

CHƯƠNG 1 : SINH THÁI HỌC CÁ THỂ VÀ CÁC NHÂN TỐ SINH THÁI

Trong sinh thái học, người ta khảo cứu các mối quan hệ qua lại giữa sinh vật và môi trường, đồng thời người ta cũng khảo cứu sự thích nghi của loài, quần thể, quần xã và sự thích nghi với môi trường của chúng.

Sự tiếp cận thực nghiệm về hai khái niệm trên là bước cơ bản trong sinh thái học, dẫn tới việc xác định các đặc tính của môi trường sống của sinh vật. Các đặc tính này có thể được khảo cứu nhờ vào các thông số lý, hóa (vô sinh) và hữu sinh của môi trường, được gọi là các nhân tố sinh thái.

Người ta có thể nghiên cứu các nhân tố chính yếu của một hệ sinh thái trên một cơ thể đơn độc, trên một quần thể của loài xác định. Người ta cũng có thể phân tích ảnh hưởng của các nhân tố trên cho cả một quần xã sinh vật.

1. CÁC NHÂN TỐ SINH THÁI

1.1 Phân loại các nhân tố sinh thái

Ta có nhiều cách để phân loại các nhân tố sinh thái:

- Các nhân tố vô sinh (khí hậu, cấu tạo hóa học của đất, nước...) và các nhân tố hữu sinh (kí sinh, ăn mồi, cộng sinh...).
- Các nhân tố độc lập với mật độ và các nhân tố phụ thuộc vào mật độ.
- Sự phân loại không gian dựa vào đặc tính môi trường:
 - o Nhân tố khí hậu: nhiệt độ, không khí, ánh sáng, mưa...
 - o Nhân tố thổ nhưỡng: pH, thành phần cơ giới...
 - o Nhân tố thủy sinh: dòng chảy, chất hòa tan...
- Phân loại theo thời gian: ảnh hưởng của sự biến thiên theo năm, mùa hay ngày đêm (tính chu kỳ).

Các nhân tố sinh thái không bao giờ tác động riêng lẻ mà luôn tác động kết hợp với nhau. Nhân tố sinh thái nào cũng có thể trở thành nhân tố hạn chế trong không gian hoặc thời gian.

1.2 ?

2. HƯỞNG CỦA CÁC NHÂN TỐ SINH THÁI VÔ SINH LÊN SINH VẬT

2.1 Nhân tố sinh thái vô sinh

2.1.1 Nhân tố khí hậu

2.1.1.1 Ánh sáng

Ánh sáng có tầm quan trọng hàng đầu vì nó ảnh hưởng lên hiện tượng quang hợp tức sản lượng sơ cấp của sinh quyển. Ánh sáng ảnh hưởng lên sinh vật do cường độ và thời gian chiếu sáng.

- Cường độ ánh sáng chi phối sự quang hợp, tức sản lượng sơ cấp toàn cầu. Cường độ thay đổi theo chu kỳ ngày đêm, mùa và vĩ độ. Cường độ có vai trò xác định trong việc quang hợp, cho nên có cây chịu sáng (đại mộc, Dừa hấu, Đậu xanh, Lúa...) và cây chịu bóng (Ráng, Rêu, Móc tay, Lan...) (Phạm Hoàng Hộ, 1972).

- Độ dài chiếu sáng = quang kỳ, có ảnh hưởng lên sự tăng trưởng, phát hoa của thực vật và chu kỳ sống của động vật (ngủ đông, biến thái, trưởng thành sinh dục).

Ở thực vật ta phân biệt cây ngày dài (Lúa mì, Carot, Củ cải đường...), cây ngày ngắn (Tiá tô, Cúc, Trạng nguyên...) và cây vô tư (Đậu Hà Lan, Cỏ màn trâu, Cỏ sữa lông) dựa vào việc chúng phát hoa vào lúc ngày dài, ngày ngắn hay quanh năm.

Ngoài ra người ta còn phân biệt các kiểu quang hợp khác nhau của thực vật. Cây C_3 (đa số các loài thực vật) có sản phẩm quang hợp đầu tiên là một phân tử có 3 carbon (3-phosphoglyceric acid). Cây C_4 (mía, bắp...) có sản phẩm quang hợp đầu tiên là một phân tử có 4 carbon (acid malic và acid aspartic), còn cây CAM (Crassulacean acid metabolism) như Xương rồng, khác các cây trên vì khí khổng mở ra vào ban đêm để lấy CO_2 .

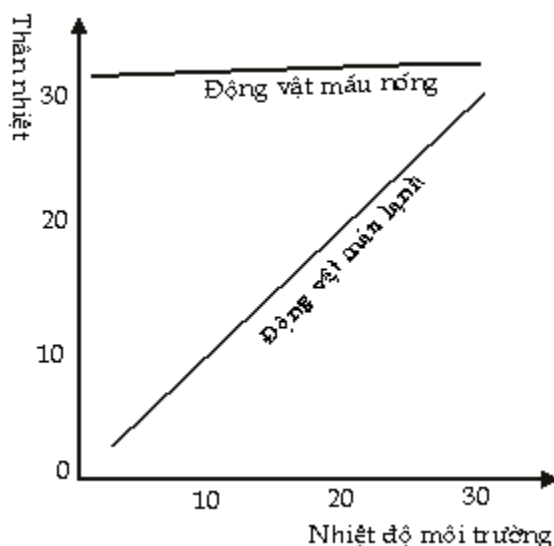
Ở động vật, chu kỳ ngày đêm, chu kỳ mùa, do ảnh hưởng của quang kỳ, tạo thành nhịp sinh học. Ở các động vật có xương sống, các hoạt động hàng ngày như kiếm ăn, nghỉ ngơi được kiểm soát bởi giờ mọc và giờ lặn của mặt trời cũng như độ dài ngày đêm. Con người cũng chịu ảnh hưởng của quang kỳ ở các hoạt động sinh lý học. Khi đi máy bay liên tục ta bị xáo trộn trong việc tiêu hóa, thức ngủ.

