

PGS. TS. PHẠM BÌNH QUYỀN

SINH THÁI HỌC CÔN TRÙNG



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

PGS. TS. PHẠM BÌNH QUYỀN

SINH THÁI HỌC CÔN TRÙNG

(Sách dùng cho sinh viên ngành Khoa học tự nhiên)

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

8
B
1
B
8

Lời nói đầu

Giáo trình Sinh thái học côn trùng hiện đang được dùng làm giáo trình chính để giảng dạy đại học, sau đại học cho chuyên ngành côn trùng học ở Trường Đại học Khoa học Tự nhiên, Đại học Quốc gia Hà Nội, ở một số trường đại học khác và các Viện Nghiên cứu có liên quan. Đồng thời nó còn là tài liệu tham khảo cho giảng viên, học viên cao học, sinh viên, nghiên cứu sinh các trường đại học nông, lâm nghiệp, y khoa, cho cán bộ nghiên cứu và quản lý thuộc các ngành có liên quan. Trong giáo trình này, chúng tôi cố gắng hệ thống hóa và tổng quát hóa những kiến thức cơ bản về sinh thái côn trùng đã tích lũy được cho tới nay với hy vọng giúp cho sinh viên và các đối tượng khác tiếp thu được dễ dàng và có thể áp dụng vào thực tiễn đạt hiệu quả cao.

Trước khi trình bày những kiến thức chuyên ngành về quan hệ tương hỗ của côn trùng với môi trường, trong phần đại cương, giáo trình trình bày những khái niệm về lý thuyết cơ sở trong lĩnh vực sinh thái học côn trùng, mặc dù điều đó đôi khi còn cần sự minh họa và phát triển thêm trong các chương chuyên đề.

Chúng tôi đặc biệt chú ý đến minh họa những tổng quan bằng những ví dụ cụ thể của nhiều công trình nghiên cứu và quan sát sinh thái học côn trùng. Kinh nghiệm giảng dạy nhiều năm trong các trường đại học và thực hiện các đề tài nghiên cứu khoa học cho thấy, với phương pháp trình bày như vậy, đã giúp cho sinh viên cũng như cán bộ giảng dạy và cán bộ nghiên cứu thuộc các lĩnh vực có liên quan dễ dàng tiếp thu toàn bộ giáo trình và có khả năng chủ động phát huy sáng kiến đưa các kiến thức về sinh thái học côn trùng vào thực tiễn sản xuất nông, lâm nghiệp, thủy sản, thú y và côn trùng y học. Những ví dụ đó thường còn được dùng để cụ thể hóa cách ứng dụng những kiến thức lý thuyết về sinh thái học côn trùng đối với những yêu cầu phát triển bền vững, bảo vệ sức khỏe, bảo vệ môi trường và bảo tồn đa dạng sinh học.

Tác giả

MỤC LỤC

	Trang
Lời nói đầu	3
Mục lục	4
Danh mục các bảng	6
Danh mục các hình	7
 CHƯƠNG I - NHỮNG KHÁI NIỆM CHUNG	
1.1. Đối tượng và nội dung của sinh thái học	9
1.2. Đa dạng sinh học và sinh thái học côn trùng	12
1.3. Các yếu tố sinh thái	27
1.4. Các thuộc tính sinh thái học của loài	28
 CHƯƠNG II - Ổ SINH THÁI VÀ CÁC DẠNG SỐNG CỦA CÔN TRÙNG	
2.1. Ổ sinh thái của côn trùng	31
2.2. Các dạng sống của côn trùng	33
2.3. Kiểu hình sinh thái	36
2.4. Hiện tượng nguy trạng giả dạng (bất chước)	37
 CHƯƠNG III - SỰ PHÂN BỐ VÀ DI CƯ CỦA CÔN TRÙNG	
3.1. Quân tụ, đàn, bầy, côn trùng xã hội và sự sống đơn lẻ của côn trùng	39
3.2. Sự phân bố, sự di cư, phát tán và nòi sinh học của côn trùng	42
 CHƯƠNG IV. CÁC YẾU TỐ VÔ SINH	
4.1. Khí hậu	49
4.2. Thời tiết và sự ảnh hưởng	60
 CHƯƠNG V - CÁC YẾU TỐ THUỶ VĂN VÀ MÔI TRƯỜNG NƯỚC	
5.1. Nước là môi trường sống đặc thù của côn trùng	64
5.2. Chỉ thị sinh học môi trường nước	65
 CHƯƠNG VI. CÁC YẾU TỐ THỔ NHƯỠNG VÀ MÔI TRƯỜNG ĐẤT	
6.1. Đất là môi trường sống đặc biệt của động vật	71
6.2. Sinh vật đất và chức năng của chúng	72
 CHƯƠNG VII - CÁC YẾU TỐ SINH HỌC	
7.1. Sự chuyên hoá thức ăn - chuyên hoá dinh dưỡng	84
7.2. Vật ký sinh và vật chủ	86

7.3. Sự cạnh tranh trong loài	96
7.4. Bản chất ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái	99
7.5. Sự cạnh tranh khác loài.....	101
7.6. Các yếu tố do con người	106

CHƯƠNG VIII - BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG CỦA CÔN TRÙNG

8.1. Yếu tố điều chỉnh và yếu tố biến đổi	107
8.2. Các cơ chế điều chỉnh số lượng côn trùng	108
8.3. Phản ứng chức năng và phản ứng số lượng	109
8.4. Cơ chế cạnh tranh trong loài.....	113
8.5. Cơ chế thay đổi (luân phiên) ưu thế.....	114
8.6. Quần thể có các thể hệ gối nhau và mô hình ma trận leslye	116

CHƯƠNG IX - PHƯƠNG PHÁP MÔ TẢ SỰ BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG CỦA QUẦN THỂ CÔN TRÙNG

9.1. Đồ thị và tổ chức đồ	118
9.2. Mô tả tỷ lệ chết và tỷ lệ sống sót.....	120
9.3. Bảng sống của côn trùng.....	121

CHƯƠNG X - QUẢN LÝ SÂU HẠI THEO NGUYÊN TẮC DỰA VÀO HỆ SINH THÁI VÀ BẢO TỒN ĐA DẠNG SINH HỌC

10.1. Chức năng của đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái nông nghiệp	128
10.2. Đa dạng sinh học của các loài sinh vật chân đốt trong các hệ sinh thái nông nghiệp	131
10.3. Đa dạng giống cây trồng và sự ổn định về số lượng của các loài sâu hại.....	133
10.4. Các kiểu cấu trúc cảnh quan và đa dạng sinh học côn trùng	136
10.5. Điều khiển hoạt động của hệ sinh thái nông nghiệp	139

CHƯƠNG XI - HƯỚNG DẪN KHẢO NGHIỆM PHÒNG TRỪ SÂU BỆNH VÀ ĐÁNH GIÁ HIỆU QUẢ THUỐC BẢO VỆ THỰC VẬT (BVTV)

A- Dùng thuốc bảo vệ thực vật hiệu quả và an toàn	145
1. Dùng đúng loại thuốc	145
2. Dùng thuốc đúng liều	145
3. Dùng thuốc đúng lúc	145
4. Dùng thuốc đúng phương pháp.....	145
5. Sử dụng thuốc phải đảm bảo an toàn	146
B. Xử lý thuốc bảo vệ thực vật trên đồng ruộng.....	147
1. Bố trí thí nghiệm.....	147
2. Đánh giá hiệu quả sử dụng thuốc BVTV bằng toán thống kê	151
3. Giải thích kết quả và đánh giá sự thành công của thí nghiệm.....	156
4. Cách trình bày báo cáo	156
5. Ví dụ minh họa.....	157
Tài liệu tham khảo.....	163

DANH MỤC CÁC BẢNG

<i>Bảng 1.1.</i> Số lượng các loài sinh vật đã được mô tả và ước tính về số lượng thực tế của một số bậc phân loại (ĐV : nghìn loài).....	14
<i>Bảng 1.2.</i> Số lượng các loài được mô tả thuộc 4 bộ lớn của lớp côn trùng	15
<i>Bảng 4.1.</i> Ảnh hưởng của nhiệt độ ổn định và độ ẩm tương đối của không khí đến sự sống sót, dinh dưỡng và sinh sản của ruồi Xexe (theo Buxton. Lewis, 1943)	58
<i>Bảng 5.1.</i> Xếp hạng chất lượng theo chỉ số đa dạng	69
<i>Bảng 5.2.</i> Xếp loại mức độ ô nhiễm các thủy vực theo hệ thống điểm BMWP	70
<i>Bảng 6.1.</i> Kích thước và mức độ phong phú của các sinh vật cư trú trong đất.....	73
<i>Bảng 7.1.</i> Ảnh hưởng cạnh tranh của hai loài mọt bột <i>Tribolium</i> trong các điều kiện "khí hậu" khác nhau. (Theo Park, 1954)	104
<i>Bảng 9.1.</i> Phương pháp mô tả biến động số lượng quần thể của một loài côn trùng giả thiết và phương pháp biểu thị tỷ lệ chết của các pha trong quá trình phát triển.....	121
<i>Bảng 9.2.</i> Bảng sống của sâu <i>Choristoneura fumiferana</i> trong vòng 10 năm (theo Morris, 1957).....	122
<i>Bảng 9.3.</i> Bảng sống của sâu đục thân lúa năm vạch (<i>Chilo suppressalis</i>) (Nam Hà (cũ) - 1973, theo kết quả nuôi bán tự nhiên).....	123
<i>Bảng 9.4.</i> Bảng sống của ruồi nốt sần (<i>Urophora jaceanna</i>) hại cây đào ở khu vực châu Âu (theo Varley, Gradwell, Hassell, 1975).....	124
<i>Bảng 11.1.</i> Năng suất lúa trung bình cho các công thức và lần lặp lại công thức (khối).....	157
<i>Bảng 11.2.</i> - Phân tích phương sai.....	158

DANH MỤC CÁC HÌNH

<i>Hình 2.1.</i> Các ổ sinh thái giả định 1, 2 và 3 chiều (theo Begon và Mortmer, 1988)	31
<i>Hình 2.2.</i> Ruồi <i>Ceriodes sartorum</i> Smirn (bên trái) và ong <i>Odynerus</i> sp. (bên phải)	37
<i>Hình 2.3.</i> Ruồi vàng <i>Eristalys tenax</i> L. (bên trái) và ong mật (bên phải)	38
<i>Hình 2.4.</i> Bướm độc <i>Ophtalmus</i> ở trên và bướm “giả dạng” của nó ở dưới (theo Wellex) ..	38
<i>Hình 4.1.</i> Vùng sống của côn trùng phụ thuộc vào nhiệt độ và hiện tượng quá lạnh (theo Bakhmentiev)	53
<i>Hình 4.2.</i> Ảnh hưởng của nhiệt độ đến thời gian phát triển của côn trùng (theo Ludwig và Cable) :	54
<i>Hình 4.3.</i> Ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự phát triển của trứng ruồi quả <i>Drosophyla melanogaster</i> (theo Davidson. 1944) N- nhiệt độ ngưỡng phát triển.	56
<i>Hình 4.4.</i> Ảnh hưởng của độ ẩm tương đối và nhiệt độ đến thời gian sống của ruồi Xexe (<i>Grossia tachynoides</i>) trưởng thành ở trong điều kiện thí nghiệm và điều kiện bình thường, phổ biến ở Tây Phi vào tháng IV và tháng VII (theo Buxton, Lewis, 1934)	59
<i>Hình 4.5.</i> Sơ đồ những ảnh hưởng cơ bản của thời tiết và khí hậu đến quần thể côn trùng	59
<i>Hình 4.6.</i> Trong mô hình A và B, quần thể của các cá thể trưởng thành được quyết định bởi tốc độ sinh sản bậc 10	62
<i>Hình 7.1.</i> Mô hình quần thể theo Thompson đối với quần thể ổn định của vật chủ bị vật ký sinh tấn công	89
<i>Hình 7.2.</i> Sơ đồ hành trình của vật ký sinh tìm kiếm vật chủ (theo Clark L.R. 1964) ...	90
<i>Hình 7.3.</i> Mô hình quần thể lý thuyết theo Nicholson (phương trình 6 và 7) (Theo Odum, 1971)	92
<i>Hình 7.4.</i> Phản ứng chức năng của cá thể cái ong ký sinh <i>Dahlbominus fuscipennis</i> khi tìm kén của ong ăn lá <i>Neodiprion sertifer</i> trong lồng nuôi với diện tích mặt đáy bằng 50cm.	94
<i>Hình 7.5.</i> Sự phụ thuộc giữa log của diện tích tìm kiếm và log của quần thể vật ký sinh (Hassell, 1971)	95
<i>Hình 7.6.</i> Số lượng mọt <i>Rhyzopertha dominica</i> nuôi bắt đầu với một đôi trong 10g hạt lúa mỳ (theo Crombie, 1954), và cứ sau mỗi tuần lại sàng để loại bỏ bột, rồi bổ sung cho đủ 10g.	97

<i>Hình 7.7.</i> Đường cong theo các phương trình hàm số mũ và mô hình logistic của sự tăng trưởng quần thể (theo Crombie, 1954).....	98
<i>Hình 7.8.</i> Tỷ lệ chết trong hai loại cạnh tranh.....	101
<i>Hình 8.1.</i> Sơ đồ biến động quần thể của côn trùng (theo Viktorov)	108
<i>Hình 8.2.</i> Mô hình tác động các cơ chế điều chỉnh số lượng của côn trùng (theo Viktorov, 1976) :	111
<i>Hình 8.3.</i> Bảng sống dạng biểu đồ của một quần thể n nhóm tuổi và có các thế hệ gối nhau (theo Leslye, 1945).....	116
<i>Hình 9.1.</i> Biến động số lượng của quần thể côn trùng giả thiết với mỗi năm phát triển được ba thế hệ :	119
<i>Hình 9.2.</i> Tổ chức đồ và đường cong thế hệ của quần thể côn trùng giả thiết với mỗi năm phát triển được ba thế hệ	119
<i>Hình 10.1.</i> Ảnh hưởng của thâm canh lên đa dạng sinh học và chức năng trong các hệ sinh thái nông nghiệp liên quan tới vai trò đa dạng sinh học của nhóm chân khớp cỡ trung bình.....	127
<i>Hình 10.2.</i> Thành phần, chức năng và các chiến lược tăng cường đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái nông nghiệp.....	129
<i>Hình 10.3.</i> Mối quan hệ giữa đa dạng sinh học chủ yếu (dựa trên các cách quản lý các hệ sinh thái nông nghiệp) và đa dạng sinh học phụ trợ duy trì chức năng hệ sinh thái.....	130
<i>Hình 10.4.</i> Ảnh hưởng của các phương thức quản lý hệ sinh thái nông nghiệp và các kiểu canh tác làm tăng tính đa dạng sinh học các loài thiên địch và giảm mức độ phong phú của sâu hại.....	131
<i>Hình 10.5.</i> Quan hệ giữa thực vật, đa dạng loài chân đốt và các quá trình hệ sinh thái nông nghiệp.....	132
<i>Hình 10.6.</i> Xu hướng giả thuyết của quy luật hay sự giảm thiệt hại do sâu hại khi số loài cây chủ tăng lên trong hệ sinh thái nông nghiệp	135
<i>Hình 10.7.</i> Các tác động của sự phân cắt cảnh quan lên khả năng tồn tại của các quần xã thiên địch trong những hệ sinh thái nông nghiệp ở các quy mô và mức độ thâm canh khác nhau	136
<i>Hình 10.8.</i> Tác động của các cách đa dạng hóa (bờ của cánh đồng, hàng cây chắn gió, v.v...) ở mức cảnh quan trong chức năng hệ sinh thái nông nghiệp, đặc biệt nhấn mạnh động thái của động vật chân khớp	138

Chương I. NHỮNG KHÁI NIỆM CHUNG

1.1. ĐỐI TƯỢNG VÀ NỘI DUNG CỦA SINH THÁI HỌC

Sinh thái học được coi như khoa học về quan hệ của sinh vật hoặc một nhóm sinh vật với môi trường xung quanh, hoặc như là khoa học về mối quan hệ tương hỗ giữa sinh vật với môi trường và hệ quả của chúng. Thuật ngữ "sinh thái học" được hình thành từ chữ Hy Lạp "oikos" hay "ekos" - có nghĩa là "nhà ở" hoặc nơi sinh sống. Tuy mới ra đời vào giữa thế kỷ XIX và trở thành môn khoa học độc lập vào những năm 1990, nhưng sinh thái học đã nhanh chóng chiếm được vị trí quan trọng đối với sự nghiệp duy trì và nâng cao nền văn minh của loài người, đặc biệt là đối với công cuộc phát triển kinh tế - xã hội và bảo vệ môi trường. Ngày nay sinh thái học đã thâm nhập vào các môn sinh học cơ sở cũng như sinh học ứng dụng mà trong đó bao gồm cả côn trùng học đại cương, côn trùng học nông, lâm nghiệp, côn trùng y học, chăn nuôi ong, chăn nuôi tằm, nuôi thả cánh kiến đỏ v.v... Đặc biệt trong lĩnh vực sử dụng hợp lý tài nguyên thiên nhiên và bảo vệ môi trường, các nguyên tắc và quy luật sinh thái đã trở thành khoa học nòng cốt. Sinh thái học chủ yếu nghiên cứu sinh học của từng cá thể hoặc của nhóm cá thể với quá trình chức năng của chúng ở trong môi sinh. Vì vậy, có thể nói, sinh thái học nghiên cứu về cấu trúc và chức năng của thiên nhiên.

Về nội dung của sinh thái học có thể xác định theo nguyên tắc mức độ tổ chức giống như "phổ sinh học" : quần xã, quần thể, cơ thể, cơ quan, tế bào, gen... là những mức độ chủ yếu của cơ thể sống. Nhờ từng hệ thống chức năng xác định, mà quan hệ tương hỗ với môi trường vật lý (năng lượng và vật chất) trong mỗi mức độ được đảm bảo.

Thành phần Gen - Tế bào - Cơ quan - Cơ thể - Quần thể - Quần xã
hữu sinh

Thành phần
vô sinh

VẬT CHẤT



NĂNG LƯỢNG

Hệ sinh học Hệ gen - Hệ tế bào - Hệ cơ quan - Hệ cơ thể - Hệ quần thể - Hệ quần xã

Phổ mức độ tổ chức Hệ sinh học - Sinh thái học nghiên cứu những mức độ từ cơ thể đến hệ sinh thái (theo Odum, 1971).

Những hệ thống bao gồm các thành phần sinh học (hệ sinh học) có thể phân chia theo bất kỳ mức độ nào có trong phổ trên, hoặc thành các mức độ trung gian thuận tiện cho nghiên cứu. Chẳng hạn, hệ vật ký sinh - vật chủ tương ứng với mức độ trung gian giữa quần thể và quần xã.

Sinh thái học nghiên cứu chủ yếu những hệ nằm về phía bên phải của phổ kể trên, gồm những hệ sinh học có mức độ tổ chức cao hơn. Nghiên cứu sinh thái học của từng loài hoặc của từng nhóm loài cũng có tầm quan trọng to lớn về cả lý luận khoa học và cả về thực tiễn sản xuất.

Trong thiên nhiên, loài tồn tại dưới dạng quần thể (populus) - tổ hợp tự nhiên của nhóm các cá thể trong cùng một loài sinh vật. Nghiên cứu sinh thái học của từng loài thường được tiến hành ở hai mức độ : sinh thái học của từng cá thể trong cùng loài - *sinh thái học cá thể* và sau đó là của quần thể - *sinh thái học quần thể*.

Sinh thái học cá thể nghiên cứu từng cá thể sinh vật trong cùng một loài với sự lưu ý đặc biệt đến chu kỳ sống, tập tính và khả năng thích nghi với điều kiện môi trường.

Sinh thái học quần thể nghiên cứu các nhóm cá thể hợp thành thể thống nhất, có quan hệ mật thiết với nhau ở trong một khu vực nào đó. Chẳng hạn, khi nghiên cứu quan hệ giữa sâu róm thông với môi trường, theo tính chất, đó là sinh thái học cá thể. Còn khi nghiên cứu rừng thông bị sâu róm thông phá hại thì phải tiến hành ở mức sinh thái học quần thể.

Quần xã (sinh vật quần lạc - Biosenose) bao gồm tổ hợp các quần thể của tất cả các loài trong từng khu vực hoặc vùng lãnh thổ xác định, có quan hệ với nhau và với nơi sinh sống. Trong quá trình lịch sử phát triển, tiến hóa, quần xã sinh vật và môi trường vật lý hoạt động như một thể thống nhất, chịu sự tác động qua lại bằng dòng năng lượng tạo nên cấu trúc dinh dưỡng xác định cùng với sự đa dạng về gen, đa dạng về loài, đa dạng về các dạng sống và chu trình tuần hoàn vật chất được gọi là hệ sinh thái (Ecosystem) hoặc sinh địa quần lạc (Biogeosenose).

Hệ sinh thái là đơn vị chức năng cơ bản của sinh thái học, bao gồm sinh vật (các quần xã sinh vật) và môi trường vật lý (môi trường vô sinh). Trong đó mỗi một phần này lại ảnh hưởng đến phần khác và cả hai đều cần thiết để duy trì sự sống dưới dạng như đã và đang tồn tại trên trái đất. Ý nghĩa quan trọng của hệ sinh thái đối với sinh thái học là khẳng định quan hệ tương hỗ, quan hệ phụ thuộc qua lại, hay nói cách khác, khẳng định quan hệ tổ hợp của các yếu tố theo chức năng thống nhất. Ở trong một khu vực nhất định, từng đơn vị bất kỳ nào, dù là quần thể hay quần xã cũng đều có quan hệ tương hỗ với môi trường vật lý bằng dòng năng lượng, tạo nên cấu trúc dinh dưỡng xác định, tạo nên sự đa dạng sinh học và chu trình tuần hoàn vật chất - sự trao đổi chất giữa thành phần hữu sinh và vô sinh.

- Sự tiến hóa lâu dài của hệ sinh thái được hình thành dưới ảnh hưởng của yếu tố dị phát (yếu tố bên ngoài), như sự biến đổi địa lý, biến đổi khí hậu và ảnh hưởng của các quá trình tự phát (yếu tố bên trong) được hình thành do hoạt động của các thành viên sinh vật cấu thành hệ sinh thái. Sự phát triển, tiến hóa của hệ sinh thái thường được gọi là diễn thế sinh thái - rất giống với cá thể phát sinh và có thể xác định theo ba chỉ tiêu sau đây :

+ Quá trình phát triển tiếp diễn theo trật tự thứ bậc của quần xã có liên quan với những biến đổi về cấu trúc loài, về đa dạng sinh học và về các tiến trình theo thời gian ở trong quần xã.

+ Diễn thế tiếp diễn do quần xã tác động làm thay đổi môi trường vật lý. Tuy vậy, đặc điểm diễn thế, tốc độ biến đổi và cả giới hạn mà sự phát triển có thể đạt tới đều do môi trường vật lý quyết định.

+ Hệ sinh thái ổn định là cao đỉnh - clymax của sự phát triển (hệ tối ưu) mà trong đó, trên một đơn vị năng lượng sẽ đạt được sinh khối lớn nhất, còn giữa các cá thể có mối liên hệ cộng sinh đạt số lượng cực đại.

Tính chất kế tiếp của các quần xã có sự thay thế lẫn nhau trong từng khu vực được gọi là diễn thế. Trong quá trình đó, các quần xã quá độ khác nhau được gọi là giai đoạn khởi đầu, giai đoạn kế tiếp, giai đoạn phát triển và hệ thống ổn định cuối cùng được gọi là cao đỉnh (clymax). Trong diễn thế, sự thay thế các loài diễn ra do quần thể qua hoạt động sống đã làm biến đổi môi trường xung quanh, tạo điều kiện thuận lợi cho các quần thể khác phát triển. Những biến đổi, tiến hóa được thực hiện chủ yếu bằng con đường chọn lọc tự nhiên tác động lên loài hoặc lên bậc thấp hơn. Tuy nhiên, sự chọn lọc tự nhiên ở bậc cao cũng có thể có vai trò quan trọng như sự tiến hóa đồng thời, tức là sự chọn lọc tương hỗ, phụ thuộc lẫn nhau giữa sinh vật tự dưỡng và dị dưỡng, hoặc sự chọn lọc nhóm, chọn lọc ở bậc quần xã dẫn đến việc duy trì các đặc điểm có lợi cho cả nhóm nói chung.

Sự biến đổi số lượng cá thể của loài, của một nhóm sinh vật, của khu hệ, của cả hệ sinh thái tiếp diễn theo thời gian và không gian là kết quả do sự tác động biến đổi của các yếu tố sinh thái. Sự xuất hiện hàng loạt (bột phát - phát dịch) của một loài côn trùng có hại những năm này hay năm khác, như sâu gai, sâu đục thân lúa, sâu cắn gié, rầy nâu, sâu róm thông, bọ xít dài hại lúa, muỗi sốt xuất huyết, sốt rét, bọ chét chuột v.v... là những ví dụ về biến động số lượng cá thể theo thời gian. Còn sự thay đổi phạm vi vùng phân bố của một loài côn trùng có lợi - nhập nội, hoặc côn trùng di cư... là những ví dụ về biến động số lượng cá thể theo không gian.

Trong thiên nhiên, sự biến đổi số lượng cá thể của từng loài bị chi phối bởi hai cơ chế sinh thái : ảnh hưởng của các yếu tố môi trường đến sức sinh sản của các cá thể trong loài và ảnh hưởng của các yếu tố gây chết. Dưới tác động của hai cơ chế sinh thái này, số lượng của loài tăng hoặc giảm theo thời gian và không gian. Hiện tượng đó được gọi là biến động quần thể của loài.

Các yếu tố sinh thái luôn luôn biến đổi do tác động tương hỗ với sinh vật và giữa chúng với nhau, đặc biệt rõ và nhanh là do hoạt động của con người, như phát triển công nghiệp, phát triển nông nghiệp, cải tạo môi trường về phía có lợi cho mình, gây ô nhiễm môi trường ; sử dụng không hợp lý tài nguyên thiên nhiên... đã làm biến đổi khu hệ động vật và hệ sinh thái. Mặt khác, chính hoạt động của sinh vật cũng đã ảnh hưởng sâu sắc đến môi trường sống : nước, đất, không khí, rừng, và từ đó ảnh hưởng đến bản sắc văn hoá, đến sự phát triển kinh tế, xã hội.

- Từ nhận thức trên, có thể xác định nhiệm vụ chính của sinh thái học theo ba hướng chính sau đây :

+ Nghiên cứu mức độ đa dạng sinh học, mức độ số lượng cá thể trong quần thể và các đặc điểm thích nghi của loài.

+ Nghiên cứu quy luật hình thành và biến động của các quần xã cùng năng suất sinh học của chúng.

+ Nghiên cứu tính chất tác động và vai trò của từng loài, của tổ hợp loài trong chu trình vật chất và năng lượng của sinh quyển.

- Sự đa dạng về di truyền trong loài thường bị ảnh hưởng bởi những tập tính sinh sản của các cá thể trong quần thể. Một quần thể là một nhóm cá thể giao phối với nhau để sản sinh ra các thế hệ con cái hữu thụ; loài có thể bao gồm một hay nhiều quần thể. Một quần thể có thể chỉ có từ vài cá thể đến hàng triệu cá thể.

+ Các cá thể trong một quần thể thường có bộ gen khác nhau. Sự đa dạng về bộ gen có được là do các cá thể có các gen khác nhau, dù chỉ là rất ít. Những hình thái khác nhau của gen được thể hiện bằng những alen, và những sự khác biệt do sự đột biến (mutation) - là những sự thay đổi trong ADN, thành phần cấu trúc nhiễm sắc thể ở mỗi cá thể. Những alen khác nhau của một gen có thể ảnh hưởng đến sự phát triển và đặc điểm sinh lý của mỗi cá thể theo một cách khác nhau. Những cây trồng được lai ghép hay những động vật được lai tạo phát huy những gen của mình để hình thành những giống cây, con cho năng suất cao, có khả năng tốt chống chịu sâu bệnh.

+ Những sự khác biệt về gen trong di truyền học được tăng dần khi con cái thu nhận được đầy đủ tổ hợp gen và nhiễm sắc thể của bố mẹ thông qua sự tái tổ hợp (recombination) của các gen trong quá trình sinh sản. Những gen được trao đổi giữa các nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân (meiosis) và một tổ hợp mới được thiết lập khi nhiễm sắc thể của hai bố mẹ kết hợp thành một tổ hợp thống nhất mới cho con cái. Các đặc tính vật lý, sinh lý học, và hóa sinh học của một cá thể - kiểu hình (phenotype) được quyết định bởi kiểu gen (genotype) và bởi các điều kiện môi trường.

1.2.1.1. Đánh giá đa dạng di truyền

Việc đánh giá ĐDDT là rất hữu ích cho việc nghiên cứu hai nhóm vấn đề. Một là việc thử nghiệm các lý thuyết về bản chất của các tác động lên các biến thể của gen, nguyên liệu trong tiến hoá. Có rất nhiều lý thuyết toán học và xác suất thống kê được sử dụng trong nghiên cứu di truyền quần thể. Hiện tại, với sự tiến bộ của kỹ thuật ADN, chúng ta đã có đủ các công cụ đủ mạnh để kiểm định một cách nghiêm ngặt các lý thuyết này và sự phức tạp của chúng. Một vấn đề khác là các phương pháp đánh giá ĐDDT như một công cụ để tìm hiểu về mối quan hệ giữa các sinh vật, sự đa dạng cũng như khác nhau giữa chúng.

1.2.1.2. Các phương pháp và tiêu chí đánh giá đa dạng di truyền

a) Các phương pháp

- Điện di protein: Được sử dụng rộng rãi từ những năm 60, kỹ thuật này phân tích các protein khác nhau - sự biểu hiện tương ứng của các alen khác nhau trong một cá thể.

- Bản đồ giới hạn: Một tiến bộ gần đây dựa trên hoạt động của những enzyme rất đặc hiệu của vi khuẩn, các enzyme này giúp ngăn chặn các sai hỏng của ADN gây ra bởi virus bằng cách cắt bỏ các sai hỏng ở những điểm đặc hiệu. Việc phân tích các điểm cắt này (các điểm giới hạn) cho phép phân tích một cách chính xác trình tự các gen.

