống kê các loài nấm bệnh, vật ký sinh và côn trùng gây hại nhiều nhất cho cây trồng hoặc vật gây bệnh hiểm nghèo nhiều nhất đối với con người thì thấy rằng hầu hết các loài này đều mới từ nơi khác xâm nhập đến và tìm được vật chủ mới hoặc vật mồi mới. Thường các loài vật dữ này có tốc độ tăng trưởng tự nhiên cao và khi vào môi trường mới, các cơ chế điều chỉnh số lượng đối với loài mới này còn chưa có hoặc nếu có được thiết lập thì vẫn còn kém hiệu quả. (Ví dụ, vật dữ này chưa có vật dữ tự nhiên của nó tại môi trường mới). Các ổ dịch bệnh động vật, thực vật bột phát thường do nguyên nhân này hoặc do những biến đổi đột ngột, mạnh mẽ điều kiện môi trường, làm phá vỡ các mối liên hệ ngược, gây tổn thương đến khả năng tự điều chỉnh của toàn hệ. Trường hợp gia tăng số lượng bột phát của quần thể thỏ nhập cư vào châu Úc cũng do quần thể thỏ được nhập vào môi trường mới, có nguồn dự trữ thức ăn dồi dào và không có quan hệ tương tác âm (ăn thịt, ký sinh, cạnh tranh) với các quần thể khác trong quần xã mới.

- Sau một thời gian tiếp xúc, nếu ngoài mối quan hệ tiêu diệt giữa vật dữ và vật mồi, chúng dần dần đã thiết lập được sự thích nghi tương hỗ của mình thì theo thời gian, ảnh hưởng của

vật ký sinh, vật ăn thịt đối với vật chủ, vật môi sẽ dần dần đi hoặc có thể đạt tới trạng thái cân bằng ổn định. Tuy nhiên, trong thực tế, trong một số trường hợp, sự thích nghi tương hỗ có thể không xuất hiện.

- Khi xem xét đến mối quan hệ giữa một quần thể vật dữ và một quần thể vật môi, thường thấy rằng khi mật độ vật môi tăng lên, mật độ vật dữ cũng tăng theo, còn khi mật độ quần thể vật môi giảm thì mật độ quần thể vật dữ cũng giảm theo. Như vậy, hai quần thể này có sự dao động số lượng theo nhau nhưng thường có sự lệch pha trong chu kỳ dao động (Hình 5.1 a, b, c).



Hình 5.1. Các kiểu biến động số lượng của hệ vật dữ và mồi (Theo Begon & Mortimer, 1988)

- a) Vật ăn thịt linh miêu *Lynx canadensis* và vật mồi là thỏ *Lepus americanus*
- b) Vật ký sinh là ong bắp cày *Heterospilus prosopidis* và vật chủ là *Callosobruchus chinensis*.
- c) Vật ăn thịt là *Syrphus* và vật mồi là *Cardiaspina albitextura*
- d) Bọ cánh cứng ăn lá là *Chrysolina quadrigemina* và cỏ *Hypericum perforatum*
- e) Vật ký sinh vi khuẩn *Mettesia dispersa* và vật chủ là bọ cánh cứng *Laemophloeus minutus*
- f) Vật ăn thịt là cú mèo *Strix aluco* và vật mồi là chuột đồng *Apodemus sylvaticus*
- g) Vật ăn thực vật là Chuột *Mus musculus* và lúa đại mạch *Hordeum vulgare*

Nhưng trong thực tế, ngoài kiểu dao động này, còn xuất hiện các dạng khác về biến động số lượng của quần thể vật dữ và quần thể vật mồi. Có trường hợp quần thể vật mồi giữ mật độ không đổi ở mức thấp (Hình 5.1 d, e). Có trường hợp vật dữ dường như không có ảnh hưởng gì đáng kể lên vật mồi và dao động số lượng của quần thể vật dữ và vật mồi ít liên quan đến nhau (Hình 5.1 f, g).

** Sở dĩ có các kiểu biến động số lượng khác nhau này là do các nguyên nhân sau:*

+ Trong tự nhiên, một quần thể vật dữ và một quần thể vật mồi của nó không tồn tại biệt lập. Ngoài mối quan hệ giữa chúng với nhau, chúng còn có mối quan hệ với các quần thể khác trong quần xã. Vì vậy, không thể chỉ xem xét các hệ hai loài mà phải xét đến hệ thống đa loài (nhiều quần thể).

+ Các vật dữ khác nhau có thành phần thức ăn khác nhau. Vật dữ có thể chuyên ăn một con mồi (đơn thực), có thể ăn một số loại thức ăn (hợp thực) nhưng cũng có thể ăn nhiều loại thức ăn (ăn tạp). Vì vậy, mức độ chuyên hoá thức ăn có ảnh hưởng lớn đến biến động số lượng của hệ vật dữ - vật mồi. Mật độ quần thể vật dữ thuộc loại đơn thực có xu hướng dao động theo mật độ vật mồi của nó và phân bố của quần thể vật dữ cũng liên quan đến phân bố của quần thể vật mồi. Nhưng mật độ của quần thể vật dữ thuộc loài ăn tạp lại không chỉ phụ thuộc vào một loài vật mồi.

+ Trong mối quan hệ vật dữ - vật mồi, số lượng cá thể của quần thể vật mồi không chỉ bị ảnh hưởng bởi vật dữ mà còn bị ảnh hưởng bởi các quá trình cạnh tranh phụ thuộc mật độ bên trong loài. Tuy nhiên, khi có vật dữ, sự giảm số lượng quần thể vật mồi do cạnh tranh trong loài sẽ được thay thế bằng sự giảm số lượng do vật dữ gây ra. Khi mật độ vật dữ cao, cạnh tranh

cùng loài sẽ giảm còn khi ít vật dữ, cạnh tranh cùng loài sẽ tăng lên. Quần thể vật môi có xu hướng cân bằng tỷ lệ chết do vật dữ gây ra với tỷ lệ chết do cạnh tranh cùng loài nếu không có vật dữ.

5.3. CÙNG TIẾN HOÁ VÀ TỒN TẠI GIỮA VẬT DỮ VÀ VẬT MÔI

Như đã đề cập ở mục trên, mức độ chuyên hoá của vật dữ có ảnh hưởng quan trọng đến biến động của hệ vật dữ và môi, tức là vật dữ càng chuyên hoá về một loại thức ăn thì mật độ và kiểu phân bố của nó càng có tương quan chặt với mật độ và kiểu phân bố của vật môi. Không có vật dữ nào lại có thể ăn thịt hay ký sinh trên tất cả các loài vật môi hay vật chủ. Mỗi vật dữ chọn cho mình vật môi có lợi nhất. Khi xét trên quan điểm của chọn lọc tự nhiên thì điều này có nghĩa là trong quá trình tiến hoá, chính chọn lọc tự nhiên đã chọn lựa những cá thể có khả năng thu nhận được loại vật môi có lợi ích cao nhất. Ngược lại từng loài vật môi cũng có phản ứng thích nghi với vật dữ của nó. Nhờ áp lực chọn lọc tự nhiên liên tục, vật môi đã tiến hoá theo hướng trốn tránh cái chết còn vật dữ chịu áp lực chọn lọc tự nhiên liên tục theo hướng khai thác được vật môi của chúng hiệu quả hơn. Chẳng hạn, vật môi tiến hoá theo hướng chạy nhanh hơn hoặc có khả năng trốn tránh tốt hơn khỏi vật dữ. Ngược lại, vật dữ lại tiến hoá theo hướng sao cho có thể chạy nhanh hơn hoặc tìm kiếm hiệu quả hơn vật môi của chúng. Như vậy, dưới áp lực của chọn lọc tự nhiên, có sự cùng tiến hoá giữa vật dữ và vật môi ở tất cả động vật và thực vật.

Nhưng tại sao vật ăn thịt hay vật ký sinh lại không tiến hoá để có thể khai thác hiệu quả đến mức làm cho vật môi và vật chủ của chúng hoàn toàn bị tiêu diệt? Cũng như vậy, tại

sao vật môi hoặc vật chủ lại không tiến hoá đến mức có thể trốn tránh hoàn toàn khỏi vật dữ và làm cho vật ăn thịt hoặc vật ký sinh của chúng bị tuyệt diệt? Nói cách khác, tại sao vật dữ và vật môi lại cùng tồn tại được trong cuộc chạy đua tiến hoá này? Và trong nhiều trường hợp, phức hợp các thích nghi hoặc đồng thích nghi giữa chúng tiến hoá đến mức chúng có thể cùng tồn tại với nhau trong một thời gian dài?

Có 3 giả thiết lý giải cho điều này (Dawkin & Krebs, 1979; Slatkin & Maynard Smith, 1979):

1) *Tính thận trọng và khôn ngoan của vật dữ*: Ý tưởng này cho rằng các vật dữ có được “tính khôn ngoan và sự cẩn trọng” không khai thác quá mức vật môi của mình đến mức chúng bị tiêu diệt là nhờ sự chọn lọc nhóm và tính lãnh thổ. Trong một quần thể bao gồm các vật dữ mang tính “cẩn trọng” thì bất cứ cá thể nào “ranh ma và không trung thực” sẽ thu được thức ăn nhiều hơn so với phần mà nó được hưởng và do vậy, sẽ lưu truyền được nhiều hơn nguồn gen cho hậu thế so với những cá thể “cẩn trọng”. Tính thận trọng và khôn ngoan của vật dữ cũng có thể tiến hoá ở những nơi có sự phân chia nguồn sống nhờ tính lãnh thổ. Tại những nơi này, các chủ nhân của lãnh địa đã sử dụng tiết kiệm nguồn thức ăn cho tương lai của nó mà không vì lợi ích hiện tại của các cá thể khác trong quần thể.

2) *Sự tuyệt chủng theo nhóm*: Nếu sự tuyệt chủng xảy ra ở một số nhóm sinh vật nào đó thì có lẽ các hệ vật dữ và môi không cân bằng đã thực sự bị tuyệt diệt từ trước và chỉ còn lại các hệ vật dữ và môi tồn tại bền vững mà chúng ta thấy được trong tự nhiên hiện nay.

3) *Trong cuộc chạy đua tiến hoá, vật môi luôn đi trước*: Quan điểm này cho rằng sở dĩ các hệ vật dữ và môi có thể tồn

tại bên vững là vì trong cuộc chạy đua tiến hoá, vật mỗi luôn ở trước một bước. Nhưng tại sao lại diễn ra như vậy? Một giả thiết đưa ra để giải thích cho điều này là “nguyên tắc vì bữa ăn tối và vì sự sống” (“life-dinner principle”): con thỏ chạy nhanh hơn con cáo vì thỏ chạy để thoát chết trong khi con cáo chỉ chạy cho “bữa ăn tối” của nó. Nếu cả hai có sự sai sót trong khi chạy thì cái giá phải trả cho một sai lầm của thỏ rõ ràng sẽ cao gấp bội so với cáo. Một con cáo có thể vẫn có cơ hội sinh ra hậu thế sau khi chịu thua trong một cuộc chạy đua với một con thỏ nhưng không thể có một con thỏ nào lưu được hậu thế sau thất bại trong cuộc chạy đua với một con cáo. Nếu một con cáo thường bị thất bại trong các cuộc săn mồi, nó sẽ bị đói dần dần cho đến chết nhưng trước khi chết, cũng có thể nó đã kịp sinh sản. Bởi vậy, áp lực chọn lọc tự nhiên sẽ thiên nhiều về khả năng trốn thoát của con thỏ hơn là khả năng bắt mồi thành công của con cáo. Trong nhiều trường hợp, vật mỗi có khả năng ở phía trước cuộc chạy đua tiến hoá vì chúng có độ dài thế hệ ngắn hơn vật dữ và do vậy, chúng tiến hoá với tốc độ nhanh hơn (ví dụ như: mèo và chuột, chim và côn trùng), nhưng có một số trường hợp lại do vật dữ có khả năng sinh sản với tốc độ nhanh hơn (ví dụ: rệp cây và cây hoa hồng). Mặt khác, vật dữ có vẻ như không thể tiêu diệt hết một loài vật mỗi nào đấy bởi vì khi loài vật mỗi này trở nên hiếm, sẽ là có lợi hơn cho vật dữ khi nó chuyển sang tìm ăn các vật mỗi khác. Mặt khác vì khả năng thích nghi dinh dưỡng đối với mỗi loài vật mỗi thường không như nhau nên vật dữ khó có thể chuyên hoá một cách có hiệu quả trên một loại vật mỗi đến mức nó bị tiêu diệt.