2.1.1.2 Nhiệt độ

Nhiệt độ là một trong những nhân tố quan trọng bậc nhất vì nó chi phối hoạt động biến dưỡng và điều khiển sự phân bố của các loài, quần xã sinh vật trong sinh quyển.

Một cách tổng quát thì khoảng cách chịu nhiệt của sự sống từ -200°C đến 100°C . Các dạng sống tiềm sinh (bào tử, nang tuyến trùng) có thể chịu được nhiệt độ dưới -180°C . Còn tình trạng của động vật hữu nhũ vẫn giữ được khả năng thụ tinh sau một thời gian được lưu giữ trong Nitơ lỏng (-196°C). Mặt khác, một số loài Tảo lam có thể phát triển ở suối nước nóng có nhiệt độ sôi của nước. Các vi khuẩn biển sâu nơi có các núi lửa ngầm hoạt động và phát triển ở 250°C dưới áp suất cực lớn.

Tuy nhiên khoảng chịu nhiệt của hầu hết sinh vật nhìn chung là thấp, không quá 60°C . Các sinh vật có khoảng cách chịu nhiệt rộng gọi là sinh vật rộng nhiệt, như côn trùng *Boreus hiemalis*, -12°C đến 32°C , thông *Pinus sylvestris*, -45°C đến 30°C . Các sinh vật có khoảng cách chịu nhiệt gọi là các sinh vật hẹp nhiệt. Thí dụ cá *Trematomus* (họ *Nothoteniidae*), sống ở vùng biển Nam cực, chịu nhiệt độ từ $-2,5^{\circ}\text{C}$ đến 2°C , tối ưu ở nhiệt độ $0,1^{\circ}\text{C}$. Còn san hô chỉ phát triển ở vùng biển ấm từ 20°C đến 27°C .



Hình 1. Thay đổi thân nhiệt theo nhiệt độ của môi trường động có thể

Thực vật, động vật không xương sống và động vật có xương sống bậc thấp (cá, ếch nhái, bò sát) có nhiệt độ cơ thể thay đổi theo môi trường. Các động vật đó là các loài máu lạnh, hay biến nhiệt. Chim và thú là sinh vật máu nóng hay đẳng nhiệt, có thân nhiệt cao, ổn định và độc lập với môi trường.

2.1.1.3 Mưa và độ ẩm

- Mưa là hiện tượng hơi nước ngưng đọng thành nước lỏng và rơi xuống. Ở vùng nhiệt đới, một năm có hai mùa mưa và nắng; sự luân phiên này có vai trò điều hòa các hoạt động sinh học giống như mùa đông và mùa hè ở vùng ôn đới. Lượng mưa hằng năm có vai trò to lớn trong sự phân bố các biomes lục địa. Thí dụ: rừng mưa nhiệt đới 2000 mm/năm, sa mạc dưới 200 mm/năm.

- Độ ẩm không khí có thể tính bằng hai cách:

- o Độ ẩm tuyệt đối là nồng độ hơi nước trong không khí tính bằng g/m^3 . Không khí có thể chứa một lượng hơi nước càng cao khi nhiệt độ càng tăng.

○ Độ ẩm tương đối là tỉ số giữa hơi nước có trong không khí so với lượng hơi nước tối đa mà không khí có thể chứa được ở nhiệt độ và áp suất nào đó.

Thí dụ ở nhiệt độ t không khí có thể chứa k g hơi nước trong mỗi m^3 , trong khi đó ở một nơi nào đó $1m^3$ không khí chỉ chứa k' g hơi nước. Vậy độ ẩm tương đối $HR = k'/k$ tính bằng %. Ở nước ta, mùa khô độ ẩm tương đối khoảng 50-70%. Mùa mưa khoảng 80-90% (Phạm Hoàng Hộ).

Đối với độ ẩm, các thực vật được chia làm các nhóm sau:

- Thủy thực vật: mọc trong nước (Ultricularia, Naias, Nitella...) hay mọc một phần trong nước (Bèo, Lục bình).
- Nê thực vật: mọc trong bùn hay nơi ẩm ướt (Lục bình).
- Bình thực vật: mọc trên đất trong vùng khí hậu không phải xếp vào loại khô (đa số các loài thực vật)
- Can thực vật: mọc các nơi thường khô (Xương rồng, Rau sam...).

Các động vật chịu khô có các thích nghi về giải phẫu và sinh lý học nhằm làm giảm sự mất nước (côn trùng, gặm nhấm vùng sa mạc, Lạc đà). Trái lại các động vật háo ẩm sống trong các vùng ít ngập nước nhưng độ ẩm không khí rất cao (các động vật sống trong đất, ốc có phổi, ếch nhái...).

2.1.2 Các nhân tố thủy sinh

2.1.2.1 Tính chất vật lý của nước

- Tỉ trọng của nước thay đổi theo nhiệt độ và nồng độ các chất hoà tan. Mặc dù có mỡ trong các mô và cơ quan, thủy sinh vật có tỉ trọng hơi lớn hơn tỉ trọng của nước, cho nên chúng phải phát triển các thích nghi hình thái để khỏi bị chìm (phao ở tảo lớn và sứa; bóng hơi ở cá).

- Độ nhầy nhớt của nước cũng làm dễ dàng cho sự nổi ở phiêu sinh thực vật kích thước nhỏ. Vì độ nhầy của nước ở 25°C chỉ bằng phân nửa ở 0°C cộng với tỉ trọng nhỏ ở nước nóng nên có khuynh hướng làm chìm các phiêu sinh. Cho nên các phiêu sinh vật nhiệt đới có nhiều tơ và phụ bộ phát triển làm gia tăng sự nổi.