- Giải trình tự ADN và ARN: Một hướng nghiên cứu khác cho phép phân tích tất cả các ADN. Các axit ribonucleic (ARN) - thành phần của các ribosom thường được sử dụng. Ribosom là các bào quan có chức năng tổng hợp protein. ARNr 16S là cấu trúc được quan tâm đặc biệt.

b) Các tiêu chí

- Đánh giá các locut đa hình theo tỷ lệ phần trăm alen (P): Một locut là vị trí của một gen trong hệ gen. Một gen mà có tần số biểu hiện của alen phổ biến nhất nhỏ hơn 95% tổng tần số biểu hiện của tất cả các alen thì được coi là một gen đa hình.

- Số lượng các alen (N) : Chỉ số này không chỉ tính đến tính đa hình của từng gen mà còn tính đến số lượng các alen của mỗi gen.
- Tính dị hợp tử (H) : Tần số của các alen, cụ thể là có bao nhiêu alen và tần số của mỗi alen. Ví dụ như có 3 alen, một alen xuất hiện với tần số 85%, alen thứ hai 10% và alen thứ ba 5%.
- Số lượng các điểm giới hạn (S) : Các vị trí điểm cắt bằng các enzym giới hạn có thể thay đổi trong một gen ?. Tiêu chí này có thể dùng để bổ sung cho 3 tiêu chí trên.
- Cây alen : Để phục vụ cho việc xây dựng các mối quan hệ về tiến hoá, từ đó cho ta thông tin về sự liên quan và tính riêng biệt. Cũng giống như việc phát hiện một loài hiếm từ trong số các họ hàng gần gũi vốn rất phổ biến của nó, cây alen giúp phát hiện những sự bất thường về mặt di truyền.

1.2.1.3. Đa dạng sinh học loài

Sự đa dạng về loài bao gồm tất cả số loài sinh vật có trên Trái Đất. Các điều tra về tính đa dạng của các loài sinh vật trên Trái Đất ngày nay có thể được thực hiện thông qua việc kiểm kê số loài sinh vật đã được phát hiện và việc ước tính tổng số loài (bao gồm cả số lượng cao nhất và số lượng thấp nhất).

Số lượng của các loài động vật không xương sống và các loài vi sinh vật hiện vẫn còn là một ẩn số lớn. Việc ước tính thông qua tỷ lệ các loài mới phát hiện có thể giúp hiểu biết thêm được phần nào về các nhóm sinh vật này. Ước tính về các loài sinh vật đã được phát hiện, thay đổi qua thời gian được trình bày trong Bảng 1.1 và Bảng 1.2.

Tổng số các loài đã được mô tả trong một số bậc phân loại như động vật đa bào và thực vật bậc cao cho phép đưa ra một ước lượng tối thiểu tương đối chính xác, tuy nhiên đối với một số nhóm còn có những ý kiến khác nhau.

BẢNG 1.1. Số lượng các loài sinh vật đã được mô tả và ước tính về số lượng thực tế của một số bậc phân loại (ĐV : nghìn loài)

Bậc phân loại	Số loài được mô tả	Ước tính số lượng loài (cao)	Ước tính số lượng loài (thấp)	Số liệu chấp nhận
Vi rút	4	10000	50	400
Vi khuẩn	4	30000	50	1000
Nấm	72	2700	200	1500
Nguyên sinh vật và tảo	80	1200	210	600
Thực vật	270	500	300	320
Giun tròn	25	1000	100	400
Côn trùng	950	100000	2000	8000
Thân mềm	70	200	100	200
Động vật có dây sống	45	55	50	500

(Nguồn : Michael J. Jeffries (1997))

BẢNG 1.2. Số lượng các loài được mô tả thuộc 4 bộ lớn của lớp côn trùng

Tác giả Bộ	Southwood (1978)	Arnett (1985)	May (1988)	Brusca & Brusca (1990)
Cánh cứng	350000	290000	300000	300000
Hai cánh	120000	98500	85000	150000
Cánh màng	100000	103000	110000	125000
Cánh vảy	120000	112000	110000	120000

1.2.1.4. Đánh giá đa dạng sinh học loài

ĐDSH là trước hết biểu thị là số lượng các loài và số lượng cá thể của từng loài hiện đang sinh sống cũng như là số lượng các họ, các bộ, các ngành (các taxon). Như vậy cũng có nghĩa là việc đánh giá ĐDSH loài sẽ thể hiện qua một bảng danh sách các loài thuộc các đơn vị phân loại khác nhau và số lượng cá thể của từng loài (quần thể). Không dễ dàng gì mà ta thu được trong một thời gian nhất định tất cả các loài có mặt và với số lượng cá thể của từng loài. Phương pháp tiếp cận hợp lý là chọn diện tích khảo sát đo đếm, thời gian bao lâu và nhóm sinh vật nào đại diện, tần suất quan sát và thu mẫu, tổ chức cán bộ khoa học tham gia thực hiện.

Việc xác định các loài hiện đang sinh sống đã khó thì việc xác định số lượng cá thể của quần thể còn khó khăn hơn. Đánh giá ĐDSH loài không chỉ là đánh giá các loài đang sinh sống mà còn phải đánh giá các loài quý hiếm đã sinh sống ở đây nay còn hay đã bị tiêu diệt. Việc xác định một loài thuộc loại rất hiếm là rất khó khăn.

1.2.1.5. Các phương pháp đánh giá đa dạng sinh học loài

Việc đầu tiên cần làm là quyết định chọn điểm lấy mẫu và cách lấy mẫu. Lấy mẫu ở đây có thể là thu mẫu vật thật hoặc chỉ có thể là quan sát ở thực địa. Tiếp đến là chọn điểm lấy mẫu và xác định cường độ và tần suất lấy mẫu. Đối với mỗi nhóm loài sinh vật, việc lựa chọn này là khác nhau. Lý do là mỗi loài sinh vật, mỗi cá thể đều có nơi ở và ổ sinh thái khác nhau. Đánh giá ĐDSH loài tại các nơi mà có nhiều sinh cảnh khác nhau, những nơi khó khăn tiếp cận như núi cao, biển khơi, đáy sâu... rất khó khăn. Dụng cụ quan sát và lấy mẫu ĐDSH loài cũng rất khác nhau từ thô sơ đến phức tạp, hiện đại. Bản đồ sử dụng trong đánh giá, các máy định vị, quan sát tự động, bẫy ảnh... cũng cần có tương ứng theo yêu cầu. Đánh giá ĐDSH loài không nhất thiết phải thu được mẫu cụ thể bằng khảo sát, quan sát, ghi chép mà cũng có thể chỉ là phỏng vấn người địa phương, người nhận diện được loài sinh vật đó. Vậy việc dự tính tại nơi cần đánh giá sẽ có bao nhiêu loài và mỗi loài sẽ có bao nhiêu cá thể thì trình độ, kinh nghiệm của người đi đánh giá, điều tra khảo sát là vô cùng quan trọng.

a) Lập các bảng danh sách các loài

Kết thúc công tác đánh giá ĐDSH loài tại một địa điểm nào đấy là đưa ra các bảng danh sách các loài sinh vật có mặt với các thông tin về số lượng, mật độ. Cũng

tại các bảng này cần có các cột ghi chú thêm ai (tác giả) ghi nhận, thời gian ghi nhận, quan sát hay thu mẫu, nơi gặp, tình trạng cá thể gặp như đực, cái, non, trưởng thành, phương pháp thu mẫu...

Loài sinh vật được ghi nhận có thể là qua điều tra người dân địa phương, thợ săn,... Muốn cho công tác điều tra thêm độ chính xác, cần có bộ ảnh mẫu và bộ mẫu thật kể cả mẫu khô, ngâm...

b) Khảo sát theo các tuyến ngang

Phương pháp này còn được gọi là phương pháp khảo sát theo dải, theo đai. Người khảo sát xác định các tuyến song song, hoặc không song song và tính số lượng cây của một loài thực vật nào đó dọc đường đi. Phương pháp này thường áp dụng khi tính số lượng chim, bò sát... Nội dung là tính số lượng cá thể gặp ở dọc tuyến điều tra đã được chọn. Cần quy định trước chiều dài và chiều rộng dải khi tính. Khi tính có thể đi bộ, đi ô tô, đi thuyền và có khi dùng cả máy bay.

c) Khảo sát theo các điểm, ô tiêu chuẩn

Phương pháp này thường áp dụng đối với côn trùng, thủy sinh vật, sinh vật đất, tức là các sinh vật có kích thước nhỏ bé và phân bố đều ở môi trường. Điểm ở đây được hiểu là một diện tích hoặc một thể tích có kích thước đủ để thu được các mẫu vật của sinh vật cần tính. Ví dụ, điểm thực vật phù du, động vật phù du, sinh vật đáy bằng các vớt thủy sinh và gầu đáy. Phương pháp khảo sát theo ô tiêu chuẩn cũng dựa trên cùng nguyên tắc điểm. Xác định kích thước ô tiêu chuẩn thường là hình vuông, sau đó đếm số lượng cá thể của loài cần tính trong ô đó. Phương pháp này áp dụng để xác định số lượng cá thể của quần thể các loài thực vật, sinh vật ở đáy, thủy sinh vật, sinh vật đất. Điều quan trọng là cần phải tính trong bao nhiêu ô hay điểm mới đủ. Điều này phụ thuộc vào đặc trưng phân bố của đối tượng loài sinh vật khảo sát.

d) Khảo sát tính số lượng cá thể theo phương pháp đánh dấu, thả ra, bắt lại

Phương pháp này thường áp dụng với cá, thú nhỏ, côn trùng. Nội dung gồm dựa vào số lượng cá thể bắt được, đánh dấu thả chúng vào quần thể tự nhiên, sau đó bắt lại xem số lượng cá thể bắt lần thứ hai, tỷ lệ giữa số lượng cá thể có dấu và không có dấu rồi suy ra số lượng cá thể của quần thể :

$$N = \frac{x.A}{B}$$

Trong đó : x : số lượng cá thể đánh dấu thả ra.

A : số lượng cá thể bắt lần hai (bắt lại).

B : số lượng cá thể bắt lần hai có mang dấu.

Muốn áp dụng phương pháp tính này cần có các điều kiện sau :

+ Những cá thể có dấu phải phân bố đều trong quần thể.

+ Dấu không làm ảnh hưởng đến đời sống của cá thể mang dấu.

+ Dấu không được mất.

+ Tỷ lệ tử vong không đáng kể giữa lần thả ra và bắt lại.

g) Xác định nơi ở, ổ sinh thái, sinh cảnh, HST

Mỗi loài, mỗi cá thể đều có nơi ở và ổ sinh thái riêng. Bất cứ một địa điểm nào cần được đánh giá đều bao gồm ít nhất là một và thông thường là gồm nhiều HST. Mỗi HST đều được đặc trưng bởi một quần xã sinh vật riêng. Do đó, một khi cần đánh giá ĐDSH ta cần phân biệt các HST và với các hiểu biết có trước về nơi ở và ổ sinh thái của các loài, các cá thể để lập kế hoạch quan sát và thu mẫu. Ví dụ : khi khảo sát ĐDSH tại một khu rừng, một vực nước, một đồng cỏ,... ta đều phải lập kế hoạch quan sát và thu mẫu tốt thì mới có hy vọng đánh giá được chính xác ĐDSH. Tất nhiên muốn thực hiện được phương pháp này, cần có sự hỗ trợ của các nhà sinh thái học và phân loại học có nhiều kinh nghiệm.

h) Lập đường cong để dự tính các loài có mặt

Một vấn đề đặt ra là làm thế nào để có thể đánh giá là đã thu được tất cả các loài có mặt tại nơi cần kiểm tra. Thời gian thu thập hoặc quan sát đã dùng và các phương tiện hiện có đã đủ chưa ? Nếu tiếp tục có phát hiện thêm các loài mà ta chưa thu được không ? Giải quyết vấn đề này thông thường dùng đồ thị thống kê với các lần điều tra liên tiếp, với số thời gian đã dùng, các loài thu được và tất nhiên là đến lần cuối cùng ta vẫn không thu được loài nào nữa. Đây là một dạng đường cong và một đường tiệm cận ở trên nó. Đường tiệm cận này chính là số loài tối đa có thể thu được hiện đang sống.

i) Bản đồ và máy định vị GPS

Trong công tác đánh giá ĐDSH, sử dụng các bản đồ với các tỷ lệ thích hợp để ghi chú sự hiện diện của các loài là vô cùng quan trọng. Việc sử dụng bản đồ để đánh dấu các tuyến khảo sát, các ô chuẩn lấy mẫu cũng vậy. Các bản đồ sử dụng có thể là các bản đồ hành chính, địa lý. Trong điều kiện cần thiết có thể cần cả bản đồ vệ từ ảnh vệ tinh. Các dữ liệu về sinh thái như sự di chuyển của các loài, số lượng/mật độ quần thể cũng có thể thể hiện qua bản đồ. Một bản đồ minh họa các thảm thực vật, các HST tự nhiên như ao hồ, sông suối, núi, các yếu tố thổ nhưỡng, địa chất cũng cần được xây dựng. Kèm theo các bản đồ cần có các ảnh chụp các cảnh quan, các HST tự nhiên, các thảm thực vật và cả các sinh vật gặp được ở tự nhiên. Máy định vị GPS giúp xác định chính xác nơi quan sát và thu mẫu.

k) Xây dựng cơ sở dữ liệu ĐDSH

Tất cả các dẫn liệu về ĐDSH cần được lưu trữ ở dạng đĩa máy tính (CD) để thành cơ sở dữ liệu và khai thác lâu dài. Hiện có nhiều cơ sở phần mềm để nhập các dẫn liệu này. Phương pháp này sẽ cho hiệu quả nhanh và thuận lợi hơn cách làm trước đây như : viết phiếu đục lỗ.

m) Công thức đánh giá ĐDSH loài

Các nhà ĐDSH sinh thái học đã đề xuất nhiều chỉ số đa dạng khác nhau để đánh giá hiện trạng đa dạng sinh học và quan trắc biến động quần xã ; 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. Những chỉ số thường được sử dụng là chỉ số đa dạng Fisher và chỉ số phong phú Margalef (thuộc phân bố thống kê) ; chỉ số Shannon - Weiner và chỉ số Simpson (thuộc 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 cho thấy rằng các số liệu loại này phù hợp tốt nhất bởi chuỗi logarit :

$$S = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Trong đó : S : Tổng số loài trong mẫu.

N : Tổng số lượng cá thể trong mẫu.

α : Chỉ số đa dạng loài trong quần xã.

Chú ý : α thấp khi đa dạng loài thấp và ngược lại ; chỉ số α không phụ thuộc vào kích thước mẫu.

Các nhà sinh thái học cho rằng, có thể sử dụng chỉ số α để so sánh sự đa dạng ở các khu vực và thời gian khác nhau. Chỉ số α chỉ phụ thuộc vào số loài và số lượng cá thể có trong mẫu.

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.

- Chỉ số phong phú loài Margalef :

Chỉ số này được sử dụng 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 công thức như sau :

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

Trong đó :

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 lnN hơn so với lgN. Chỉ số d của Margalef ngoài ra còn được áp dụng để phân loại mức độ ô nhiễm các thủy vực.

- Chỉ số Shannon - Weiner :

Chỉ số Shannon - Weiner được đề xuất từ những năm 1949 nhằm xác định lượng thông tin hoặc tổng lượng trật tự (hay bất trật tự) có trong một hệ thống bằng công thức :

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

Thông thường hay đặt C = 1 và cơ số logarit được sử dụng phổ biến là 2, e và 10. Tuy nhiên, do mục đích xác định lượng thông tin nên hay dùng logarit cơ số 2 (log₂) hơn vì nó gắn trực tiếp với đơn vị thông tin tính theo bit (số nhị phân).

Chỉ số Shannon - Weiner được sử dụng phổ biến để tính sự đa dạng loài trong một quần xã theo dạng :

$$H' = - \sum_{i=1}^s (\log_2 p_i) \text{ hay } H' = \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

- Trong đó : 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 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.

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 :

$$\frac{S}{N} = \frac{10}{100} = 10\%$$

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
b	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 :

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

Kreds (1972) cho rằng trong thực hành, việc sử dụng chỉ số đa dạng nào (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.

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 sau khi thu hoạch mùa màng đối với hệ sinh thái đồng ruộng.

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.

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 :

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

Trong đó : a và b là số loài được phát hiện trong mỗi quần xã so sánh.

c là số lượng loài tương tự giữa các quần xã.

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

1.2.1.6. Đa dạng hệ sinh thái

a) Khái quát về quần xã sinh vật và hệ sinh thái

- Một quần xã sinh vật được xác định bởi các loài sinh vật phân bố trong một sinh cảnh xác định, có những mối tương tác lẫn nhau giữa những loài đó. Một quần xã sinh vật cùng với môi trường vật lý bao quanh hợp thành một HST. Như vậy, một cách khái quát nhất, HST được định nghĩa là một đơn vị gồm tất cả các sinh vật và các yếu tố vô sinh của một khu vực nhất định có sự tác động qua lại và trao đổi chất với nhau.

- Trong một HST, nước bốc hơi từ các quần xã sinh vật và từ bề mặt Trái Đất rồi rơi xuống trở lại dưới dạng mưa hay tuyết và bổ sung cho các môi trường trên cạn và dưới nước. Đất được tạo thành từ những lớp đá phong hóa và những vật chất hữu cơ thối rữa. Thực vật hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời trong quá trình quang hợp và sử dụng các chất hữu cơ, vô cơ cho sự phát triển. Năng lượng tích lũy trong thực vật được động vật sử dụng dưới dạng thức ăn hay được giải phóng ra dưới dạng nhiệt theo quy luật của chu trình tuần hoàn vật chất của một cơ thể sống, hoặc sau khi chúng chết và bị phân huỷ. Cây cối hấp thụ khí cacbonic và giải phóng oxy trong quá trình quang hợp, trong khi động vật và các loại nấm hấp thụ khí oxy và thải ra khí

bằng cách giữ mật độ của một số loài vật mỗi ở mức thấp đến mức không thể xuất hiện sự cạnh tranh về nguồn tài nguyên. Số lượng cá thể của từng loài nhất định có sự phụ thuộc vào nguồn tài nguyên thiên nhiên mà thường được gọi là sức tải, hoặc khả năng chịu đựng. Tổng số lượng của các quần thể thường thấp hơn khả năng chịu đựng của môi trường nếu như trong quần xã đó có yếu tố kiểm chế do thú săn mồi. Nếu như không còn thú săn mồi nữa, số lượng quần thể sẽ tăng hoặc vượt điểm ngưỡng sức tải của môi trường và tiếp diễn cho đến tận khi những nguồn tài nguyên trở nên cạn kiệt và lúc đó quần thể cũng sẽ bị suy vong.

- Thành phần của quần xã cũng bị ảnh hưởng bởi những mối tương hỗ, trong đó loài nọ phụ thuộc vào loài kia. Những loài có quan hệ tương hỗ thường có mật độ quần thể cao hơn khi cùng tồn tại. Một ví dụ rất phổ biến về quan hệ tương hỗ giữa chim ăn quả phát tán hạt của những cây có quả mọng ; những côn trùng thụ phấn và những loài thực vật thụ phấn nhờ côn trùng ; nấm và tảo cùng tạo ra địa y ; kiến làm tổ trên cây và bảo vệ cây không bị sâu phá hoại ; những loài san hô và những loài tảo sống trong san hô. Đỉnh cao của mối quan hệ tương tác này là hai loài luôn luôn xuất hiện cùng nhau và không thể sống thiếu nhau. Ví dụ, nếu như một số loài tảo sống trong san hô bị chết thì tiếp ngay sau đó các loài san hô này cũng yếu dần rồi cũng chết theo.

- Các bậc dinh dưỡng : Các loài trong một quần xã sinh học có thể được xếp loại theo cách chúng thu nhận năng lượng từ môi trường. Những thứ hạng đó được gọi là bậc dinh dưỡng, chúng bao gồm các loài quang hợp (được gọi là vật sản xuất sơ cấp), trực tiếp nhận năng lượng từ Mặt Trời để tổng hợp nên những phân tử hữu cơ cần thiết cho sự sống và sự phát triển. Trong môi trường của HST trên cạn, những thực vật bậc cao, thực vật hạn trần và dương xỉ là những cây đảm nhận chức năng quang hợp, trong khi đó trong môi trường nước, các loài cỏ biển, các loài tảo đơn bào là những vật sản xuất sơ cấp. Các loài động vật ăn cỏ (còn gọi là những sinh vật tiêu thụ sơ cấp) ăn những loài thực vật có khả năng quang hợp. Các động vật ăn thịt (còn gọi là những vật tiêu thụ thứ cấp hay vật săn mồi) ăn những loài động vật khác. Những động vật ăn thịt sơ cấp (như các loài cáo, mèo) ăn thịt những loài động vật cỡ nhỏ ăn cỏ (như chuột, thỏ), trong khi đó những loài động vật ăn thịt thứ cấp (như một số loài rắn) ăn thịt một số loài động vật ăn thịt khác (như chuột, ếch, nhái). Những loài động vật ăn thịt thường là những vật săn mồi, và một số loài khác thì thuộc loại động vật ăn tạp, chúng ăn cả thực vật. Nhìn chung động vật săn mồi thường có kích thước lớn hơn và mạnh hơn những loài vật mồi của chúng, nhưng mật độ thường ít hơn rất nhiều so với mật độ vật mồi.

Như một quy luật chung, sinh khối lớn nhất (khối lượng tươi sống) trong một HST thuộc về vật sản xuất sơ cấp. Trong bất kỳ một quần xã nào, những động vật ăn cỏ thường có sinh khối lớn hơn là động vật ăn thịt, hoặc những động vật ăn thịt sơ cấp có sinh khối lớn hơn so với động vật ăn thịt thứ cấp. Nhu cầu thực sự của các loài trong chuỗi thức ăn hay những địa điểm có thể nuôi sống được chúng trong các

bậc dinh dưỡng thường bị giới hạn rất nghiêm ngặt. Một số loài côn trùng nhỏ chỉ ăn trên một loại thực vật nhất định, và một số loài thiên địch chỉ ký sinh ở một số loài sâu xác định hoặc một số loài côn trùng bắt mồi chỉ ăn một số loài sâu bọ nhất định. Những mối quan hệ tương hỗ trong các cấp bậc dinh dưỡng như vậy tạo thành chuỗi thức ăn. Nhu cầu sinh thái đặc thù của mỗi loài là yếu tố quan trọng khống chế sự bùng phát số lượng của từng loài trong quần xã. Hiện trạng rất phổ biến trong nhiều các quần xã sinh học là một loài có thể sử dụng nhiều loài thức ăn thuộc thành viên của các bậc dinh dưỡng thấp hơn trong chuỗi thức ăn, và đồng thời chúng là vật mồi của những động vật bắt mồi thuộc bậc dinh dưỡng cao hơn so với chúng. Do vậy mà một sự mô tả chính xác về cơ cấu tổ chức của các quần xã sinh học là mạng lưới thức ăn, trong đó các loài liên hệ với nhau trong mối quan hệ dinh dưỡng phức tạp trong chuỗi. Các loài trong cùng bậc dinh dưỡng hầu như cùng sử dụng những nguồn tài nguyên giống nhau trong môi trường, nên chúng thường có sự cạnh tranh thức ăn (cạnh tranh khác loài).

b) Các chỉ thị sinh thái học

Theo quy luật thì từng loài sinh vật chỉ có thể tồn tại và phát triển thuận lợi trong một giới hạn các yếu tố môi trường xác định. Trong số tập hợp các yếu tố đó sẽ có những yếu tố chìa khoá quyết định sự phát triển của từng loài. Do vậy, chúng ta có thể dùng sinh vật để quan trắc kiểm soát một số yếu tố và chất lượng môi trường và được gọi là phương pháp chỉ thị sinh học hoặc là chỉ thị sinh thái học. Kết quả ứng dụng cho thấy việc sử dụng sinh vật chỉ thị hoặc chỉ thị sinh thái học là rất thuận lợi, đặc biệt là nếu như một HST hoặc một yếu tố thành phần môi trường được chúng ta quan tâm lại rất khó khăn hay không thuận tiện cho việc đo đạc trực tiếp. Trên thực tế, các nhà sinh thái học trong khi nghiên cứu các hiện trạng không quen thuộc hay là các vùng rộng lớn đã thường xuyên sử dụng các sinh vật với tư cách là vật chỉ thị. Trong vấn đề này đặc biệt thuận lợi là dùng các cây trên bề mặt nước. Ví dụ như sử dụng thực vật như là vật chỉ thị đối với các điều kiện môi trường nước và trong đất (đặc biệt, sự ảnh hưởng của các điều kiện đó lên các tiềm năng chăn nuôi và nông nghiệp) như giun đất (Phạm Bình Quyền, 2001), các loài côn trùng và ấu trùng của chúng sống trong nước (Hồ Thanh Hải, Đặng Ngọc Thanh, 2002 ; Nguyen Xuan Quynh, Mai Dinh Yen et al., 2000). Nhiều công trình khác cũng đã sử dụng động vật có xương sống và thực vật làm vật chỉ thị vùng nhiệt độ. Hiện nay đã nhiều nghiên cứu và áp dụng có hiệu quả trong thực tiễn ở nhiều nước, ở Việt Nam cũng đã có nhiều công trình nghiên cứu theo hướng sinh vật chỉ thị môi trường (Hồ Thanh Hải, 2000 ; Nguyễn Xuân Quýnh, 2001).

Dưới đây là một vài khái niệm quan trọng về chỉ thị sinh thái học :

Các loài “hẹp” thường là các vật chỉ thị tốt hơn các loài nhỏ so với các loài “rộng sinh cảnh”. Nguyên nhân của vấn đề đã quá rõ ràng. Các loài như thế thường đặc biệt không có nhiều trong quần xã.

- Các loài lớn thường là các vật chỉ thị tốt hơn các loài nhỏ, bởi vì trong một dòng năng lượng nào đấy, sinh khối lớn hoặc năng suất được duy trì nếu như sinh khối đó thuộc về các sinh vật lớn. Tốc độ quay vòng ở các sinh vật nhỏ có thể rất cao. Vì vậy từng loài có mặt trong thời điểm nghiên cứu có thể không phải là vật chỉ thị sinh thái thuận lợi. Ví dụ Nguyễn Văn Tuyên (2001) đã không tìm thấy một loài tảo nào khả dĩ là vật chỉ thị cao cho các kiểu HST hồ chứa thủy lợi, thủy điện ở Việt Nam.

Trước khi tách loài nọ hoặc loài kia, hoặc nhóm loài là vật chỉ thị, cần phải xem xét các dẫn liệu thực nghiệm về tính chất của từng yếu tố giới hạn. Ngoài ra còn cần phải biết khả năng chống chịu hoặc thích nghi; nếu có các kiểu sinh thái tồn tại, thì sự có mặt của nhóm loài này hay khác trong các nơi ở khác nhau là điều không bắt buộc, mặc dù ở những nơi đó có các điều kiện hoàn toàn giống nhau.

- Tỷ lệ số lượng của các loài, các quần thể và của cả quần xã thường là vật chỉ thị tốt hơn so với số lượng của một loài, bởi vì toàn cục bao giờ cũng tốt hơn bộ phận đối với việc phản ánh các điều kiện môi trường. Điều đó đặc biệt được thấy rõ khi tìm vật chỉ thị sinh học của các kiểu ô nhiễm. Ở Châu Âu, Ellenberg (1950) đã cho thấy rằng thành phần khu hệ của quần xã các cây cỏ đại là vật chỉ thị số lượng tốt nhất về tiềm năng sức sản xuất nông nghiệp của đất.

- Điều đáng ngạc nhiên là trong thời đại nguyên tử, người ta đã tìm ra một vài thực vật có khả năng là vật chỉ thị mỏ quặng uran (Cannon, 1954). Khi cây cối có bộ rễ ăn sâu vào đất, ví dụ như cây thông và *Juniperus* mọc trên các lớp quặng uran thì trong các phần trên mặt đất của chúng, nồng độ uran sẽ cao hơn mức bình thường rất nhiều. Thu thập lá cây thì chắc là không khó khăn mấy, rồi chuyển nó thành tro và tiến hành phân tích. Nếu hàm lượng uran trong tro lên tới 2 phần triệu thì có thể nói rằng ở vùng đó có mỏ uran thích hợp cho việc khai thác. Bởi vì Selenium thường đi lẫn theo quặng uran, nên cây chỉ thị Selenium, ví dụ như các loài *Astagalus* tại vùng núi đá, cũng có thể là vật có ích đối với việc thăm dò quặng. Ở những nơi mà uran liên kết với lưu huỳnh thì các cây chỉ thị có thể là các đại diện tích tụ lưu huỳnh thuộc họ *Lylyaceae*.

c) Đánh giá đa dạng hệ sinh thái

- Đa dạng HST

HST được định nghĩa là một hệ thống bao gồm các sinh vật cùng chung sống với nhau (= **quần xã sinh vật**) và môi trường của chúng (= **sinh cảnh**). HST hồ Tây là hệ thống gồm tất cả các sinh vật sống ở hồ Tây và các điều kiện môi trường nước của hồ Tây.

Đa dạng HST tại một địa điểm, một vùng nào đó là tất cả các HST tại địa điểm, vùng đó. Đó là các kiểu HST ở cạn cũng như ở nước. Nếu chúng có nhiều và rất khác nhau thì là ĐDSH cao hoặc ngược lại.

Việc xác định các HST ở ngoài thiên nhiên khó khăn, nhất là khi phải xác định ranh giới giữa 2 hệ sinh thái gần kề nhau hoặc cùng ở cạn hoặc cùng ở nước. Cách tiếp cận để phân biệt là dựa vào thành phần các loài của quần xã, các loài chỉ thị và

các yếu tố môi trường. Mỗi HST đều có đa dạng loài riêng. Loại hình thực bì là một tiêu chí quan trọng để phân loại các hệ sinh thái trên cạn.

Để thể hiện các kiểu HST có mặt tại một địa điểm hay một vùng nào đó là xây dựng các bản đồ sinh thái học và với phương pháp thông thường hiện nay là viễn thám và hệ thống thông tin địa lý. Xây dựng các bản đồ sinh thái rất tốn kém, đòi hỏi các nguồn lực lớn hơn so với lập bảng danh lục các loài.

Do xác định ranh giới các HST trên cạn ở tự nhiên khó khăn nên Whyttaker (1970) đề xuất nên phân ra 4 mức đa dạng HST theo kích thước diện tích cần đánh giá. Đa dạng điểm là mức nhỏ nhất, tiếp đến là đa dạng alpha, rồi đến đa dạng gamma và cuối cùng là đa dạng epsilon tương đương với vùng địa lý sinh học.