Như vậy, do luôn ở phía trước cuộc chạy đua và vì vật dữ ít khi hoàn toàn chuyên hoá trên một loại thức ăn nên vật mỗi đã có thể cùng tồn tại với vật dữ. Nhưng vẫn còn câu hỏi nữa chưa được giải thích là tại sao vật mỗi không tiến hoá đến mức làm

cho vật dữ bị tiêu diệt. Điều này được giả thiết rằng khi số lượng vật dữ ít, việc tìm bắt vật mồi dễ dàng và hiệu quả hơn nên chúng tác động ít đến chọn lọc tự nhiên trong việc cải biến các kỹ năng trốn tránh của vật mồi, dẫn tới sự tiến hoá của vật mồi bị ngừng trệ so với khi vật dữ có mật độ cao.

5.4. ẢNH HƯỞNG CỦA MẬT ĐỘ QUẦN THỂ VẬT MỒI LÊN TỐC ĐỘ DINH DƯỠNG CỦA VẬT DỮ

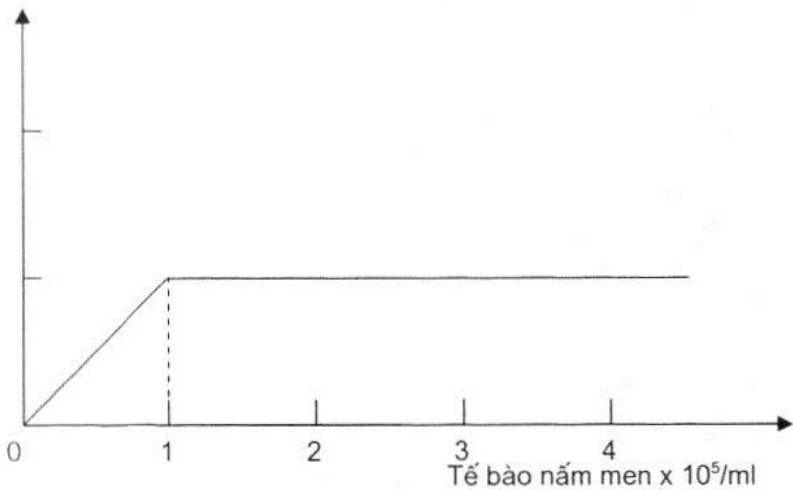
Để sử dụng vật mồi hiệu quả hơn, tức là sao cho năng lượng thu vào trên một đơn vị thời gian chi phí cho vật mồi là lớn nhất, vật dữ có sự chọn lựa thức ăn và chuyên hoá về thức ăn. Hơn nữa, sự chuyên hoá thức ăn cũng giúp cho vật dữ tránh được sự cạnh tranh khác loài về ổ dinh dưỡng. Thời gian chi phí cho vật mồi bao gồm cả thời gian tìm kiếm, săn đuổi, bắt giữ, ăn (dễ trúng, ký sinh...) và tiêu hoá nên tốc độ ăn thịt, ký sinh, gặm cỏ phụ thuộc vào khả năng của vật dữ và mật độ, chất lượng của vật mồi. Vì vậy, tùy thuộc vào mật độ vật mồi mà vật dữ có phản ứng khác nhau. Nói cách khác, giữa tốc độ ăn của vật dữ và mật độ cũng như những tính chất khác của vật mồi, có mối quan hệ theo một hàm số phụ thuộc nhất định. Dựa vào mối quan hệ hàm số, người ta chia ra 3 loại phản ứng khác nhau của vật dữ đối với mật độ của vật mồi.

5.4.1. Phản ứng loại 1

Phản ứng loại 1 phổ biến ở bọ ăn lọc (nhiều loại thân mềm và một số giáp xác thấp). Tốc độ dinh dưỡng tăng lên khi mật độ vật mồi tăng lên nhưng khi mật độ vật mồi đạt tới một mức nhất định thì tốc độ dinh dưỡng dừng lại ở mức bão hoà, không tăng lên nữa dù mật độ vật mồi vẫn tăng (Hình 5.2a). Ta có thể lấy ví dụ ở *Daphnia magna* ăn lọc. Ở mật độ năm men dưới 10^5

tế bào/ml. tốc độ dinh dưỡng tăng tuyến tính với mật độ nấm men. Nhưng khi mật độ nấm men lớn hơn 10^5 tế bào/ml, *D. magna* không thể tiêu thụ được toàn bộ thức ăn chúng lọc được (nuốt không kịp) mà chỉ dừng lại ở một tốc độ tối đa tương ứng với khả năng tiêu thụ tối đa của chúng. Nói cách khác, tốc độ dinh dưỡng của *Daphnia* bị giới hạn bởi thời gian có thể chi phí cho vật mồi.

Tốc độ ăn
(Tế bào nấm men $\times 10^5/h$)

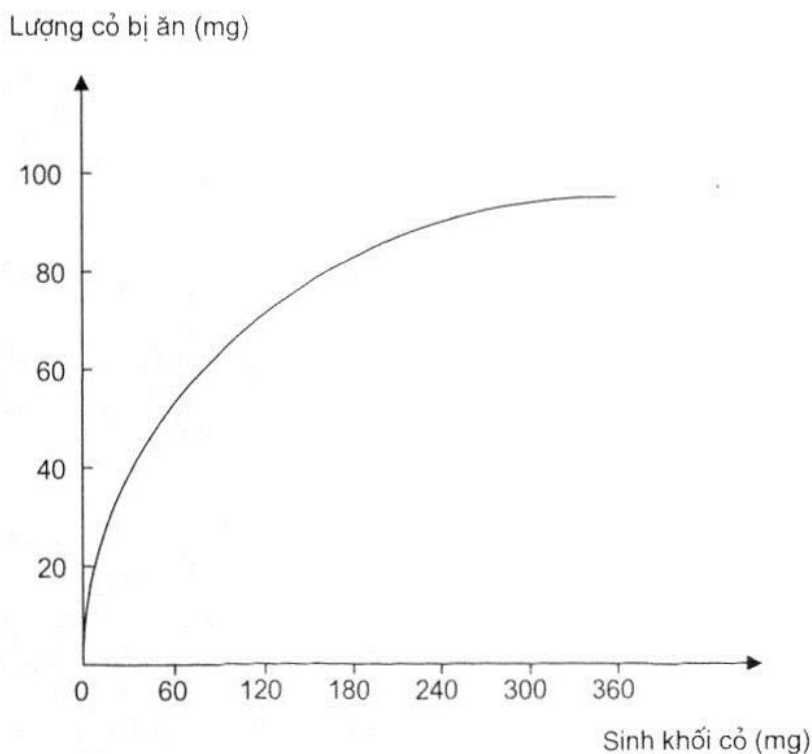


Hình 5.2a. Phản ứng loại 1: Phản ứng dinh dưỡng của vật dữ *Daphnia magna* đối với mật độ khác nhau của vật mồi là nấm men *Sacharomyces erevisiae* (Theo Rigler, 1961; trích dẫn bởi Begon và Mortimer, 1988)

5.4.2. Phản ứng loại 2

Phổ biến nhất ở các mối quan hệ vật ăn thịt - con mồi mà quần thể vật mồi là động vật không xương sống và cá. Phản ứng loại 2 cũng xảy ra ở nhiều hệ vật ký sinh - vật chủ và hệ

động vật ăn thực vật. Đặc điểm của phản ứng loại 2 là khi mật độ vật mồi tăng lên, tốc độ ăn thịt (hoặc ký sinh hoặc gặm cỏ) tăng chậm dần và dần dần đạt tới một tốc độ tiệm cận. Phần đồ thị biểu diễn tương ứng với khi vật mồi có mật độ cao gần như nằm ngang (Hình 5.2 b)



Hình 5.2b. Phản ứng loại 2. Tốc độ ăn của ốc sên khi sinh khối cỏ *Lolium perenne* tăng (Theo số liệu của Hatto và Harper, 1969; minh hoạ bởi Begon và Mortimer, 1988)

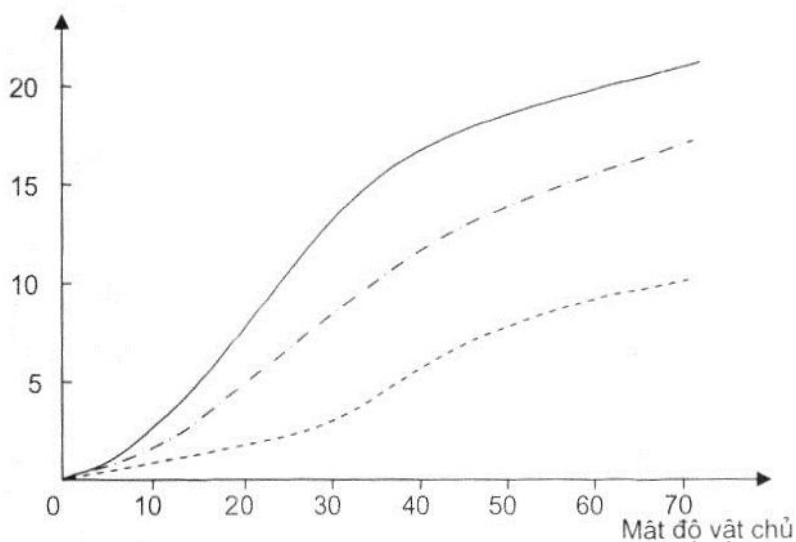
Như vậy, cả phản ứng loại 1 và loại 2, đặc biệt là phản ứng loại 2 đều có tốc độ dinh dưỡng (hoặc ký sinh) tính trên đơn vị mật độ vật mỗi giảm xuống khi mật độ vật mỗi tăng lên nghĩa là khi đạt tới một mật độ nhất định, các quần thể vật mỗi có kích thước lớn có tỷ lệ tử vong tính trên đơn vị mật độ thấp hơn các quần thể vật mỗi có kích thước nhỏ. Do vậy, phản ứng loại 1 và loại 2 cũng là một dạng của sự phụ thuộc mật độ nghịch đảo.

5.4.3. Phản ứng loại 3

Thường gặp ở các quần thể vật mỗi là động vật có xương sống hoặc các loài có khả năng tập nhiễm và có tập tính phức tạp. Ví dụ, vật mỗi có khả năng tìm nơi ẩn trốn vật dữ hoặc có khả năng hợp tác để bảo vệ lẫn nhau v.v... Loại phản ứng này cũng gặp ở một số hệ động vật ký sinh - vật chủ và động vật ăn thực vật - thực vật.

Đặc điểm của phản ứng loại 3 là khi mật độ vật mỗi tăng lên, tốc độ ăn thịt (hoặc ký sinh hoặc ăn cỏ) biến thiên theo hàm *logistic* (Hình 5.2 c).

Số lượng bị ký sinh



Hình 5.2c. Phản ứng loại 3. Tốc độ ký sinh của *Venturia canescens* khi mật độ vật chủ là ấu trùng *Plodia interpunctella* tăng lên

— Giai đoạn II, - - - - - Giai đoạn III, Giai đoạn IV
(Takahashi, 1968; trích dẫn bởi Hasell et al., 1977 và Begon và Mortimer, 1988)

Như vậy, biến động của các hệ vật dữ và vật môi phụ thuộc đáng kể vào dạng của các hàm dinh dưỡng hoặc ký sinh.

5.5. CÁC MÔ HÌNH TOÁN VỀ QUAN HỆ GIỮA HAI QUẦN THỂ VẬT DỮ VÀ VẬT MÔI

5.5.1. Môi quan hệ giữa hai quần thể: vật ăn thịt và con mồi

Gọi P là số lượng vật ăn thịt và H là số lượng con mồi. Giả sử rằng quần thể vật mồi chỉ bị giới hạn bởi yếu tố ăn thịt và quần thể vật ăn thịt chỉ bị giới hạn bởi số lượng cá thể của vật mồi. Khi không có mặt vật ăn thịt, quần thể vật mồi sẽ sinh trưởng tiềm năng với tốc độ α và khi thiếu vật mồi, quần thể vật ăn thịt cũng bị chết với tốc độ tiềm năng m . Hệ số α liên quan nhiều đến tỷ lệ sinh tự nhiên của quần thể vật mồi còn hệ số m liên quan đến tốc độ chết tự nhiên của vật ăn thịt.