- Dòng chảy có vai trò quan trọng trong hoạt động của các hệ sinh thái nước. Dòng chảy ảnh hưởng lên sự vận chuyển chất dinh dưỡng, điều hòa nhiệt độ biển và kiểm soát chu kỳ sống của các động vật. Sự di chuyển của khối nước cho phép sự phát triển của nhiều động vật biển hay nước ngọt sống cố định: hải miên, ruột khoang, đài trùng, hải mã, vỏ hải tiêu... Chúng là các loài vi thực (ăn sinh vật li ti) đa số có đối xứng tia, thích hợp với việc lấy thức ăn do dòng nước mang lại từ mọi phía.

2.1.2.2 Tính chất hóa học của nước

Các chất hòa tan trong nước ảnh hưởng trực tiếp hoặc gián tiếp lên sinh vật.

- Lân (P) thường là nhân tố hạn chế hàng đầu trong môi trường nước ngọt. Nguồn gốc của P do sự rửa trôi và nguồn nhân tạo (nông nghiệp và sinh hoạt).

- Nitơ (N) dưới dạng NO_3 được sử dụng bởi thủy sinh vật. NH_3 dồi dào khi nước thiếu O_2 hoặc quá nhiều chất thải chứa N. NO_2 tỏ ra độc đối với thủy sinh vật.

- Lưu huỳnh (S) dưới dạng SO_4 có thể đáp ứng nhu cầu của thực vật. SH_2 là chất độc đối với cá và một số thủy sinh động vật.

2.1.3 Nhân tố thổ nhưỡng

Đất là nhân tố quan trọng cho sinh vật đất liền. Tính chất lý học (thành phần hạt độ, kết cấu, độ ẩm...) và các tính chất hóa học (pH, chất khoáng...) ảnh hưởng nhiều đến sự phân bố, sự phát tán của các loài.

Sự thành lập đất là một quá trình phức tạp bao gồm sự biến đổi của nham thạch của lớp vỏ trái đất dưới ảnh hưởng kết hợp của các nhân tố khí hậu và sinh vật. Do đó, đất là vật thể cấu tạo từ các chất vô cơ và hữu cơ có nguồn gốc từ nham thạch và xác bã sinh vật.

2.1.3.1 Tính chất vật lý của đất

- Thành phần hạt độ tùy thuộc vào tính chất của các mảnh vụn từ đá mẹ hay khoáng. Các mảnh này có các kích thước từ lớn tới nhỏ như sau: cuội, sỏi, cát, bùn và sét. Tỉ lệ tương đối của các hạt cho phép xếp thành các loại đất khác nhau như đất sét, đất cát, đất cát pha sét...

- Kết cấu của đất tùy thuộc vào trạng thái của các hạt tạo nên. Khi các hạt mịn kết hợp lại với nhau và nối với các hạt to tạo thành các hạt kết, ta gọi đất có kết cấu. Ngược lại khi các hạt mịn không kết với nhau thì đất không có kết cấu. Đất có kết cấu tạo nhiều khoảng trống có thể chứa nước và khí.

- Độ xốp của đất do thành phần hạt độ và kết cấu của đất qui định. Độ xốp là tỉ lệ của thể tích các lỗ hổng so với thể tích chung của đất. Đất có độ xốp lớn thì nước và khí dễ di chuyển tạo thuận lợi cho sự phát triển của vi sinh vật.

- Độ ẩm là tỉ lệ của thể tích nước so với thể tích chung của đất. Độ ẩm tùy thuộc nhiều vào độ xốp của đất. Nếu đất có kết cấu tức là có nhiều lỗ hổng thì cây dễ lấy nước hơn là đất không có kết cấu.

2.1.3.2 Tính chất hóa học của đất

- pH của đất do pH của nước có trong đất qui định. Độ acid hay độ kiềm của đất tùy thuộc chủ yếu vào thành phần tương đối của Ca và CO₂. pH của đất được kiểm soát chủ yếu do các hạt keo sét và mùn tạo thành phức hợp sét mùn có nhiệm vụ trao đổi ion trong dung dịch của đất.

- Các chất khoáng

- o Lân (P) là chất cần thiết cho sinh vật bởi vì nó là thành phần chính của acid nhân. Trong đất P dưới dạng phosphat, acid phosphoric gắn với các hạt keo của phức hợp hấp phụ.

- o Nitơ (N) dưới dạng nitrat cùng phosphat là một trong những khoáng chất quan trọng nhất cho sự phát triển của sinh vật tự dưỡng. Các sinh vật phân hủy có khả năng khoáng hóa nhanh hữu cơ làm thành nitrat cần cho thực vật.

- o Kali (K) cũng là khoáng chất cần thiết cho thực vật. Các cây trồng có nhu cầu về K nhiều hơn cây hoang.

- o Calci (Ca) cũng như K không phải là nguyên tố cấu tạo nên tế bào sinh vật nhưng có vai trò trong việc trung hòa acid hữu cơ. Ca cũng có nhiệm vụ quan trọng trong việc tạo ra bộ xương và vỏ của sinh vật. Ca đất kiểm soát pH, trạng thái các phức hợp hấp phụ, sự thoát khí, tính thấm nước và sự chống chịu cơ học của đất.

2.2 Nhân tố sinh thái hữu sinh (các mối quan hệ)

2.2.1 Quan hệ cùng loài

2.2.1.1 ?

2.2.1.2 ?

2.2.2 Quan hệ khác loài

2.2.2.1 Sự cạnh tranh (competition) Là sự tranh giành nhau nguồn tài nguyên giữa hai sinh vật cùng một loài hoặc thuộc hai loài khác nhau. Cạnh tranh cùng loài khi các cá thể của một quần thể cùng tranh nhau thức ăn, nước uống, đối tượng sinh dục...