- Đa dạng cảnh quan

Cảnh quan được định nghĩa là một không gian ở đó có sự thống nhất về địa hình, địa mạo, thủy văn cùng với các yếu tố thực vật, động vật và các tác động của con người. Ví dụ : cảnh quan đồi núi, cảnh quan ven biển, cảnh quan đồng bằng... cảnh quan là đối tượng nghiên cứu của khoa học địa lý. Khái niệm cảnh quan rất gần với khái niệm HST của khoa học sinh thái.

Một địa điểm mà có đa dạng HST cao thì cũng có đa dạng cảnh quan và kéo theo nó là đa dạng loài cũng cao và đa dạng gen cũng cao.

Thể hiện đa dạng cảnh quan dưới dạng các bản đồ cảnh quan. Bản đồ cảnh quan được dùng phổ biến hơn bản đồ sinh thái.

Đa dạng HST là một trong 3 thành phần của ĐDSH và ít được nhắc đến khi nghiên cứu về ĐDSH, vì nó khó và hơn thế cách tiếp cận để điều tra nghiên cứu nó chưa được các nhà sinh thái học quan tâm. Sau đây sẽ đề cập đến một số nội dung của đa dạng HST.

- Đặc trưng của đa dạng HST

+ Có quan hệ chặt chẽ với đa dạng loài, lý do là mỗi kiểu HST đều có đa dạng loài riêng : ở cạn khác ở nước, ở nhiệt đới khác ở ôn đới, ở rừng khác ở đồng cỏ, ở sông khác ở hồ...

+ Nói đến đa dạng HST là nói đến cả sự đa dạng về các yếu tố môi trường.

+ Đa dạng HST liên quan đến quần xã sinh vật trong khi đó đa dạng loài liên quan đến quần thể sinh vật và đa dạng di truyền liên quan đến các cá thể.

+ Bảo tồn đa dạng HST với đối tượng chính là cả một HST, còn bảo tồn đa dạng loài chỉ với đối tượng là loài hay quần thể.

+ Đa dạng HST dẫn đến đa dạng cảnh quan, các sinh cảnh, các tổ sinh thái, các nơi ở của sinh vật... vì các đơn vị này đều có liên quan đến HST.

+ Đa dạng HST là đối tượng nghiên cứu của các nhà sinh thái học, trong lúc đó đa dạng loài là đối tượng nghiên cứu của các nhà động vật học, thực vật học, vi sinh vật học, và đa dạng di truyền là đối tượng nghiên cứu của các nhà di truyền học, sinh học phân tử.

+ Nghiên cứu đánh giá và giám sát đa dạng HST, cảnh quan đòi hỏi phải thực hiện trong một thời gian dài vì đây là hệ thống phức tạp.

+ Cách diễn đạt đa dạng HST, cảnh quan thông thường hiện nay là sử dụng các bản đồ, các ảnh, trong lúc đó đa dạng loài là danh lục, đa dạng gen là các sơ đồ phân tích di truyền.

1.2.1.7. Định lượng đa dạng sinh học

Bên cạnh các công thức đánh giá về ĐDSH được chấp nhận một cách rộng rãi còn có những phương pháp khác, đặc biệt mang tính định lượng cho tính ĐDSH. Các phương pháp này so sánh sự đa dạng nói chung giữa các quần xã sinh học. Ở mức đơn giản nhất, quan niệm rằng tính đa dạng được xác định như là tổng số loài tìm thấy trong quần xã, và mức độ đánh giá là sự giàu có của loài. Hầu hết các phương pháp đều xem xét, tính toán tương quan số lượng cá thể giữa các loài.

Các chỉ số tính toán của ĐDSH được thiết lập để mô tả sự ĐDSH cho những vùng khác nhau về địa lý. Tổng số loài trong một quần xã thường được mô tả như là sự đa dạng alpha. Sự đa dạng alpha rất gần với khái niệm về sự giàu có của loài và có thể dùng để so sánh tổng số loài trong những HST khác nhau. Khái niệm về tính đa dạng beta mô tả mức độ dao động thành phần loài khi các yếu tố môi trường thay đổi như thế nào. Tính đa dạng beta cao, ví dụ như thành phần loài của quần xã các loài bướm đêm thay đổi về cơ bản theo độ cao và theo độ dốc của sườn núi ; nhưng tính đa dạng beta sẽ thấp nếu hầu như chỉ có một loài sống trên cả một vùng sườn núi. Tính đa dạng gamma áp dụng cho những khu vực rộng lớn hơn về mặt địa lý. Trong thực tế, ba chỉ số đa dạng này thường liên quan chặt chẽ với nhau. Những đánh giá mang tính định lượng này được dùng thông dụng trong các tài liệu về sinh thái học ứng dụng, các nhà sinh học bảo tồn chỉ chấp nhận sử dụng một phần nhỏ của cách tính toán này.

1.3. CÁC YẾU TỐ SINH THÁI

Môi trường - một trong những khái niệm cơ bản của sinh thái học và khi đề cập, thường được chúng ta hiểu, đó là tổ hợp các điều kiện xung quanh có ảnh hưởng tương hỗ đến hoạt động sống của sinh vật. Tất cả các yếu tố môi trường có tác động nào đó, cho dù rất nhỏ, đến sinh vật đều được gọi là yếu tố sinh thái. Trong ba môi trường chính : không khí, nước và đất, các yếu tố sinh thái có tác động không giống nhau lên sinh vật.

- Dựa theo tính chất tác động cũng như cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái, có thể sắp xếp các loại yếu tố đa dạng đó như sau :

+ Các yếu tố vô sinh (các yếu tố vật lý) gồm các yếu tố thời tiết, khí hậu như nhiệt độ, độ ẩm, ánh sáng, sức hút của Trái Đất, từ trường cũng như thành phần và tính chất của khí quyển, cường độ bức xạ, cảnh quan bề mặt v.v... có tác động đến sự tồn tại và phát triển của sinh vật.

+ Các yếu tố thổ nhưỡng - thủy văn (đất - nước) gồm các yếu tố đất và nước có tác động như những môi trường sống đặc biệt của sinh vật. Trong sinh thái học, các yếu tố đất có vai trò vô cùng quan trọng đối với côn trùng.

+ Các yếu tố sinh học gồm quan hệ tương hỗ giữa các loài sinh vật với nhau trên cơ sở dinh dưỡng, quan hệ trong cùng loài, quan hệ khác loài v.v...

+ Các yếu tố do con người gồm những tác động do hoạt động của con người như săn bắt, hái lượm, làm nương rẫy, khai hoang, thuần hóa động vật, gieo trồng các giống cây trồng có năng suất cao, di nhập, phát tán các loài mới, mở rộng đất sản xuất nông nghiệp, phá rừng trồng cà phê, phá rừng ngập mặn nuôi tôm, xây dựng các khu công nghiệp, đô thị hoá, xây dựng các loại hình công trình hạ tầng cơ sở, phát triển làng nghề, tăng dân số, di cư, v.v... đều có ảnh hưởng đến từng hệ sinh thái và cả sinh quyển.

- Việc phân chia các yếu tố sinh thái thành từng nhóm như vừa liệt kê cũng chỉ mang tính chất tương đối và phần nào là nhân tạo. Bởi lẽ, các yếu tố sinh thái có quan hệ tương hỗ với nhau và luôn luôn biến đổi, hoàn thiện không ngừng. Hơn nữa, đối với sinh vật, các yếu tố sinh thái có mức độ ảnh hưởng không giống nhau. Một số yếu tố sinh thái là điều kiện cần thiết cho sự tồn tại của sinh vật này, nhưng đối với sinh vật khác lại có thể không cần thiết, hoặc chỉ cần thiết theo từng pha phát triển, hoặc thậm chí đôi lúc lại có hại. Vì vậy, khi nghiên cứu các yếu tố sinh thái, cần đặc biệt lưu ý đến sự nhiễu động, sự biến đổi, đến mức độ cần thiết và phản ứng thích nghi của sinh vật chịu sự tác động của các yếu tố đó.

Dựa theo những tính chất kể trên chúng ta lại có thể phân chia tất cả các yếu tố sinh thái thành hai nhóm chính :

+ Các yếu tố biến đổi mang tính chất chu kỳ.

+ Các yếu tố biến đổi không mang tính chất chu kỳ.

Thuộc vào nhóm thứ nhất, chủ yếu gồm các yếu tố vô sinh, yếu tố thổ nhưỡng - thủy văn và một phần yếu tố sinh học. Chẳng hạn như tác động theo ngày đêm và theo mùa chiếu sáng, theo nhiệt độ, ẩm độ, thức ăn, thực vật cũng như quan hệ tương hỗ giữa các cá thể trong loài. Dưới tác động của các yếu tố này, sinh vật đã hình thành những phản ứng thích nghi và thường là khá hoàn thiện.

Thuộc vào nhóm thứ hai - các yếu tố biến đổi không mang tính chất chu kỳ, chủ yếu gồm các yếu tố sinh học và yếu tố con người. Chẳng hạn như ảnh hưởng của vật ăn thịt, vật ký sinh, vật gây dịch bệnh, hoặc hoạt động của con người. Các yếu tố sinh thái này có thể ảnh hưởng nghiêm trọng đến điều kiện tồn tại của sinh vật. Để đối phó với các nhiễu động của các yếu tố này, sinh vật hoặc có cơ chế thích nghi yếu với mức độ khác nhau, hoặc hoàn toàn không có.

1.4. CÁC THUỘC TÍNH SINH THÁI HỌC CỦA LOÀI

Để sinh sống và phát triển trong một môi trường nào đấy, sinh vật đòi hỏi phải có những điều kiện cần thiết để tăng trưởng, phát triển và sinh sản. Trong từng môi

trường, nhu cầu của từng loài đối với các yếu tố sinh thái hoàn toàn không giống nhau. Một số loài có nhu cầu nhiệt độ cao thích hợp ; trái lại là các loài ưa lạnh. Hoặc có thể theo nhu cầu độ ẩm mà chia thành các loài ưa khô, các loài ưa ẩm v.v..., cũng tương tự như vậy, một số loài ưa sống ở vùng rừng núi và không thuần hoá được như ong khoái (*Apis indicus* L.) hoặc một số loài khác lại có quan hệ chặt chẽ với hoạt động sống của con người như một lương thực, chấy rận, côn trùng hai cánh gần người (*endophyle*, *exzophyle*), v.v... Do chọn lọc tự nhiên và biến dị, thuộc tính di truyền của loài được hình thành trong quá trình tiến hóa lâu dài đã quy định sự lựa chọn điều kiện sống, hình thành các dạng sống khác nhau và đó là một trong những tính chất quan trọng nhất của loài. Sự lựa chọn điều kiện sống của từng loài được gọi là nhu cầu sinh thái của loài. Tuy vậy, nhu cầu sinh thái của từng loài cũng chỉ ổn định một cách tương đối và trong từng khu vực vùng phân bố cũng có thể khác nhau ít nhiều. Các loài khác nhau có giới hạn nhu cầu sinh thái đối với các yếu tố môi trường không giống nhau nên tính chống chịu đối với sự biến đổi của các yếu tố môi trường cũng khác nhau. Một số loài có khả năng chống chịu cao đối với phạm vi dao động lớn của các yếu tố môi trường. Ngược lại, một số loài khác chỉ có thể tồn tại trong phạm vi dao động hẹp của các yếu tố môi trường. Như vậy, đối với từng loài đều có giới hạn đặc trưng bởi ảnh hưởng sinh thái tối đa và tối thiểu ; khoảng giữa hai đại lượng này được gọi là tính dẻo sinh thái của loài hoặc giới hạn chống chịu của loài. Với những khái niệm đó, phần nào có thể giải thích được vùng phân bố của từng loài trong thiên nhiên. Ví dụ, trong một vùng địa lý nào đó, sự vắng mặt hoặc không có khả năng phát triển phổ biến của một loài này hay một loài khác là do ở đó thiếu hoặc thừa một trong những yếu tố sinh thái ở mức gần với giới hạn mà loài đó có thể chống chịu được. Một yếu tố sinh thái nào đó có tác động vượt ra khỏi phạm vi chống chịu của loài được gọi là điều kiện giới hạn hay yếu tố giới hạn. Tuy vậy, trong thiên nhiên cũng có trường hợp khi mà các yếu tố vật lý không vượt ra ngoài giới hạn chống chịu của loài, nhưng loài đó vẫn không thể nào thích nghi được, do có sự khác nhau trong quan hệ tương hỗ sinh học. Các loài có thể có những tính chất chống chịu sau đây :

- Từng loài có phạm vi chống chịu rộng đối với một yếu tố sinh thái này, nhưng đối với các yếu tố sinh thái khác lại có phạm vi chống chịu hẹp.

- Các loài phân bố rộng thường có phạm vi chống chịu cao đối với tất cả các yếu tố sinh thái.

- Nếu trong tổ hợp các điều kiện mà có một yếu tố sinh thái nào đó là không tối ưu cho loài thì phạm vi chống chịu của loài đó đối với các yếu tố sinh thái khác có thể bị thu hẹp lại.

- Trong thiên nhiên, các yếu tố vật lý thường không tương ứng với giá trị tối ưu cho loài nên trong từng điều kiện cụ thể và trong từng thời gian trong từng pha, sự phát triển của loài bị chi phối hoặc được quyết định bởi một yếu tố sinh thái chính nào đó.

- Giới hạn chống chịu của các cá thể đang phát triển thường hẹp hơn so với các cá thể trưởng thành sinh sản hoặc các cá thể ở trạng thái ngừng phát triển (diapause), qua đông v.v...

Để biểu thị mức độ tương đối về sự chống chịu của loài, trong sinh thái học thường sử dụng nhiều thuật ngữ với tiếp đầu ngữ “Steno” có nghĩa là “hẹp” và “Eury” có nghĩa là rộng. Ví dụ :

Stenooikos - Euryoikos	(về nơi ở)	Hẹp nơi ở – Rộng nơi ở
Stenophagos - Euryphagos	(về dinh dưỡng)	Hẹp thực – Rộng thực
Stenothermal - Eurythermal	(về nhiệt độ)	Hẹp nhiệt – Rộng nhiệt
Stenhydric - Euryhydric	(về nước)	Hẹp thủy – Rộng thủy
Stenohalyn - Euryhalyn	(về muối)	Hẹp muối – Rộng muối

Nhu cầu chuyên hóa đối với các yếu tố môi trường cùng với tính chống chịu sinh thái hợp thành đặc điểm đặc trưng quan trọng của loài - Tiêu chuẩn sinh thái của loài. Trong quá trình tiến hóa, các loài không chỉ thích ứng với yếu tố vật lý của môi trường, mà còn sử dụng tính chất thay đổi tự nhiên theo chu kỳ của các yếu tố môi trường để phân phối chức năng theo thời gian và “chương trình hóa” các chu kỳ sống của mình, nhằm tận dụng được các điều kiện thuận lợi nhất. Về sau, đối với từng loài, các yếu tố sinh thái đó trở thành nhu cầu không thể thiếu được và có tên gọi là điều kiện tồn tại của loài.

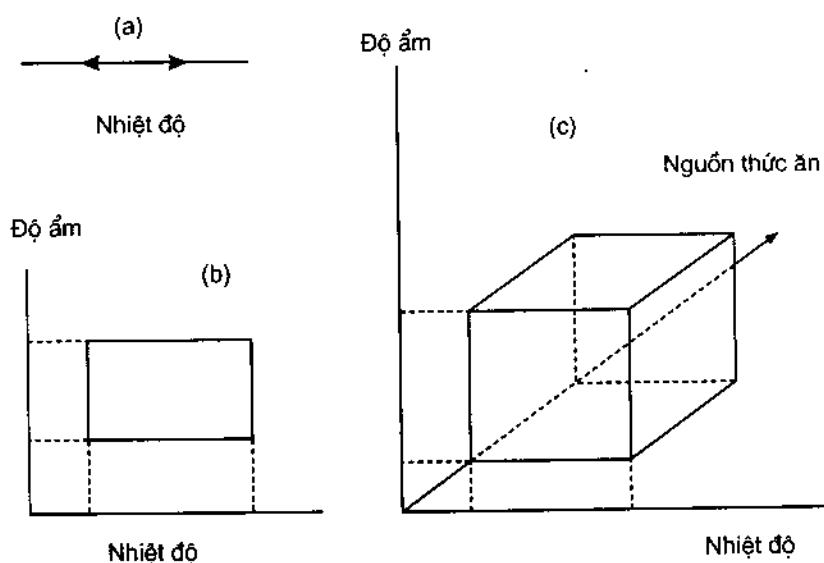
Theo hướng chọn lọc tự nhiên cùng có lợi, tất cả quần thể trong quần xã đã điều khiển chu kỳ sống của mình phù hợp với nhịp điệu mùa và các nhịp điệu khác. Ví dụ, ở một số loài côn trùng, sự sinh sản bị khống chế theo phản ứng quang chu kỳ. Những ngày dài vào cuối mùa xuân và đầu mùa hè đã kích thích tạo hoocmon thần kinh trong các hạch thần kinh. Dưới tác dụng của hoocmon thần kinh đó, trứng của một số loài côn trùng, sau khi được đẻ ra đã rơi vào trạng thái diapause mùa hè. Trong trạng thái đó, cho dù có lượng thức ăn dồi dào cùng các yếu tố sinh thái khác thuận lợi thì cũng chỉ đến mùa thu năm đó hoặc đến đầu mùa xuân năm sau trứng mới nở ra ấu trùng. Như vậy, với tín hiệu thay đổi độ dài của ngày, một số loài đã điều chỉnh sự tăng trưởng quần thể vào trước lúc nguồn thức ăn dự trữ cạn kiệt, chứ không phải là sau đó.

Chương II. Ổ SINH THÁI VÀ CÁC DẠNG SỐNG CỦA CÔN TRÙNG

Môi trường sinh sống của sinh vật nói chung và côn trùng nói riêng là sinh cảnh. Các điều kiện đảm bảo sự sống cần thiết cho từng loài sinh vật cấu thành ổ sinh thái.

2.1. Ổ SINH THÁI CỦA CÔN TRÙNG

- Các loài sinh vật khi có cùng ổ sinh thái thường phân hoá thành các dạng sống. Thuật ngữ ổ sinh thái (*Ecological niche*) được dùng trong sinh thái học theo quan điểm do Hutchinson (1957) đề xướng. Theo đó thì từng loài sinh vật, từng lứa tuổi và từng thời gian phát triển cũng như không gian sinh sống đều bị giới hạn bởi một tổ hợp các điều kiện môi trường, yếu tố – giới hạn, ví dụ như nhiệt độ. Mỗi loài chỉ có khả năng sinh sản và phát triển trong một khoảng giới hạn nhiệt độ xác định; về lý thuyết, đó chính là ổ sinh thái của loài theo không gian một chiều (hình 2.1.a). Trong thiên nhiên loài không thể tồn tại chỉ với một điều kiện môi trường mà là cả tổ hợp. Do vậy, khi xem xét thêm điều kiện thứ 2, chẳng hạn như độ ẩm thì ổ sinh thái có không gian hai chiều (hình 2.1.b). Tương tự nếu xem xét thêm điều kiện thứ 3 thì ổ sinh thái có không gian ba chiều (hình 2.1.c).



HÌNH 2.1. Các ổ sinh thái giả định 1, 2 và 3 chiều (theo Begon và Mortimer, 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 chỉ có 3 chiều mà là n chiều. Hutchinson gọi là là “ổ sinh thái siêu không gian n chiều”.

Như vậy “ổ sinh thái” là một không gian mà ở đó những điều kiện môi trường cần thiết đảm bảo sự tồn tại lâu dài của các cá thể trong loài và của quần thể.

Đây là ổ sinh thái cơ bản, 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 cơ bản.

Như vậy, ổ sinh thái *Ecological niche* khác với nơi sống (*habitat*). Nơi sống là nơi mà sinh vật sinh sống và thường xuất hiện ở đó. Theo Odum (1971), 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 thuộc tính của loài, còn nơi sống là các điều kiện 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 thành 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.

- Ổ sinh thái theo Hutchinson vẫn chưa bao hàm đầy đủ mối quan hệ giữa loài và môi trường của nó khi các yếu tố này luôn có sự tác động ảnh hưởng tổ hợp.

+ Trong phức hợp điều kiện môi trường quyết định sự phân bố của phần lớn côn trùng trong ổ sinh thái này hay khác thì tính chất thức ăn có vai trò quan trọng nhất. Ví dụ, sâu tơ (*Plutella xylostella*), rệp cải (*Brevicoryne brassicae* L.), phần lớn các loại bọ ăn lá thuộc giống *Phyllotreta* chỉ ăn lá cây họ thập tự mà thôi, nên chúng chỉ phân bố trong sinh cảnh của các cây họ thập tự và có ổ sinh thái rất giống nhau, hoặc chỉ có một ổ sinh thái. Ấu trùng bọ thầy cúng *Mylabris frolei* Germ., *M. quadripunctata* L., *Epicauta erythrocephala* Pall., ấu trùng Ruồi *Bombylidae* đều sống ký sinh trong ổ trứng cào cào nên cũng có thể xếp chúng vào cùng một ổ sinh thái.

+ Những loài côn trùng có họ hàng xa theo nghĩa phân loại có thể có ổ sinh thái giống nhau như đã nêu trong một vài ví dụ trên. Trái lại những loài có họ hàng gần theo nghĩa phân loại lại có ổ sinh thái rất khác nhau. Ví dụ, bọ trĩ *Haplothrips tritici* có quan hệ với thực vật hoà thảo, còn *Haplothrips subti - lyssimus* Hal. lại có quan hệ với cây gỗ và cây bụi; ấu trùng bướm, sâu đục thân bướm trắng (*Scirpophaga nivella fabr*) hại mía, còn ấu trùng của một loài khác cùng giống (*Scirpophaga*) là sâu đục thân bướm hai chấm (*Scincertular walk*) lại đục thân phá hại lúa.

+ Các loài hẹp sinh cảnh, chủ yếu là các loài đồng quần xã có ổ sinh thái hẹp, còn các loài rộng sinh cảnh có ổ sinh thái rộng. Ví dụ, bọ châu chấu *Sitona cylindricollis* Fahr, ngoài đậu *Medicago* còn ăn hại các loài đậu khác nữa, nên có ổ sinh thái rộng hơn so với bọ châu chấu *Phytonomus variabilis* Hbst, chỉ ăn hại có một loại đậu *Medicago*, hoặc bọ hà hại khoai lang (*Cylas formicarius*) ăn hại củ khoai lang.

Vì ngay từng pha phát triển của một loài côn trùng cũng có thể có quan hệ khác nhau đối với các nhân tố môi trường nên có ổ sinh thái không giống nhau. Có thể lấy ví dụ như ấu trùng muỗi (*Culycidae*), chuồn chuồn (*Odonata*) sống ở trong nước, còn muỗi trưởng thành lại sống ở trên cạn.

Trong các vùng cảnh quan địa lý khác nhau, nhu cầu sinh thái của các loài côn trùng phân bố rộng không phải là không biến đổi. Cùng một loài nhưng có thể có vùng sống khác nhau nên có ổ sinh thái không giống nhau, hoặc trong vùng sống này chúng có thể có ổ sinh thái rộng hơn ở vùng sống khác. Ví dụ, một gỗ rừng *Ips typographus* L., ở khu vực châu Âu thuộc Liên Xô (cũ) và ở Xibiri ăn hại cây thông (*Picea*), nhưng Kavkaz lại ăn hại cây Phi lao (*Pinus* L.).

Khái niệm ổ sinh thái có quan hệ chặt chẽ với khái niệm sinh thái khác là *dạng sống* của sinh vật, Thuật ngữ “*dạng sống*” lần đầu tiên vào năm 1806 được Humboldt dùng để nói lên rằng nhờ sự liên hệ với môi trường ngoài nên thực vật thuộc bất kỳ nhóm phân loại nào cũng đều có những đặc tính sinh lý và đặc điểm hình thái đặc trưng. Về sau khái niệm này được phát triển thêm và dùng không những chỉ cho thực vật mà cho cả động vật nữa.

Đúng như quy luật biện chứng về sự thống nhất giữa nội dung và hình thức, những loài sống trong những điều kiện môi trường giống nhau có ổ sinh thái giống nhau và có các đặc điểm hình thái thích nghi đặc trưng nhất định.

2.2. CÁC DẠNG SỐNG CỦA CÔN TRÙNG

Dạng sống của loài là lịch sử hình thành phức hợp đặc tính sinh học, sinh lý và hình thái đặc trưng cho từng phản ứng nhất định đối với tác động của môi trường.

Do các loài côn trùng có nhu cầu rất khác nhau đối với môi trường ngoài và có ổ sinh thái khác biệt, nên dạng sống của chúng cũng muôn hình muôn vẻ.

Dạng sống của côn trùng thuộc mấy loại sau đây :

1. Sinh vật đất (*Geoibonte*) hoặc là côn trùng đất gồm các sinh vật sống ở trong đất và chúng có thể chia thành các nhóm nhỏ sau đây :

*a) Sinh vật rễ (*Rhyzobionte*)* gồm các côn trùng có quan hệ với rễ của thực vật như rệp rễ, một số ấu trùng bọ châu chấu (*Curculyonidae*) và *Buprestidae*...

*b) Sinh vật hoại sinh (*Saprobionte*)* gồm các sinh vật ăn cặn bã hữu cơ phân huỷ như ấu trùng bọ hung (*Cetoniini*), ấu trùng của nhiều loài ruồi (*Diptera*)...

c) *Sinh vật ăn phân (Sirophetobionte hoặc Coprobionte)* gồm các sinh vật ăn phân kể cả bộ hung (*Coprini*) lấy phân chuẩn bị thức ăn cho ấu trùng.

d) *Sinh vật hang (Botrobionte)* gồm các sinh vật sống trong hang như ấu trùng bộ hung (*Lethrini*) ăn thức ăn do bộ trưởng thành chuẩn bị, ấu trùng bộ thầy cúng (*Meloe* sp.) sống trong tổ của ong đất và ăn phần hoa, mật hoa do ong đem về v.v...

e) *Du động vật (Planophyle)* gồm các côn trùng có đặc tính luôn luôn di chuyển, ví dụ : bộ ăn thịt (*Carabidae*).

Tất nhiên, việc tách ra các nhóm dạng sống của côn trùng không có nghĩa là các dạng sống khác nhau của sinh vật đất đều bất động, mà là để nhấn mạnh đặc tính đặc trưng của nhóm này đã làm xuất hiện các đặc điểm hình thái chuyên hoá.

2. Sinh vật trên mặt đất (Epigeobionte) gồm các côn trùng sống trong các khu vực tương đối quang đăng ở trên mặt đất. Ở đây cũng có thể phân thành một số nhóm nhỏ như :

a) *Sinh vật cát (Psammobionte)* gồm côn trùng thích nghi với đời sống ở trên cát như một số loài bộ *Tenebrionidae*, các loài cào cào thuộc giống *Hyalor - rhytis* Sauss v.v...

b) *Sinh vật đá (Petrobionte)* gồm những sinh vật sống trong các khu đất đá như cào cào thuộc giống *Pezotmethys* v.v...

c) *Sinh vật đất mặn (Halobionte)* gồm các loài sống trong các khu đất mặn như bọ xít *Halosalda lateralis* Eall., hoặc họ *Dyschyrius salynus* Schaum.

3. Sinh vật thảm mục (Herpetobionte) - gồm các côn trùng sống trong cặn bã thực vật và chất hữu cơ khác phân huỷ ở trên mặt đất, như dưới lớp lá rụng v.v... Trong số này kể cả sinh vật thảm mục rừng mà thường gọi là *Stratobionte*.

Trong sinh vật thảm mục, có một số quần tụ sinh thái côn trùng mang tính chất của sinh vật mặt đất nhưng ở đây thường gặp các phức hợp các loài khác như trong sinh vật hoại sinh có một số loài bộ trĩ (*Thysanoptera*), ấu trùng của nhiều loài ruồi (*Diptera*), gián *Polyphagan* spp v.v..., hoặc trong du động vật gồm rất nhiều loài thuộc bộ cánh cụt (*Staphylynidae*), bộ ăn thịt (*Carabidae*).

Ở đây rất dễ gặp các loài trong sinh vật ăn phân *Scarabacidae* hơn là ở trong các lớp đất, ví dụ như bộ *Histeridae*, bộ hung *Coprini*, nhiều ấu trùng ruồi thuộc họ *Sarcophagidae* và *Muscidae*.

4. Sinh vật thảm cỏ (Chortobionte) - gồm các sinh vật sinh sống trong thảm cỏ. Trong số này có thể chia thành các nhóm sau đây :

a) *Ngoại sinh vật (Ektobionte)* gồm các côn trùng sống ở trên bề mặt của thực vật. Đây là một nhóm lớn và có đặc tính rất khác nhau. Theo đặc điểm dinh dưỡng có thể dễ dàng phân biệt được *fitofaga* là côn trùng ăn thực vật và *ento - mofaga* gồm côn trùng có đời sống ký sinh và nhất là côn trùng ăn thịt.

b) *Nội sinh vật (Endobionte)* gồm các côn trùng sống ở trong lá, cành, trong nụ, trong quả và trong các nốt sần.

Trong số *Endobionte* có ấu trùng côn trùng ký sinh trong cơ thể các động vật khác (kể cả côn trùng).

5. Sinh vật cây bụi (*Tamnobionte*) gồm các côn trùng sống trên cây bụi nhỏ và sinh vật cây gỗ (*Denbrobionte*) - cả hai nhóm này đều được xếp chung với nhau trong một kiểu của dạng sống, bởi vì côn trùng sống trên cây gỗ cũng như trên cây bụi đều có những đặc tính thích nghi gần giống nhau đối với môi trường ngoài.

Trong kiểu này còn có thể thấy một số nhóm các dạng sống khác như trong sinh vật lớp vỏ có ngoại và nội sinh vật, và ngoài ra chúng còn chịu ảnh hưởng của các tầng (vùng cao khác nhau của thân và cành) trong cách phân bố của cây gỗ và cây bụi.

Ngoài ra sâu đục thân và cành cũng phân hoá thành côn trùng đục vỏ như ấu trùng một gỗ, côn trùng đục *libe*, côn trùng ăn dác gỗ như ấu trùng các loại một thuộc họ phụ *Scolytinae*.

Trong số côn trùng ăn gỗ tươi, để làm ví dụ có thể nêu nhiều loài bọ xén tóc *Cerambycidae* và ấu trùng bọ *Buprestidae*.

6. Đối với sinh vật sống trong gỗ khô và các giai đoạn phân huỷ khác nhau có thể máy móc mà xếp chúng vào một loại dạng sống đặc biệt, gọi là sinh vật gỗ kho (*Xylobionte*) như các loài một trong *Bostrychidae*, *Anobiidae*, mối gỗ khô, một số kiến (*Formicidae*), hoặc ong bắp cày thuộc giống *Xylocopa* Lathr.