Gọi V là tổng lượng (hoặc sinh khối) vật mồi bị một vật dữ ăn thịt tính trên đơn vị thời gian, f là phần năng lượng từ sinh khối này được sử dụng cho sinh sản của vật ăn thịt (số năng lượng còn lại được chi dùng để duy trì các hoạt động trao đổi chất và săn mồi). Vì V phụ thuộc vào phản ứng của vật dữ đối với mật độ vật mồi khác nhau (tức là V có quan hệ phụ thuộc theo một hàm nào đó với mật độ vật mồi) nên $V = V_{(H)}$.

Hệ phương trình cho hệ vật dữ và mồi sẽ là:

$$\begin{cases} dH / dt = \alpha H - V_{(H)} \cdot P \\ dP / dt = P[f \cdot V_{(H)} - m] \end{cases} \quad (5.1)$$

Khi các giá trị của H nhỏ, chẳng hạn khi tất cả các môi quan hệ dinh dưỡng trong hệ này căng thẳng và hầu hết vật mồi bị vật dữ ăn, vật dữ trong tình trạng bị đói (thường xảy ra trong tự nhiên) thì hàm $V_{(H)}$ có thể coi như là một hàm đường

thẳng của sự phụ thuộc vào mật độ vật môi, tức là $V_{(H)} = \beta H$. Mặt khác, nếu f là một hằng số, ta sẽ có:

$$\begin{cases} dH / dt = \alpha H - \beta H P = H(\alpha - \beta P) \\ dP / dt = P(\beta H - m) \end{cases} \quad (5.2)$$

Lấy tích phân (5.2), ta được:

$$[e^{H/H^*} / (H/H^*)]^m \times [e^{P/P^*} / (P/P^*)]^\alpha = C \quad (5.3)$$

Trong đó: $H^* = m / f \cdot \beta$ và $P^* = \alpha / \beta$

Nếu H_0 và P_0 là số lượng tương ứng ban đầu của vật môi và vật ăn thịt thì:

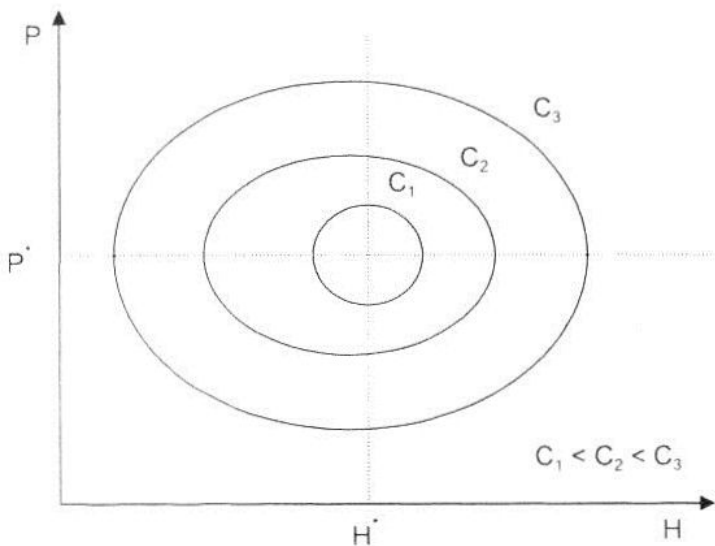
$$C = \left(\frac{e^{H_0/H^*}}{H_0/H^*} \right)^m \left(\frac{e^{P_0/P^*}}{P_0/P^*} \right)^\alpha > 0$$

Đây là mô hình vật ăn thịt và con mồi của Volterra.

Phương trình (5.3) cho ta một họ đường cong đồng tâm (Hình 5.3). Các đường cong này là quỹ đạo biểu diễn sự tăng, giảm theo chu kỳ của H và P . Khi C tăng, dao động của H và P tăng lên nhiều. Tại giá trị cực tiểu của C , tức là $C^* = e^{-(m + \alpha)}$, các đường cong này hội tụ lại thành một điểm có tọa độ $[H^*, P^*]$.

Tọa độ $[H^* = m / f \cdot \beta; P^* = \alpha / \beta]$ chính là nghiệm của hệ phương trình (5.2) khi $dH/dt = dP/dt = 0$ nên cũng chính là điểm cân bằng của hệ.

Đối với dao động nhỏ xung quanh điểm cân bằng thì nghiệm của các phương trình biểu diễn dao động này là $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha \cdot m}$. Do vậy, điểm $[H^*; P^*]$ là tâm các đường cong và chu kỳ dao động là $T = 2\pi / \sqrt{\alpha \cdot m}$, với sự dao động của hai quần thể lệch pha nhau $1/4$ chu kỳ ($= \pi / 2 \sqrt{\alpha \cdot m}$).



Hình 5.3. Họ đường cong biểu diễn dao động số lượng hai quần thể vật ăn thịt - con mồi

Mặc dù mô hình Volterra giải thích được nhiều hiện tượng xảy ra nhưng cũng chưa hoàn thiện. Điểm cân bằng $[H^*; P^*]$ của mô hình này không phải là trạng thái cân bằng tiệm cận nên thiếu sự bền vững và ổn định của hệ. Mặt khác, ở mô hình này, nếu thiếu vật ăn thịt thì quần thể vật mồi sẽ sinh trưởng không giới hạn (theo hàm mũ) còn khi quần thể vật mồi tăng lên về số lượng, lượng vật mồi bị ăn bởi một vật ăn thịt cũng tăng lên không giới hạn. Điều này là không thực tế. Vì vậy, để mô hình gần với thực tế hơn, cần đưa thêm vào yếu tố cạnh tranh cùng loài và loại hàm dinh dưỡng theo mật độ vật mồi tương ứng.

5.5.2. Mô hình vật ký sinh - vật chủ

Gọi H_t là số lượng vật chủ và P_t là số lượng vật ký sinh (không hoàn toàn) thuộc thế hệ t ; r là tốc độ tăng trưởng tự nhiên nội tại của vật chủ và c là số lượng vật ký sinh trung bình trên một vật chủ.

Nếu H_a là số lượng vật chủ thực sự bị ký sinh thuộc thế hệ t thì:

$$\begin{cases} H_{t+1} = e^r (H_t - H_a) \\ P_{t+1} = cH_a \end{cases} \quad (5.4)$$

Trong trường hợp cạnh tranh cùng loài không đáng kể, có thể bỏ qua và mỗi vật chủ chỉ chịu một vật ký sinh (tức là $c = 1$) thì $P_{t+1} = H_a$.

Gọi E_t là số lần bắt gặp giữa vật chủ và vật ký sinh trong thế hệ t . Nếu A là hệ số gặp (xác suất bắt gặp) giữa vật ký sinh và một vật chủ thì:

$$E_t = A.H_t.P_t \quad \text{hay:} \quad E_t/H_t = A.P_t \quad (5.5)$$

Nếu sự bắt gặp diễn ra một cách ngẫu nhiên thì theo phân bố *Poisson*, ta có tỷ lệ vật chủ không bắt gặp vật ký sinh p_0 sẽ là:

$$p_0 = \exp(-E_t/H_t) \quad (5.6)$$

và tỷ lệ vật chủ bắt gặp vật ký sinh là: $1 - p_0$

Do đó:

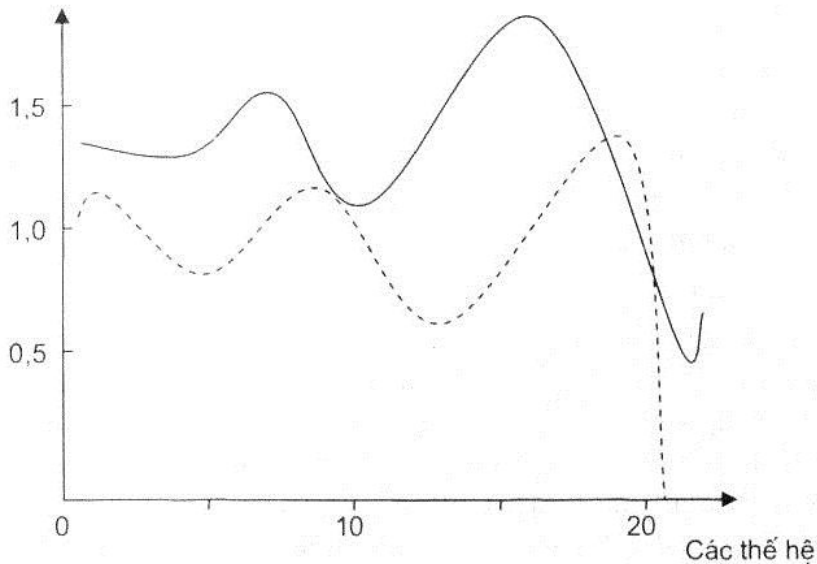
$$\begin{cases} H_a = H_t(1 - p_0) \\ H_a = H_t [1 - \exp(-E_t / H_t)] = H_t [1 - \exp(-AP_t)] \end{cases} \quad (5.7)$$

Thay (5.7) vào (5.4), ta có:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp(r - AP_t) \\ P_{t+1} = H_t [1 - \exp(-AP_t)] \end{cases} \quad (5.8)$$

Đây là mô hình vật chủ - vật ký sinh của Nicholson - Baley (1935) (Hình 5.4).

Log₁₀ (Số lượng quần thể)



Hình 5.4. Dao động số lượng của quần thể ruồi trắng *Trialeurodes vaporariorum* (—) và vật ký sinh của nó là *Encarsia formosa* (-----)

(Theo Hassell, 1978; trích dẫn bởi Begon và Mortimer, 1988)

Hassell (1978) cho rằng mặc dù mô hình này đã thiết lập được sự dao động cùng xảy ra của hai quần thể (Hình 5.4) nhưng rất không bền vững. Để có được sự bền vững của mô hình này, cần phải biến đổi (5.8) bằng cách đưa thêm vào mô hình này các yếu tố:

+ Thay sinh trưởng tiềm năng của vật chủ bằng sinh trưởng phụ thuộc mật độ và có sự cạnh tranh cùng loài. Ví dụ, khi tính đến điều này, Beddington et al (1975) đã biến đổi phương trình sinh trưởng vật chủ (phương trình đầu hệ 5.8) như sau:

$$H_{t+1} = H_t \exp \left[r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) - AP_t \right]$$

+ Phản ứng của vật ký sinh đối với mật độ vật chủ (phản ứng của vật ký sinh phụ thuộc vào mật độ vật chủ mỗi loại 2 hoặc loại 3).

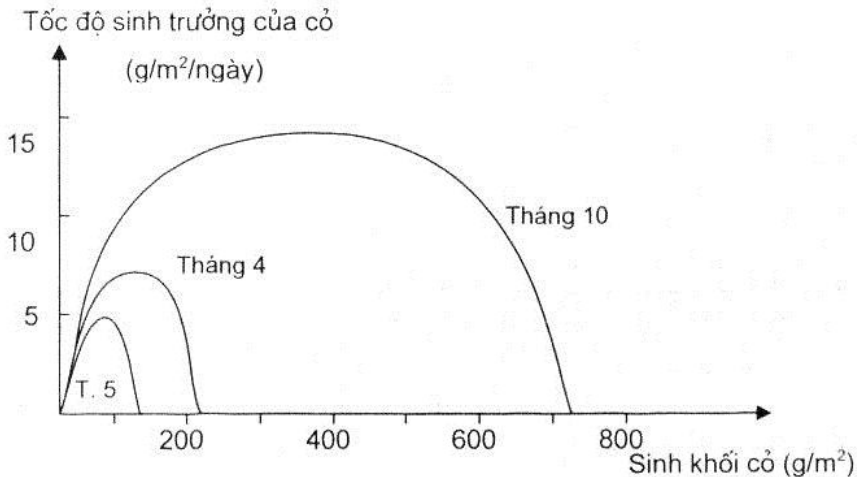
+ Khả năng trốn tránh của vật chủ vì mô hình vật chủ - vật ký sinh của Nicholson - Baley mới chỉ tính đến xác suất bắt gặp ngẫu nhiên giữa vật ký sinh và vật chủ.

+ Ảnh hưởng qua lại giữa các loài ký sinh.