Cạnh tranh khác loài xảy ra khi các cá thể của hai loài khác nhau cùng tranh nhau một nguồn tài nguyên.

2.2.2.2 Sự ăn mồi (predation) Là hiện tượng một sinh vật bắt và ăn một sinh vật khác. Thí dụ thỏ ăn cỏ, thỏ là vật ăn mồi còn cỏ là mồi. Khi sói ăn thỏ thì thỏ là con mồi và sói là vật ăn mồi.

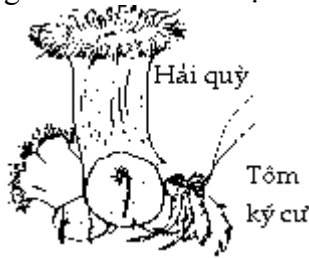
2.2.2.3 Sự ký sinh (parasitism) Là hiện tượng một sinh vật sống lợi dụng một sinh vật khác. Trên hay trong cơ thể động thực vật có rất nhiều ký sinh vật.

Có nhiều điểm giống và khác nhau giữa sự ăn mồi và sự ký sinh; trong sự ký sinh, vật ký sinh thường nhỏ hơn vật chủ và không nhất thiết phải giết chết vật chủ, trong khi vật ăn mồi nhất thiết phải giết chết con mồi.

2.2.2.4 Sự tiết chất cảm nhiễm ở thực vật Người ta thường phân biệt sự tiết chất kháng sinh ở thực vật bậc thấp như nấm. Thí dụ nấm *Penicilium* tiết chất penicilin. Ở thực vật bậc cao có hiện tượng tiết chất độc xa nguồn (teletoxie). Thí dụ như cây *Artemisia californica* tiết ra một chất terpene bay hơi có tác dụng ngăn cản sự nảy mầm của các loài bản địa và các cây nhất niên khác.

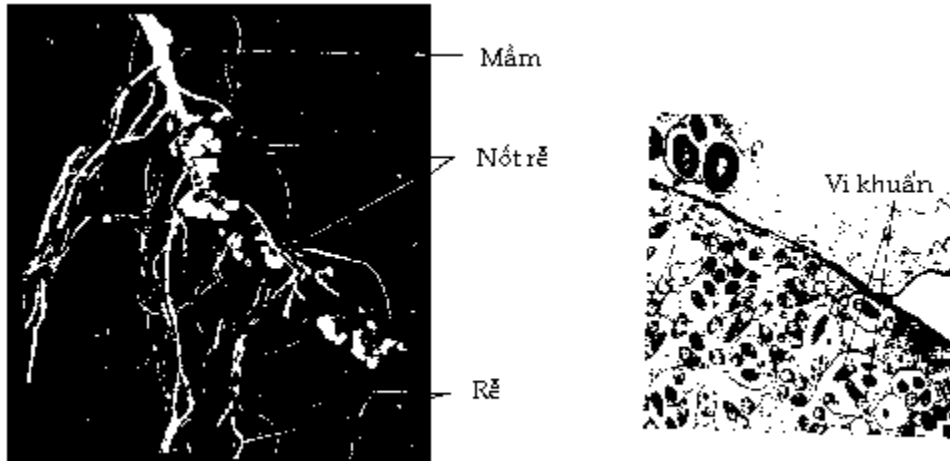
2.2.2.5 Sự hội sinh (commensalism) Đây là mối quan hệ đơn giản và bước đầu của sự phát triển quan hệ hai bên cùng có lợi. Thí dụ : địa y trên cây xoài, mận; dương xỉ, lan trên cây rừng.

2.2.2.6 Sự hợp tác (cooperation) Là mối quan hệ hai bên cùng có lợi nhưng không bắt buộc giữa hai loài. Thí dụ : hải quỳ và tôm ký cư.



Hình 2. Sự hợp tác giữa hải quỳ *Calliactis parasitica* và tôm ký cư *Pagurus bernhardus*

2.2.2.7 Sự cộng sinh (symbiosis) Là mối quan hệ bắt buộc và có lợi giữa hai loài. Thí dụ rong và nấm trong địa y; vi khuẩn nốt rỗ và cây họ đậu; mối và nguyên sinh động vật.



Hình 9. Sự cộng sinh giữa cây họ đậu và vi khuẩn *Rhizobium*

3. SỰ THÍCH NGHI VỚI CÁC NHÂN TỐ SINH THÁI

Các cá thể, quần thể hay toàn thể sinh vật không phải thụ động chịu ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái. Chúng có một sự linh động sinh thái cho phép chúng thích nghi với các biến đổi trong không gian và thời gian đối với các nhân hạn chế của môi trường. Chúng có những phản ứng bù trừ đối với những biến đổi của môi trường cho từng cá thể, hoặc quần thể, quần xã sinh vật bằng các thích nghi khác nhau.

Các thích nghi của sinh vật có thể ở mức đơn giản, cho đến mức độ phức tạp và sâu sắc hơn.

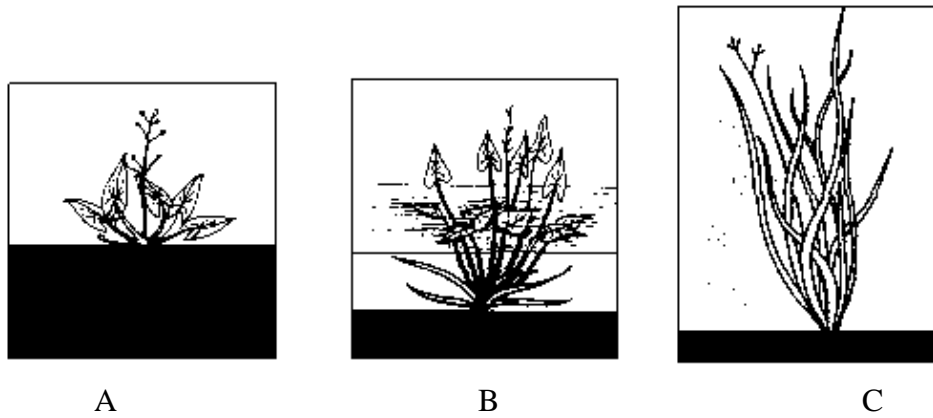
3.1 Thích nghi sinh lý học

Thể hiện do các cơ chế điều hoà tạo ra các biến đổi về biến dưỡng, cho phép các sinh vật giữ cho nội môi trường ở điều kiện ổn định và tối ưu so với điều kiện biến đổi bên ngoài.