7. Thuỷ sinh vật (*Hygrobionte*) gồm các côn trùng sống ở nước, có mấy dạng sống chính sau đây :

a) *Sinh vật tự do tạm thời (*Angonektobionte*)* gồm các côn trùng sống tạm thời trong các hồ chứa nước, ao v.v..., như ấu trùng một số muỗi *Culycidae*.

b) *Sinh vật đáy (*Benthos*)* gồm những sinh vật sống ở đáy hồ chứa nước như ấu trùng phù du (*Ephemeroptera*), ấu trùng *Tendipedidae* và các loài khác.

c) *Sinh vật phù du (*Plankton*)* gồm các dạng sống trôi nổi thụ động ở trong nước. Ở đây có ấu trùng muỗi thuộc giống *Chaoborus* Lycht., *Cryophyla lapponica* Mart và một số loài trong giống *Corthra* Mgn...

d) *Sinh vật tự do dưới nước (*Subnektion*)* gồm các dạng sống bơi lội tích cực ở trong nước và chúng lại có thể chia ra côn trùng sống trong tầng gần bề mặt như ấu trùng muỗi sốt rét *Anopheles* Mgn., *Dixa* Mgn và côn trùng sống trong tầng nước dưới như cà niễng (*Dytiscidae*).

e) *Sinh vật tự do trên mặt nước (*Supranektion*)* gồm các dạng sống nổi trên mặt nước như *Gyrinidae*.

Các dạng sống của côn trùng có thể chỉ lệ thuộc nhiều vào một nhân tố quyết định nào đấy của môi trường như cường độ chiếu sáng. Những sinh vật thích sống trong tối hoặc nơi hoàn toàn tối gọi là sinh vật kỵ ánh sáng (*Photophobobionte*). Các côn trùng thích sống nơi có nhiều ánh sáng mặt trời gọi là sinh vật ưa sáng (*Photophyle*). Nhiều nhà sinh thái học cho độ ẩm là nhân tố quan trọng. Côn trùng thích nơi khô ráo gọi là sinh vật ưa khô (*Cerophyle*) ; côn trùng thích nơi ẩm ướt gọi là sinh vật ưa ẩm (*Hygrophyle*), côn trùng ưa nơi ẩm vừa gọi là sinh vật ưa ẩm vừa (*Mesohyle*). Tất

cả các quần tụ sinh thái này đều có thể thấy trong các loại dạng sống đã kể trên như trong *Geobionte*, *Epigeobionte*, *Herpetrobionte*, *Chortobionte*, *Xylobionte* v.v... có thể có *Cero-meso* và *Hygrophyle* ; trong *Dendrobionte*, *Tamnobionte* và *Hygrobionte* có thể gặp cả *Phthorobia* và cả *Photophyle*.

2.3. KIỂU HÌNH SINH THÁI

Những đặc điểm cấu tạo đồng quy của động vật, làm cho chúng có phản ứng giống nhau đối với điều kiện môi trường sống, được biểu thị bằng các kiểu hình sinh thái.

Ví dụ, côn trùng trưởng thành có liên hệ với đời sống chuyển động ở trong phân hoặc trong đất có đôi chân trước kiểu đào bới (*Pedes fossorii*) như bộ hung (*Scarabacidae*), dế dũi thuộc giống *Gryllotalpa* Lart.

Côn trùng trưởng thành, ví dụ như bộ nước *Notonecta glauca* L. và cả niềng *Dytiscus marginalis* có liên hệ với đời sống ở trong nước nên có các bộ phận dự trữ không khí trước lúc lặn xuống nước, có đôi chân sau dẹp kiểu bơi chèo (*Pedes natatorii*), có cơ thể nhọn hình thoi.

Những côn trùng cái đẻ trứng vào một giá thể nào đó thường có máng đẻ trứng (*Ovipositor*) dài như muỗi (*Tettigonidae*) đẻ trứng vào trong đất, ong (*Siricidae*) đẻ trứng vào trong thân cây, ong ký sinh *Ichneumonidae* và *Braconidae* đẻ trứng vào trong cơ thể vật chủ.

Những côn trùng bay xa và nhanh có cơ lưng rất phát triển bám chắc vào các mấu lồi trong của vỏ cơ thể đốt ngực hai và ba. Trong hệ khí quản có chỗ phình to (túi khí) để dự trữ không khí, ví dụ như cào cào di cư *Locusta migratoria* L., bướm buồn (*Sphingidae*) hoặc ong mật (*Apis mellifera* L.).

Đặc điểm hình thái đặc trưng của côn trùng ưa cát là cơ thể (đặc biệt là chân) có lông hoặc gai bao phủ giúp cho chúng đứng vững và di chuyển được ở trên cát xốp.

Khái niệm về kiểu hình sinh thái rất gần với khái niệm về dạng sống, nhưng vấn đề thứ nhất đề cập đến các đặc điểm hình thái - dạng, còn vấn đề thứ hai đề cập đến nội dung của các kiểu đó.

Khi xác lập các dạng sống gần lưu ý xem các đặc điểm thích nghi hình thái hoặc sinh học đối với điều kiện cụ thể của môi trường có thể hiện đầy đủ cho chủng loại phát sinh không.

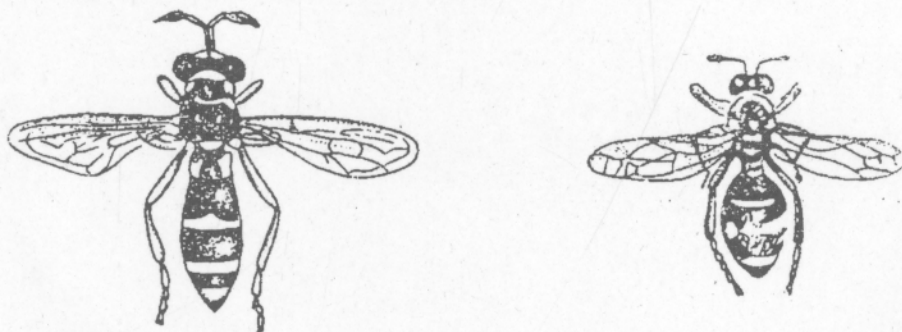
Tất nhiên trong các kiểu hình sinh thái có một số đặc điểm nào đấy giống nhau, dù cho các đặc điểm rất khác biệt, bởi vì đối với bất kỳ một loài nào thì ngoài các đặc điểm thích nghi với môi trường sống vẫn còn có những đặc điểm riêng biệt cho chủng loại phát sinh của chúng. Mặc dù thuộc nhiều lớp động vật khác nhau và có chủng loại phát sinh riêng biệt, các loài sống ký sinh trong dịch nội chất của trứng bướm, khi mà phôi hầu như chưa phát triển, như một số giáp xác chân chèo (*Copepoda*), ấu trùng ong ký sinh tuổi 1 thuộc giống *Platygaster* Latr. (*Hymenoptera*) đều có các đặc điểm thích nghi giống nhau đối với môi trường sống là chất lỏng hoặc bán chất lỏng. Như vậy, có lẽ ngoài những đặc điểm thích nghi đối với môi trường sống, chúng không còn có một đặc điểm hình thái cũng như sinh lý giống nhau nào nữa.

Tất cả động vật đều có xu hướng phân bố rộng, nhưng không phải là trong bất kỳ điều kiện môi trường nào chúng cũng có thể sống được. Lưu ý đến điểm này, một số tác giả cho rằng, vấn đề dạng sống thực chất đã dẫn đến, hoặc là do khả năng chọn lọc của động vật đối với phức hợp các điều kiện bên ngoài, hoặc là do sự phân bố thụ động và tiếp tục chọn lọc tự nhiên mà các cá thể của kiểu hình sinh thái thích nghi cao nhất là sống sót. Những quan điểm này không những chỉ phiến diện mà còn là sai lầm có tính chất nguyên tắc, bởi vì về cơ bản thì các quan điểm này đã phủ nhận vai trò của môi trường trong quá trình hình thành các dạng sống. Sự xuất hiện các đặc điểm thích nghi này đã được chứng minh và hoàn toàn hiện thực đối với các hiểu biết về dạng sống. Những yếu tố bền vững nhất trong chuỗi thức ăn và trong các ổ sinh thái được hình thành ngay trong sinh cảnh đó.

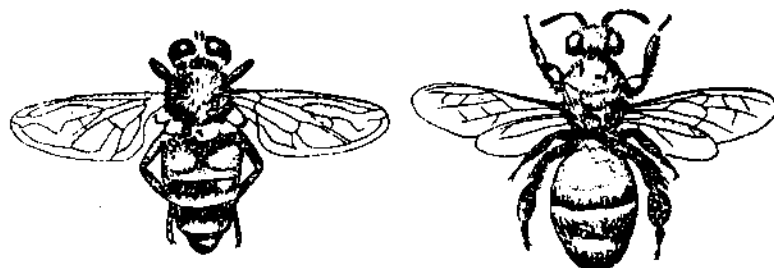
Nếu nói đến các đặc điểm hình thái thích nghi (các kiểu hình sinh thái khi thay đổi điều kiện môi trường sống) của côn trùng thì chúng được hình thành sau các đặc điểm sinh lý và sự thay đổi trong phương thức sống. Theo quy luật biện chứng về sự thống nhất giữa hình thức và nội dung, thì bất kỳ sự phát triển nào cũng bắt đầu bằng sự biến đổi của nội dung, tạo nên mâu thuẫn giữa hình thái và chức năng làm cho hình thức biến đổi theo. Điều này có thể thấy trong các ví dụ nêu ở trên về quy luật thay đổi chỗ ở. Tất cả đều nói lên rằng, sự thích ứng mới trong phương thức sống của côn trùng được hình thành không đồng thời với sự biến đổi hình thái.

2.4. HIỆN TƯỢNG NGỤY TRANG GIẢ DẠNG (BẤT CHƯỚC)

Mặt khác, cũng sẽ phạm sai lầm nếu như chỉ xác định dạng sống theo đặc điểm hình thái mà không đề cập đến phương thức sống của côn trùng. Điều này có thể thấy rất rõ khi các đặc điểm giống nhau lại có vai trò sinh học hoàn toàn khác nhau. Ví dụ, hiện tượng ngụy trang rất phổ biến trong côn trùng, những loài có khả năng bảo vệ tương đối kém lại có hình dạng ngoài giống với các loài có khả năng bảo vệ cao, hoặc giống với các vật vô tri. Ví dụ, một số loài ruồi *Syrphyidae* rất giống với ong bò vẽ (*Vespidae*) (hình 2.2) và ong mật (*Apidae*) (hình 2.3), hoặc bướm thường *Ophthalia* rất giống với loài bướm độc khác *Artaxa* (hình 2.4). Mặc dù một bên là ong bò vẽ, ong mật và bướm độc *Artaxa*, một bên khác là ruồi *Syrphyidae* và bướm *Ophthalia* tất nhiên có mối liên hệ với môi trường hoàn toàn khác nhau.



HÌNH 2.2. Ruồi *Ceriodides sartorum* Smirn (bên trái) và ong *Odynerus* sp. (bên phải)

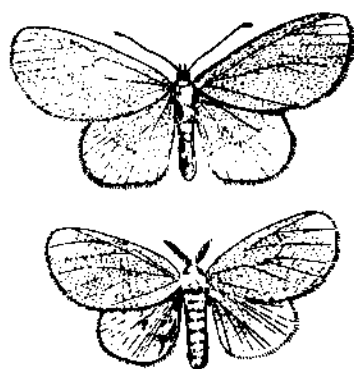


HÌNH 2.3. Ruồi vàng *Eristalis tenax* L. (bên trái) và ong mật (bên phải)

Từ lâu, cùng với khái niệm về các dạng sống, hiện tượng thay thế sinh thái (Vicarius) là hiện tượng rất phổ biến. Khi ở các vùng địa lý cách xa nhau có điều kiện sinh thái giống nhau thấy xuất hiện những dạng có cấu tạo gần giống nhau.

Ví dụ, ở khu vực châu Âu thuộc Liên Xô (cũ) và Tây Âu có loài bọ xít quả *Dolycoris baccarum* L. rất giống với loài *Dolycris penicilatus* Horv là loài thay thế sinh thái ở Trung Á, ở Iran và Apganixtan. Cả hai loài này có phương thức sống cũng như ổ sinh thái rất giống nhau và có đặc điểm hình thái rất gần nhau.

Sự thay thế sinh thái cũng như các đặc điểm cấu tạo và hoạt động sống giống nhau của các loài động vật khác nhau trong cùng một khu vực biểu thị sự đồng thời phát sinh của loài này hay khác ở trong các điều kiện môi trường xung quanh giống nhau.



HÌNH 2.4. Bướm độc *Opthalmus* ở trên và bướm "giả dạng" của nó ở dưới (theo Wellex)

Chương III. SỰ PHÂN BỐ VÀ DI CƯ CỦA CÔN TRÙNG

Ngoài tính thích nghi của các dạng sống khác nhau đối với các ổ sinh thái trong sinh cảnh, nơi mà nhu cầu sống của từng loài phù hợp với điều kiện môi trường. Ở đây cần lưu ý rằng, mỗi loài đều có một số quần thể khác nhau có các cơ chế thích nghi đảm bảo khả năng sinh sản, hoạt động sống cực thuận và phân bố của loài trong lãnh thổ.

3.1. QUẦN TỤ, ĐÀN, BẦY, CÔN TRÙNG XÃ HỘI VÀ SỰ SỐNG ĐƠN LẺ CỦA CÔN TRÙNG

- Trong động vật cao (đặc biệt là chim) quần tụ phổ biến là sự ghép đôi cùng chung sống của các cá thể đực và cái trong thời kỳ sinh sản, còn đối với côn trùng không thấy có hiện tượng này. Điều đó chắc chắn là do đời sống ngắn ngủi của pha trưởng thành. Rất nhiều côn trùng khi chuyển sang pha trưởng thành đã có sản phẩm sinh dục phát triển đầy đủ và có khả năng thụ tinh ngay. Ở pha trưởng thành, một số côn trùng thậm chí không dinh dưỡng nên có phần phụ miệng kém phát triển. Thời gian sống ngắn nhất của một số côn trùng trưởng thành chỉ kéo dài trong khoảng một vài giờ, ví dụ như *Ephemeroptera* và một số loài bướm thuộc họ *Psychyidae*.

Nếu sự phát triển của trứng côn trùng đòi hỏi một thời gian nhất định và được hoàn thành không phải chỉ nhờ vào thể mỡ tích lũy được trong giai đoạn ấu trùng, mà còn nhờ vào cả thức ăn phụ ; hoặc nếu trong suốt đời côn trùng đẻ trứng hai hoặc vài ba lần và sau mỗi lần đẻ trứng lại bắt đầu thời kỳ dinh dưỡng phụ, hoặc nếu trứng mới được hình thành thêm trong thời kỳ đẻ trứng thì côn trùng trưởng thành sẽ sống lâu hơn. Thực tế, trong côn trùng cũng có một số loài mà dạng trưởng thành có thể sống đến vài năm, ví dụ, một số loài một thuộc họ *Curculyonidae*, nhưng các côn trùng này cũng chỉ sống ghép đôi trong một thời gian ngắn.

Những côn trùng giao phối nhiều lần được gọi là côn trùng đa giao (*poly games*) (một con đực giao phối với nhiều con cái khác nhau, hoặc một con cái được nhiều con đực khác nhau giao phối). Đa số loài côn trùng kể cả các loài có khả năng phát triển đơn tính sinh thì số lượng cá thể cái cũng luôn luôn ưu thế hơn số lượng cá thể đực).

Tất nhiên, sự ghép đôi cùng chung sống của động vật có ý nghĩa không giống nhau và chúng chỉ ghép đôi trong thời kỳ giao phối.

Trong từng thời kỳ sống này hay khác, nhiều loài côn trùng sống tập trung thành quần tụ, đàn hoặc bầy, một số loài có đời sống xã hội.

Hiện tượng tập trung của côn trùng cũng có thể xem là quần tụ tạm thời như vào những giờ nóng nực, côn trùng đến các khu đất râm mát hoặc đến các cây, điều này thể hiện rất rõ ở vùng sa mạc ; đặc biệt là vào đầu mùa xuân, côn trùng thường tập trung đến nơi ẩm áp.

Trong một khu vực nào đấy, nếu như điều kiện thuận lợi được duy trì thì tập quần cá thể của loài cũng sẽ tồn tại trong một thời gian tương xứng. Một số quần tụ mang tính chất mùa.

Đôi khi nhiều cá thể cái của cùng một loài đến đẻ trứng lên những chỗ rất gần nhau gây nên tình trạng thiếu chỗ có các điều kiện sinh thái thuận lợi cho hoạt động sống của chúng, hoặc cho phát triển của ấu trùng, hoặc đó là dấu hiệu sống tập đoàn của pha trưởng thành. Ví dụ, bọ xít núi *Dolycoris penicillatus* Horv có pha trưởng thành là côn trùng rộng thực, nhưng pha ấu trùng lại chỉ ăn được một số rất ít cây, mà trong số này thì cây thức ăn thích hợp nhất là cỏ dại *Nonnea picta*, những cây này lại không mọc thành từng đám mà mọc thành từng cây đơn độc hay thành từng nhóm nhỏ. Bọ xít núi đẻ trứng chủ yếu lên cây cỏ dại *Nonnea* nên mặc dù mỗi một ổ trứng do một cá thể cái đẻ chỉ có 7 trứng, nhưng do cây cỏ dại mọc đơn độc nên đã tập trung rất nhiều trứng của bọ xít núi ; nhặng *Callyphora erythrocephala* Mgn., *Lucilya sericata* Mgn và các loài thuộc giống *Sarcophaga* Mgn v.v... ; bọ ăn xác thuộc giống *Necrophorus* F và các giống khác thường đẻ hàng loạt trứng lên xác chết động vật.

Tất nhiên trong điều kiện như thế thì ngay trong thời kỳ đầu của sự phát triển cũng đã hình thành các quần tụ ấu trùng. Đối với nhiều loài côn trùng thì đời sống quần tụ của ấu trùng là đặc tính đặc trưng trong tất cả các giai đoạn sống của chúng. Ví dụ, ấu trùng của nhiều loài bướm như *Aporia caraegi* L., *Laphyma exigua* Hb và *Porthetria dispar* L., chỉ có các tuổi đầu là sống thành tập quần, còn các tuổi sau thì phân tán sống riêng lẻ. Điều này chắc chắn sẽ đảm bảo cho chúng dễ dàng tìm kiếm thức ăn.

Một số loài và nhóm loài côn trùng có đời sống tập đoàn ít nhất là vài thế hệ, ví dụ rệp cây (*Aphydoea*) và nhiều loại rệp sáp (*Cocodea*) sống thành từng đàn, trong số này có tập đoàn đạt được mật độ khổng lồ (như rệp sáp và rệp cây có thể sống thành lớp liên tục phủ kín phần lớn vỏ cây) như cánh kiến đỏ. Đời sống tập đoàn và chuyên hoá là đặc tính của côn trùng xã hội như ong mật (*Apodea*) ong bò vè (*Vespidae*), kiến (*Formicidae*) và mối (*Isoptera*).

Số lượng cá thể trong tập đoàn của côn trùng xã hội có thể rất lớn (ví dụ, một số tổ kiến hoặc mối có đến hàng chục có khi hàng trăm nghìn cá thể). Trong các tập đoàn côn trùng xã hội có sự phân chia dạng chức năng cho các thành viên ; vì vậy thành phần của các tập đoàn đó rất đa dạng (ong mật có dạng đực, cái, thợ, ngoài ra ở một số loài còn có thêm dạng khác như kiến và mối có thêm dạng "linh", đôi khi mối có còn có thêm dạng "sùng"). Số lượng cá thể của các dạng trong tập đoàn luôn khác nhau, nhưng thường thành phần chủ yếu là dạng thợ.

Đặc tính sinh học của quần tụ dài hạn, của tập đoàn và của côn trùng xã hội có ưu thế hơn nhiều so với côn trùng sống đơn độc. Ví dụ, ấu trùng bướm nhả tơ xây tổ

chung đã tạo nên điều kiện bảo vệ tốt, tránh cho ấu trùng và nhộng khỏi bị ký sinh và động vật ăn thịt làm hại. Sống tập quần đã tạo nên khả năng tận dụng triệt để thức ăn của sinh cảnh, tạo được môi trường vi khí hậu và hoá học thích hợp hơn. Vấn đề điều hoà môi trường vi khí hậu và hoá học có mức độ quan hệ nhiều hơn đối với côn trùng xã hội và đã có nhiều công trình nghiên cứu (như hiện nay đối với ong mật đã có rất nhiều công trình nghiên cứu). Hoạt động tâm lý của côn trùng xã hội khá phát triển và được thể hiện trong việc phân chia chức năng cho các thành viên trong tổ.

- Trong côn trùng có những loài mà trong điều kiện bình thường không hình thành bất kỳ một tập quần nào cả và có cách sống hoàn toàn đơn độc như sâu xám (*Agrotis fpsilon* Rott, *Agrotis exclamationis* L.), hoặc trong điều kiện bình thường ấu trùng bướm trắng hại rau cải và các cây họ thập tự như *Pieris rapae*. Các côn trùng này cũng có thể tập trung vào những nơi có điều kiện sinh thái thích hợp, đặc biệt là cây chủ thức ăn. Khi các điều kiện sinh thái cần thiết, phân bố tương đối đồng đều trong sinh cảnh thì côn trùng cũng phân bố theo phạm vi đó với số lượng tương đối đồng đều.

Nếu như đời sống tập đoàn đối với nhiều loài đã tạo nên hàng loạt ưu thế sống thì trong một số điều kiện môi trường cụ thể, đời sống đơn độc của một số loài ăn thịt có thể làm giảm cạnh tranh thức ăn. Đối với các bệnh dịch thì đời sống đơn độc bảo đảm tỷ lệ sống sót cao hơn. Pha trưởng thành của đời sống đơn độc có thể tạo điều kiện phát tán tốt hơn cho thế hệ sau.

Một số côn trùng (ví dụ ấu trùng sâu xám *Agrotis ypsilon* Rott) có tính ăn thịt lẫn nhau nên bắt buộc chúng phải sống đơn độc.

Các loài khác nhau có nhu cầu sinh thái không giống nhau và ngay trong cùng một loài, vào từng thời kỳ phát triển khác nhau, hoặc trong từng điều kiện môi trường sống khác biệt thì nhu cầu sinh thái cũng không đồng nhất.

- Đàn và bầy của côn trùng khác với tập quần và tập đoàn là các cá thể thành viên trong suốt thời kỳ ấu trùng hoặc trưởng thành đều luôn luôn thay đổi nơi ở, ngay cả khi mà nơi ở cũ vẫn có rất đầy đủ thức ăn. Những đàn như thế gồm đàn của một số bộ *Tenebrionidae*, ấu trùng sâu róm thông, mối *Macrtermes* hoặc cào cào di cư *Locusta migratoria* L. Trong số này bản năng tập đoàn của các loài có mức độ phát triển không giống nhau. Một số loài chỉ tập trung lại thành bầy đàn trong những điều kiện môi trường thuận lợi nhất định. Những nơi có số lượng cá thể ít thì ở đấy sẽ không hình thành đàn, ví dụ, các loài cào cào di cư chỉ tập trung thành đàn vào những năm có điều kiện đặc biệt thuận lợi cho sự sinh sản của chúng.

Đời sống đàn đã làm tăng hoạt động của các quá trình sống như trao đổi chất, hưng phấn thần kinh và hoạt tính của các cá thể. Điều đó được giải thích là đời sống tập đoàn của cào cào xuất hiện đồng thời với sự tích tụ nhiều sắc tố màu đen ở vỏ cơ

thể. Nhờ thế mà cường độ hấp thụ năng lượng mặt trời được tăng cường, nhiệt độ cơ thể trở lên cao hơn nhiệt độ cơ thể của các cá thể cùng loài sống đơn độc.

3.2. SỰ PHÂN BỐ, SỰ DI CƯ, PHÁT TÁN VÀ NỘI SINH HỌC CỦA CÔN TRÙNG

3.2.1. Sự phân bố

Trong tự nhiên, tùy thuộc vào đặc điểm sinh học mà các loài có những cách phân bố thích hợp. Thông thường các quần thể sinh vật có các kiểu phân bố : ngẫu nhiên, đồng đều và nhóm.

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

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

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

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

Trong thiên nhiên, hầu hết các quần thể có xu hướng quần tụ các cá thể lại với nhau. Sự quần tụ do các nguyên nhân : sự khác biệt cục bộ của các yếu tố môi trường ; ảnh hưởng của sự thay đổi các yếu tố thời tiết theo chu kỳ ngày đêm, mùa ; do các quá trình sinh sản và tập tính sinh sản của từng loài ; do tập tính quần tụ xã hội của một số loài hoặc những nguyên nhân sinh học khác. Quần tụ (sống theo nhóm) có thể gia tăng sự cạnh tranh giữa các cá thể về thức ăn, nơi ở và dễ dàng lây lan bệnh tật nhưng lại có khả năng tạo điều kiện sống sót tốt hơn cho cả nhóm. So với các cá thể sống đơn độc, các cá thể trong nhóm có tỷ lệ chết thấp hơn nếu điều kiện sống trở nên bất lợi và khả năng săn mồi hoặc trốn tránh kẻ thù hiệu quả hơn. Cá sống trong nhóm, chất nhầy của chúng tiết ra đủ trung hoà chất độc trong nước với hàm lượng cao. Sự hợp đàn có thể là tạm thời (để săn mồi, để phòng chống vật săn mồi, để sinh sản hoặc di cư...), hoặc lâu dài (đối với những sinh vật sống tập đoàn và chuyên sống bầy đàn).

3.2.2. Sự di cư, sự phát tán

Khả năng di cư của côn trùng đến những nơi mới, đôi khi rất xa, có liên hệ với sự hình thành đàn của chúng. Ví dụ, đàn cào cào *Doclostaurus maroccanus* Thnb, di

cư đi xa đến hàng chục kilômét, cào cào *Locusta migratoria* L. và *Schistocerca gregaria* Forsk, di cư đi xa đến hàng trăm cây số.

Có dẫn liệu về sự di cư theo mùa của một số côn trùng giống như sự di cư của chim. Ví dụ, hàng năm từ miền nam bướm *Alabama argillacea* Hbn, hại bông và các cây trồng khác bay đến Mỹ. Bướm *Pyrameis cardui* L, mùa thu di cư từ Anh về đông nam và đến mùa xuân thì ngược lại, di cư từ đông nam đến Anh. *Nilaparvada lugens* Stal vào mùa xuân di chuyển từ nam lên bắc, rầy nâu từ lục địa Trung Quốc vượt biển đến Nhật Bản gây hại lúa (*masami Takagi*, 1999).

Nhiều loài côn trùng, chủ yếu là bướm thuộc các họ *Pieridae*, *Danaidae*, *Nymphalidae*, *Hesperiidae*, *Sphingidae* và một số loài chuồn chuồn như *Anax parthenope* Selys, có sự di cư đi xa tương đối đều đặn, có khi xa đến hàng nghìn kilômét. Sự di cư tương tự có trong nhiều nơi khác nhau ở Châu Âu, Châu Mỹ, Châu Á (French, 1957 ; Owen, 1958 ; Khyudjx, 1958, Abbom, 1959).

Khác với chim là sự di cư của côn trùng kết thúc ở các địa điểm tương đối ngẫu nhiên, và trong đa số trường hợp thì không phải tất cả các cá thể của từng chủng quần đều tham gia vào sự di cư (Nielsen, 1964). Đối với một số côn trùng, ví dụ như chuồn chuồn, sự di cư không xảy ra hàng năm, mà thường có sự di cư chủ yếu là do tích lũy số lượng cá thể của chủng quần trong các năm trước, khi gặp điều kiện phát triển thuận lợi.

Koch (1965) khi nghiên cứu sự di cư của *Phytometra gamma* L. ở Địa Trung hải, đã phát hiện ra rằng ấu trùng của bướm chỉ trưởng thành khi trong mật hoa có vitamin E (tocoferol). Trong trường hợp thiếu vitamin đó, ở bướm xuất hiện bản năng di cư, và bản năng đó bị mất đi khi giai đoạn chín sinh dục xuất hiện. Những bướm cần tocoferol sẽ di cư theo hướng này hoặc hướng khác phụ thuộc vào thời gian nở hoa của những cây có mật chứa vitamin E.

Thường người ta gọi sự di cư hàng loạt đều đặn của các đàn côn trùng trưởng thành là bản năng di cư. Bản năng di cư như vậy có thể hình thành ở các loài có khả năng sinh sản hàng loạt và rõ ràng rằng là do ưu thế của loài bất kỳ nào mà có phạm vi phân bố rộng hơn.

Các quần thể sinh thái cách ly, ở các điều kiện khác nhau thường có nhiều đặc điểm sinh học đặc trưng. Ví dụ, chúng có thể khác nhau về thời gian phát triển của từng pha ; trong trường hợp này thì ngay ở trong thiên nhiên giữa các cá thể của chủng quần cũng không thể lai với nhau được và đã hình thành nên nòi sinh học độc lập. Ví dụ, theo quan sát của Ghylyarov (1967) thì quần thể châu chấu *Ceuthorrhynchus optator* Faust. trong các khe đất ở về phía mặt trời thuộc miền trung nước Nga phát triển nhanh hơn quần thể sống ở bên kia 15 -20 ngày.

3.2.3. Nòi sinh học

Do mỗi quần thể côn trùng đa thực đều có một loại thức ăn thích hợp nên ở chúng rất phổ biến hiện tượng cách ly sinh học của quần thể. Điều này cũng có thể

dẫn đến sự hình thành những nòi sinh học khác nhau khi có sự giao phối lựa chọn trong giới hạn của những nòi như thế.

Trong các quần thể sinh thái của rầy nâu hại lúa (*Nilaparvata lugens*) ở nhiều vùng trồng lúa khác nhau đã hình thành các nòi sinh học (biofip) hại lúa với các đặc điểm sinh học và hình thái khác nhau (Phạm Bình Quyền, 1994).

Thay đổi tập tính dinh dưỡng trong từng nòi của loài cũng ảnh hưởng đến sự hình thành nòi sinh học mới.