Tuy nhiên, một số kiểm chứng đã chỉ ra rằng, mô hình của Nicholson - Baley đã phản ánh được khá tin cậy nhiều hệ vật chủ - vật ký sinh trong điều kiện tự nhiên. Ví dụ, hai đường cong biểu diễn ở hình 5.4 nhận được từ số liệu quan sát thực nghiệm. Nhưng khi Burnet (1958) sử dụng các số liệu thực nghiệm này để tính toán lại theo mô hình (5.8) thì ông thấy rằng các đường cong lý thuyết ông mới thiết lập từ các kết quả tính được gần như trùng với hai đường cong thực nghiệm.

5.5.3. Mô hình hai quần thể: Động vật ăn cỏ và cỏ

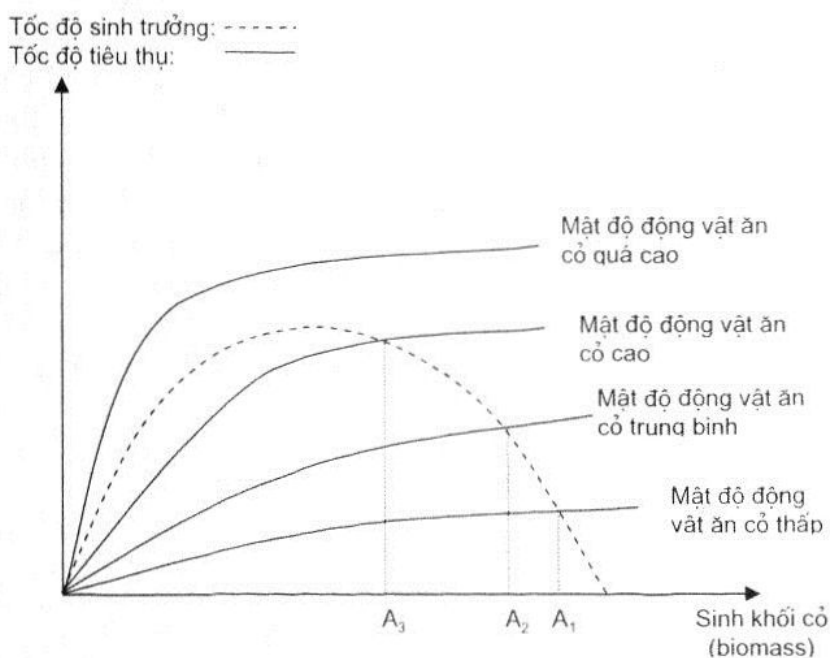
Giữa tốc độ sinh trưởng (ví dụ: $g/m^2/ngày$) và sinh khối (biomass) của thực vật cỏ mối quan hệ theo đường cong lồi (Hình 5. 5). Dĩ nhiên, dạng đường cong sinh trưởng thực tế của cỏ sẽ phụ thuộc vào sự tác động qua lại với nhiều yếu tố môi trường và do mức độ tiêu thụ của động vật ăn cỏ. Trong khi tốc độ tiêu thụ của động vật ăn cỏ vừa phụ thuộc vào mật độ của quần thể cỏ (thường có mối quan hệ phụ thuộc theo hàm dinh dưỡng loại 3 hoặc loại 2), vừa phụ thuộc vào mật độ của chính nó. Khi mật độ động vật ăn cỏ tăng lên, tốc độ tiêu thụ cỏ tổng cộng cũng gia tăng theo. Điều này cho phép ta dựng được một họ các đường cong tiêu thụ. Trong cùng một loại hàm dinh dưỡng, các đường cong này có hình dạng tương tự nhau và chỉ khác nhau bởi độ cao do tốc độ tiêu thụ tăng lên tương ứng sự gia tăng mật độ động vật ăn cỏ.



Hình 5.5. Tốc độ sinh trưởng của cỏ là một hàm của mật độ cỏ (Từ các kết quả nghiên cứu tại một bãi cỏ ở New Zealand)

(Theo Noy - Meir, 1975; Begon và Mortimer, 1988)

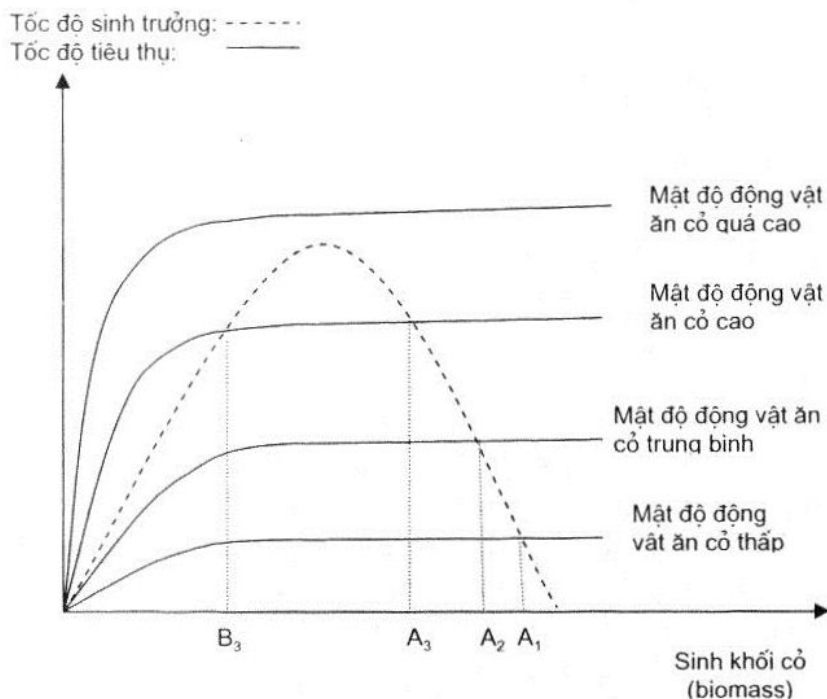
Do vậy, nếu đặt đường sinh trưởng của quần thể cỏ và các đường cong tiêu thụ ứng với các mức mật độ khác nhau của động vật ăn cỏ trong cùng một đồ thị, thì ta sẽ có các trường hợp ở các Hình 5.6; 5.7; 5.8 và 5.9.



Hình 5.6. Mối quan hệ giữa tốc độ sinh trưởng của quần thể cỏ và tốc độ tiêu thụ của quần thể động vật ăn cỏ (có phản ứng loại 2) với sinh khối cỏ (Theo Begon và Mortimer, 1988)

Hình 5.6 là mô hình đơn giản nhất của hệ động vật ăn cỏ - cỏ. Trường hợp này động vật ăn cỏ có phản ứng loại 2. Ứng với từng đường cong tiêu thụ của quần thể động vật ăn cỏ, sinh khối của quần thể cỏ tăng khi nằm bên trái từng điểm A tương ứng vì khi đó, sinh trưởng cao hơn tiêu thụ. Nhưng sinh khối cỏ

sẽ giảm xuống khi nằm bên phải từng điểm A tương ứng vì khi đó tiêu thụ vượt quá sinh trưởng. Do đó, mỗi điểm A (A_1 , A_2 , A_3) đều là điểm cân bằng bền. Nhưng khi mật độ quần thể động vật ăn cỏ cao hơn (và do vậy, mức tiêu thụ tổng cộng cũng tăng lên) thì mức sinh khối ở điểm cân bằng thấp hơn (tức là $A_3 < A_2 < A_1$). Nếu mật độ quần thể động vật ăn cỏ vượt quá một giá trị giới hạn nào đó (mật độ quá cao) thì sự tiêu thụ sẽ lớn hơn sinh trưởng ở tất cả các mức sinh khối và khi đó, quần thể thực vật (cỏ) sẽ có nguy cơ bị tiêu diệt.



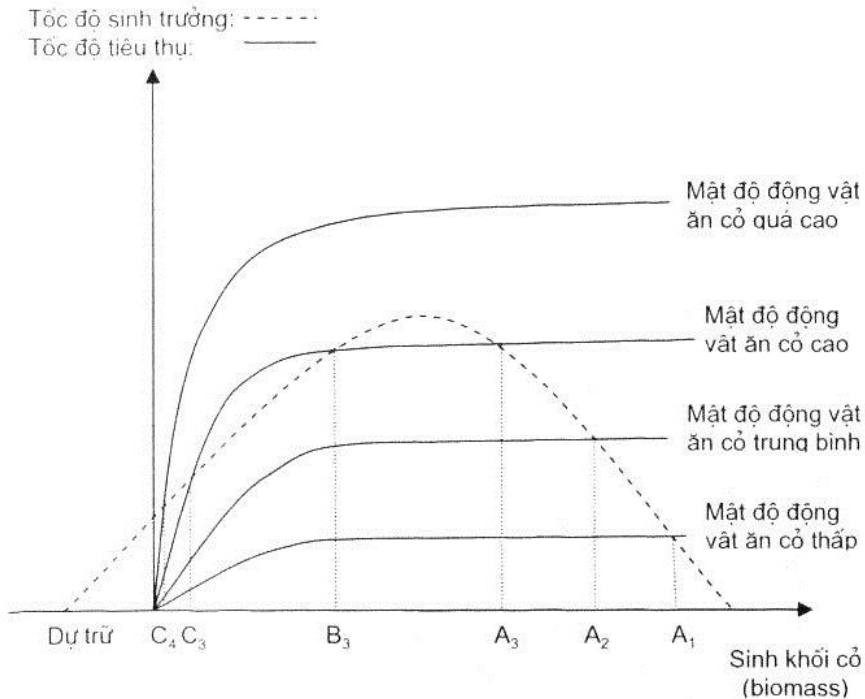
Hình 5.7. Mối quan hệ giữa tốc độ sinh trưởng của quần thể cỏ và tốc độ tiêu thụ của quần thể động vật ăn cỏ (có phản ứng loại 1) với sinh khối cỏ (Theo Begon và Mortimer, 1988)

Đối với quần thể động vật ăn cỏ có phản ứng loại 1 (Hình 5.7.), kết quả tương tự trường hợp trước (Hình 5.6) khi quần thể động vật ăn cỏ ở mức mật độ thấp và trung bình (có điểm cân bằng bền tại A_1 và A_2) và ở mức mật độ quá cao (quần thể cỏ bị tiêu diệt). Nhưng khi quần thể động vật ăn cỏ ở mức cao, đường cong tiêu thụ cắt ngang đường cong sinh trưởng 2 lần (điểm A_3 và B_3). Trong trường hợp này, sinh khối cỏ không chỉ giảm khi nằm bên phải điểm A_3 mà còn giảm xuống khi nằm bên trái điểm B_3 trong khi giữa điểm B_3 và điểm A_3 , sinh trưởng lại cao hơn tiêu thụ nên sinh khối tăng lên. Do đó, điểm A_3 là điểm cân bằng bền còn điểm B_3 là một điểm ngoặt không bền vững. Khi sinh khối nhỏ hơn B_3 thì quần thể cỏ sẽ giảm xuống tới mức bị tiêu diệt còn khi sinh khối cao hơn một ít so với B_3 thì quần thể cỏ tăng trưởng để tiến tới điểm cân bằng A_3 . Như vậy, tại mức mật độ cao của động vật ăn cỏ có thể dẫn tới trạng thái cân bằng bền (A_3) mà cũng có thể dẫn đến tình trạng bị tiêu diệt của quần thể cỏ. Do vậy, trong phạm vi này, một sự thay đổi nhỏ về mật độ động vật ăn cỏ hoặc sinh khối cỏ đều có ảnh hưởng quyết định lên hậu quả của mối quan hệ tương hỗ trong hệ động vật ăn cỏ - cỏ.

Hình 5.8 minh họa một quần thể cỏ duy trì được một lượng dự trữ mà động vật ăn cỏ không tiêu thụ được (ví dụ: các bộ phận nằm dưới đất hoặc những thành phần không ăn được phải chừa lại). Do đó, dù động vật ăn cỏ gia tăng đến mức độ nào thì cỏ vẫn bảo tồn được một lượng nhất định nên điểm xuất phát của đường cong sinh trưởng nằm lệch về bên trái so với điểm xuất phát của đường cong tiêu thụ

Hình 5.9 minh họa một quần thể động vật ăn cỏ có phản ứng phụ thuộc theo hàm dinh dưỡng loại 3 đối với mật độ cỏ.