Thí dụ: sự ổn định thân nhiệt của động vật máu nóng và sự thay đổi thân nhiệt của động vật máu lạnh khác nhau so với nhiệt độ của môi trường. Hay trường hợp gia tăng lượng hồng cầu nơi người từ đồng bằng lên miền núi cao.

3.2 Thích nghi kiểu hình

Đó là sự biến đổi kiểu hình do nơi tác động của các nhân tố lên sự tăng trưởng của sinh vật. Thí dụ: Cây Tràm mọc riêng rẽ có tán lá hình cầu, cành nhánh phát triển ở các cao độ khác nhau và thường hướng ngang. Ngược lại, cũng là loài này nhưng khi phát triển trong rừng, nơi có sự cạnh tranh ánh sáng ráo riết, thì có phát triển mạnh về chiều cao và có tán chụm. Trường hợp của cây Từ cô, cho ta thí dụ về sự biến đổi kiểu hình theo điều kiện sống. Cây phát triển trên đất ẩm có lá hình mũi mác, đẹp, cứng và hệ rễ phát triển mạnh. Trái lại cây phát triển trong nước, chìm hoàn toàn thì lá dài mảnh, lớp cutin mỏng và hệ rễ giảm thiểu. Còn những loài nửa nước nửa cạn thì có ba dạng lá. Ngoài hai dạng vừa nói trên còn có thêm dạng trung gian tròn như lá Súng.



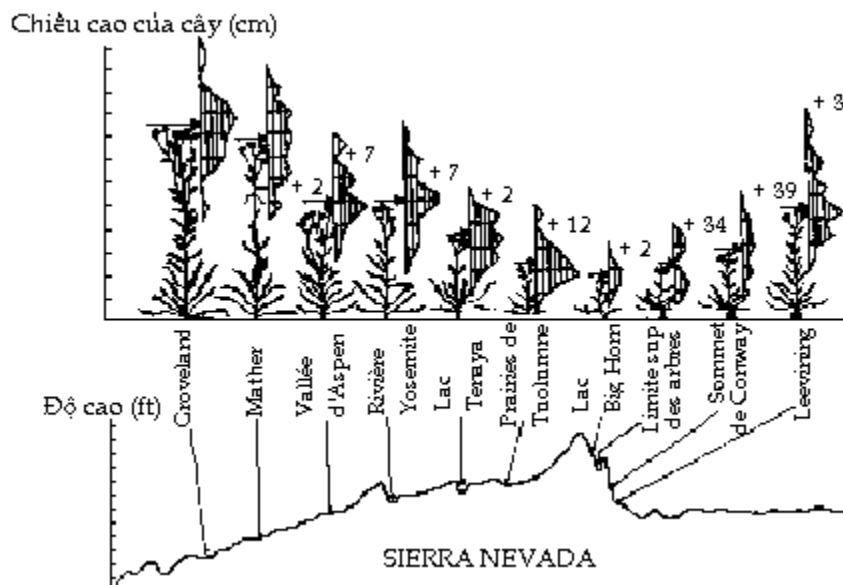
Hình 4. Sự thay đổi lá Từ cô theo điều kiện môi trường : A. Cây mọc trên đất ẩm; B. Cây mọc trong nước cạn; C. Cây mọc trong nước sâu

3.3 Thích nghi kiểu di truyền

Sự xuất hiện các kiểu sinh thái (loài địa phương = ecotypes) tiêu biểu cho một sự thích nghi hoàn chỉnh của các quần thể của một loài theo các điều kiện sinh thái địa phương. Khác với sự thích nghi kiểu hình, các loài địa phương tạo ra các tính chất di truyền và linh động của sinh vật.

Một minh họa tốt cho sự thích nghi này được Clausen (1948) thực hiện. Các tác giả này đã nghiên cứu các thích nghi về hình thể và sinh lý học theo cao độ của cây Cỏ thi, *Achillea lanulosa*. Các quần thể cỏ thi mọc ở California từ độ cao mực nước biển cho đến độ cao 3.500m trên dãy núi Sierra Nevada. Các cây này có chiều cao khác nhau, tỉ lệ nghịch với cao độ của địa hình nơi chúng mọc. Hơn nữa, chúng cũng khác nhau về thời kỳ trổ bông, tăng trưởng...

Khi đem trồng các hạt của các cây lấy từ những nơi có độ cao khác nhau trong cùng một vườn thực vật (có điều kiện môi trường giống nhau) thì thấy chúng vẫn còn giữ những đặc tính riêng của từng ecotypes của nơi cư trú gốc của chúng.



Hình 5. Phân bố của các kiểu sinh thái của Cỏ thi (*Achillea lanulosa*) theo địa hình ở California

3.4 Chọn lọc tự nhiên và thích nghi sinh thái học

Sự kết hợp tác động của các nhân tố sinh thái và của chọn lọc tự nhiên là nguồn gốc của sự xuất hiện các loài địa phương và tiếp theo là sự phân hóa các loài (sự hình thành loài mới).