Đặc tính phân bố của quần thể theo lãnh thổ và sự hình thành nòi sinh học có sức sống khác nhau - tính hoạt động, độ sinh sản và thời gian phát triển trong những điều kiện môi trường khác nhau, làm giảm một phần khả năng tạo ra số cá thể nhiều quá mức lâu dài của loài trong lãnh thổ các sinh cảnh và làm cho loài sử dụng triệt để hơn nguồn thức ăn dự trữ cần thiết cho sự sống ở đây. Sự hoạt động của côn trùng đã hạn chế nguy cơ suy giảm sức sống do giao phối gần.

Các loài sinh học của côn trùng xuất hiện khi có sự biến đổi không hồi phục do sự cách biệt về không gian hoặc do sự cách ly sinh thái. Những loài này khác các nòi sinh học, hoặc về đặc tính sinh lý không thể lai được giữa những cá thể của chúng với nhau, hoặc có thể lai được những thế hệ con không có khả năng sống sót. Ví dụ, Paulson (1943) thấy có hai loài sinh học của ruồi dấm *Drosophyla pseudoobscura* Poul., trong đó một loài đặc trưng cho vùng tương đối khô và ấm, loài khác sống ở vùng tương đối ẩm và lạnh. Cá thể lai của hai loài này không khác với bố mẹ về các tính trạng hình thái và tế bào học nhưng bất thụ.

Thực tế thì giữa các quần thể địa lý của các loài ở mức độ cách biệt lớn so với quần thể sinh thái của chúng; cũng như sự cách ly giữa các chủng địa lý thường rất lớn, bởi vì ở đây thường phải có quá trình hình thành thứ và loài phụ của loài đó (Meyer, 1977). Trong đời sống, những đơn vị phân loại này có sự khác biệt cả về đặc tính thích nghi với điều kiện khác nhau của môi trường cũng như đặc điểm cấu tạo thích ứng với các điều kiện đó và tiếp đến là loài mới.

3.2.4. Vùng phân bố và đặc điểm

Sinh vật phân bố ở trong từng vùng và phát sinh ở trong phạm vi của vùng đó gọi là sinh vật tự sinh hoặc sinh vật địa phương (Aborigines). Nếu như trong quá trình phát triển lịch sử của chúng, loài hoặc thứ xuất hiện ở một nơi khác rồi sau đó xâm nhập đến đây thì gọi là sinh vật ngoại lai (Allochtus). Những sinh vật chỉ phân bố trong mỗi khu vực hạn hẹp được gọi là sinh vật đặc hữu (Endemus), còn những loài có vùng phân bố rất hẹp gọi là loài sót lại (Retiscus).

Trong số côn trùng của Tân - Gine có đến 80% loài đặc hữu, ở trên các đảo Bixmark các nhà côn trùng học cũng đếm được 80% loài đặc hữu, ở quần đảo Xolomon có đến 85% loài đặc hữu, ở Tân - Caledonia, Tân Gebrid và quần đảo Fidji có đến 90% loài đặc hữu.

Còn về sự di cư của côn trùng trong giới hạn sinh cảnh, di chuyển theo mùa và theo ngày đêm cũng như sự di cư có liên hệ với chu kỳ phát triển cá thể và với các nhu cầu

sinh thái khác nhau của các pha khác nhau thì tính chất chung của chúng đã được mô tả ở trên. Một số tác giả (Beklemisev, 1934) thậm chí cho rằng tất cả các nhóm động vật không xương sống ở cạn nhất thiết đều phải có sự di cư ngày đêm. Tuy vậy, hiện nay chỉ đối với côn trùng là đã được xác minh rõ ràng. Trong suốt một thời gian dài hoặc suốt cả chu kỳ phát triển cá thể một số loài và nhóm loài hoàn toàn bất động. Ví dụ, rệp sáp (*Coccodea*) hoặc rệp cây thuộc giống *Lachnus* Burm., *Pterocholroides* Mordv., *Eriosoma* Leach., đều có ấu trùng cũng như cá thể cái trưởng thành hầu như suốt đời không rút vòi ra khỏi mô thực vật, nơi cung cấp thức ăn cho chúng. Tất nhiên, đối với nhiều loài côn trùng thì hiện tượng di cư ngày đêm là hiện tượng phổ biến và đặc trưng.

Sự di cư là tín hiệu báo trước nguồn thức ăn sắp cạn kiệt. Sự di cư còn phụ thuộc vào sự hình thành các cá thể có cánh dài như ở rầy nâu hại lúa, rệp cây,...

Phân bố các tổ hợp khu hệ động vật trong phần lớn sinh cảnh thường mang tính chất phân tầng thẳng đứng đặc trưng. Ở trong rừng thì tính phân tầng đó biểu hiện đặc biệt rõ rệt. Ví dụ, ở Trung và Bắc Âu, trên cây thông, ở các tầng tầng dưới có một gỗ *Ips typographus* L., ở tầng tầng cao hơn một ít có *Pissodes harcyniae* Hbst., ở tầng cao hơn nữa và một phần ở trong tầng có một *Polygraphus ptygraphus* L., ở trên ngọn cây có *Pityophthorus tragardhy* Spess. và *P. mycographus* Egg. (Knokhe, 1908 ; Tragird 1925). Rõ ràng rằng các côn trùng ăn lá như bọ và ấu trùng *Chrysomelydae*, ấu trùng bướm *Lepidoptera* v.v... thường tập trung ở vùng tán cây. Nhưng tất nhiên sự thích nghi của côn trùng với các tầng lớp khác nhau của sinh cảnh chỉ là tương đối, vì côn trùng di chuyển không chỉ theo hướng nằm ngang mà còn theo cả hướng thẳng đứng nữa. Khi các lớp đất gần bề mặt bị khô, ấu trùng bọ bổ củi *Elateridae* di chuyển xuống các lớp đất sâu hơn ; trong điều kiện khí hậu lạnh và ẩm, khi mùa xuân ấm áp bắt đầu, ấu trùng bọ vùng *Melolonthinae* di chuyển lên các lớp đất trên gần bề mặt.

Sự thích nghi với tầng này hay khác của sinh cảnh có thể thay đổi tùy thuộc vào tính giai đoạn trong sự phát triển của côn trùng và tùy thuộc vào các điều kiện khác nhau của môi trường xung quanh. Tùy từng thời kỳ này hay khác (ví dụ, thời kỳ nhộng, thời kỳ qua đông v.v...), mà đa số côn trùng lá lại sống ở dưới vỏ cây trên thân cây, hoặc ở trong căn bã thực vật trên mặt đất, hoặc ở trong đất.

Sự hoá nhộng ở dưới đất hoặc trong rác vụn xác thực vật trên mặt đất là đặc trưng cho ấu trùng, ví dụ, sâu xám (*Noctuidae*), sâu đo (*Geometridae*) và ong ăn thuốc lá *Tenthredinidae*. Trứng của phần lớn các loài cào cào (*Acridiidae*) và bọ trĩ thuốc lá *Thrips tabaci* Lynd phát triển ở trong đất ; ấu trùng bướm *Coleophorahemerobiola* Fil, hoá nhộng dưới vảy của vỏ cây. Có thể nói rằng tuyệt đại đa số loài côn trùng không ở cố định trong một tầng nào của sinh cảnh trong suốt cả đời sống.

Kích thước các vùng phân bố quần thể của các loài côn trùng khác nhau tùy thuộc vào tính dẻo sinh thái của những loài đó, tùy thuộc vào sự giống nhau nhiều hoặc ít của các điều kiện sinh thái ở những nơi khác nhau của lãnh thổ, tùy thuộc

vào mức độ hoạt động của các cá thể và một phần còn tùy thuộc vào đặc tính sống của loài theo xu hướng sống đơn lẻ hoặc hình thành kiểu quần tụ hay tập đoàn.

Một địa điểm cụ thể mà ở đó đời sống cá thể của côn trùng được tiếp diễn, với điều kiện những nhu cầu sống của côn trùng được đáp ứng đầy đủ, trong sinh thái học, nơi đó có tên là nơi ở của cá thể. Trong từng sinh cảnh các cá thể của loài bất kỳ, kể cả loài hẹp sinh cảnh, khi ở trong điều kiện mật độ cao đều có nhu cầu đối với điều kiện nơi ở thấp hơn so với khi ở trong điều kiện mật độ thấp.

Thuật ngữ khu phân bố cá thể từ chữ La tinh *area* (khu vực) rất gần với khái niệm nơi ở của cá thể, tức là diện tích mà trong đó cá thể đó sống. Trong ví dụ trên, khu phân bố cá thể của ruồi *Ernestia consobrina* Mg., ít ra cũng có pha ấu trùng bị chi phối bởi vùng phân bố cá thể của ấu trùng bướm ký chủ, vì chúng sống ký sinh ở trong cơ thể ấu trùng bướm.

Tương tự như thế, nên thường đối với quần thể cũng được gọi là nơi ở của quần thể - đồng nghĩa với khái niệm nơi ở (Statio) (chữ La tinh Statio có nghĩa là nơi lưu lại, nơi ở lại).

Lãnh thổ gồm những nơi ở của một loài côn trùng (hoặc của một loài động vật) gọi là vùng phân bố hoặc vùng phân bố địa lý. Ranh giới vùng phân bố là các điểm địa lý, mà ra ngoài phạm vi đó thì loài không thể sinh sản được. Trong giới hạn vùng phân bố của mình, các cá thể của loài thường phân bố không đồng đều, mà chỉ tập trung vào trong các sinh cảnh đặc trưng cho chúng. Tập hợp tất cả các sinh cảnh đó có tên gọi là nơi ở của loài. Nơi ở của loài được hình thành trong lịch sử của mối liên hệ sinh thái với các thành viên khác của sinh vật quần.

Côn trùng rộng sinh cảnh có vùng phân bố rộng hơn, còn côn trùng hẹp sinh cảnh có vùng phân bố hẹp hơn.

Thường các loài sót lại (Reticus) có vùng phân bố rất hẹp. Những loài sót lại (từ chữ La tinh *relictum* - sót lại) là tên gọi những loài cổ mà trong các thời kỳ địa chất trước có vùng phân bố rộng, nhưng hiện nay chúng chỉ còn sót lại ở một vài nơi có điều kiện môi trường (đặc biệt là điều kiện khí hậu và thức ăn dự trữ) cho phép chúng tồn tại được. Ví dụ, nhiều dạng côn trùng sót lại chỉ còn có trên các dãy núi Anpi thuộc châu Âu và châu Mỹ từ thời kỳ lùi dần của sông băng trong kỷ sau sông băng. Ở các dãy núi châu Mỹ có nhiều loài sót lại thuộc kỷ sông băng hơn ở châu Âu, vì ở châu Mỹ các dãy núi nằm theo kinh tuyến nên trong thời kỳ sông băng khu hệ động vật có thể dễ dàng tràn xuống miền Nam, còn ở châu Âu có các dãy núi cao ngăn cách nên nhiều loài đã bị tiêu diệt.

Tất cả vùng phân bố rất hẹp không những chỉ đặc trưng cho các loài sót lại mà thường còn đặc trưng cho loài đặc hữu mới được hình thành ở trong điều kiện môi trường đặc biệt nào đấy, hoặc chưa kịp phát tán đến các lãnh thổ rộng hơn. Để làm ví dụ về các loài có vùng phân bố vô cùng hẹp, có thể kể đến sự phân bố của bướm *Graellsia isabellae* Gr., hiện nay loài bướm này chỉ có ở một vài địa điểm thuộc bán đảo Pirene.

Mặt khác, nhiều loài côn trùng có vùng phân bố vô cùng lớn bao gồm vài lục địa, đó là các loài rộng sinh cảnh, thường là các loài phổ biến (Ubique), ví dụ như bọ trĩ thuốc lá *Thrips tabaci* Lynd, rệp bông *Aphis gossypii* Glov., hoặc sâu xám *Agrotis ypsilon* Rott.

Có những loài côn trùng mà vùng phân bố của chúng không có biên giới, chúng phân bố ở khắp mọi nơi. Những loài như thế trong sinh học gọi là loài thế giới (Kosmopolytes). Ví dụ, loài thế giới có liên hệ chặt chẽ với thức ăn của người như mọt bột (*Tribolium confisum*), hoặc có liên hệ trực tiếp với người như chấy (*Pediculus capitis* De Geer.), rận (*P. vestimenti* Nitz.). Thường ngay cả vùng phân bố của loài rộng sinh cảnh cũng bị hạn chế bởi điều kiện khí hậu và điều kiện sinh cảnh quan.

Vùng phân bố của côn trùng ký sinh phụ thuộc chặt chẽ vào vùng phân bố của vật chủ. Tuy vậy, trong nhiều trường hợp, vùng phân bố của ký sinh và vật chủ luôn luôn trùng nhau. Ví dụ, trong số 67 loài bọ chét (*Aphaniptera*) ký sinh ở động vật có vú Tây bán cầu chỉ có 4 loài có phạm vi phân bố rộng cùng với vật chủ (Calland, 1958). Tương tự như vậy, một số ký sinh trùng khác cũng có vùng phân bố rất hẹp. Ví dụ, rận ăn lông (*Mallophaga*) sống ký sinh ở chim (Uod, 1958). Ở Trung Á, vùng phân bố của ong *Tricogramma japonicus* - ký sinh trứng của một số loài sâu hại cây trồng cũng rất hẹp, mặc dù vật chủ có vùng phân bố rộng (Phạm Bình Quyền, 1999).

Trong các môn Côn trùng học thực nghiệm thường dùng thuật ngữ vùng bị hại để chỉ sự thiệt hại do côn trùng gây nên. Vùng bị hại luôn luôn hẹp hơn vùng phân bố của loài gây hại rất nhiều. Bởi vì, ở những vùng sản xuất của con người, những loài sinh vật được liệt vào loài gây hại chỉ khi chúng xuất hiện với số lượng lớn. Điều này chỉ có được khi các vùng đó có các điều kiện sinh thái thuận lợi cho sự sinh sản của loài gây hại. Những điều kiện như thế thì hầu như không khi nào có thể có được đồng đều ở khắp cả vùng phân bố.

Vùng phân bố chung và vùng bị hại do sâu bọ luôn không đồng nhất, mà thường chúng chỉ gồm từng khu vực, từng vùng hoặc từng tỉnh riêng biệt. Điều này, trước tiên phụ thuộc vào lịch sử hình thành loài, vào con đường phát tán của chúng sau này; thứ đến phụ thuộc vào đặc điểm sinh thái của từng vùng, phụ thuộc vào nhu cầu sinh thái của loài và khả năng hình thành nòi sinh học.

Theo thống kê thì hiện nay có gần 45% loài côn trùng phổ biến ở châu Âu và châu Mỹ là do con người mang từ lục địa này qua lục địa khác. Số lượng côn trùng được mang từ châu Âu đến châu Mỹ vào khoảng 10 lần lớn hơn số côn trùng được mang từ châu Mỹ vào châu Âu. Điều này được giải thích là trước đây việc buôn bán chủ yếu là đưa hàng đi theo hướng từ châu Âu sang Mỹ.

Côn trùng được con người mang đi từ nước này qua nước khác ngày càng nhiều, nhất là hiện nay quan hệ buôn bán càng ngày càng được mở rộng và khả năng vận tải cũng được tăng cường. Thêm vào đó, sự mở rộng vùng phân bố của các loài côn trùng rộng sinh cảnh thường có tính chất đảo và vùng.

Ví dụ, sự phát tán của sâu hồng *Pectinophora gossypiella* Saund chủ yếu là do vận chuyển buôn bán trao đổi bông nguyên liệu và bông hạt giống.

Tất nhiên vùng phân bố thực tại không chỉ có thể mở rộng mà còn có thể bị thu hẹp lại do diễn thế sinh thái, đặc biệt là do sự biến đổi khí hậu, hoặc do hoạt động có ý thức, hoặc không có ý thức của con người.

Do tất cả sinh vật, đặc biệt là các loài côn trùng hiếu động đều có khuynh hướng mở rộng phạm vi phân bố, nên ở biên giới vùng, mà côn trùng có khả năng hoàn thành chu trình phát triển, thường xuyên có sự mở rộng giới hạn vùng phân bố. Vào những năm có điều kiện khí tượng và các điều kiện khác thuận lợi thì côn trùng tiếp tục tồn tại ở đây. Khi điều kiện môi trường của vùng này trở lại mức bình thường thì côn trùng mới xâm nhập sẽ bị tiêu diệt. Vì thế biến động vùng phân bố của loài không di cư xa thường xảy ra không những chỉ vào những năm có sự sinh sản hàng loạt. Đó là đặc điểm đặc trưng hầu như cho tất cả các vùng phân bố của các loài côn trùng.

Ở trung tâm vùng phân bố, phức hợp các điều kiện tồn tại của loài thường gần với điều kiện cực thuận và biên độ dao động của các điều kiện sinh thái tương đối nhỏ. Trong trung tâm của vùng phân bố thường có sự sinh sản thừa của loài, nhưng nạn thừa số lượng được loại trừ nhờ việc tách bớt một phần cá thể loài không đặc trưng cho sinh cảnh ra hướng ngoại vi vùng phân bố.

Mật độ của loài giảm dần theo hướng từ trung tâm đến ngoại vi và nói chung là theo mức độ xấu dần của điều kiện tồn tại, còn biến động mật độ số lượng thì ngược lại, biến động nhiều nhất là ở ngoại vi của vùng phân bố.

Cũng vì thế mà vùng bị sâu hại cũng được chia ra thành khu bị hại thường xuyên, khu bị hại không ổn định (nơi mà sâu hại chỉ sinh sản hàng loạt khi điều kiện sinh thái biến đổi về phía có lợi cho chúng, ví dụ như điều kiện khí tượng) và khu bị hại không đáng kể (gần biên giới vùng phân bố chung của loài).

Trong địa động vật học thường dùng thuật ngữ *vùng phân bố* của giống, vùng phân bố của họ ; thực tế đơn vị phân loại động vật càng cao thì vùng phân bố của chúng càng rộng.

Chương IV. CÁC YẾU TỐ VÔ SINH

Sinh lý và tập tính của côn trùng bị chi phối bởi ảnh hưởng của khí hậu và thời tiết. Nói đến thời tiết, chúng ta hiểu đó là sự biến đổi hàng giờ về các chỉ số nhiệt độ, ẩm độ, gió, lượng mưa v.v... Còn khí hậu được xác định theo số trung bình nhiều năm của các chỉ số vừa kể trên.

Nhiệt độ và độ dài ngày có ảnh hưởng quan trọng đến hệ nội tiết của côn trùng. Mặt khác, hệ nội tiết lại có thể hoạt động như là khóa, quy định trạng thái hoạt động hoặc trạng thái *diapause* (ngừng hoạt động) của côn trùng.

Thời tiết tác động lên từng cá thể cũng giống như lên cả quần thể côn trùng, có nghĩa là không phụ thuộc vào mật độ quần thể. Vì vậy, các yếu tố thời tiết được xem như các yếu tố không phụ thuộc vào mật độ hoặc là yếu tố thiên tai. Đối với nhiều loại côn trùng, sự biến đổi quần thể rõ ràng có bị lệ thuộc vào các yếu tố thời tiết. Trong trường hợp, khi quần thể chịu sự tác động của yếu tố phụ thuộc vào mật độ, chẳng hạn như thời tiết, thì lúc đó thời tiết sẽ quy định sự biến đổi, còn yếu tố phụ thuộc vào mật độ, sự điều chỉnh quần thể, duy trì số lượng quần thể ở gần mức trung bình. Nguyên nhân của vấn đề đang được tranh cãi trong các tài liệu về vai trò biến đổi quần thể của các yếu tố thời tiết là do thuật ngữ “control” (kiểm soát) đã được dùng với nhiều nghĩa khác nhau.

Trong một ngày đêm, Trái Đất quay được một vòng quanh trục trung tâm của mình theo một góc $22,5^\circ$ so với mặt phẳng của quỹ đạo chuyển động ở xung quanh Mặt Trời. Các chuyển động đó đã tạo nên nhịp điệu ngày đêm và nhịp điệu năm về bức xạ mặt trời ở trên Trái Đất. Ở vùng xích đạo, nhịp điệu ngày đêm có tầm quan trọng số một, còn ở vùng cực là nhịp điệu năm. Đối với vùng ôn đới, cả hai đều quan trọng. Sự biến đổi tính chất vật lý của không khí, của nước ngọt và nước biển có ảnh hưởng theo nhiều phương thức phức tạp đến động vật và thực vật.

4.1. KHÍ HẬU

Thời tiết cũng như khí hậu thường được xác định theo các chỉ số đo được bằng các dụng cụ tiêu chuẩn đặt ở độ cao 1,2m so với mặt đất ở trong các trạm khí tượng, thủy văn. Các chỉ số như bức xạ mặt trời, lượng mưa, gió, nhiệt độ và các yếu tố thời tiết khác được tính theo trị số trung bình của các số đo. Ví dụ, nhiệt độ trung bình ngày đêm - chỉ số trung bình của giá trị tối đa, tối thiểu đo được. Nhiệt độ trung bình hàng tháng - chỉ số trung bình của tổng nhiệt độ trung bình ngày đêm trong tháng. Có thể khái quát các chỉ số đo được đó bằng đường đẳng nhiệt lên trên bản đồ. Vùng khí hậu được xác định theo chỉ số nhiệt độ và sự phân bố của lượng mưa. Cả hai chỉ số đó đều phụ thuộc chặt chẽ vào vĩ độ địa lý và độ cao so với mặt biển.

Vùng phân bố địa lý của từng loài côn trùng bị giới hạn trong một vùng khí hậu hoặc trong vùng phân bố cây thức ăn của loài đó. Ngoài ra, vùng phân bố cũng có

thể bị giới hạn do điều kiện thời tiết trong các vùng khí hậu lân cận tạm thời không thích hợp cho sự tồn tại của các loài đó. Tuy vậy trong thực tế, vùng phân bố của loài côn trùng không thể mô tả đơn thuần theo điều kiện khí hậu. Ví dụ, mối ở Đông nam Châu Á hoặc các loài bướm châu Âu phân bố theo một trật tự kế tiếp vô cùng phức tạp. Bên cạnh đó cũng có những thông tin đáng tin cậy như thành phần loài côn trùng tìm được trong trầm tích than bùn kỷ Băng Hà là chỉ thị khá tốt phản ánh sự biến đổi khí hậu thuộc thời kỳ đó (Coope, 1970).

4.2. THỜI TIẾT VÀ SỰ ẢNH HƯỞNG

Sự biến đổi theo nhịp điệu hàng năm, theo mùa và theo ngày đêm về nhiệt độ, độ ẩm, lượng mưa, gió, bức xạ mặt trời v.v... tổ hợp thành thời tiết. Để cập đến thời tiết, cần lưu ý nhiều vào sự dao động, sự thay đổi của các yếu tố vượt khỏi giá trị trung bình theo từng thời gian trong năm. Mục đích của vấn đề nhằm phát hiện sự phụ thuộc giữa số lượng quần thể và điều kiện khí tượng. Vì vậy, cần phân tích sự thay đổi, dao động của các yếu tố sinh thái trong thời gian phát triển của từng giai đoạn, của từng pha hay cả chu kỳ sống của côn trùng. Vấn đề khó khăn thường gặp phải là do côn trùng có khả năng di chuyển và lựa chọn điều kiện thích hợp trong môi trường hết sức đa dạng. Muốn hoàn thành các công trình nghiên cứu đó, tất nhiên chúng ta phải có kiến thức sâu về sinh học, sinh lý và tập tính của từng loài côn trùng. Như chúng ta biết, côn trùng là động vật biến nhiệt, nên các yếu tố thời tiết thường có ảnh hưởng rõ rệt đến các hoạt động sống, tập tính, tốc độ phát triển, sức sinh sản, tỷ lệ chết và cả biến động quần thể của chúng. Thời tiết, khi biến đổi có thể ảnh hưởng đến quần thể côn trùng theo các phương thức cơ bản sau đây :

- Ảnh hưởng đến hoạt động của hệ nội tiết.
- Ảnh hưởng đến sự sống sót.
- Ảnh hưởng đến sự phát triển.
- Ảnh hưởng đến sức sinh sản.

a) *Ảnh hưởng đến hệ nội tiết.* Hệ nội tiết có cơ chế tác động như yếu tố chìa khóa đối với nhiều hoạt động sống của côn trùng và ít nhiều bị chi phối bởi ảnh hưởng của khí tượng. Côn trùng vùng ôn đới và cả một số loài côn trùng nhiệt đới có thiên hướng phản ứng đối với sự rút ngắn thời gian chiếu sáng - phản ứng quang chu kỳ bằng sự thay đổi trong các tế bào thần kinh nội tiết của não, gây nên hiện tượng diapause. Đó là trạng thái ngừng hoạt động sinh lý tạm thời được hình thành trong chu kỳ sống như là sự thích nghi chuyển hóa để tồn tại trong những điều kiện không thuận lợi ở vùng khí hậu có sự thay đổi theo mùa. Ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, hiện tượng diapause, được hình thành ở các loài côn trùng nhằm thích ứng với đời sống trong mùa hè thuận lợi và trong mùa đông không thuận lợi. Trong trạng thái diapause côn trùng trở nên không có phản ứng đối với nhiệt độ, đối với khô hạn và các yếu tố sinh thái giới hạn khác, hoặc ít ra là cũng tạm ngừng phản

ứng đối với các yếu tố đó. Ở trạng thái diapause, côn trùng giảm quá trình trao đổi chất đến mức thấp nhất, không dinh dưỡng và hầu như bất động hoàn toàn. Hệ số hô hấp là chỉ số tốt nhất để xác định trạng thái diapause của côn trùng. Tất cả các pha phát triển của côn trùng đều có thể rơi vào trạng thái diapause, nhưng đối với từng loài thì chỉ có một pha nhất định. Ví dụ ở tằm, ở một số loài cánh thẳng di cư thường có pha trứng diapause hay thường gọi là diapause phôi thai ; ở sâu đục thân lúa, sâu xanh - diapause ấu trùng, ở sâu róm thông - diapause nhộng ; một số loài muỗi sốt rét, ong ký sinh *Tetratichus schoenobii* - diapause trưởng thành. Người ta phân biệt hai kiểu diapause :

- Diapause bắt buộc, đặc trưng cho côn trùng đơn hệ ở vùng ôn đới hoặc vùng nhiệt đới có mùa khô kéo dài.

- Diapause không bắt buộc, đặc trưng cho các loài côn trùng lưỡng hệ và đa hệ ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới.

Những yếu tố sinh thái biến đổi mang tính chất chu kỳ như độ chiếu sáng, độ dài của ngày, nhiệt độ, độ ẩm không khí, trạng thái sinh hóa của cây thức ăn v.v... đều có thể trở thành tín hiệu thông tin kích thích hoạt động tiết các hoocmon gây diapause.

Hiện nay người ta đã biết được hai cơ chế kết thúc diapause là gia tăng độ dài chiếu sáng - độ dài ngày và tác động của nhiệt độ thấp. Trong các trường hợp đó sự gia tăng độ dài chiếu sáng, hoặc tác động của nhiệt độ thấp đã kích thích hoạt động các tế bào thần kinh nội tiết ở não. Các tế bào này tiết hoocmon hoạt hóa vào máu, kích thích côn trùng trở lại trạng thái hoạt động.

Ví dụ, tác động của nhiệt độ thấp làm ngừng diapause phôi thai ở tằm, ở châu chấu và ở các côn trùng khác. Tế bào thần kinh nội tiết, tiết hoocmon diapause vào máu bướm tằm cái, rồi sau đó hoocmon theo ống dẫn trứng xâm nhập vào trứng. Sau khi được đẻ ra, dưới tác động của hoocmon diapause trứng rơi vào trạng thái ngừng phát triển. Nếu đem trứng tằm đang trong trạng thái diapause, vào nhiệt độ thấp thích hợp, thì sau đó trứng chuyển sang trạng thái hoạt động, phát triển nở ra ấu trùng. Hình như sự làm lạnh đã phá hủy hoocmon diapause.

Như vậy, độ dài chiếu sáng rút ngắn kích thích côn trùng đi vào trạng thái diapause và nhiệt độ thấp mùa đông kích thích côn trùng trở lại trạng thái hoạt động khi mùa xuân đến.

Nhiệt độ cao, đôi khi cũng có tác dụng kích thích côn trùng đang diapause trở lại trạng thái hoạt động. Ví dụ, ngày mùa thu ngắn ở vùng Trung Á đã có tác động lên ấu trùng sâu xanh hại bông, làm cho nhộng của chúng rơi vào trạng thái diapause và đến mùa xuân thì nhiệt độ cao đã tác động làm cho nhộng trở lại trạng thái hoạt động và hóa bướm.

Điều kiện thời tiết ở Canada (Turock, 1973) đã gây nên dao động lớn trong hiện tượng diapause và gián tiếp ảnh hưởng đến sự sống sót của nhặng *Bessa harveyi* -

ký sinh ong ăn lá hại rừng. Bình thường, nhặng ký sinh và ong ăn lá đều có chu kỳ sống một năm. Vào những năm có mùa xuân đến sớm, ấu trùng nhặng mới nở gặp điều kiện nhiệt độ cao và ngày dài đã không có khả năng diapause. Chúng nhanh chóng sinh dưỡng, phát triển và cho ra thế hệ thứ hai vào thời gian chưa có vật chủ với pha phát triển thích hợp để ký sinh. Sự phát triển lệch pha đó đã làm tăng tỷ lệ của nhặng ký sinh và do đó vật chủ có điều kiện phát dịch. Tuy vậy, khi nghiên cứu kỹ lưỡng hiện tượng lệch pha này, người ta tìm được tương quan nghịch trong các năm tiếp, nên có thể cho rằng trong quá trình điều chỉnh, chu kỳ sống ở nhặng *Bessa* có thể có sự tham gia của yếu tố di truyền.

b) *Ảnh hưởng đến sự sống sót.* Đến nay chưa hẳn chưa thấy có một dẫn chứng nào đáng tin cậy về hiện tượng côn trùng bị tiêu diệt do yếu tố thời tiết. Tuy vậy, cũng có vài thông báo như giá lạnh có thể tiêu diệt sâu hại ; sau những trận mưa rào kéo dài, trong các vùng trũng có thể tìm thấy nhiều rệp cây bị chết đuối. Trong thời gian lụt, phần lớn các nhộng của côn trùng bị tiêu diệt hoặc các trận sóng thần, vôi rồng có thể cuốn trôi các đàn cào cào, châu chấu di cư ra ngoài biển khơi, nơi mà chúng bị chết đuối hoàn toàn, hay trở thành mồi cho các động vật biển, rầy nâu di chuyển nhờ gió từ Nam lên Bắc.