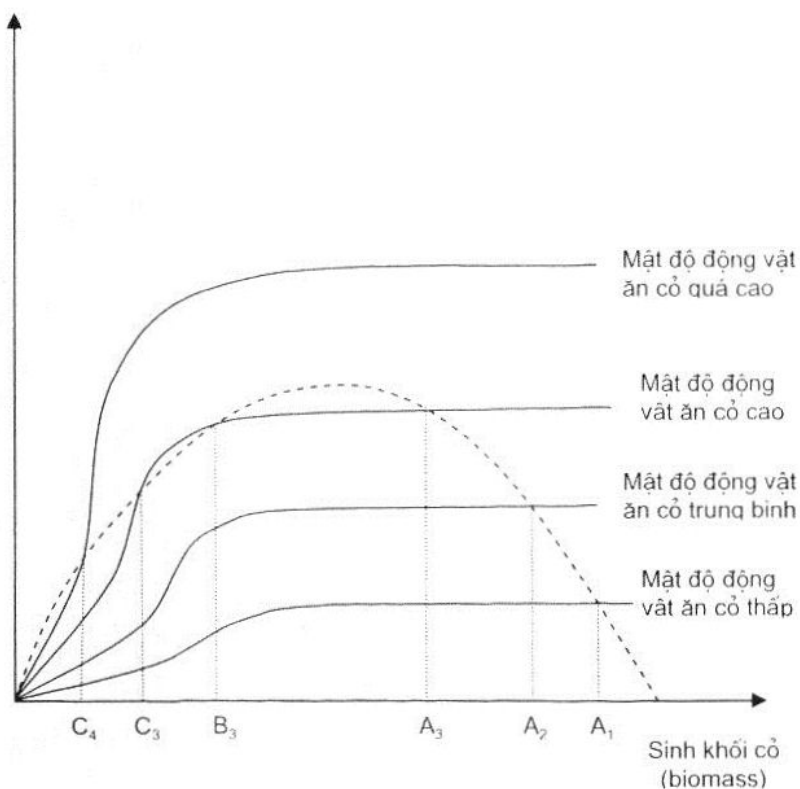
Cả hai trường hợp (Hình 5.8 và Hình 5.9) đều có hậu quả gần như nhau.



Hình 5.8. Mối quan hệ giữa tốc độ sinh trưởng của quần thể cỏ có lượng dự trữ và tốc độ tiêu thụ của quần thể động vật ăn cỏ (có phản ứng loại 1 hoặc loại 2) với sinh khối cỏ.

(Theo Begon và Mortimer, 1988)

Tốc độ sinh trưởng: - - - - -
 Tốc độ tiêu thụ: —————



Hình 5.9. Mối quan hệ giữa tốc độ sinh trưởng của quần thể cỏ và tốc độ tiêu thụ của quần thể động vật ăn cỏ (có phản ứng loại 3) với sinh khối cỏ.

(Theo Begon và Mortimer, 1988)

Khi quần thể động vật ăn cỏ ở mức mật độ thấp, sẽ có một điểm cân bằng bền A_1 . Khi quần thể động vật ăn cỏ ở mức mật độ trung bình, sẽ có một điểm cân bằng bền A_2 . Khi quần thể động vật ăn cỏ ở mức mật độ quá cao, quần thể cỏ không còn nguy cơ bị tiêu diệt do có lượng vật chất dự trữ không bị ăn

(Hình 5.8) hoặc do phản ứng loại 3 làm bền vững mỗi tương tác qua lại giữa hai quần thể (Hình 5.9) và có một điểm C_4 để khi sinh khối nhỏ hơn C_4 , sinh trưởng cao hơn tiêu thụ, còn khi sinh khối lớn hơn C_4 , tiêu thụ vượt quá sinh trưởng. Do đó điểm C_4 cũng là điểm cân bằng bền nhưng có sinh khối thấp hơn sinh khối tại điểm cân bằng A_1 và A_2 .

Khi mật độ động vật ăn cỏ ở mức cao, đường cong tiêu thụ cắt đường cong sinh trưởng tại 3 điểm: C_3 , B_3 , A_3 . Trong đó, điểm A_3 là điểm cân bằng có sinh khối cỏ cao, điểm C_3 là điểm cân bằng có sinh khối cỏ thấp, còn điểm B_3 là điểm ngoặt không bền vững. Khi quần thể cỏ có sinh khối trong khoảng lân cận B_3 thì nó có thể tăng trưởng đạt tới điểm A_3 nhưng cũng có thể giảm xuống điểm C_3 .

Như vậy hệ động vật ăn cỏ - cỏ biểu hiện rõ rệt "hiệu ứng Allee" vì có các trạng thái cân bằng khác nhau ngay trong cùng một hệ. Do vậy, một sự thay đổi nhỏ về kích thước quần thể động vật ăn cỏ hoặc kích thước quần thể cỏ đều có thể chuyển hệ từ một trạng thái cân bằng này tới một trạng thái cân bằng khác một cách nhanh chóng.

Điều này có ý nghĩa quan trọng trong thực tiễn quản lý và duy trì các hệ thống chăn thả. Tùy theo ý định duy trì quần thể cỏ ổn định ở mức sinh khối cao hoặc thấp mà chăn thả gia súc theo mật độ tương ứng và vào thời gian thích hợp.

CHƯƠNG 6

KHAI THÁC VÀ KIỂM SOÁT CÁC QUẦN THỂ

6.1. KHAI THÁC

6.1.1. Các đặc trưng của quần thể bị khai thác

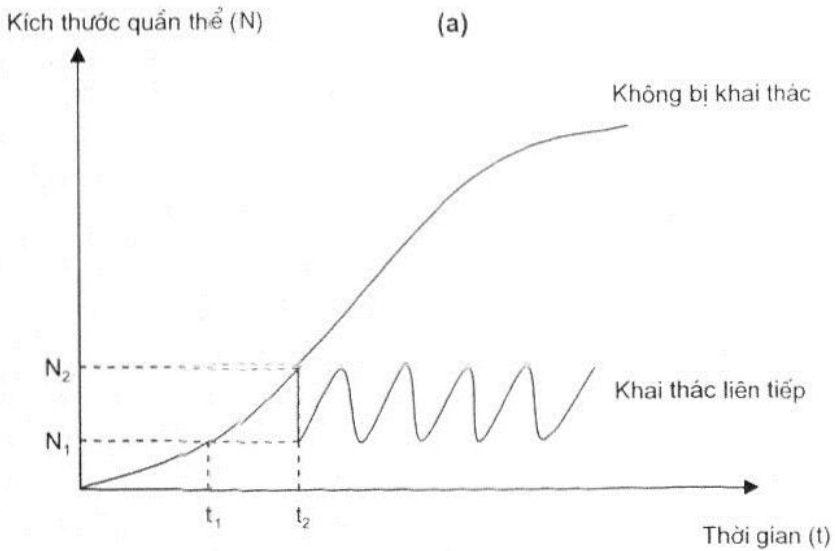
- Khai thác làm giảm ngay lập tức kích thước quần thể, ảnh hưởng đến tuổi thọ và khả năng sinh sản của các cá thể sống sót. Cá thể trưởng thành còn sống sót sẽ tăng sức sinh sản và giảm tỷ lệ tử vong tự nhiên do điều kiện sống, nhất là thức ăn được cải thiện. Như vậy, trong điều kiện môi trường với các nguồn dự trữ có giới hạn, việc giảm mật độ quần thể do khai thác lại có lợi cho cá thể sống sót.

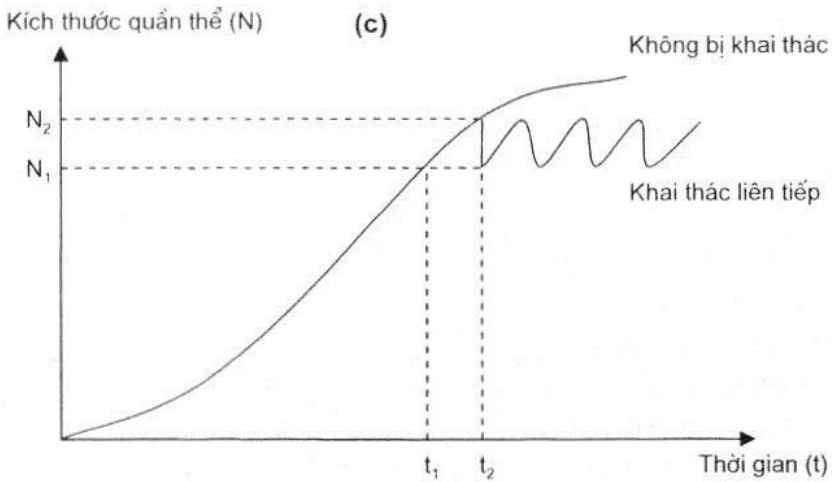
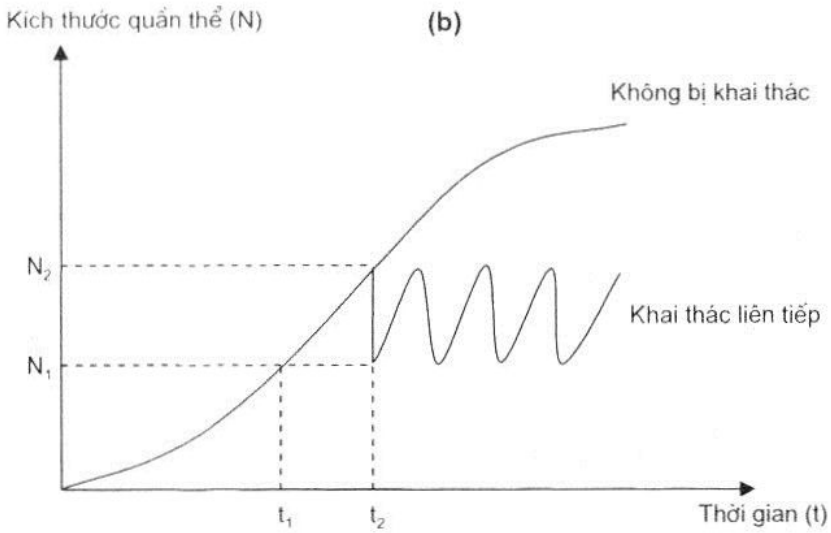
- Hoạt động khai thác ảnh hưởng mạnh lên tốc độ tái sinh trưởng (sinh trưởng bù) của quần thể bị khai thác. Tốc độ sinh trưởng của quần thể sau khi bị khai thác phụ thuộc vào thời gian tiến hành khai thác. Nếu khai thác xảy ra sớm và vào pha đầu của quá trình sinh trưởng quần thể thì tốc độ tái sinh trưởng sau đó sẽ thấp (Hình 6.1a). Nếu khai thác xảy ra muộn, vào pha cuối của quá trình sinh trưởng quần thể, thì tốc độ tái sinh trưởng cũng vẫn thấp (Hình 6.1c). Nhưng nếu khai thác

xảy ra vào lúc quần thể đang sinh trưởng nhanh nhất thì tốc độ tái sinh trưởng sẽ cao nhất và không bị thay đổi lớn do bị khai thác (Hình 6.1b).

- Kích thước quần thể trước khi bước vào pha khai thác tiếp theo và sự tái sinh trưởng qua các lần khai thác liên tiếp có liên quan với số lượng đã khai thác và khoảng thời gian tiến hành khai thác tiếp theo. Quần thể có thể duy trì sự tồn tại bình thường nếu khai thác diễn ra với một tốc độ khai thác (cường độ khai thác) sao cho quần thể vẫn có đủ thời gian để bù lại các cá thể bị khai thác. Khoảng thời gian này phụ thuộc vào khả năng sinh sản và thời gian bổ sung thế hệ mới của từng loài.

- Ở các quần thể có cấu trúc (cấu trúc tuổi, giới tính, thành phần, chiều dài...). khai thác sẽ làm thay đổi cấu trúc của quần thể. Nếu khai thác lại tiến hành có chọn lọc (chỉ khai thác những cá thể có tuổi, kích thước hoặc giới tính nhất định...) thì cấu trúc quần thể sẽ bị thay đổi.





Hình 6.1. Ảnh hưởng của khai thác lên các pha sinh trưởng khác nhau của quần thể

a) Khai thác vào pha đầu; b) Khai thác vào pha giữa; c) Khai thác vào pha cuối

(Theo Begon và Mortimer, 1988)

6.1.2. Các nguyên tắc trong khai thác

Ảnh hưởng của khai thác lên quần thể có thể xảy ra theo hai chiều hướng trái ngược nhau:

- Khai thác bất hợp lý làm tổn hại nặng đến quần thể và làm cho sản lượng khai thác tiếp theo giảm xuống. Trường hợp này do các nguyên nhân:

+ Các cá thể bị bắt quá trẻ, đến mức chúng chưa đủ thời gian sinh trưởng tới một kích thước thích hợp. Do đó, khi cường độ khai thác tăng lên, số lượng cá thể bắt được có thể tăng nhưng sản lượng tính theo trọng lượng lại giảm xuống. Trường hợp này gọi là khai thác quá mức đối với sinh trưởng cá thể.