Minh họa trực tiếp về vai trò của chọn lọc tự nhiên trong sự thích nghi được Kettlewell (1959 và sau đó) thực hiện. Đó là chứng hắc tố kỹ nghệ của bướm *Biston betularia*. Loài này bình thường có cánh màu trắng điểm đen giúp cho chúng tiếp màu với địa y thân cây, nhưng ở Anh Quốc lại xuất hiện dạng màu đen carbonaria. Dạng này ưu thế hơn ở các vùng kỹ nghệ nơi các cây

không còn địa y nữa, có màu sẫm tro bụi từ các nhà máy thải ra. Dạng màu đen này hiếm hoặc không có mặt ở vùng không bị ô nhiễm. Kettlewell cho thấy rằng các dạng đen có ưu thế chọn lọc trong vùng ô nhiễm so với dạng bình thường màu trắng. Chính sự bất môi đã đóng vai trò trong chọn lọc tự nhiên.

KHÔNG XEM VÀ KHÔNG SỬ DỤNG PHẦN TÔ VÀNG NÀY

4. YẾU TỐ GIỚI HẠN

Bất kể ở mức độ tổ chức nào (cá thể, quần thể, hay quần xã sinh vật) người ta cũng phải khảo cứu ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái riêng biệt của mỗi môi trường. Các thông số này là những thông số lý, hóa hay sinh học có tác động trực tiếp lên sinh vật.

Thực nghiệm cho thấy rằng tất cả các nhân tố sinh thái vào lúc này hay lúc khác trong những điều kiện địa phương đều có thể tác động như là các nhân tố hạn chế. Nếu xem xét một nhân tố nào đó, tùy theo điều kiện không gian và thời gian, nhân tố đó có thể xuống dưới một trị số tối thiểu không thể đáp ứng được yêu cầu của một loài hay một quần xã. Để phát triển trong một sinh cảnh, tất cả các sinh vật đều cần có những điều kiện về nhiệt độ, thức ăn, muối khoáng... Nhân tố nào ở gần mức tối thiểu nhất sẽ là nhân tố giới hạn.

4.1 Định luật tối thiểu

Định luật này liên quan đến ảnh hưởng của các chất khoáng cần thiết cho cây trồng. Sự tăng trưởng của cây chỉ có thể có trong điều kiện các chất cần thiết phải có đủ liều lượng trong đất. Chính những chất bị thiếu chi phối sản lượng mùa màng. Do đó năng suất của mùa màng tùy thuộc duy nhất vào chất dinh dưỡng hiện diện trong môi trường với liều lượng ít nhất (so với lượng tối ưu).

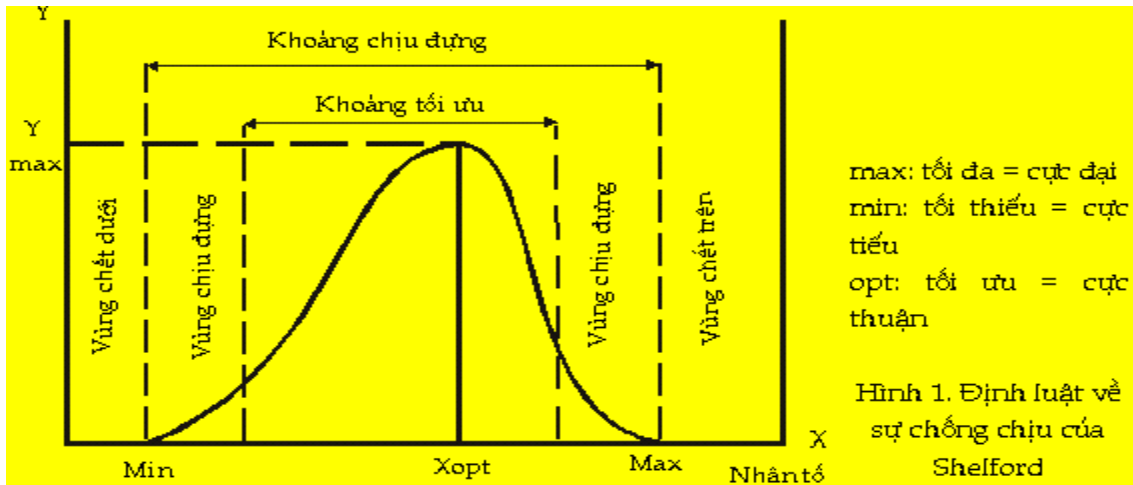
Định luật tối thiểu có thể mở rộng sự áp dụng cho các nhân tố sinh thái dưới dạng các định luật của các nhân tố hạn chế, có thể được phát biểu như sau: sự thể hiện (tốc độ và qui mô...) của tất cả quá trình sinh thái học được chi phối bởi các nhân tố hiện diện với liều lượng ít nhất trong môi trường.

Cần nhấn mạnh là định luật tối thiểu thay đổi trong sự thể hiện của nó do nơi có sự tác động qua lại của các nhân tố sinh thái. Do đó ở thực vật, kẽm thì cần thiết ở nồng độ thấp cho cây mọc trong bóng râm hơn là cây mọc ngoài ánh sáng. Tương tự, côn trùng phát triển trong môi trường khô ráo thì có nhiệt độ gây chết cao hơn các cá thể phát triển trong môi trường ẩm ướt (ở nơi khô, côn trùng chịu nóng giỏi hơn).