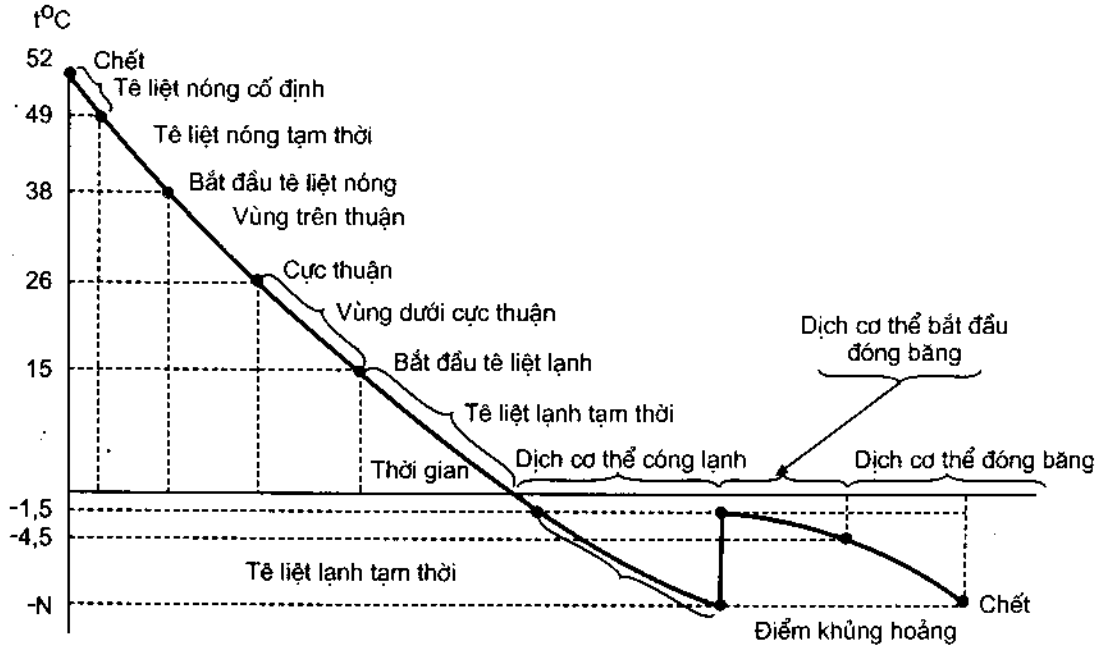
Sự thay đổi thời tiết có ảnh hưởng gián tiếp đến hoạt động của côn trùng là hiện tượng phổ biến. Tuy vậy, trong các tài liệu được công bố cho đến nay cũng chưa thấy có nhiều dẫn liệu về vấn đề đó, nên chúng tôi chỉ dẫn một vài ví dụ để minh họa.

Sâu tơ (*Plutella*, *Xylostella* L., *Yponomentidae*) loài sâu hại rau cải và các cây rau khác thuộc họ hoa thập tự. Sâu tơ là loài phổ biến và phân bố rộng khắp thế giới. Ở Nam châu Phi (Ullyett, 1947) khi mùa mưa bắt đầu thì các yếu tố sinh thái trở nên thuận lợi cho sự phát tán nhanh của loài nấm gây bệnh, làm cho phần lớn quần thể ấu trùng sâu tơ bị chết. Cùng với việc giảm số lượng quần thể ấu trùng, thời tiết mưa cũng có ảnh hưởng xấu đến các loài ký sinh. Vì vậy, quần thể của các loài ký sinh ở sâu tơ có sự giảm số lượng khá rõ rệt.

Bọ xén tóc *promecotheca* (*Cerambycidae*) đục lá và gây thiệt hại khá lớn cho cây cọ dừa ở đảo Phiiji. Số lượng quần thể bọ xén tóc đục lá cọ dừa tăng lên nhanh trong mùa mưa và giảm xuống mức rất thấp trong mùa khô. Nguyên nhân chính của sự biến động số lượng quần thể bọ xén tóc đục lá cọ dừa là loài bét ký sinh *Pyemotes* sp. Về mùa khô, các yếu tố sinh thái thích hợp cho sự phát triển của bét *Pyemotes* nên loài bét này đã trở thành yếu tố khống chế số lượng của bọ xén tóc đục lá cọ dừa. Đến mùa mưa, phần lớn bét bị chết nên bọ xén tóc đã tăng nhanh về số lượng.

c) *Ảnh hưởng đến sự phát triển.* Côn trùng, như chúng ta biết là động vật biến nhiệt nên mọi hoạt động sống của chúng đều bị chi phối bởi nhiệt độ của môi trường. Hoạt động sống tích cực của côn trùng chỉ xảy ra trong một phạm vi giới hạn nhiệt độ xác định. Nói chung, phạm vi đó có thể thay đổi với từng loài, nhưng thường là từ 10 đến 40°C và tối ưu là khoảng từ 20 đến 28°C (hình 4.1). Khi nhiệt độ dao động vượt ra khỏi phạm vi giới hạn hoạt động tích cực đó thì côn trùng rơi

vào trạng thái hôn mê nóng hoặc hôn mê lạnh. Trong trạng thái hôn mê, côn trùng vẫn còn khả năng phục hồi chức năng hoạt động sống, nếu như nhiệt độ dần dần trở lại trong phạm vi giới hạn hoạt động tích cực.



HÌNH 4.1. Vùng sống của côn trùng phụ thuộc vào nhiệt độ và hiện tượng quá lạnh (theo Bakhmentiev)

Khi nhiệt độ môi trường vượt lên quá cao hoặc hạ xuống quá thấp so với giới hạn sinh lý của cá thể hoặc của loài thì côn trùng sẽ chết. Khi ấy tất cả các quá trình sống đều hoàn toàn bị hủy hoại và các biến đổi sinh hóa xảy ra trong cơ thể đều theo hướng không hồi phục.

Nhiệt độ xuống thấp hơn 0°C làm cho dịch cơ thể bị nguội lạnh nhưng không đóng băng là nhờ có chứa các muối. Sau đó nếu nhiệt độ vẫn tiếp tục giảm xuống thì dịch cơ thể tiếp tục bị nguội lạnh và có thể đạt đến điểm khủng hoảng (điểm nguội lạnh tối đa). Trong trạng thái này, một phần dịch cơ thể bắt đầu đóng băng đã giải phóng năng lượng, làm cho nhiệt độ cơ thể tăng lên cao chút ít trong một khoảnh khắc. Sự gia tăng nhiệt độ đó là phản ứng tự vệ cuối cùng của cơ thể. Sau đó nếu nhiệt độ môi trường vẫn tiếp tục giảm xuống thấp hơn nữa thì nhiệt độ cơ thể lại giảm xuống, dịch cơ thể đóng băng hoàn toàn và côn trùng bị chết. Quy luật tác động của nhiệt độ lên côn trùng được P.I Bakhmentiev nghiên cứu và đề xuất vào đầu thế kỷ XX.

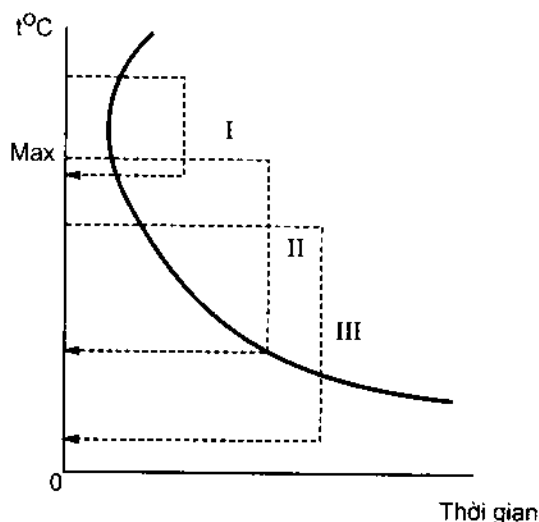
Một số côn trùng có khả năng chống chịu được nhiệt độ thấp, và khả năng đó được gọi là tính chịu lạnh. Ngay trong cùng một loài, tính chịu lạnh cũng không ổn định và thường biến đổi nhiều vào trạng thái sinh lý và tính chất sinh hóa. Một số loài côn trùng nhiệt đới bị chết, khi nhiệt độ xuống thấp hơn 0°C ; các loài côn trùng ôn đới có khả năng chịu lạnh cao hơn; trong thí nghiệm có loài chịu được nhiệt độ -30°C , -50°C . Mức độ chịu lạnh của côn trùng phần nào phụ thuộc vào lượng nước tự

do và lượng keo liên kết. Lượng keo liên kết cao hơn, côn trùng thường có khả năng chịu lạnh lớn hơn so với côn trùng có tỷ lệ nước tự do nhiều hơn. Ngoài ra, những côn trùng có lượng mỡ dự trữ nhiều hoặc ăn no hơn, thường tính chịu lạnh cao hơn.

Sự phát triển của côn trùng chỉ xảy ra trong một phạm vi giới hạn nhiệt độ xác định. Khi nhiệt độ cao hơn giới hạn trên và thấp hơn giới hạn dưới thì các phản ứng sinh hóa, các quá trình sinh lý bị ức chế và sự phát triển bị đình trệ. Các giới hạn trên và dưới của nhiệt độ được gọi là ngưỡng trên và ngưỡng dưới của sự phát triển, hoặc là điểm "số không" sinh lý của sự phát triển. Nhiệt độ ngưỡng phát triển, tương ứng với nhiệt độ ngưỡng dưới. Nhiệt độ nằm trong phạm vi giới hạn ngưỡng trên và ngưỡng dưới của sự phát triển được gọi là nhiệt hữu hiệu. Khi biết nhiệt độ ngưỡng phát triển (C) thì chúng ta có thể xác định nhiệt hữu hiệu (k) theo hiệu số của nhiệt độ đo được (t) với nhiệt độ ngưỡng phát triển ($k = t - C$). Ví dụ, nhiệt độ trung bình ngày đêm đo được là 29°C , nhiệt độ ngưỡng phát triển của một loài côn trùng nào đó là 13°C ; nhiệt hữu hiệu sẽ bằng $29 - 13 = 16^{\circ}\text{C}$. Để hoàn thành một vòng đời hay một pha phát triển, côn trùng đòi hỏi phải có một lượng nhiệt xác định hay thường gọi là tổng nhiệt hữu hiệu (K). Có thể tính tổng nhiệt hữu hiệu (K) bằng cách nhân nhiệt hữu hiệu ($t - C$) với số ngày sâu hoàn thành phát triển (n). Nếu biểu thị bằng toán học ta có phương trình:

$$K = n(t - C) \quad (1)$$

Có thể biểu thị tốc độ phát triển và thời gian phát triển của côn trùng phụ thuộc vào nhiệt độ bằng đồ thị (hình 4.2). Kết quả cho thấy, thời gian phát triển mang tính chất đường cong hyperbol còn tốc độ phát triển theo tỷ lệ lại mang tính chất tuyến tính. Đồ thị có thể lập được đối với từng loài côn trùng nếu nuôi được chúng, ít ra là theo hai chế độ nhiệt độ ổn định ở trong các *Biotron* hoặc *Ecophyt*, hoặc *Greenhouse*, hoặc tủ ấm và trên cơ sở số liệu nuôi này, cũng cho phép xác định nhiệt độ ngưỡng phát triển.



HÌNH 4.2. Ảnh hưởng của nhiệt độ đến thời gian phát triển của côn trùng (theo Ludwig và Cable)

- I - Vùng dao động kìm hãm phát triển.
- II - Vùng dao động không ảnh hưởng đến tốc độ phát triển (so sánh với nhiệt độ ổn định).
- III - Vùng dao động làm tăng sự phát triển.

Ví dụ, nuôi sâu đục thân lúa hai chấm trong tủ ẩm với các điều kiện được khống chế theo yêu cầu thí nghiệm có thể tính nhiệt hữu hiệu, nhiệt độ ngưỡng phát triển theo phương trình (1). Kết quả cho thấy thời gian phát triển của sâu đục thân lúa phụ thuộc vào nhiệt độ và dựa theo các kết quả đó có thể lập phương trình hyperbole cho cả vòng đời :

$$52 (25 - C) = 29 (28 - C)$$

Từ các số liệu đó tính được tổng nhiệt hữu hiệu (K) bằng 486°C và nhiệt độ ngưỡng phát triển (C) bằng 16°C . Theo tài liệu khí tượng nhiều năm của đài khí tượng Láng thì tổng nhiệt hữu hiệu trên 16°C ở Hà Nội và vùng phụ cận hàng năm trung bình 2845°C và dao động từ 2750°C - 3200°C và ở Cổ Lễ, Nam Định số liệu tương ứng là 2750°C - 3200°C . Dựa theo phương trình :

$$y = \frac{N(t - C)}{K} \quad (2)$$

(trong đó : K- tổng nhiệt hữu hiệu của một vòng đời ; N- số ngày trong tháng hoặc năm có nhiệt độ cao hơn nhiệt độ ngưỡng ; t- nhiệt độ trung bình của những ngày tháng hoặc năm có nhiệt độ cao hơn nhiệt độ ngưỡng ; C - nhiệt độ ngưỡng phát triển) thì về lý thuyết mỗi năm ở Đồng bằng Bắc Bộ, sâu đục thân lúa hai chấm có thể phát triển được từ 6 - 7 vòng đời. Tuy vậy, ngoài nhiệt độ, thời gian phát triển của sâu còn phụ thuộc vào nhiều yếu tố sinh thái khác nhau như thức ăn, biện pháp canh tác v.v... nên số lứa sâu trong năm có thể chênh lệch ít nhiều. Các chỉ tiêu này còn thay đổi tùy thuộc vào vùng khí hậu.

Vant - Hoff J.H và Arrhenus đã sử dụng nhiều phương trình khác nhau để mô tả sự phụ thuộc vào nhiệt độ trong phát triển của côn trùng. Nhưng các tác giả đã không tìm được phương trình thích hợp. Bởi vì, trong giới hạn chênh lệch không lớn lắm của nhiệt độ phù hợp với sự tồn tại của nhiều loài côn trùng đã không có gì khác biệt rõ rệt. Davidson, (1944) công bố tổng quan về ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự phát triển của trứng côn trùng. Ở ruồi quả *Drosophyla* (hình 4.3) thời gian phát triển của trứng đạt cực tiểu ở nhiệt độ 30°C . Như vậy, đường cong của đại lượng nghịch đảo - tốc độ phát triển, đạt cực đại ở nhiệt độ đó. Davidson chọn phương trình đường cong logic của tốc độ phát triển. Nhưng ở nhiệt độ cao hơn 29°C , tốc độ đó dao động ra khỏi các đại lượng đo được. Vì vậy, có thể biểu thị tốc độ phát triển phụ thuộc vào nhiệt độ bằng phương trình tuyến tính. Đường thẳng cắt qua thang nhiệt độ ở điểm nhiệt độ ngưỡng phát triển (11°C , hình 4.3) và ở nhiệt độ từ 15 đến 27°C , trong giai đoạn đầu tốc độ phát triển gần đúng với phương trình :

$$\frac{1}{H} = 0,0034(T - 11) \quad (3)$$

Trong đó : T- nhiệt độ ổn định theo dõi của sự phát triển ;

H- số giờ từ khi trứng được đẻ ra cho đến lúc ấu trùng nở.

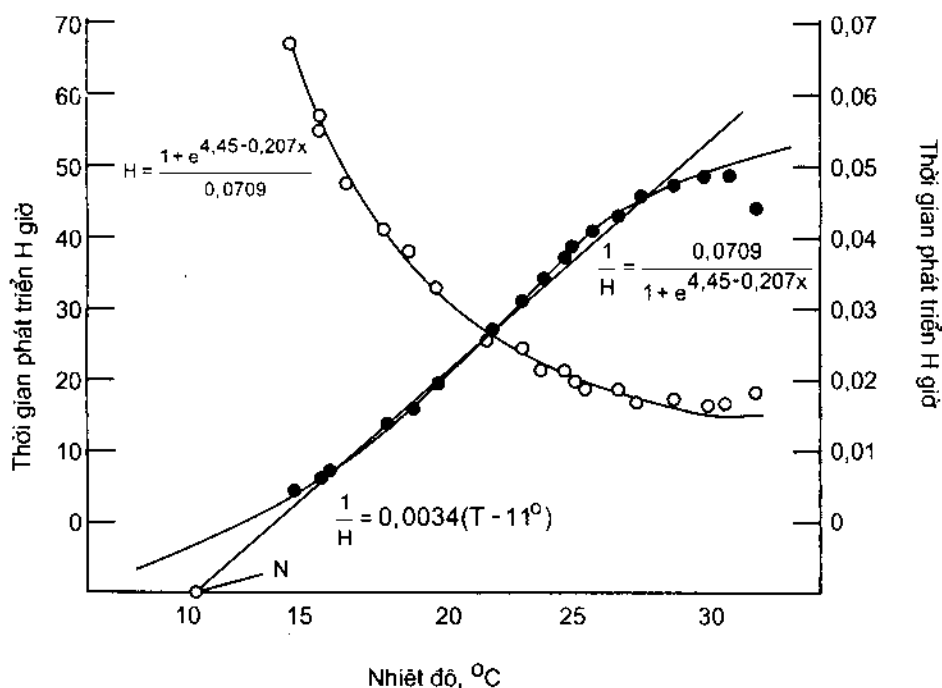
Từ phương trình này chúng ta có thể rút ra các kết luận :

- Với nhiệt độ ổn định có thể tính được tỷ lệ thời gian từng pha trong quá trình phát triển.

- Có thể cộng từng phần của sự phát triển khi nhiệt độ trung bình ngày đêm dao động.

- Muốn hoàn thành đầy đủ sự phát triển đòi hỏi phải có một lượng nhiệt độ xác định ngày (tính từ nhiệt độ ngưỡng phát triển).

Sự phát triển của sâu sẽ kết thúc khi tổng tỷ lệ các pha phát triển của sâu bằng 1.



HÌNH 4.3. Ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự phát triển của trứng ruồi quả *Drosophyla melanogaster* (theo Davidson. 1944), N- nhiệt độ ngưỡng phát triển

Tốc độ phát triển của từng loài côn trùng có thể biến đổi tùy thuộc vào xu thế thời tiết khác nhau trong các vĩ độ và trên các độ cao. Ví dụ, sâu đục thân lúa năm vạch ở phía Bắc Trung Quốc và Nhật Bản mỗi năm chỉ có hai thế hệ ; lùi dần xuống phía Nam, như ở Nam Trung Quốc, Bắc Việt Nam, loài này mỗi năm có thể hoàn thành 5 hoặc 6 thế hệ.

Cũng tương tự như vậy, khi gặp điều kiện thời tiết thuận lợi thì ngay trong cùng một vùng, nhiều loài côn trùng còn có thể có thế hệ bổ sung, như rầy nâu hại lúa.

Những hiện tượng rất khó giải thích do L. Dubas (1966) công bố về các loài ve sầu Mỹ. Ở phần phía bắc của vùng phân bố thuộc Đông nước Mỹ, để hoàn thành phát triển từ trứng đến trưởng thành, loài ve sầu *Magicicada septendecim* cần thời gian 17 năm. Sự xuất hiện đồng loạt của những côn trùng ồn ào đó cũng là hiện

tượng rất diệu kỳ. Trong số ve sầu đó, L. Dubas đã tìm được những dạng ve sầu nhỏ hơn, có sự khác biệt đủ để xem chúng là những loài độc lập : *M. cassini*, *M. septendecula*. Trong từng địa phương, hầu như tất cả các cá thể của ba loài đều xuất hiện đồng thời trong cùng một năm và luôn theo một định kỳ ổn định là 17 năm. Ở những bang phía nam với khí hậu tương đối ẩm, ve sầu 17 năm được thay thế bằng dòng khác của chính ba loài này, nhưng chu kỳ phát triển chỉ có 13 năm, còn ở vùng nhiệt đới (châu Á), vòng đời của các loài ve sầu chỉ kéo dài trong 1 năm : từ mùa hè năm trước đến mùa hè năm sau. Còn một điều bí hiểm nữa là với ý nghĩa gì mà định kỳ phát triển thích hợp cho các dòng ve sầu này lại là những số lẻ 11, 13, 17 mà không phải là 12, 16 hoặc 18.

Sự phụ thuộc giữa tốc độ phát triển của côn trùng và nhiệt độ trong từng địa phương và đối với từng loài thường không ổn định. Do sự khác biệt đó nên sự xuất hiện của từng loài côn trùng trong từng địa phương, thường không giống nhau. Trên cơ sở đó, người ta đưa ra quy luật sinh khí hậu, hay đúng hơn là vật hậu học "*phenologia*". Ví dụ, một số loài sâu hại nông nghiệp ở vùng khu IV cũ hàng năm xuất hiện sớm hơn khoảng từ 15 đến 20 ngày so với vùng Đồng bằng Bắc bộ.

Quy luật sinh khí hậu cho thấy sự khác biệt khá rõ rệt trong quá trình phát triển của côn trùng trong từng vùng địa lý, nhưng đứng về mặt sinh lý học thì nên giải thích như thế nào ? Có thể trong mỗi một loài có những dòng khác biệt về di truyền, tạo được những phản ứng khác nhau đối với nhiệt độ trong từng khu vực địa lý khác nhau. Nhưng cơ chế đó, chắc chắn sau mùa hè, sự rút ngắn chiếu sáng ngày đã gây sự biến đổi nội tiết tương tự như quan hệ đối với diapause. Nếu như giải thích là đúng thì sự phát triển đến trạng thái sinh lý mới, nhất thiết phải nhanh trong điều kiện nhiệt độ thấp và ngược lại ở điều kiện nhiệt độ cao !

Tính miễn cảm với độ dài chiếu sáng ngày có thể bị giới hạn ở một pha phát triển nào đó. Về mùa đông, Corbet (1962) thấy *Nympha* của chuồn chuồn *Anax imperator* rơi vào trạng thái diapause. Ở trạng thái đó, *Nympha* có thể hoạt động và dinh dưỡng nhưng không có khả năng hoá trưởng thành. Vào lần lột xác trước lần cuối cùng, *Nympha* trở nên miễn cảm với độ dài của ngày. Trong điều kiện mùa hè, khi độ dài chiếu sáng ngày ổn định hoặc rút ngắn một cách từ từ, *Nympha* chuyển vào trạng thái diapause. Kích thích phát triển làm cho *Nympha* hoá trưởng thành là do gia tăng độ dài chiếu sáng ngày hoặc gia tăng thời gian chiếu sáng nhân tạo một cách đột ngột, ít nhất là phải dài hơn 20 phút so với thời gian chiếu sáng ngày thường.

Hậu quả của phản ứng này sẽ làm cho chuồn chuồn *Anax* kết thúc chu trình phát triển nhanh hơn, chỉ trong vòng một năm. Nếu như có đủ thức ăn cho phép *Nympha* phát triển đến pha trước pha cuối cùng vào lúc còn khá lâu mới đến kỳ nắng mùa hè. Còn nếu như *Nympha* phát triển đến pha trước pha cuối cùng vào lúc nắng mùa hè kết thúc thì sẽ rơi vào trạng thái diapause và chu trình phát triển sẽ kéo dài trong hai năm. Tuy vậy, thời gian xuất hiện của chuồn chuồn trưởng thành thuộc cả hai chu kỳ phát triển, hầu như đồng thời trong cùng một ngày.

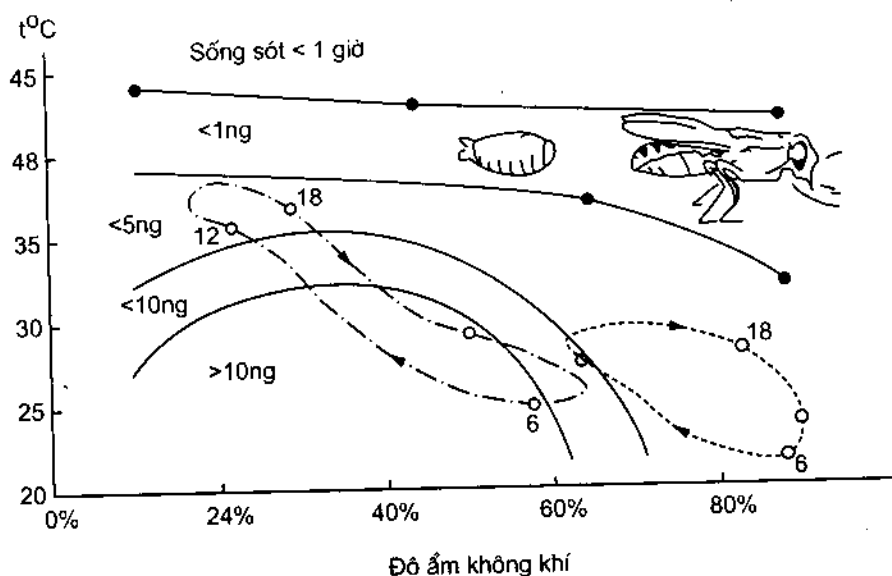
d) *Ảnh hưởng đến sinh sản.* Những dẫn liệu đầy đủ về ảnh hưởng của nhiệt độ và độ ẩm đến nhịp điệu sinh sản cũng như sống sót của côn trùng được công bố trong các công trình của Buxton, Lewis (1934). Đối với loài ruồi *Xexe* (*Grossia tachynoides*) ở Tây Phi, các tác giả thấy nhiệt độ và độ ẩm trong điều kiện cực thuận (tối ưu) cho loài và thực chất là gần giới hạn gây chết. Bằng thực nghiệm, các tác giả xác định được nhiệt độ "điểm chết" sau 1 giờ và sau 1 ngày đêm. Trong các lô thí nghiệm khác, ruồi *Xexe* được nhốt trong trong các lọ nhỏ với nhiệt độ ổn định 30⁰C và 5 mức độ ẩm, từ 11 đến 88%. Mỗi ngày ruồi được nuôi một lần bằng máu người. Hiệu số khối lượng của ruồi trước và sau khi cho ăn bằng khối lượng máu ruồi ăn được. Với điều kiện thuận lợi, sau vài ngày ruồi cái đẻ ấu trùng đã phát triển đầy đủ. Kết quả thí nghiệm được tổng kết trong bảng 4.1

BẢNG 4.1. Ảnh hưởng của nhiệt độ ổn định và độ ẩm tương đối của không khí đến sự sống sót, dinh dưỡng và sinh sản của ruồi *Xexe* (theo Buxton, Lewis, 1943).

Nhiệt độ ⁰ C	Độ ẩm tương đối của không khí (%)	Thời gian sống sót (ngày)	Lượng máu hút được (mg)	Số ấu trùng do 100 cá thể cái đẻ trong ngày
30	11	10	6	0,3
30	19	20-25	7	0,9
30	44	25-30	11	2,8
30	65	5	10	0,0
30	88	5	2	0,0
24	11	-	-	1,0
24	44	-	-	1,0

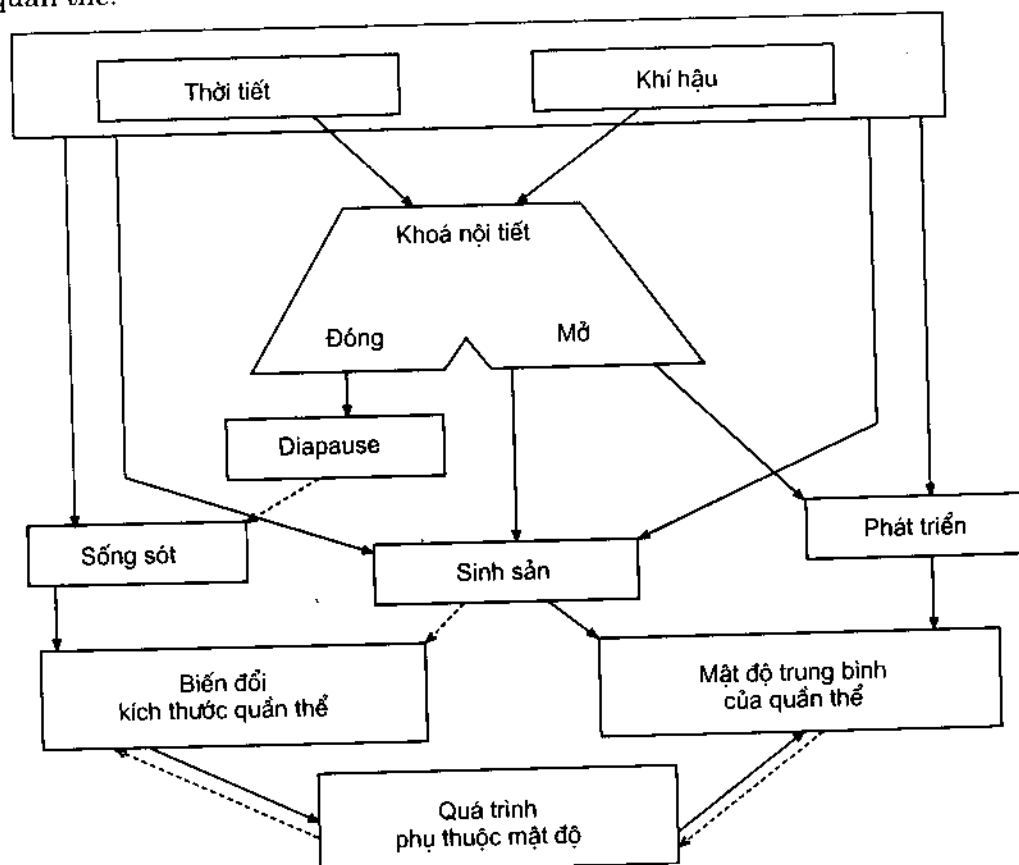
Qua bảng 4.1 thấy, thời gian sống sót của ruồi *Xexe* ở nhiệt độ 30⁰C đạt mức cao nhất với độ ẩm 19% và 44%, và giảm xuống mức thấp hơn 5 ngày so với độ ẩm 65%. Số lượng ấu trùng được đẻ ra và lượng máu hút được đạt cực đại với độ ẩm 44%. Vào tháng bảy, điều kiện nhiệt độ trung bình trong ngày đêm tương đối ổn định thì *Xexe* chỉ sống được 5 ngày (hình 4.4). Trong tháng tư, điều kiện nhiệt độ và độ ẩm vào buổi sáng và đêm là cực thuận cho ruồi, nhưng giữa trưa lại ở vào vùng ngày đêm của ruồi *Xexe* có tầm quan trọng lớn đối với sự sống sót của chúng. Trong ngày, vào thời gian nóng bức nhất, ruồi *Xexe*, chủ yếu ẩn nấp dưới khe nứt của các cây lớn hoặc dưới gốc cành, nơi có nhiệt độ thấp hơn rất nhiều so với nhiệt độ đo được ở trạm khí tượng.