+ Tác hại lớn hơn là khai thác quá mức đến nỗi số lượng quần thể giảm xuống quá thấp hoặc không đủ thời gian để đảm bảo tái sản xuất đủ lượng bổ sung cho các hoạt động khai thác tiếp theo. Trường hợp này gọi là khai thác quá mức đối với lượng bổ sung.

Nếu khai thác quá mức đối với sinh trưởng có thể phát hiện dễ dàng thì khai thác quá mức với lượng bổ sung rất khó xác định. Bởi vì quá trình sinh sản và sức sinh sản biến thiên rất lớn do khai thác nhưng cũng có thể do các nguyên nhân bất lợi của môi trường.

- Khai thác hợp lý là khai thác được một sản lượng ổn định SY (*Sustained Yield*) từ năm này qua năm khác mà kích thước quần thể vẫn không bị giảm xuống. Muốn như vậy, trong khoảng thời gian từ t đến $t + 1$, khai thác phải được tiến hành sao cho $N_{t+1} = N_t$, tức là quần thể ở trạng thái cân bằng.

Khi muốn khai thác được một lượng SY không đổi hàng năm thì tốc độ khai thác tức thời H phải bằng tốc độ tăng trưởng tức thời r của quần thể khi không có khai thác (tức là $H =$

r). Khi đó, quần thể sẽ ở trạng thái cân bằng tại mức thấp hơn của mật độ (N_1 ở hình 6.1), nhưng khi ngừng khai thác, quần thể sẽ sinh trưởng với tốc độ r để đạt tới mật độ ở mức cao hơn (N_2 ở hình 6.1). Nói cách khác, khai thác hợp lý là khai thác nhằm lấy đi một phần số lượng ngang bằng với số lượng gia tăng tự nhiên quần thể. Ví dụ, nếu một quần thể gia tăng số lượng theo tỷ lệ $e^r = 1,20$ thì $r = 0,182$ và do đó sẽ khai thác được SY với tốc độ khai thác tức thời $H = 0,182$. Tuy nhiên, vì ở mỗi mức mật độ quần thể, sẽ có một tốc độ tăng trưởng r khác nhau cho nên đối với mỗi mức mật độ, sẽ có một tốc độ khai thác $H = r$ tương ứng để giữ quần thể cân bằng ở mức mật độ đó. Ví dụ, một quần thể có tốc độ sinh trưởng trung bình hàng năm là $r = 0,182$ (và do vậy, tốc độ khai thác tức thời tính theo năm cũng bằng $0,182$), nếu muốn giữ kích thước quần thể này luôn ở mức 1000 cá thể thì số lượng khai thác cân bằng hàng năm sẽ là: $SY = 1000 \times 0,182 = 182$ cá thể.

Cần chú ý thêm rằng, H là tốc độ khai thác tức thời được tính trung bình khi khai thác diễn ra suốt năm và nếu số lượng quần thể trung bình hàng năm là $N(tb)$, thì số lượng khai thác cân bằng hàng năm là $SY = N(tb) \times H$. Nhưng nếu khai thác chỉ diễn ra trong một thời kỳ nào đó trong năm (điều này thường gặp trong khai thác một số động vật và thực vật hoang dã), thì $SY = N(tb) \times h$, với $h = 1 - e^{-H}$. (Ở ví dụ trên, $h = 0,167$ và $SY = 1000 \times 0,167 = 167$ cá thể). Còn khi khai thác diễn ra vào một số thời kỳ trong năm thì tốc độ khai thác tức thời được chia cho số lượng các thời kỳ khai thác (k), tức là $h_{(k)} = 1 - e^{-H/k}$. Ví dụ, nếu khai thác 2 lần trong năm thì $h_{(2)} = 1 - e^{-H/2} = 0,087$, nếu 12 lần trong năm thì $h_{(12)} = 1 - e^{-H/12} = 0,015$.

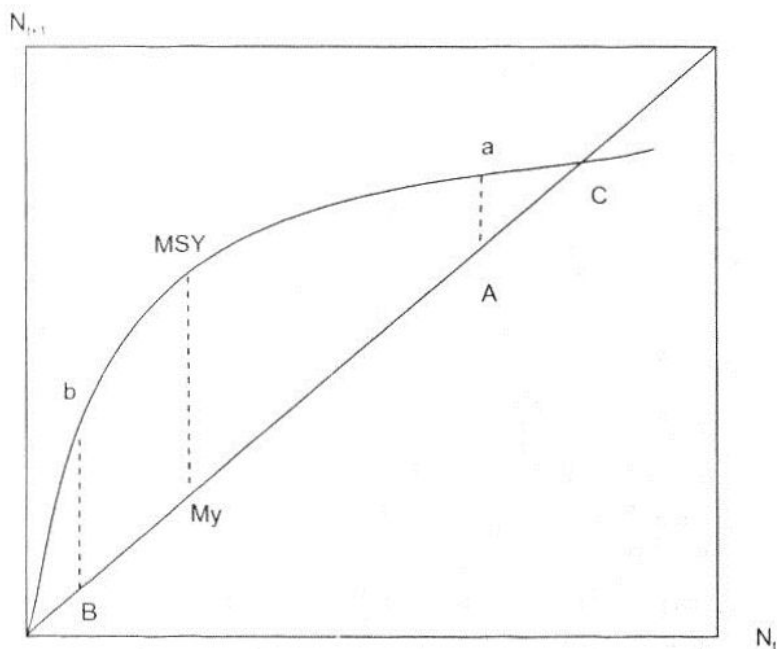
Cách tính trên đây đơn giản và chỉ cho các giá trị gần đúng, vì các yếu tố môi trường luôn biến thiên, kéo theo tỷ lệ sinh, tỷ lệ chết có thể thay đổi trong các năm kế tiếp và như vậy, giá trị r được sử dụng trong ước tính để dự báo cũng có thể thay đổi. Vì vậy, chỉ có thể áp dụng các kết quả tính toán này khi bản thân quần thể và điều kiện môi trường tương đối ổn định. Trong trường hợp như vậy và để có thể dự báo thực tế hơn, cần áp dụng các mô hình biến động quần thể riêng cho từng đối tượng sinh vật (cá, các nhóm động vật có xương sống ở cạn...).

Tuy nhiên, vì ứng với mỗi mức mật độ, quần thể có một tốc độ sinh trưởng r , nên sản lượng khai thác ổn định (SY) không tăng đồng thời với việc tăng kích thước quần thể. Hình 6.2 minh họa cho luận điểm này. Đường cong biểu diễn mối quan hệ có thể về số lượng (hoặc mật độ) của một quần thể hai năm kế tiếp nhau. Đường thẳng (đường phân giác) bao gồm tất cả các điểm có thể sao cho $N_{t+1} = N_t$, tức là số lượng quần thể không thay đổi qua 2 năm kế tiếp. Mọi điểm nằm phía trên (hay bên phải) đường phân giác đều biểu diễn số lượng quần thể tăng lên từ thời điểm t đến $t + 1$, còn các điểm rơi vào vùng bên dưới (hay bên trái) của đường này thì ngược lại. Điểm cắt của đường cong với đường phân giác là kích thước cân bằng của quần thể khi chưa bị khai thác.

Ở mức kích thước thấp của quần thể (điểm B), r tương đối cao nên H sẽ cao và SY tương ứng cho tốc độ khai thác này (đoạn thẳng b) sẽ là một phần lớn so với kích thước quần thể nhỏ.

Ở mức kích thước cao của quần thể (điểm A), r sẽ thấp nên H sẽ nhỏ và SY tương ứng (đoạn thẳng a) sẽ là một phần nhỏ của một quần thể có kích thước lớn.

Sẽ có một mức kích thước (điểm M_y) mà tại đó, quần thể sinh trưởng nhanh nhất (r lớn nhất). Do vậy, nếu khai thác diễn ra trùng vào pha sinh trưởng này thì sẽ thu được một giá trị SY lớn nhất, tức là MSY (*Maximum Sustained Yield*) mà quần thể vẫn duy trì được trạng thái cân bằng. Kích thước ứng với MSY bằng $K/2$ (K là dung lượng của quần thể) và tốc độ khai thác cho MSY ứng với $H = r / 2$. Do vậy, $MSY = rK/4$ (Hình 6.3a và 6.3b).



Hình 6.2. Mối quan hệ số lượng giữa hai năm liên tiếp của một quần thể. Đường chéo biểu thị $N_{t+1} = N_t$. Điểm C là điểm cân bằng khi không có khai thác. Đường (----) là phần khai thác cân bằng (SY) tại các mức N_t khác nhau. (Theo Ricker, 1958)

Vì vậy, để khai thác hợp lý quần thể, có thể áp dụng các nguyên tắc sau:

1- Nếu một quần thể đang ở trạng thái cân bằng thì đến một lúc nào đó, do tác động của các yếu tố biến thiên trong môi trường, kích thước của nó có thể giảm xuống thấp hơn mức cân bằng tự nhiên này trước khi nó bị khai thác (đĩ nhiên sau đó, nó lại sinh trưởng để quay trở lại mức dung lượng cho phép). Vì vậy, khai thác được coi là hợp lý khi vừa tận dụng được phần giảm tự nhiên này mà vẫn duy trì được quần thể ở mức cân bằng nhất định.

2- Ứng với từng mức kích thước phía dưới điểm cân bằng tự nhiên, sẽ có một SY tương ứng .

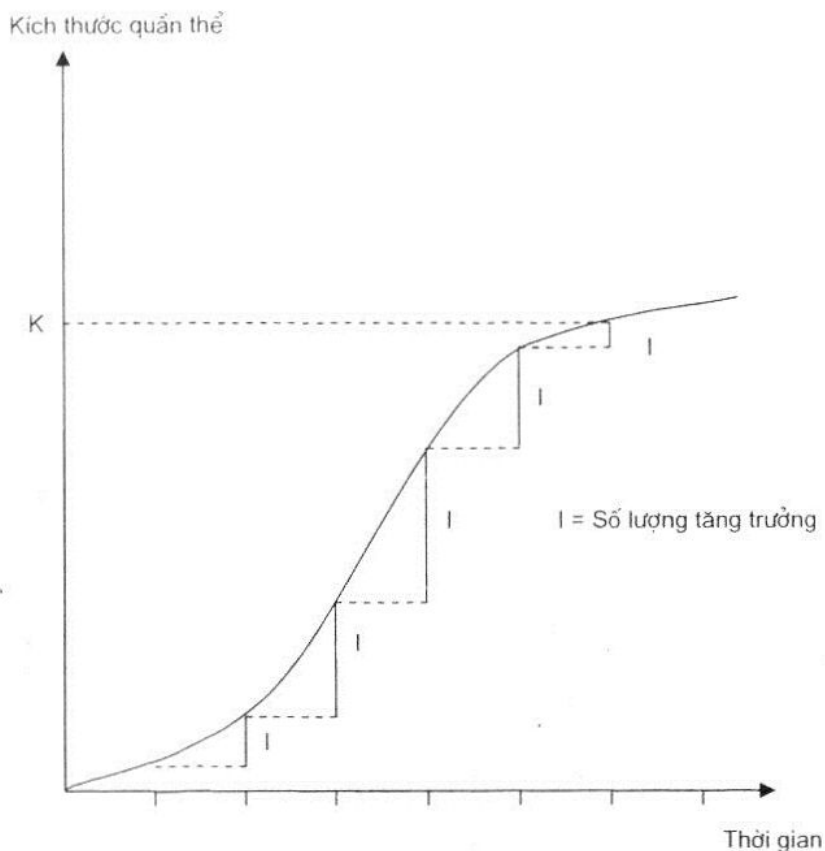
3- Đối với từng mức SY (giá trị SY ở trục tung hình 6.3b), sẽ có hai mức kích thước khác nhau tương ứng với nó. Vì hai mức kích thước này nằm về hai phía mức kích thước tương ứng với MSY (NMSY) nên mức nằm sau NMSY (điểm A với kích thước NH ở hình 6.3b) cao hơn nhiều so với mức kia (điểm B với kích thước NL ở hình 6.3b).