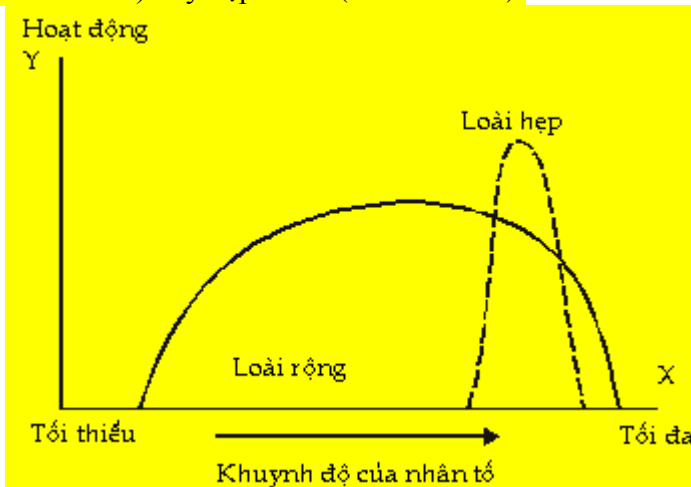
4.2 Định luật chống chịu

Định luật tối thiểu chỉ là một trường hợp đặc biệt của một nguyên tắc tổng quát hơn gọi là định luật về sự chống chịu, sự rộng lượng.

Theo định luật này thì tất cả nhân tố sinh thái có một khoảng giá trị hay khuynh độ (gradient) mà trong đó các quá trình sinh thái học diễn ra bình thường. Chỉ trong khoảng giá trị đó thì sự sống của một sinh vật hoặc sự xuất hiện của một quần xã mới diễn ra được. Có một giới hạn trên và một giới hạn dưới mà vượt khỏi đó thì sinh vật không thể tồn tại được. Trong khoảng chống chịu đó có một trị số tối ưu ứng với sự hoạt động tối đa của loài hoặc quần xã sinh vật.



Khoảng chịu đựng đối với mỗi nhân tố thay đổi tùy loài. Nó xác định biên độ sinh thái học của loài. Biên độ dao động này càng rộng khi khoảng chịu đựng các nhân tố sinh thái của loài càng lớn. Điều này cũng áp dụng được cho quần thể hay quần xã sinh vật. Có loài rộng hay hẹp đối với một nhân tố nào đó. Thí dụ: loài rộng nhiệt (eurythermes), rộng muối (euryhalines), loài hẹp nhiệt (stenothermes) hay hẹp muối (stenohalines).



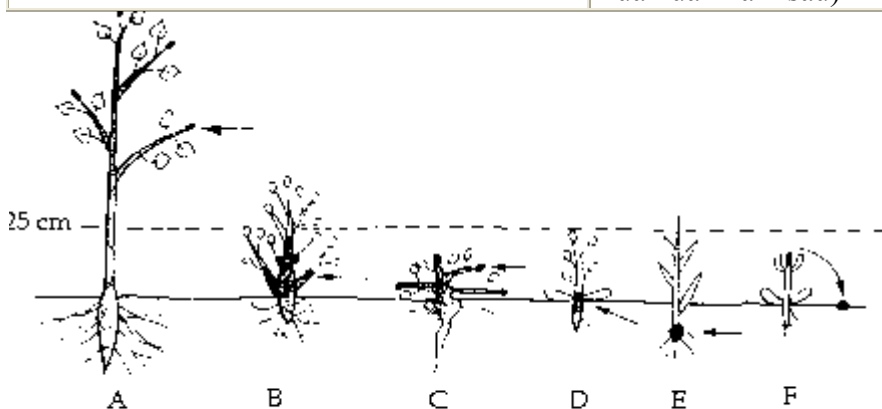
Hình 7. Loài rộng và loài hẹp theo định luật về sự chống chịu

4.3 Các dạng sống (life-forms) của quần xã

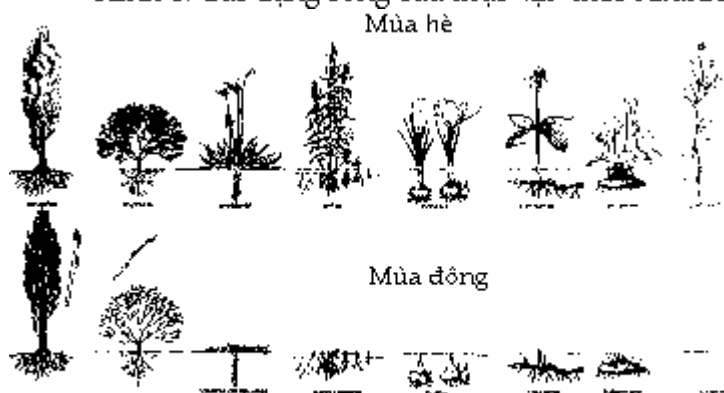
Trong các quần xã tự nhiên có rất nhiều sinh vật khác nhau. Chúng tạo thành các dạng sống khác nhau. Do kết quả của các dị hướng tiến hóa mà các loài gần gũi về mặt phân loại lại có thể sống trong những môi trường rất khác nhau. Trái lại sự đồng tiến hóa làm cho các loài không gần gũi về mặt phân loại học lại có thể sống trong cùng một môi trường. Nhà thực vật học người Đan Mạch Raunkiaer (1934) đã xếp các thực vật bậc cao thành các nhóm dạng sống, có thể liệt kê một cách tổng quát như sau:

Hiện thực vật	Các chồi mùa đông cao khỏi mặt đất, cây cao hơn 2m
Thực vật mặt đất	Các chồi mùa đông nằm sát mặt đất
Thực vật bán ẩn	Các chồi mùa đông nằm trong lớp đất mặt
Thực vật toàn ẩn	Các chồi mùa đông nằm trong đất (hoặc trong nước)
Thực vật thường niên	Thực vật có đời sống ngắn, chu kỳ từ hạt tới hạt diễn ra trong cùng một mùa (hoặc nảy

mầm vào mùa thu rồi trở bông và chết vào mùa xuân năm sau)



Hình 3. Các dạng sống của thực vật theo Raunkiaer



Hình 4. Sự thay đổi theo mùa của thực vật vùng ôn đới

Đối với động vật, Andrews và CSV (1979) xếp các động vật hữu nhũ vào các dạng sống sau đây:

Không gian	Có thể bay lượn như Dơi, Sóc bay
Ở nhánh	Các loài ở cành nhỏ íngon cây như Khỉ, Vượn
Ở cây	Leo trèo cành lớn như Sóc
Ở đất	Chủ yếu sống trên mặt đất như Khỉ đột, Đười ươi

Các tác giả trên cũng xếp các động vật hữu nhũ dựa theo tập quán dinh dưỡng:

- Ăn thực vật bao gồm ăn cỏ và ăn trái cây
- Ăn côn trùng
- Ăn thịt
- Ăn tạp

4.4 Ổ sinh thái (ecological niche)

Theo Elton (1927) thì ổ sinh thái là vai trò và vị trí của loài trong sự hoạt động của hệ sinh thái. Đã từ lâu có một sự lầm lẫn đáng tiếc giữa sự định vị không gian của một loài với ổ sinh thái của nó. Đó là do có ba hình thức cơ bản trong quan hệ giữa một loài với môi trường tự nhiên; đó là vùng phân bố địa lý, nơi ở và ổ sinh thái.

- Vùng phân bố địa lý: là bề mặt của đất liền hay của biển mà ở đó có mặt loài này hay loài khác.

- Nơi ở: là nơi sinh sống của sinh vật và môi trường xung quanh. Trong một sinh cảnh có thể có nhiều nơi ở nhỏ. Các sinh cảnh càng khác biệt càng tạo ra nhiều vi môi trường. Thí dụ trong một

khu rừng các chồi cây, tán lá, vỏ cây... tạo thành nhiều nơi ở. Ở biển, các hốc đá tán của tảo nâu, vỏ ốc rỗng tạo thành nơi cư trú đặc biệt. Còn ở các sinh cảnh đồng nhất, ta có các đại môi trường sống như savanes, đồng cỏ,... Thuật ngữ môi trường sống (nơi ở) cũng có thể áp dụng cho quần xã hay toàn thể sinh vật của một vùng. Thí dụ môi trường sống của các côn trùng ở cồn cát duyên hải.

- Ổ sinh thái có thể định nghĩa một cách đơn giản là vị trí chuyên môn của một loài trong quần xã. Theo Odum (1959) thì ổ sinh thái là nghề nghiệp, còn môi trường sống là địa chỉ của loài đó.

Hutchinson (1957) có một khái niệm khác về ổ sinh thái. Theo ông thì sinh vật của một loài chỉ có thể sống sót, tăng trưởng, sinh sản... trong một giới hạn nhiệt độ. Khoảng nhiệt độ đó là ổ sinh thái một chiều của loài. Nhưng sinh vật không chỉ chịu ảnh hưởng của một nhân tố sinh thái đơn lẻ. Còn các nhân tố khác như độ ẩm chẳng hạn. Sự tác động đồng thời của hai nhân tố này tạo thành ổ sinh thái hai chiều và tạo thành một vùng. Nếu xét thêm nhân tố độ mặn sẽ có ổ sinh thái ba chiều tạo thành khối. Trong môi trường có rất nhiều nhân tố tác động cùng một lúc lên sinh vật tạo thành ổ sinh thái nhiều chiều. Sự kết hợp khác nhau trong không gian và thời gian sẽ tạo điều kiện cho sự xuất hiện các ổ sinh thái khác nhau.

Cần thấy rằng thuật ngữ ổ sinh thái là một khái niệm trừu tượng, diễn tả các điều kiện môi trường cần thiết cho sinh vật và sự chuyên hóa của các sinh vật cần thiết cho điều kiện này.

Trong các quần xã tự nhiên, sự chuyên hóa của ổ sinh thái là một lợi thế tiến hóa quan trọng. Trong các hệ sinh thái thường thì các loài có thể sống chung trong các đại môi trường và đôi khi cả trong các vi môi trường. Các khảo cứu tỉ mỉ cho thấy rằng mỗi loài ở đây có các ổ sinh thái phân biệt rõ rệt. Ví dụ trong các ao vũng quanh ta. Hai loài côn trùng thuộc Bộ Heteroptera là *Notonecta glauca* và *Corixa punctata*, có kích thước tương đương nhau, sống trong cùng một sinh cảnh lại chiếm hai ổ sinh thái hoàn toàn khác nhau: *Notonecta* là loài ăn thịt, còn *Corixa* ăn cây cỏ mục nát (Ramade, 1984).

Nhiều nghiên cứu trên nhiều thông số cho phép xác định giới hạn của ổ sinh thái và khẳng định nguyên tắc căn bản sau đây:

Một loài \longleftrightarrow Một ổ sinh thái

Do vậy mỗi loài tìm thấy một lợi thế sống trong khi tự vệ chống lại sự cạnh tranh của loài lân cận của cùng một quần xã, đặc biệt bởi sự chuyên biệt về dinh dưỡng.

Thí dụ về chế độ ăn của hai loài chim biển cùng giống *Phalacrocorax* (còng cọc). Cả hai cùng sống trong một môi trường, làm tổ trên các dốc đá và cùng bắt cá ở một vùng biển. Nhưng khảo sát chế độ ăn uống của chúng cho thấy chúng chiếm giữ các ổ sinh thái khác biệt rõ ràng. Còng cọc lớn (*Ph. carbo*) là loài ăn sinh vật ở đáy; Còng cọc mào (*Ph. aritotelis*) ăn các sinh vật ở tầng nước gần mặt biển. Do đó tuy ở cùng nơi nhưng chúng có sự chuyên hóa rõ rệt về thức ăn, tức là có hai ổ sinh thái khác biệt nhau.

Thức ăn (%)	<i>Phalacrocorax carbo</i>	<i>Phalacroconax aritotelis</i>
Ammodytes	0	33
Clupeidae	1	49
<i>Pleuronectes</i>	26	1
Tôm, tép	33	2
Gobiidae	17	4
Labriidae	6	7
Các loại khác	17	4