Về mùa khô, vào lúc nóng bức nhất trong ngày, nhiệt độ đo được ở trạm khí tượng cao hơn giới hạn trên của sự gây chết trong thực nghiệm 1 giờ. Vì vậy, việc lựa chọn nơi ẩn nấp bảo đảm là vô cùng quan trọng với sự sống sót ở ngoài thực địa vô cùng không thuận lợi, nên số lượng ruồi *Xexe* có thể giảm sút. Trong công trình của Buxton và Lewis vẫn còn vấn đề chưa được giải thích là ruồi *Xexe* đã sống qua thời kỳ bất lợi bằng cách nào. Chắc có lẽ, chúng có pha nhộng sống sâu ở dưới đất.



HÌNH 4.4. Ảnh hưởng của độ ẩm tương đối và nhiệt độ đến thời gian sống của ruồi Xexe (*Grossia tachynoides*) trưởng thành ở trong điều kiện thí nghiệm và điều kiện bình thường, phổ biến ở Tây Phi vào tháng IV và tháng VII (theo Buxton, Lewis, 1934)

Bốn ảnh hưởng cơ bản của thời tiết và khí hậu được nhắc đến ở trên là những ảnh hưởng đến côn trùng ở mức sinh lý. Hình 4.5 khái quát các quan hệ tương tác của những ảnh hưởng đó. Như chúng ta biết, khí hậu thường được xác định theo chỉ số trung bình nếu có ảnh hưởng nhiều đến sự sống sót, và tất nhiên sẽ ảnh hưởng đến biến động quần thể.



HÌNH 4.5. Sơ đồ những ảnh hưởng cơ bản của thời tiết và khí hậu đến quần thể côn trùng

Để minh họa cho các ảnh hưởng đó, chúng ta làm quen với vài kết quả nghiên cứu đã được công bố về ảnh hưởng của thời tiết đến sự biến đổi quần thể trong điều kiện thực địa. Baron (1972) mô tả sự ảnh hưởng của thời tiết và khí hậu đến sinh sản hàng loạt của châu chấu di cư *Schistocerca gregaria* ở châu Phi vào năm 1967 - 1998. Châu chấu di cư theo hướng gió về vùng nhiệt đới - hướng tương đối cố định, nhưng theo hệ di động của các tuyến, nơi chắc chắn có mưa. Như vậy, nhờ gió mà châu chấu di chuyển được đến chỗ có đất ẩm thích hợp để đẻ trứng. Cũng như vậy, ở đây hạt cây lâu năm có thể nảy mầm, phát triển, đảm bảo thức ăn cho thiếu trùng của châu chấu : châu chấu di cư đã sử dụng một cách có hiệu quả sự thay đổi thời tiết để hoàn bù cho đời sống khó khăn ở vùng bán sa mạc nhiệt đới. Ở bất kỳ vùng nào, số lượng châu chấu cũng chỉ có thể gia tăng sau khi mưa. Điều đó chứng tỏ có sự phụ thuộc giữa thời tiết và biến động số lượng quần thể châu chấu di cư. Tuy vậy, quá trình nào đã điều chỉnh số lượng quần thể châu chấu, cũng như tại sao sự điều chỉnh chỉ có ở loài này mà không phải loài khác thì vẫn còn là những điều bí hiểm. Hy vọng vấn đề sẽ được sáng tỏ khi chúng ta có đầy đủ số liệu về bảng sống của châu chấu di cư. Để có được những số liệu đó, hiện nay hãy còn rất khó, bởi vì chúng ta chỉ mới bắt đầu giải quyết những vấn đề tương đối đơn giản.

Davidson và Andewartha (1948) đã dùng phương pháp phân tích hồi quy đa tạp để giải thích sự biến động số lượng của bọ trĩ (*Thyrips imaginis*) hại hoa hồng. Các tác giả đã tiến hành đếm số lượng bọ trĩ trên 20 hoa hồng theo định kỳ hàng tuần và kéo dài trong suốt 14 năm. Rất tiếc là tác giả đã không tính tổng số hoa và không mô tả cây bị bọ trĩ gây hại, nên số liệu chỉ phản ánh một phần biến động không xác định trong quần thể thực của bọ trĩ. Kết quả cho thấy hàng năm số lượng bọ trĩ đạt cực đại vào cuối tháng 11. Ảnh hưởng của thời tiết đến số lượng bọ trĩ được đánh giá theo tương quan tìm được với dẫn liệu thời tiết. Lúc đầu các tác giả chuyển số lượng bọ trĩ về giá trị log và lấy đại lượng trung bình đối với thời kỳ khác nhau, khi gần với giá trị cực đại. Các tác giả thấy có 7 khả năng xuất hiện cực đại và mỗi khả năng được xem như biến số phụ thuộc vào y trong phương trình hồi quy đa tạp :

$$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + \dots + b_6x_6$$

Trong đó : b - hằng số ; còn x - số hạng giá trị nhiệt độ và lượng mưa trong các tháng vào lúc trước khi quần thể đạt số lượng cực đại ; y - số lượng bọ trĩ tính theo giá trị log.

Giải phương trình đã cho kết quả tốt nhất với hằng số b_0, b_1, b_2 v.v... Nếu một đại lượng nào đó của b rất nhỏ thì chúng ta có thể bỏ qua. Sau đó chỉ tính lập lại với các biến số quan trọng nhất. Bằng phương pháp đó, tác giả đã phát hiện đến 84% dao động của y theo 4 chỉ tiêu :

- x_2 - Nhiệt độ nhiệt ngày đến 31 tháng 8.
- x_4 - Nhiệt độ nhiệt ngày trong tháng 9 và tháng 10.
- x_5 - Nhiệt độ nhiệt ngày trong tháng 8 của năm trước.
- x_3 - Lượng mưa trong tháng 9 và 10.

Đó là những số liệu đáng tin cậy, vì theo tính toán thì phần lớn sự dao động số lượng của bọ trĩ đều phụ thuộc vào thời tiết. Tuy phương pháp phân tích hồi quy đa tạp đôi khi cho một vài tương quan có thể không phải là nguyên nhân, nhưng các tác giả đã cho những giả thiết đáng tin cậy và có phương trình khá phù hợp cho dự kiến biến động quần thể.

Cũng nên xét mô hình quần thể khi có tỷ lệ chết phụ thuộc vào mật độ ảnh hưởng đến tương quan giữa số lượng biểu kiến và tỷ lệ chết ngẫu nhiên là những biến số ngẫu nhiên. Giả thiết, chúng ta lập mô hình biến động quần thể còn trùng với mỗi năm có một thế hệ và có hệ số sinh sản ổn định bằng 10. Nếu như biểu thị số lượng quần thể ấu trùng và trưởng thành là $N(N_L$ và N_A) bằng giá trị log thì sự gia tăng hàng năm của quần thể sẽ bằng 1,0. Biểu thị ảnh hưởng thiên tai do khí hậu bằng k_1 yếu tố gây chết không chọn lọc (hình 4.6). Yếu tố này đã tiêu diệt một lượng ấu trùng mới nở theo tỷ lệ không ổn định. Ngoài ra, giả thiết chỉ còn một yếu tố khác duy nhất gây chết là k_2 bị phụ thuộc vào mật độ, từ đó thử hỏi, trong trường hợp nào dao động của k_1 sẽ giải thích đầy đủ nhất sự biến động quần thể ấu trùng N_L , khi có yếu tố phụ thuộc nhiều hoặc ít vào mật độ ?

Mô hình A, hình 4.6 chứa yếu tố ít phụ thuộc vào mật độ :

$$k_2 = 1,275 + 0,1 \log N_L$$

Mô hình này không đủ khả năng loại bỏ xu thế gây ra do sự biến đổi ngẫu nhiên trong k_1 . Sự biến đổi trong k_1 chỉ giải thích được 29% sự dao động trong N_A , và 32% trong N_L , do phần lớn sự biến động quần thể đã tích lũy từ thế hệ này sang thế hệ khác.

Trong mô hình B, hình 4.6, có yếu tố phụ thuộc nhiều hơn vào mật độ và trị số $k_2 = -0,075 + 0,71 \log N_L$. Yếu tố này có tác động như là ảnh hưởng ổn định rất mạnh. Bây giờ, sự biến đổi trong k_1 giải thích được 91% sự dao động trong N_L . Vấn đề trở nên rõ ràng, nếu như yếu tố k_2 phụ thuộc vào mật độ thì sẽ được bù lại một cách đầy đủ và có lẽ lúc đó k_1 sẽ giải thích được 100% sự biến đổi trong quần thể. Ngược lại, nếu không có một yếu tố nào phụ thuộc vào mật độ thì tương quan phụ thuộc giữa mật độ và k_1 sẽ rất nhỏ. Mặt khác, nếu chỉ có trị số trung bình của k_1 , sẽ rất nhỏ. Mặt khác, nếu chỉ có trị số trung bình của k_1 là ngẫu nhiên, thì có lẽ sẽ không có cân bằng trong nhịp điệu sinh sản.

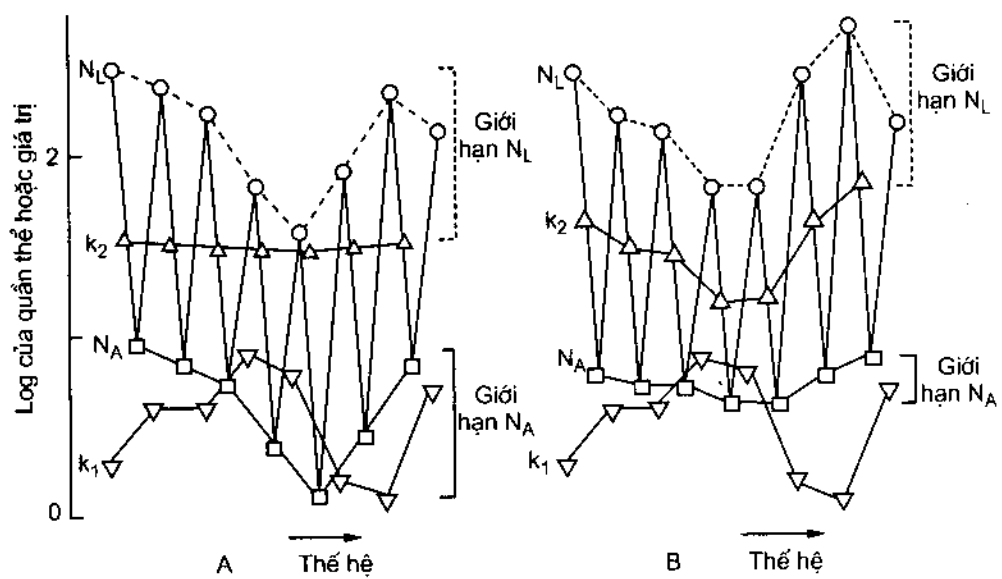
Trong kết quả nghiên cứu đối với bọ trĩ, giữa cực đại mùa hè và cực tiểu mùa đông, nhất thiết phải có yếu tố phụ thuộc vào mật độ tác động khá mạnh lên quần thể. Cụ thể giữa cực đại mùa hè ($0,92 = x.8,3$) có sự chênh lệch đến hơn 8 lần, còn giữa các cực tiểu mùa đông ($0,6 = x.4$) chỉ chênh lệch có 4 lần.

Có thể kiểm tra sự phụ thuộc của tỷ lệ chết vào mật độ trong thời kỳ suy thoái của quần thể bằng cách lập đồ thị biến đổi theo phần trăm từ cực đại đến gần với cực tiểu, hoặc tương ứng với trị số k_1 trong sự phụ thuộc vào số lượng cực đại của quần thể càng lớn, trị số k_1 càng cao, nhưng các điểm sẽ không nằm trên cùng

đường thẳng. Từ đó thấy sự phụ thuộc vào mật độ kèm theo và đôi khi ẩn dưới một vài biến đổi ngẫu nhiên.

Nicholson (1945), nghiên cứu vấn đề này ở vị trí không thoả hiệp và cho rằng, thời tiết ảnh hưởng đến sinh lý của côn trùng theo nhiều phương thức khác nhau và không thể là yếu tố phụ thuộc vào mật độ. Do vậy, thời tiết không thể điều chỉnh quần thể côn trùng.

Về cơ bản, cả hai quan điểm đều đúng đắn và không mâu thuẫn. Điều chỉnh là quá trình ổn định phụ thuộc vào mật độ, tương tự như mối liên hệ nghịch phủ định phụ thuộc vào mật độ, tương tự như mối liên hệ nghịch phủ định trong điều khiển học. Trong hai mô hình (hình 4.6), cả hai thành phần của tỷ lệ chết đều quan trọng, như tính chất và ảnh hưởng của chúng lại hoàn toàn khác nhau. Cả hai (k_1 và k_2) phụ thuộc vào mật độ.



HÌNH 4.6. Trong mô hình A và B, quần thể của các cá thể trưởng thành được quyết định bởi tốc độ sinh sản bậc 10

Trong trường hợp đó, ở cả hai mô hình, yếu tố khoá không chọn lọc đều có tác động như nhau, nhằm duy trì mật độ quần thể ổn định N_L , như giới hạn bằng đường gạch nối ở trên. Trong mô hình A, yếu tố phụ thuộc vào mật độ có tác động yếu : $k_2 = 1,275 + 0,1 \log N_L$, k_1 chỉ giải thích được 32% biến động của $\log N_L$. Trong mô hình B, yếu tố phụ thuộc vào mật độ có tác động mạnh : $k_2 = -0,075 + 0,71 \log N_L$; k_1 giải thích được 91% biến động của $\log N_L$.

Các yếu tố khí hậu thường không tác động riêng lẻ mà có liên kết hỗ trợ lẫn nhau. Trong số đó, nhiệt độ và độ ẩm thường mang tính chất ảnh hưởng tổ hợp đến đời sống của côn trùng.

Quan hệ tương tác của nhiệt độ và độ ẩm, cũng như của phần lớn các yếu tố sinh thái khác, phụ thuộc không chỉ vào đại lượng tương đối, mà còn vào đại lượng tuyệt đối của cả hai yếu tố đó. Ví dụ, nhiệt độ có ảnh hưởng quyết định, nếu như độ ẩm ở gần mức giới hạn trên và giới hạn dưới. Tương tự như vậy, độ ẩm sẽ giữ vai trò yếu

tổ chủ đạo, nếu như nhiệt độ gần đến các giá trị giới hạn. Ví dụ, châu chấu hại bông chịu được nhiệt độ tương đối cao trong các điều kiện với ẩm độ thấp ôn hoà hơn là trong các điều kiện có độ ẩm cao. Thời tiết nóng và khô là tín hiệu báo trước hiện tượng có thể xuất hiện hàng loạt và gây hại nặng nề của châu chấu hại bông. Thời tiết ẩm và nóng, ít thích hợp đối với sự sinh sản và phát triển của châu chấu, song đáng tiếc lại không tốt cho cây bông. Các thủy vực lớn đã làm cho khí hậu trên cạn trở nên mát dịu, bởi vì thuộc tính đặc trưng đối với nước là có ẩn nhiệt hoá hơi và ẩn nhiệt tan rất lớn. Do sự khác nhau đó mà khu hệ côn trùng vùng lục địa và vùng ven biển thường ít nhiều có sự khác nhau. Ví dụ, ong mắt đỏ *Trichogramma chelonis* ký sinh trên trứng sâu đục thân lúa : chiếm ưu thế trên các ruộng lúa ở vùng ven biển, còn *Trichogramma japonicum* chiếm ưu thế tuyệt đối ở vùng đồng bằng nội địa, trung du hoặc cách xa bờ biển.

Trong các nghiên cứu sinh thái học, lập khí hậu đồ là phương pháp tốt nhất biểu thị quan hệ tương tác của nhiệt độ và độ ẩm. Khi lập khí hậu đồ, người ta ghi lên trục tung đại lượng trung bình hàng tháng của nhiệt độ, còn trên trục hoành đại lượng trung bình hàng tháng của lượng mưa hoặc độ ẩm. Các điểm giao nhau của nhiệt độ và độ ẩm, hoặc lượng mưa hàng tháng được ký hiệu bằng các số tương ứng với trật tự của các tháng trong năm. Nối các điểm với nhau theo trật tự các tháng, chúng ta có hình 12 cạnh biểu thị tổ hợp nhiệt độ và độ ẩm, hoặc lượng mưa. Sử dụng khí hậu đồ để phân tích điều kiện sống của từng loài côn trùng trong các khu vực địa lý khác nhau, chúng ta có thể phát hiện được các chỉ số nhiệt độ và độ ẩm, hoặc lượng mưa thích hợp hay không thích hợp cho chúng. Biểu thị từng pha phát triển, hoặc từng lứa của côn trùng theo thời gian của khí hậu đồ, chúng ta có sinh khí hậu đồ của từng loài. Phương pháp này tương đối thích hợp khi nghiên cứu biến động số lượng cũng như dự tính dự báo các loài sâu hại.

Phương pháp thích hợp khác để nghiên cứu ảnh hưởng tổ hợp của các yếu tố vô sinh là sử dụng phòng khí hậu. Hiện nay có rất nhiều phòng khí hậu khác nhau, từ những tủ đơn giản với nhiệt độ và độ ẩm được điều chỉnh ở mức mong muốn, như thường thấy trong phòng thí nghiệm, đến các nhà kính lớn với các điều kiện được điều chỉnh, khống chế như Biotron, hoặc Phytotron, mà trong đó các tổ hợp nhiệt độ, độ ẩm, lượng mưa, ánh sáng v.v... được duy trì ổn định theo các dự kiến thí nghiệm. Với những thí nghiệm trong các điều kiện tương tự, cho phép xác định các yếu tố chức năng quan trọng. Tuy vậy, cũng không được quên là, bất kỳ kết quả thí nghiệm trong phòng nào cũng có thể không giống với các thí nghiệm ngoài thực địa.

Chương V. CÁC YẾU TỐ THỦY VĂN VÀ MÔI TRƯỜNG NƯỚC

Pha hoạt động tích cực là pha trưởng thành của phần lớn côn trùng thường sống ở trên cạn. Trái lại, các pha kém hoạt động như trứng, nhộng và một số ấu trùng của phần lớn côn trùng, ở lại trong nước hoặc trong đất. Bên cạnh đó, nhiều loài côn trùng thấp lại thường xuyên sống ở trong đất. Vì vậy, có thể nói nước hoặc đất là môi trường sống đặc biệt của côn trùng.

5.1. NƯỚC LÀ MÔI TRƯỜNG SỐNG ĐẶC THÙ CỦA CÔN TRÙNG

Các thủy vực nước ngọt như sông, suối, ao, hồ và cả các vùng nước tạm thời cũng đều có vai trò quan trọng đối với đời sống côn trùng ; còn môi trường nước biển và nước lợ lại hầu như không có vai trò gì. Nhiều loài côn trùng, có khi, tất cả đại diện của một bộ phận phù du, bộ chuồn chuồn, bộ sâu nước (*Trichoptera*) v.v... là sinh vật có đời sống phụ thuộc chặt chẽ vào môi trường nước. Ấu trùng của chúng hoàn thành phát triển ở trong nước và có các cơ quan thích nghi với đời sống ở nước như mang khí quản và các cơ quan khác. Một số loài côn trùng khác như muỗi, dãn, ruồi vàng... trong quá trình phát triển có vài ba pha liên hệ với môi trường nước. Các loài trong họ cà niêng (*Dysticidae*), bộ nước (*Hydrophylydae*)... có cả chu trình phát triển liên hệ với môi trường nước.

Điều kiện sống trong môi trường nước được quyết định chủ yếu do nhiệt độ, thành phần thức ăn, hàm lượng oxy, tính chất lý, hoá của nước. Đến lượt mình, các yếu tố này bị chi phối bởi dòng chảy là yếu tố quan trọng nhất. Trong nước, các dòng chảy không những có ảnh hưởng lớn đến nồng độ các chất khí và chất dinh dưỡng, mà có tác dụng trực tiếp như là các yếu tố giới hạn. Có thể chia côn trùng nước thành hai nhóm sinh thái chính là côn trùng nước chảy và côn trùng nước đứng.

Trong các thủy vực nước chảy như sông và suối, nhiệt độ thường thấp, nhưng hàm lượng oxy lại nhiều hơn. Trái lại, trong các thủy vực nước chảy chậm hoặc nước đứng như ao, hồ lại có nhiệt độ cao và hàm lượng oxy thấp. Vì vậy, về mặt hình thái và sinh lý của côn trùng sống trong các thủy vực đó đều có sự khác nhau rõ rệt. Côn trùng sống trong nước chảy thường có cơ thể hình thoi, các cơ quan bám phát triển, còn côn trùng sống trong các thủy vực nước đứng có hệ mang khí quyền rất phát triển và có khả năng chống chịu cao khi thiếu oxy.

Côn trùng nước có khả năng chống chịu không giống nhau đối với nguồn nước bị ô nhiễm hoá học. Ví dụ, ấu trùng một số loài thuộc bộ hai cánh thuộc giống *Eristalys*, có khả năng chống chịu lớn. Trái lại, ấu trùng của các loài sâu nước lại mẫn cảm với nguồn nước bị ô nhiễm, đến mức là có thể dùng chúng làm vật chỉ thị về trạng thái hoá học của các thủy vực.

Các loài côn trùng nước còn có sự khác nhau theo tính chất phân bố ở trong các thuỷ vực. Một số loài sinh sống và hoạt động tích cực trong các tầng nước, chúng di chuyển và bơi lội tự do và có tên gọi là sinh vật tự bơi (*Nekton*). Một số loài khác sống bám hoặc nằm trên nền đáy hoặc vùi trong lớp bùn nền đáy và được gọi là sinh vật đáy (*Bentos*). Một số loài có khả năng sống ở trên bề mặt nước, chẳng hạn như bọ vẽ nước, và được gọi là sinh vật mặt nước (*Neukton*) v.v...

Mỗi một nhóm sinh thái, như sinh vật nước chảy, sinh vật nước đứng, sinh vật đáy, sinh vật tự bơi đều có các đặc điểm hình thái đặc trưng và có các dạng sống chuyên hoá thích nghi - kiểu hình sinh thái, biểu thị quan hệ tương hỗ giữa sinh vật và môi trường nước.

Tổ hợp côn trùng nước tạo thành bộ phận quan trọng của đời sống trong các thuỷ vực. Những côn trùng nước như phù du, một số loài bọ nước, dinh dưỡng chủ yếu bằng cận bã thực vật phân huỷ. Những côn trùng khác như cà niễng, bọ bã trầu, ấu trùng chuồn chuồn, v.v... là côn trùng ăn thịt. Đến lượt mình, tất cả các côn trùng đều là một trong những thành phần thức ăn quan trọng của nhiều loài cá. Như vậy, các loài côn trùng nước có vai trò quan trọng trong chu trình tuần hoàn vật chất, tạo nên một phần năng suất sinh học của các thuỷ vực.

Môi trường nước cũng là nơi sinh sống của nhiều côn trùng có hại - kẻ thù của người và động vật nuôi. Chẳng hạn như ấu trùng muỗi hút máu, muỗi sốt rét, muỗi sốt xuất huyết, đỉ, ruồi vàng... đều sống trong các thuỷ vực với nhu cầu sinh thái đặc trưng.

Tóm lại, môi trường nước với những tính chất đặc trưng như chế độ nhiệt, độ trong, tốc độ dòng chảy, hàm lượng O_2 và CO_2 , hàm lượng và thành phần các muối biogen, đã tạo nên môi trường sống đặc biệt cho sinh vật, và đối với đa số côn trùng, là môi trường sống không thể thiếu được.

5.2. CHỈ THỊ SINH HỌC MÔI TRƯỜNG NƯỚC

Giám sát sinh học hay quan trắc sinh học (Biological monitoring hay biomonitoring) môi trường nói chung, môi trường nước nói riêng là quan sát các phản ứng của từng sinh vật để đánh giá những biến đổi môi trường. Như vậy, sinh giám sát môi trường thực ra là sử dụng các sinh vật chỉ thị để đánh giá chất lượng môi trường.

Trên thế giới, việc nghiên cứu và sử dụng các yếu tố sinh học đánh giá, giám sát và cải thiện chất lượng môi trường đã đạt được nhiều thành tựu có ý nghĩa khoa học và thực tế. Tại các nước phát triển ở châu Âu và Bắc Mỹ, đặc biệt là ở ngay một số nước trong khu vực như Trung Quốc, Ấn Độ, Thái Lan đã có những nghiên cứu trong nhiều năm về sử dụng các nhóm sinh vật đánh giá và giám sát môi trường. Riêng về lĩnh vực môi trường nước, nhiều quốc gia đã thiết lập những chỉ số sinh học riêng của mình để đánh giá chất lượng môi trường, như những thông số không thể thiếu được bên cạnh những chỉ tiêu thuỷ hoá - lý truyền thống (chỉ số sinh học của Bỉ - BBI, của Pháp - FI, của Anh - Trend Index, chỉ số hoại sinh - SI).

Ở Việt Nam, việc nhìn nhận môi trường nước dưới góc độ sinh học, sinh thái học cũng như việc nghiên cứu sử dụng sinh vật chỉ thị chất lượng môi trường bắt đầu được đề cập nhưng chưa được thực hiện một cách đồng bộ và mới dừng ở mức đánh giá định tính (Nguyễn Xuân Quýnh, 1999, Hồ Thanh Hải, 2001). Vì vậy, cho đến nay, ta chưa có được các chỉ số sinh học phù hợp với đặc điểm tự nhiên để đánh giá, giám sát chất lượng môi trường và tiến tới dự báo diễn thế môi trường do tác động của tự nhiên và của quá trình phát triển kinh tế - xã hội.

5.2.1. Các khái niệm

5.2.1.1. Hệ thống ô nhiễm môi trường

Khái niệm về hệ thống ô nhiễm (Saprobic system) và sự hiện diện của một số sinh vật liên quan đến tình trạng khác nhau của thủy vực được các nhà thủy sinh học nước ngọt nêu lên từ giữa thế kỷ XIX, khi bắt đầu xuất hiện sự ô nhiễm các thủy vực. Trên cơ sở các mức ô nhiễm khác nhau được đặc trưng bởi hàm lượng các chất ô nhiễm và thành phần sinh vật thích ứng trong đó, hệ ô nhiễm có thể phân biệt thành :

- Ô nhiễm nặng (polysaprobic) : đặc trưng bởi sự ưu thế của quá trình khử trong môi trường nước.
- Ô nhiễm vừa (mesosaprobic) : đặc trưng bởi sự giảm dần quá trình khử và sự khởi đầu các quá trình oxy hoá.
- Ô nhiễm ít (oligosaprobic) : đặc trưng bởi sự ưu thế của quá trình oxy hoá.

Trong mức ô nhiễm vừa, người ta còn phân biệt thành 2 mức phụ là α mesosaprobic và β mesosaprobic đồng thời bổ sung thêm mức nước sạch (katharobic).

5.2.1.2. Đặc trưng sinh học (biomarker)

Đặc trưng sinh học là những thể hiện sự phản ứng của sinh vật đối với tác động của chất gây ô nhiễm môi trường. Đặc trưng sinh học có 2 loại chính : sinh lý - sinh hoá và sinh thái.

- Đặc trưng sinh lý- sinh hoá là đặc điểm dễ nhận biết và có giá trị nhất, là chỉ số liên quan tới khả năng sống sót, sự sinh trưởng của cá thể, sự tiêu hoá, hô hấp, sự tăng trưởng của quần thể (sinh trưởng, tỷ lệ sống của ấu trùng).

- Đặc trưng sinh thái : thể hiện sự biến đổi của cấu trúc quần thể hoặc quần xã do tác động của chất gây ô nhiễm. Có nhiều chỉ số được dùng để đánh giá sự biến đổi này như :

+ Chỉ số thiếu hụt số loài : được xác định trong trường hợp có số liệu quan trắc định kỳ về thành phần loài có trong một sinh cảnh. Sự thiếu hụt loài này có thể kéo theo sự thiếu hụt loài khác. Thường người ta chú ý đến các loài có số lượng nhiều, dễ thu mẫu, dễ quan sát, tránh các loài hiếm gặp, có thể thiếu hụt do sai sót trong kỹ thuật thu mẫu.

+ Chỉ số đa dạng của sinh học : là chỉ số mang tính chất tổng hợp số lượng loài và số cá thể vào một giá trị chung, để đơn giản hoá sự phức tạp của cấu trúc quần

xã sinh vật. Có rất nhiều loại chỉ số đa dạng sinh học (xem mục 2.1, chương 2) do các tác giả khác nhau đưa ra, song thường có sự tương quan giữa các loại chỉ số đa dạng khác nhau khi tính toán cùng một cơ sở dữ liệu.

+ Chỉ số loài ưu thế : cũng là một chỉ số có ý nghĩa để đánh giá mức độ ô nhiễm. Các kết quả cho thấy, khi mức độ ô nhiễm nặng, một số loài phát triển ưu thế về số lượng, thường là các loài kích thước nhỏ, lớn nhanh như nhóm giun ít tơ nước ngọt.

5.2.1.3. Sinh vật chỉ thị (bio-indicator)

- Khái niệm cơ bản về sinh vật chỉ thị được mọi người thừa nhận là : *“Những đối tượng sinh vật chỉ có thể tồn tại trong những tổ hợp điều kiện sinh thái liên quan đến nhu cầu dinh dưỡng, hàm lượng oxy, cũng như khả năng chống chịu (toletrance) đối với sự dao động của các yếu tố môi trường và do đó, sự hiện diện của chúng biểu thị chất lượng môi trường sống nằm trong giới hạn nhu cầu và khả năng chống chịu của sinh vật đó”*.

- Sinh vật chỉ thị, có thể là loài (loài chỉ thị) hoặc các tập hợp loài (nhóm loài chỉ thị).

Các điều kiện sinh thái chủ yếu là các yếu tố vô sinh như hàm lượng các chất dinh dưỡng, nhu cầu oxy, chất độc (kim loại nặng, thuốc trừ sâu, diệt cỏ, dầu, chất rắn, chất phóng xạ...) và các chất gây ô nhiễm khác.

- Người ta đã phân chia các sinh vật chỉ thị thành các loại :

+ *Sinh vật cảm ứng (biosensor)* : là những sinh vật chỉ thị có thể tiếp tục hiện diện trong môi trường ô nhiễm nhưng có thể có ít nhiều biến đổi như biến đổi tập tính giảm tốc độ sinh trưởng, giảm khả năng sinh sản.

+ *Sinh vật tích tụ (bioaccumulator)* : là những sinh vật chỉ thị có khả năng tích lũy một số chất ô nhiễm ở trong cơ thể với hàm lượng cao hơn nhiều lần so với ở môi trường ngoài (kim loại nặng, chất độc hại khí phân huỷ v.v...). Nhờ đó, bằng phương pháp phân tích hoá sinh hữu cơ mô cơ thể chúng, người ta có thể phát hiện, đánh giá các chất ô nhiễm dễ dàng hơn nhiều so với phương pháp phân tích thuỷ hoá.