4- Chỉ khai thác được MSY tại một mức kích thước (điểm My với kích thước NMSY ở hình 6.2 và hình 6.3b).

5- SY được khai thác hàng năm nên nhỏ hơn lượng giảm tự nhiên (SY theo tính toán) và gọi SY này là SY tối ưu.

6- Khi tiến hành khai thác hàng năm với số lượng không đổi tương ứng với số lượng gia tăng tự nhiên thì quần thể sẽ giảm kích thước nhưng vẫn duy trì được trạng thái cân bằng ở một mức kích thước tương ứng. Tuy nhiên, nếu lượng khai thác vượt quá MSY thì quần thể sẽ giảm nhanh xuống đến mức bị tiêu diệt.

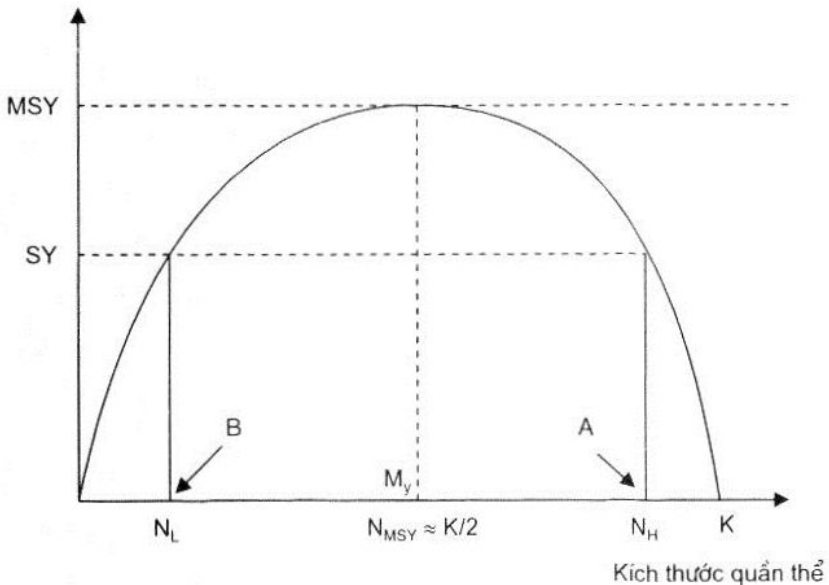
7- Phải tính SY từ kích thước nằm bên dưới kích thước cân bằng của quần thể bởi vì tại điểm cân bằng, tốc độ tăng trưởng trung bình của quần thể bằng 0.



Hình 6.3a. Tăng trưởng số lượng theo đơn vị thời gian và vào các thời kỳ sinh trưởng khác nhau của một quần thể sinh trưởng logistic

(Theo Begon & Mortimer, 1988)

Tăng trưởng số lượng
(Lượng khai thác)



Hình 6.3b. Mối quan hệ giữa tăng trưởng số lượng quần thể (hoặc lượng khai thác liên tiếp) và kích thước quần thể của một quần thể sinh trưởng logistic
(Theo Begon & Mortimer, 1988)

6.2. KIỂM SOÁT CÁC QUẦN THỂ

Hầu hết các quần thể đã bị huỷ hoại từ trước đến nay đều do con người tác động không cố ý và đang được con người bỏ công sức rất lớn để duy trì sự tồn tại của chúng, tránh cho chúng khỏi bị tuyệt diệt. Ngược lại, đối với các quần thể có hại, con người bằng mọi cách cố ý tiêu diệt chúng nhưng lại không thành công. Có sự trái ngược này là do sự huỷ hoại vô ý thường ảnh hưởng xấu đến sinh cảnh và quần xã sinh vật trong khi

những cố gắng cố ý lại nhằm trực tiếp vào chính những quần thể muốn tiêu diệt. Như vậy, khi môi trường sống bị ảnh hưởng xấu, quần thể dễ bị tổn thương nặng hơn so với các tác động nhằm trực tiếp vào số lượng cá thể của nó. Môi trường sống thay đổi sẽ ảnh hưởng đến chất lượng của một hoặc nhiều thành phần môi trường và khi sự thay đổi có hại này vượt quá ngưỡng chịu đựng, quần thể không thể tự điều chỉnh được bằng cách tự giảm mật độ như khi môi trường sống chỉ thay đổi về lượng. Các biện pháp trực diện làm giảm số lượng cá thể nhưng không ảnh hưởng hoặc ảnh hưởng ít đến chất lượng các nguồn dự trữ và do vậy, lại tăng định lượng các nguồn này cho các cá thể còn sống sót trong quần thể. Do vậy, việc loại trừ trực tiếp số lượng cá thể đã vô ý nâng tốc độ sinh trưởng tự nhiên r của quần thể tăng lên. Về thực chất, các hoạt động diệt trừ trực tiếp này giống như khi khai thác thu được một sản lượng ổn định tương ứng với một mức mật độ cân bằng. Do đó, muốn kiểm soát và khống chế các quần thể có hiệu quả, không những phải chọn các biện pháp thích hợp mà còn phải tìm ra các ngưỡng diệt cho từng quần thể trong từng điều kiện cụ thể của môi trường.

6.2.1. Các biện pháp kiểm soát quần thể

6.2.1.1. Biện pháp hoá học

Biện pháp hoá học được sử dụng phổ biến nhằm tiêu diệt, xua đuổi hoặc kìm hãm hoạt động sống các quần thể có hại, đặc biệt là các côn trùng gây hại trong nông nghiệp. Đây là biện pháp trực diện nhưng các chất hoá học độc hại khác nhau được sử dụng không chỉ tiêu diệt loài định diệt mà còn có thể tiêu diệt hoặc gây hại cho các loài khác, kể cả những loài có lợi (các loài vật dữ tự nhiên, các côn trùng thụ phấn cho cây trồng...) làm phá vỡ cân bằng sinh thái, gây bất lợi cho môi trường sống. Mặt khác, sau một thời gian tiếp xúc với thuốc trừ sâu, một số

côn trùng dần quen với thuốc hoặc xuất hiện những nòi kháng thuốc. Nhiều nghiên cứu đã chỉ ra rằng để đạt được hiệu quả diệt của năm đầu dùng thuốc, theo thời gian, liều lượng và số lần phun thuốc phải tăng lên. Sự hình thành các chủng quần quen thuốc thường trải qua từ 10 đến 20 thế hệ đối với thuốc trừ sâu hữu cơ và 50 đến 100 thế hệ đối với chất độc vô cơ. Sự quen thuốc là kết quả của chọn lọc tự nhiên hoặc sự thích nghi của chủng quần khi các loại thuốc trừ sâu được sử dụng với liều lượng gần gây chết (dưới ngưỡng gây chết) một thời gian dài.

Một số thuốc trừ sâu cùng loại với DDT còn là các hợp chất bền vững. Chúng có thể tồn tại trong đất đến 25 năm, giết chết các sinh vật phân huỷ và các sinh vật làm thoáng khí ở trong đất và do vậy, sẽ làm huỷ hoại đến cấu trúc của đất. Chúng hầu như không hoà tan và khó bài tiết nên thường tích lũy lại ở mô mỡ của các sinh vật tiêu thụ. Thậm chí, người ta còn phát hiện thấy có DDT trong mô mỡ của chim cánh cụt và hải cẩu Nam Cực. Do tính chất bền vững, khó phân giải nên các thuốc trừ sâu cùng loại với DDT tồn đọng ở các thành phần khác nhau của môi trường, đặc biệt là có khả năng tích lũy sinh học trong các mắt xích thức ăn nên chúng không những gây bất lợi cho các loài sinh vật mà còn gây hại cho con người. Người ta cho rằng bệnh ung thư có liên quan đến ô nhiễm DDT còn một số sản phẩm phụ của các chất diệt cỏ (một số loại dioxin) có thể gây ra rối loạn và sai lệch di truyền.

6.2.1.2. Các biện pháp sinh học

Do các nhược điểm của biện pháp hoá học nên biện pháp đấu tranh và phòng trừ sinh học được chú ý đến nhiều và đã thu được nhiều thành công. Người ta thường áp dụng các biện pháp sau:

- *Đưa các loài vật dữ tự nhiên vào nơi xuất hiện sâu bệnh:*

Đây là biện pháp sử dụng các loài ký sinh hoặc ăn thịt của quần thể có hại để gây nhiễm hoặc tạo điều kiện cho chúng phát triển ở những nơi có côn trùng gây hại. Trong đó, sự gây nhiễm bằng vi khuẩn, nấm hoặc các loài ký sinh được áp dụng nhiều hơn và tỏ ra hiệu quả hơn. Biện pháp này đặc biệt hữu hiệu đối với những loài sâu bệnh hoặc loài gây hại vừa xâm nhập đến một vùng mới, chưa có vật dữ tự nhiên ở đó từ trước.

**Khi sử dụng biện pháp đấu tranh sinh học, cần lưu ý các điều kiện sau :*

+ Vật dữ chỉ tấn công loài định diệt mà không lan rộng sang các loài khác cùng sống trong khu vực đó.

+ Vật dữ chỉ có tác dụng trong một thời gian ngắn. Sau một thời gian tiếp xúc, do tính chất chọn lọc và cân bằng tự nhiên, loài tiêu diệt và loài bị diệt sẽ đạt tới trạng thái cùng tồn tại. Vật ký sinh không thể gây chết vật chủ mãi được mà chỉ ở một mức nào đó, vì số lượng vật chủ giảm xuống quá thấp sẽ làm cho vật ký sinh không còn khả năng lây lan và cuối cùng cũng không thể tồn tại được .

- *Gây bất thụ các con đực.* Những con đực bất thụ sẽ làm cho các con cái không sinh sản được. Bởi vì, ở hầu hết các loài côn trùng gây hại, thông thường, con cái chỉ ghép đôi một lần trong đời. Do vậy, vào các mùa khác nhau, nếu thả ra một số lượng lớn con đực bất thụ thì sẽ làm cho quần thể gây hại bị tiêu diệt cục bộ .

- *Tổng hợp các hormone côn trùng hoặc pheromon giới tính* để dẫn dụ chọn lọc các loài sâu bệnh gây hại. Ví dụ, người ta sử dụng chất pheromon để dẫn dụ các cá thể đực vào bẫy. Bằng cách này, có thể giảm số lượng quần thể gây hại đến mức tối thiểu.

Biện pháp kiểm soát sinh học có ưu điểm rất lớn trong việc tiêu diệt có chọn lọc các loài gây hại và ít gây huỷ hoại môi trường nhưng hiếm khi tiêu diệt được hoàn toàn một loài sâu bệnh và do vậy, phải chịu hư hại mùa màng ở mức thấp nhất.

6.2.1.3. Biến đổi môi trường sống

Đây là biện pháp nhằm tác động vào môi trường sống, đặc biệt là các yếu tố chủ đạo của môi trường theo hướng bất lợi cho quần thể có hại. Biện pháp áp dụng có thể là vệ sinh môi trường; chọn cơ cấu cây trồng, vật nuôi thích hợp hoặc chọn phương thức sản xuất nông nghiệp, lâm nghiệp hợp lý và cải tạo đất... để hạn chế và phòng trừ các quần thể có hại. Đây là biện pháp vừa có hiệu quả cao, vừa ít tốn kém mà không gây hại cho môi trường.

Trồng một loài cây trồng (độc canh) trên một diện tích rộng lớn sẽ làm đơn giản đi rất nhiều mạng lưới thức ăn của hệ và làm giảm sự đa dạng tự nhiên của các loài thực vật và động vật. Độc canh dễ bị nhiễm bệnh và dễ bị các loài sâu bệnh tấn công vì các loài sâu bệnh không phải cạnh tranh thức ăn và không có kẻ thù tự nhiên nên phát triển nhanh chóng. Ngược lại, luân canh sẽ giảm số loài chuyên hoá dinh dưỡng một loại cây trồng nào đó hoặc có thể làm giảm số lượng sâu bệnh nhờ xen canh. Nếu trồng xen ngô với lạc, có thể làm cho mức ăn hại của sâu đục thân ngô giảm xuống đến 80% vì lạc tạo ra nơi trú ngụ cho các vật dữ tự nhiên của sâu đục thân ngô.

Có thể dành một phần cánh đồng để trồng loại cây thu hút sâu bệnh ("cây bẫy"). Ví dụ, cỏ linh lăng rất hấp dẫn đối với một số loài rệp cây thường phá hoại bông nên người ta dành một khoảnh đất trên cánh đồng bông để trồng cỏ linh lăng nhằm dụ rệp cây tập trung vào khu vực đó. Khi thu hoạch bông xong,

người ta mới đốt hoặc phun thuốc trừ sâu lên các bụi cỏ linh lăng này.

Ngoài các biện pháp trên, người ta còn áp dụng các biện pháp cơ học, cơ - lý học, bẫy, săn bắt... để kiểm soát số lượng quần thể. Tuy nhiên, dù áp dụng biện pháp nào hoặc tổng hợp đồng thời các biện pháp kiểm soát trực diện đi nữa thì việc quan trọng là phải xác định được mật độ và ngưỡng diệt trừ trong quá trình kiểm soát để chủ động khống chế hiệu quả số lượng quần thể.

6.2.2. Các nguyên tắc trong kiểm soát quần thể

Để đánh giá áp lực kiểm soát lên một quần thể, biến thiên kích thước quần thể theo tốc độ diệt không đổi nhưng ở các mức cường độ diệt khác nhau được mô phỏng ở Hình 6.4 và theo số lượng diệt không đổi nhưng ở các số lượng diệt khác nhau được mô phỏng ở Hình 6.5.

Ở trường hợp đầu (Hình 6.4), cường độ diệt giữ không đổi nhưng ở trường hợp sau (Hình 6.5), cường độ diệt phải tăng dần lên để diệt được một số lượng cá thể như nhau qua các năm (vì theo thời gian, sự diệt trừ làm giảm số lượng quần thể).

Cả hai trường hợp đều xét một quần thể sinh trưởng theo phương trình logistic, có $K = 1000$ cá thể và tốc độ tăng trưởng $r = 0.6$.

Hình 6.4 cho thấy nếu tốc độ diệt H duy trì ở mức < 0.6 (thấp hơn tốc độ tăng trưởng tự nhiên r của quần thể) dù việc diệt trừ có tiến hành từ năm này qua năm khác đi chăng nữa, quần thể vẫn tồn tại ở trạng thái cân bằng, tại từng mức mật độ (kích thước) ứng với tốc độ diệt. Mức kích thước tại trạng thái cân bằng tỷ lệ nghịch với tốc độ diệt.

Ở Hình 6.5, xu hướng của quần thể lại khác. Nếu số lượng bị diệt hàng năm vẫn ít hơn 150 cá thể thì quần thể sẽ ổn định tại các trạng thái cân bằng tương ứng với mức số lượng bị diệt. Nếu số lượng diệt hàng năm nhiều hơn 150 cá thể thì quần thể sẽ bị tiêu diệt. Giá trị 150 tương ứng với MSY trong trường hợp phân tích quần thể để khai thác, tức là số lượng tối đa bị mất đi hàng năm nhưng quần thể vẫn tồn tại ổn định. Trong trường hợp đang xét là kiểm soát quần thể, nên giá trị này được gọi là lượng diệt ổn định tối đa MSC (*Maximum Sustained Controlling*).

Vi vậy, muốn kiểm soát quần thể hiệu quả, nên áp dụng các nguyên tắc sau:

1- Khi quần thể bị diệt với một tốc độ không đổi hàng năm thì quần thể vẫn tồn tại và đạt được trạng thái cân bằng tại một kích thước tương ứng với tốc độ diệt trừ khi tốc độ diệt cao hơn tốc độ tăng trưởng tự nhiên r của quần thể.

2- Khi một quần thể bị diệt một số lượng cá thể không đổi hàng năm thì quần thể sẽ ổn định ở trạng thái cân bằng tại một kích thước tương ứng với mức số lượng bị diệt trừ khi số lượng bị diệt lớn hơn MSC .

3- Tốc độ diệt bằng tốc độ tăng trưởng tự nhiên r và số lượng bị diệt ứng với MSC gọi là ngưỡng bị diệt của quần thể.

4- Kích thước quần thể tại các trạng thái cân bằng khác nhau phụ thuộc vào tốc độ diệt hoặc số lượng bị diệt và độ bền vững của các trạng thái cân bằng này vẫn đạt được khi tốc độ diệt hoặc số lượng bị diệt vẫn còn thấp hơn ngưỡng bị diệt .

Các nguyên tắc này có thể áp dụng cho tất cả các quần thể muốn kiểm soát chứ không riêng gì quần thể sinh trưởng logistic. Nhưng đối với các quần thể sinh trưởng logistic hoặc

gắn dạng logistic, có thể tính kích thước quần thể tại các điểm cân bằng theo các biểu thức sau :

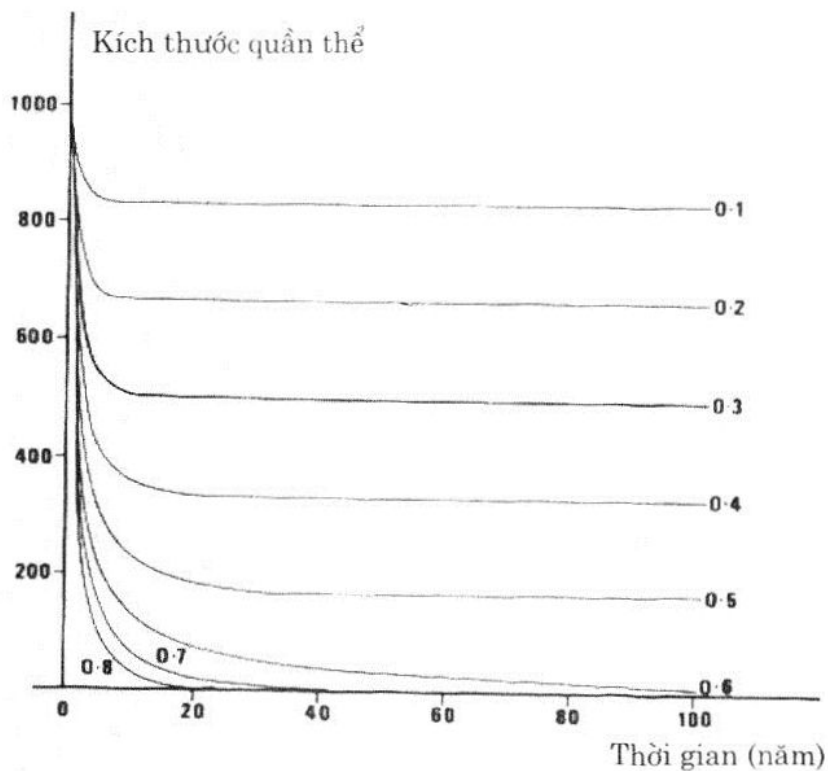
+ Nếu số lượng bị diệt không đổi hàng năm, C nhỏ hơn MSC (tức là nhỏ hơn $rK/4$) thì quần thể cân bằng tại kích thước:

$$N = \frac{r + \sqrt{r^2 - 4C.r / K}}{2r / K}$$

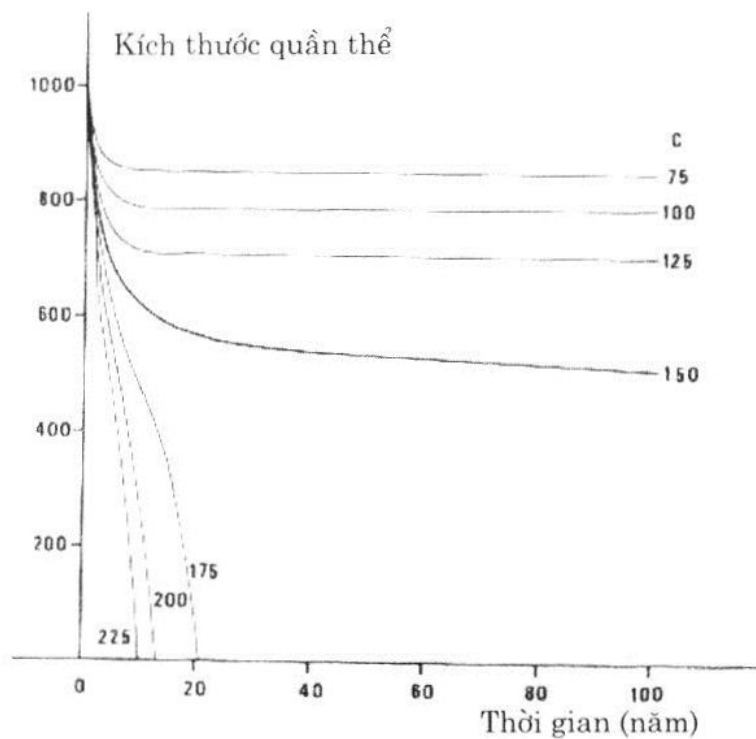
+ Nếu quần thể bị diệt với tốc độ không đổi hàng năm, H nhỏ hơn tốc độ tăng trưởng tự nhiên r của quần thể thì quần thể cân bằng tại kích thước:

$$N = K - KH/r$$

+ Nếu quần thể bị diệt hàng năm với tốc độ diệt lớn hơn r hoặc với số lượng bị diệt lớn hơn $rK/4$ thì đến một thời điểm nhất định, quần thể sẽ bị tuyệt diệt



Hình 6.4. Kích thước của quần thể (có $r = 0,6$ và $N = 1000$ cá thể) theo tốc độ diệt khác nhau nhưng không đổi hàng năm (Theo Caughley, 1980)



Hình 6.5. Kích thước của quần thể (có $r = 0,6$ và $N = 1000$ cá thể) theo số lượng diệt khác nhau nhưng không đổi hàng năm (Theo *Caughley, 1980*)

TÀI LIỆU THAM KHẢO CHÍNH

1. Niconsky, G. V. ; 1961, Sinh thái học cá (Bản dịch tiếng Việt). Nhà xuất bản Đại học, Hà Nội, 1961, 443 tr.
2. Odum E.P. ; 1971, Cơ sở sinh thái học. (Bản dịch tiếng Việt) Tập I. Nhà xuất bản ĐH và THCN, Hà nội, 1978, 423 tr.
3. Vũ Trung Tạng; 2003, Sinh học và sinh thái học hải dương. Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội, 296 tr.
4. Mai Đình Yên, 1990, Cơ sở sinh thái học. Tủ sách Trường ĐHTH Hà Nội, Hà Nội, 106 tr.
5. Andrewartha H. G. ; 1970, Introduction to the Study of Animal Populations. Second Edition, Chapman & Hall, 283 p.
6. Begon M. and Mortimer M.; 1988, Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants, 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 201 p.
7. Caughley G. ; 1980, Analysis of Vertebrate Populations, A Wiley - Interscience Publication, John Wiley & Sons Ltd, 205 p.
8. Hastings A. ; 1997, Population Biology. Concepts and Models. Springer-Verlag New York, Inc. 220 p.
9. Krebs J. R. and Davies N. B. ; 1992 An Introduction to Behavioural Ecology. Third Edition, Blakwell Scientific Publications, 388 p.
10. Putman R. J. ; 1994, Community Ecology. Chapman & Hall, 178 p.

11. Svirezhev Yu.M. and Logofet D.O. ; 1983. Stability of Biological Communities. Mir Publishers, Moscow, 319.p.

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

16 Hàng Chuối – Hai Bà Trưng – Hà Nội

Điện thoại: (04) 9715011; (04) 9721544. Fax: (04) 9714899

Email: nxb@vnu.edu.vn



Chịu trách nhiệm xuất bản:

Giám đốc: PHÙNG QUỐC BẢO

Tổng biên tập: PHẠM THÀNH HÙNG

Chịu trách nhiệm nội dung:

Hội đồng nghiệm thu giáo trình

Trường ĐHKHTN – Đại học Quốc gia Hà Nội

Người nhận xét: GS. TS. NGUYỄN BÁ

GS. TS. MAI ĐÌNH YÊN

PTS. TS. CHU ĐỨC

Biên tập: ĐỖ MẠNH CƯỜNG

Chế bản và vẽ hình: ĐỖ MẠNH CƯỜNG

Trình bày bìa: NGỌC ANH

SINH THÁI HỌC QUẦN THỂ

Mã số: 01.105.ĐH2003

In 500 cuốn, khổ 14,5 x 20,5 tại Nhà in Đại học Quốc gia Hà Nội

Số xuất bản: 7/867/XB-QLXB, ngày 21/7/2003. Số trích ngang: 162 KH/XB

In xong và nộp lưu chiểu quý IV năm 2003.