+ *Chỉ thị cấu trúc quần xã* : tính chất chỉ thị thể hiện bằng sự biến đổi cấu trúc quần xã sinh vật (sinh vật nổi, sinh vật đáy, cá, rong...). Do ảnh hưởng các chất gây ô nhiễm.

+ *Chỉ thị quần thể* : sự biến đổi môi trường thể hiện ở sự có mặt, hoặc sự không có mặt của một loài, một nhóm loài, hoặc sự biến đổi về số lượng, cấu trúc quần thể các loài.

+ *Chỉ thị đặc điểm sinh học* : là những đặc điểm mang tính chất chỉ thị về sinh lý, sinh hoá, tập tính, tổ chức tế bào của cá thể sinh vật chỉ thị.

- Có thể rút ra một số ý tưởng cơ bản, quan trọng về tính chất chỉ thị của sinh vật (bioindication) và sinh vật chỉ thị (bioindicator) như sau :

+ *Tính chỉ thị môi trường* của sinh vật dựa trên khả năng chống chịu của sinh vật với yếu tố vô sinh và tác động tổ hợp của chúng. Do vậy, muốn sử dụng một loài

sinh vật làm chỉ thị, cần hiểu biết đầy đủ về đặc tính sinh thái của loài, các chuẩn môi trường sống đối với loài đó.

Tính chỉ thị môi trường của sinh vật được thể hiện ở các mức độ tổ chức sinh thái cá thể, quần thể, nhóm loài, quần xã.

Phương pháp sinh học trong quan trắc môi trường, được áp dụng đánh giá chất lượng môi trường sẽ thuận lợi, hiệu quả hơn so với phương pháp lý, hoá học nhờ khai thác khả năng tích lũy các chất ô nhiễm và các giá trị biểu thị tác động tổ hợp các yếu tố môi trường lên cơ thể sinh vật.

+ Một số tiêu chuẩn cơ bản để chọn sinh vật chỉ thị :

- * Đã được định loại chính xác, dễ nhận dạng.
- * Dễ thu mẫu ngoài thiên nhiên, có số lượng nhiều, kích thước vừa phải.
- * Có phân bố rộng (tối ưu là phân bố toàn cầu).
- * Có nhiều dẫn liệu về sinh thái học cá thể.
- * Có giá trị kinh tế (hoặc là nguồn dịch bệnh).
- * Dễ tích lũy các chất gây ô nhiễm.
- * Dễ nuôi trong phòng thí nghiệm.
- * Ít biến dị.

5.2.1.4. Thử nghiệm sinh học (bioassay-biotest)

- Thử nghiệm sinh học là phương pháp thực nghiệm, trong đó loài sinh vật được lựa chọn thử nghiệm xác định các ngưỡng nồng độ ảnh hưởng của các chất khác nhau. Tùy theo mục tiêu, có phương pháp thử nghiệm trong thời gian ngắn (acute test) và thử nghiệm trong thời gian dài (clynic test). Thông thường, thử nghiệm ngắn để xác định các chỉ số LC_{50} (hàm lượng gây chết 50%). Thời gian thử nghiệm từ vài giờ đến khoảng 96 giờ tùy theo loài sinh vật. Thử nghiệm thời gian dài để xác định các biến đổi bất thường trong quá trình sinh trưởng, phát triển. Đối tượng thử nghiệm thường là ấu trùng.

- Thử nghiệm sinh học có các mục đích :

- 1) So sánh độc tính của các loại hoá chất.
- 2) So sánh độc tính của các chất thải công nghiệp từ các nguồn khác nhau.
- 3) So sánh độc tính của các mẫu nước lấy từ các địa điểm khác nhau.
- 4) So sánh độ nhạy cảm của các loài sinh vật với cùng một chất thử nghiệm.

Các kết quả thử nghiệm độc tố học cũng là cơ sở để xác định các loài có khả năng làm sinh vật chỉ thị. Tại các nước phát triển, do lượng các hợp chất hoá học ngày càng phát triển về chủng loại, đồng thời làm phong phú các chất gây ô nhiễm trong các loại hình nước thải, cho nên thử nghiệm độc tố được tiến hành từ hàng chục năm nay. Bởi vậy, cho đến nay, họ đã có được những dẫn liệu về LC_{50} của rất nhiều loài thủy sinh vật với hàng trăm hợp chất hoá học, là những độc tố cơ bản gây ô nhiễm môi trường. Từ các kết quả thực nghiệm, một mặt thấy được tính độc của các độc tố, mặt khác xác định được các loài nhạy cảm và các loài chống chịu được với biến đổi môi trường.

5.2.2. Một số chỉ số sinh học về môi trường nước

Cho đến nay, có hàng chục phương pháp và chỉ số sinh học đánh giá chất lượng môi trường nước. Các phương pháp sử dụng yếu tố sinh học chỉ thị môi trường nước thường thông qua một số các chỉ số sinh học cơ bản như sau :

- Cấu trúc quần xã và mật độ quần thể sinh vật chỉ thị : được sử dụng trên cơ sở đặc điểm biến đổi cấu trúc thành phần loài, tỷ lệ về mật độ giữa các nhóm sinh vật (xem mục 1.2.2.3).
- Chỉ số ưu thế : sử dụng một số nhóm loài đặc trưng phát triển ưu thế về số lượng và tần suất (xem mục 1.2.2.3).
- Chỉ số đa dạng : Sử dụng công thức Shannon và Weaver (H') và Margalef (D)

Chỉ số H' = $\sum_{i=1}^s \frac{n_i}{n} \log_2 \frac{n_i}{n}$

Chỉ số $D = \frac{S-1}{\log N}$

- Trong đó : N : số lượng có thể trong quần thể hoặc quần xã.
n : số lượng cá thể trong mẫu vật thu được.
n_i : số lượng cá thể của loài chỉ thị i trong mẫu vật.
S : số lượng loài trong mẫu vật hoặc quần thể.

BẢNG 5.1. Xếp hạng chất lượng theo chỉ số đa dạng

Chỉ số đa dạng	Chất lượng nước
<1	Rất ô nhiễm
1 - 2	Ô nhiễm
>2 - 3	Hơi ô nhiễm
>3 - 4,5	Sạch
> 4,5	Rất sạch

(Nguồn : Stău et al., (1970))

5.2.3. Sử dụng sinh vật đáy cỡ lớn (Macrobenthos)

Nhóm sinh vật đáy cỡ lớn từ lâu đã là đối tượng được nghiên cứu sử dụng trong sinh quan trắc môi trường nước, bởi đây là một nhóm đa dạng có phản ứng mạnh đối với sự ô nhiễm môi trường. Nhóm động vật đáy cỡ lớn ở sông suối và hồ đã sớm được sử dụng trong sinh quan trắc môi trường ô nhiễm hữu cơ.

Trên cơ sở các nhóm động vật đáy, hệ thống tính điểm số BMWP (Biological Monitoring Working Party) (Armitage et al., 1997) đã được các nhà sinh thái học

Anh sử dụng để tiêu chuẩn hoá việc đánh giá chất lượng nước. Hệ thống điểm BMWP được áp dụng có sửa đổi ở các nước và các vùng sinh thái. Trong đó, có hệ áp dụng ở Anh (theo Armitage et al., 1997) gọi là hệ tính điểm BMWP^{Anh}, một hệ khác được cải tiến và áp dụng ở Thái Lan (theo Stephan Mustow, 1997) gọi là hệ tính điểm BMWP^{Thái}. Hệ thống tính điểm BMWP^{Việt Nam} phù hợp với đặc điểm khu hệ ĐVKXS và điều kiện môi trường tự nhiên của Việt Nam đã được đề xuất và sử dụng (Nguyễn Xuân Quýnh, Mai Đình Yên, Clyve pindor, Stene Tillin), để tính toán và phân hạng chất lượng nước trong một số đề tài. Hệ thống này sử dụng đơn vị phân loại (taxon) động vật đáy chỉ tới họ.

Một số họ động vật đáy được lựa chọn tham gia một lần tính điểm, bao gồm các họ có tính nhạy cảm cao nhất (tương đương với điểm cao nhất - điểm 10), sau đó là họ có tính nhạy cảm giảm dần, và cuối cùng là các họ có khả năng thích nghi với điều kiện môi trường thay đổi (tương đương với số điểm thấp nhất - điểm 1).

Sau khi tổng hợp các kết quả phân tích và định loại từ các mẫu vật thu được, ta sử dụng phương pháp tính toán theo hệ thống tính điểm BMWP, và tài liệu hướng dẫn sử dụng chỉ thị sinh học để đánh giá chất lượng nước.

Điểm số của BMWP được tính như sau :

- Mẫu vật sau khi thu thập được tại các thủy vực, tiến hành định loại và lập ra một bảng danh sách các ĐVKXS cỡ lớn.
- Đối chiếu thành phần các họ được định loại với các họ có trong bảng tính điểm BMWP để tính điểm, nếu họ nào không có trong bảng tính điểm thì có thể bỏ qua.
- Cộng tất cả các điểm số thu được của các họ tại từng điểm nghiên cứu, ta có điểm số tổng cộng BMWP.

Sau khi có điểm tổng cộng BMWP, tính điểm số trung bình hay còn gọi là ASPT (Average Score Per Taxon) bằng cách lấy tổng số điểm chia cho tổng số họ đã tham gia tính điểm. Điểm số ASPT là chỉ số sinh học tương ứng với một mức chất lượng nước. Chỉ số này trong khoảng từ 1-10 (bảng 5.2).

BẢNG 5.2. Xếp loại mức độ ô nhiễm các thủy vực theo hệ thống điểm BMWP

Thứ hạng	Chỉ số ô nhiễm (ASPT) hay chỉ số sinh học (Bio- index)	Đánh giá chất lượng nước
I	10 - 8	Không ô nhiễm, nước sạch
II	7,9 - 6	Ô nhiễm nhẹ (Olygosaprobe)
III	5,9 - 5	Ô nhiễm vừa (B Mesosaprovbe)
IV	4,9 - 3	Khá ô nhiễm (A Mesosaprovbe)
V	2,9 - 1	Ô nhiễm nặng (Polysaprovbe)
VI	0	Ô nhiễm rất nặng (không có ĐVKXS)

(Nguồn : Environment Agency, UK. 1997)

Chương VI. CÁC YẾU TỐ THỔ NHƯỠNG VÀ MÔI TRƯỜNG ĐẤT

6.1. ĐẤT LÀ MÔI TRƯỜNG SỐNG ĐẶC BIỆT CỦA ĐỘNG VẬT

Đất được hình thành từ lớp quặng phong hoá cùng với các sinh vật và các sản phẩm phân giải của chúng. Như vậy, đất không chỉ là môi trường sinh sống của sinh vật, mà đồng thời còn là sản phẩm do hoạt động sống của chúng. Nói chung, có thể cho rằng, đất đã xuất hiện do tác dụng đồng thời của các yếu tố khí hậu. Như vậy, đất được cấu thành từ vật liệu khởi sinh - là cơ chất khoáng của lớp đá mẹ, và chất hữu cơ - là các sinh vật cùng các sản phẩm hoạt động sống của chúng. Những phần tử này đã trộn lẫn với nhau và để lại những khe hở chứa không khí và nước. Vì vậy, đất là hệ được cấu thành gồm ba trạng thái : Vật thể rắn, nước và khí. Những tính chất đó của đất đã quyết định mức độ sử dụng chất dinh dưỡng của cây và các động vật đất. Mặt khác, về sinh thái học và lịch sử, thì các tính chất đó đã làm cho đất trở thành môi trường sinh sống trung gian, nơi mà sinh vật chuyển từ đời sống ở nước lên đời sống ở cạn. Ngoài ra, đối với động vật nói chung và côn trùng nói riêng, đất còn có vai trò quan trọng khác là làm giá thể cho sự vận động của các loài ở cạn.

Do những tính chất quan trọng kể trên, trong môi trường đất có khu hệ sinh vật vô cùng phong phú, đa dạng cả về thành phần loài và cả về số lượng. Ví dụ, số lượng côn trùng ở đất vùng ôn đới dao động từ 2070 con đến 5790 con trên $1m^2$; Ở vùng nhiệt đới, số lượng côn trùng trong đất rừng mưa nhiệt đới : 2870- 3570 con/ m^2 .

- Dựa theo đặc điểm sinh thái - có thể chia sinh vật đất thành các nhóm chính sau đây :

+ Sinh vật đất cố định (Geobiont) gồm các sinh vật thường xuyên sống ở trong đất. Ví dụ, các loài côn trùng thấp như *Colembola*, phần lớn là các loài mối (*Isoptera*).

+ Sinh vật có từng pha sống ở trong đất (Geophyl) : Gồm các sinh vật mà trong quá trình phát triển của mình có pha nào đó sống ở đất. Thuộc vào nhóm này có thể kể nhiều loài gián đất, cánh cứng ở đất, cào cào, châu chấu, sâu xám v.v...

+ Sinh vật ở đất tạm thời (Geocen) ; gồm các loài chỉ lai vãng tạm thời trong đất hoặc trên mặt đất, ví dụ như bọ xít, nhiều loài cánh cứng v.v...

- Việc phân chia sinh vật đất như vậy, có thể xem là không đạt yêu cầu, vì chưa phản ánh được vai trò của sinh vật đất đối với quá trình trao đổi chất và tái tạo đất. Như vậy, có thể dựa theo chức năng để phân chia sinh vật đất thành hai nhóm chính :

+ Sinh vật đất hoạt động tích cực, gồm nhiều loài di chuyển, vận động nhiều và dinh dưỡng ở trong đất. Thuộc nhóm này có thể liệt kê : mối, bọ hung, bọ đất, nhiều loại ấu trùng côn trùng v.v...

+ Sinh vật đất kém hoạt động, gồm các loài sinh vật mà trong quá trình phát triển có pha kém hoạt động sống ở đất. Ví dụ, trứng và nhộng của côn trùng, hoặc dạng

trưởng thành của côn trùng sống qua trạng thái diapause, hoặc qua đông, qua hè ở trong đất.

- Ngoài ra, người ta còn phân chia các sinh vật đất dựa theo kích thước : vi sinh vật đất, sinh vật đất cỡ trung bình, sinh vật đất cỡ lớn.

Tính chất vật lý và hoá học của đất có vai trò quan trọng đối với đời sống của côn trùng đất. Về tính chất vật lý, có thể liệt kê là thành phần cơ học, cấu trúc và độ rần của đất, nhiệt độ, độ ẩm và độ thông khí v.v... Những tính chất này đã quy định thành phần loài của khu hệ côn trùng đất trong từng khu vực khí hậu, cũng như trong từng vùng đất với cơ chế canh tác, gieo trồng khác nhau.

Không khí ở đất thường bão hoà hơi nước, nên là điều kiện thuận lợi cho sinh sống và phát triển của các loài côn trùng ưa ẩm. Sự dao động của độ ẩm và nhiệt độ ở trong đất là nguyên nhân của nhịp điệu chuyển động thẳng đứng theo ngày đêm và theo mùa ở côn trùng.

+ Tính chất hoá học của đất được quy định do hàm lượng các chất vô cơ, hữu cơ hoà tan và thành phần ion của các chất hoà tan trong nước của đất. Vì vậy, sự thay đổi nồng độ của các muối do mưa, hoặc do khô hạn đã có ảnh hưởng làm thay đổi thành phần loài cũng như số lượng cá thể của từng loài côn trùng sống ở trong đất. Thành phần ion của các chất hoà tan quy định phản ứng axit, phản ứng trung tính hoặc kiềm của đất - độ pH. Từng loài côn trùng đất chỉ chống chịu được một giới hạn thay đổi pH nhất định.

+ Thành phần chất hữu cơ ở trong đất là thức ăn quan trọng đối với côn trùng ăn các chất hữu cơ phân giải.

Sống trong đất, nhiều loài côn trùng, như mối đã làm cho hàm lượng mùn, độ phì nhiêu của đất gia tăng. Mối tham gia tích cực trong quá trình phân huỷ các thảm lá mục của rừng nhiệt đới, đưa các chất hữu cơ đó về cho đất và góp phần làm cho thành phần vật lý của đất thay đổi. Mặt khác, về cơ học, sinh vật đất đặc biệt là vi sinh vật đã phân huỷ xác thực vật và xác động vật thành dạng thích hợp.

Sống ở trong đất, côn trùng có những cơ chế thích nghi với môi trường, thể hiện như cơ chế thoát hơi nước, phương thức vận động. Về mặt hình thái, thể hiện rõ rệt nhất là sự giảm bớt mức độ kitin hoá của vỏ cơ thể. Sự biến đổi hình dạng cơ thể thành thuôn, dẹt,... để chui lủn trong đất, sự hình thành thêm các bộ phận móc, mấu làm điểm tựa, sự biến đổi chân trước thành chân kiểu đào bới, hoặc tiêu giảm những cơ quan, bộ phận cơ thể mà đối với đời sống ở trong đất là không cần thiết.

6.2. SINH VẬT ĐẤT VÀ CHỨC NĂNG CỦA CHÚNG

Sự giảm đa dạng ở các hệ thống nông nghiệp so với các hệ tự nhiên, vẫn được xem như là điều kiện cần thiết để tăng sản lượng lương thực, thức ăn gia súc và cây nguyên liệu, cây công nghiệp. Các hoạt động thâm canh, trong đó sử dụng thuốc trừ sâu và canh tác thường xuyên làm ảnh hưởng đến thành phần quần xã sinh vật đất. Các quá trình sinh lý của đất (nhiệt độ, độ pH, tính ngậm nước) và các khu hệ vi sinh vật bị thay đổi khi sinh cảnh tự nhiên bị chuyển đổi thành đất sản xuất nông

10.06.86
10.01.87

ngiệp. Những thay đổi về tính chất thổ nhưỡng có thể được phản ánh qua quy luật phân bố và tính đa dạng của các sinh vật đất. Các sinh vật thích ứng được với các nhiễu loạn ở mức độ cao sẽ chiếm được ưu thế trong các quần xã nông nghiệp và vì vậy làm giảm sự phong phú và đa dạng của sinh vật đất.

Mối liên quan giữa từng nhóm sinh vật cụ thể với các hoạt động quản lý trong nông nghiệp được nghiên cứu đối với từng trường hợp để có thể xác định mức độ đa dạng sinh học mong đợi. Với các hệ sinh thái nông nghiệp hay tự nhiên hiện nay vẫn chưa xác định được toàn bộ tính đa dạng của các quần xã sinh vật đất. Ngay cả mối quan hệ giữa đa dạng sinh học và chức năng hệ sinh thái đất cũng chưa được hiểu một cách đầy đủ. Về mặt lý thuyết, sự hiểu biết này có thể giúp tạo ra và duy trì những điều kiện phát huy tối ưu hiệu quả có lợi cho các sinh vật đất. Nhưng trên thực tế, khó có thể đạt được điều kiện lý tưởng do trở ngại của chính những các hoạt động sản xuất nông nghiệp.

Chúng ta chưa có đầy đủ kiến thức để xác định xem cái gì là cần thiết, còn cái gì thì không, có khả năng hay chỉ là kỳ vọng đưa tính đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái tự nhiên vào các hệ sinh thái nông nghiệp.

Trong phần này, chúng ta sẽ xem xét tính đa dạng và một số chức năng của sinh vật đất trong các hệ sinh thái nông nghiệp (bảng 6.1). Hầu hết nghiên cứu về khu hệ sinh vật đất (biota) đều tập trung vào các hệ sinh thái rừng, đồng cỏ là những nơi ít được đầu tư thâm canh hơn các hệ nông nghiệp. Các nhà sinh thái học chú ý nhiều đến vi sinh vật và sinh vật đất trong vai trò chức năng của hệ sinh thái, trong khi đó các nhà nông học lại chỉ chú ý đến vai trò của chúng ở chức năng cố định đạm hoặc vai trò là sâu bệnh hại của cây trồng như giun tròn thực vật. Sự hiểu biết của chúng ta về vai trò của các sinh vật đất trong các hệ nông nghiệp ngày càng tăng, nhưng cần phải có thêm nhiều nghiên cứu nữa về tầm quan trọng của chúng đối với sản xuất nông nghiệp. Sinh vật đất có mặt hầu hết trong các bậc dinh dưỡng của chuỗi thức ăn trong đất và tác động trực tiếp lên năng suất sơ cấp thông qua hệ rễ, và gián tiếp thông qua quá trình phân hủy và khoáng hóa dinh dưỡng mà chúng góp phần vào đó. Những nghiên cứu cụ thể về sinh học của sinh vật đất và mối quan hệ của chúng tới cấu trúc đất và chức năng sinh thái được đề cập đến trong nhiều tài liệu.

BẢNG 6.1. Kích thước và mức độ phong phú của các sinh vật cư trú trong đất

Lớp	Ví dụ	Sinh khối (g/m ²)	Chiều dài (mm)	Số lượng loài (trên m ²)
Vi sinh vật	Vi khuẩn, nấm, tảo, xạ khuẩn	1 - 100		106 - 1012
Động vật nhỏ	Động vật nguyên sinh	1,5 - 6,0	0,005 - 0,2	106 - 1012
Động vật cỡ trung bình	Giun tròn, ve bét, bọ đuôi bết	0,01 - 10	0,2 - 10	102 - 107
Động vật đất cỡ lớn	Côn trùng	0,1 - 2,5	10 - 20	102 - 105
Động vật đất cỡ đại	Giun đất	10 - 40	20	0 - 103

(Nguồn: Gilyarov A. 1982 ; Vũ Quang Mạnh, 1995.)

6.2.1. Nơi sống của các nhóm động vật đất

Không giống như các động vật đất rất lớn (giun đất, mối, kiến, một số ấu trùng côn trùng), sinh vật đất cỡ trung bình thường không có khả năng làm biến đổi cấu trúc của đất. Vì vậy chúng phải sử dụng những khe, lỗ trống để có thể di chuyển được trong lòng đất. Khoảng không gian có thể dùng làm nơi cư trú chiếm phần nhỏ trong toàn bộ không gian lỗ trống (các khoảng trống có kích thước vừa đủ và thoáng khí là điều kiện cho sinh vật đất trung bình sinh sống). Thành phần quần xã sinh vật đất trung bình ngày càng bị lấn át bởi các sinh vật đất nhỏ hơn, khi không gian của các lỗ trống bị giảm đi. Trong các lỗ trống làm nơi cư trú, hoạt động của vi sinh vật và sinh vật đất trung bình đều bị ảnh hưởng bởi cân bằng giữa nước và không khí. Hoạt động của vi sinh vật yếm khí diễn ra cao nhất khi 60% không gian lỗ trống bị ngập nước. Sự ngập tràn nước hay khô cạn đều có hại cho các quần xã động vật đất, vì chúng gây ra sự yếm khí hay mất nước.

Số lượng và sự đa dạng của sinh vật đất trung bình đạt mức cao nhất khi nhiều không gian trống, chất hữu cơ và các tầng cấu trúc được tạo ra. Hầu hết các hoạt động sinh học diễn ra trong lớp đất phủ dày 20cm tương ứng với lớp “đất canh tác” trong nông nghiệp. Nơi nào đất không được canh tác thì ở lớp đất phủ dày 5cm sẽ chứa nhiều sinh vật đất trung bình hơn so với các tầng đất sâu hơn. Tầng hữu cơ (O) là vùng tập trung các vật chất thực vật (tỷ lệ N :C cao) và các tàn dư của động vật (tỷ lệ N :C thấp). Tầng hoạt hóa men (F hay O₁) chứa các mảnh tàn dư động vật, thực vật bị phân hủy cùng với các sợi nấm và xạ khuẩn. Tầng mùn (H hay O₂) chứa các sản phẩm vô định hình của quá trình phân hủy từ nguồn vật chất không còn nhận dạng được. Cuối cùng, các vật chất hữu cơ từ các tầng này tích tụ vào phần diện dưới dạng các chất khoáng. Vì ở các hệ canh tác nông nghiệp thường thiếu tầng hữu cơ điển hình trên bề mặt, nên có thể suy ra rằng, sự đa dạng của khu hệ sinh vật đất ở đó sẽ thấp hơn so với vùng đất không canh tác.

Cây trồng có ảnh hưởng trực tiếp tới khu hệ sinh vật đất thông qua các vật chất hữu cơ do chúng tạo ra trong lớp đất bề mặt và các lớp dưới, hoặc gián tiếp thông qua tác động cơ học của quá trình cải tạo đất, bảo vệ đất, hút chất dinh dưỡng và nước. Năng lượng và dinh dưỡng mà cây trồng lấy được sau đó trở thành mùn, là nguồn cơ bản trong mạng lưới thức ăn phức tạp của sinh vật đất. Rễ cây cũng chứa các axit amin và đường là nguồn thức ăn cho các vi sinh vật. Động vật đất trung bình thường tăng cường không gian và độ xốp để có thể mở rộng phạm vi phân bố với các nguồn thức ăn ưa thích, như rễ cây và các mảnh hữu cơ.

6.2.2. Sinh học và sinh thái học của động vật đất

Động vật đất trung bình thường được xếp loại theo tập tính dinh dưỡng hẹp thực. Tuy nhiên, cần nhấn mạnh rằng, nhiều sinh vật đất ít nhất cũng có khả năng biến đổi tập tính dinh dưỡng và có thể được xếp vào các nhóm dinh dưỡng khác. Như vậy, nhóm sinh vật ăn tạp trong đất có lẽ còn nhiều hơn con số phỏng đoán trước đây. Chúng ta sẽ tập trung vào nhóm giun tròn, bọ đuôi bặt và nhóm ve vét, vì chúng chiếm ưu thế về số lượng, sinh khối và số loài.

Giun tròn có số lượng cá thể (6.10^4 đến 9.10^6 cá thể/m²), có kích thước nhỏ 3-4mm ; vòng đời ngắn (vài ngày đến vài tuần) cho phép chúng ứng phó trước những thay đổi về nguồn thức ăn. So với các sinh vật đất khác, nhóm giun tròn có thể được xác định dễ dàng trước tiên bởi cấu trúc hình thái đi kèm các kiểu dinh dưỡng khác nhau. Chúng có thể ăn rễ thực vật, vi khuẩn, nấm, tảo hay ăn thịt các giun tròn khác. Ve bét và Bộ đuôi bét chiếm tới 95% tổng số loài chân đốt nhỏ sống trong đất.

Ve, bét đất có mặt chủ yếu ở 3 bộ phụ của bộ *Oribatida*, có nhóm ưu thế về số lượng ở tầng hữu cơ trong đất. Bộ phụ *Mesostigmata* tương đối lớn và hoạt động mạnh. Bộ phụ *Prostigmata* là nhóm phân loại phức tạp. Các loài thuộc bộ phụ này phần lớn có tập tính dị dưỡng so với các bộ phụ khác. Chúng hầu hết là những loài bắt mồi và dinh dưỡng trên nấm.

Bộ đuôi bét *Collembola* có số lượng rất phong phú và phân bố rộng. Chúng có khả năng trao đổi chất, dinh dưỡng và sinh sản tương đối cao. Phân loại theo chức năng của nhóm này có thể dựa trên thành phần thức ăn trong ruột hoặc hình thái kiểu miệng thích ứng với từng dạng tập tính dinh dưỡng. Vì hầu hết các loài thuộc nhóm này dinh dưỡng trên thực vật bị phân hủy và các vi thực vật hội sinh, sự phân bố bào tử và thể quả của nấm hoại sinh có thể là một yếu tố chính ảnh hưởng đến sự phân bố của Bộ đuôi bét.

Các nhóm chân đốt khác phổ biến trong đất là Bộ cạp giả *Pseudoscorpions*, *Symphyla*, *Pauropoda*, *Protura*, *Diplura* và ấu trùng côn trùng biến thái hoàn toàn. Kiến và mối cũng có thể có nhiều, tuy nhiên những loài chân đốt lớn này không được xem xét ở đây.

6.2.2.1. Các loài ăn thực vật

Loài giun tròn ăn thực vật có thể trở nên phong phú trong các hệ sinh thái nông nghiệp. Chúng có thể gây hại ảnh hưởng đến năng suất sơ cấp thông qua quá trình hút nước và dinh dưỡng ở rễ cây. Những thay đổi này là do sự thay đổi ở hình thái của rễ. Đối với nhiều cây trồng nông nghiệp, có thể thấy được mối quan hệ tiêu cực giữa sản lượng cây trồng với số loài Giun tròn ăn thực vật như *Meloidogyne*, *Heterodera* và *Pratylenchus* spp. Tuy nhiên khi xem xét toàn bộ quần xã Giun tròn ở hệ sinh thái đồng cỏ, kể cả Giun tròn sống tự do, có thể thấy được mối quan hệ tích cực giữa năng suất sinh khối của thực vật với toàn bộ số loài giun tròn. Mối quan hệ này là thước đo sản lượng cây trồng khi thu hoạch sinh khối rễ hoặc cỏ khô. Có thể thấy mối quan hệ tiêu cực giữa toàn bộ quần thể loài giun tròn với năng suất cây ở các cánh rừng nhiệt đới. Mối quan hệ giữa các quần xã giun tròn ở đất với sản lượng cây trồng còn cần phải được tiếp tục nghiên cứu.

Các loài chân đốt nhỏ hiếm khi làm hại cây trồng. Tuy nhiên, động vật đất trung bình có thể trở thành loài gây hại khi nguồn thức ăn ưa thích của chúng không còn. Một số loài bộ đuôi bét như *Aminthuridae* và *Onychyuridae* có thể ăn rễ, ví dụ cây củ cải đường có thể bị ăn mất rễ là do loài *Onychyrus* spp. Bộ đuôi bét chà xát cơ thể ráp cứng của nó lên rễ cây. Tuy nhiên tổn thương ở rễ sẽ giảm nếu có mặt

các loài cỏ, cùng các dạng chất hữu cơ với lượng nhất định làm nguồn thức ăn ưa thích cho chúng. Một số nhóm ve, bét đất ăn trên các vật chất mùn gốc thực vật. Thường thì khi tăng cường tính đa dạng thực vật, số lượng và chất lượng chất hữu cơ trong đất được tăng lên thì hệ động vật đất trung bình có thể đem lại nhiều lợi ích.

6.2.2.2. Các loài sinh vật đất ăn vi sinh vật

Các loài động vật đất trung bình ăn vi sinh vật, ăn nấm (*Mycorrhiza*), tảo, địa y và vi khuẩn bằng việc tách chúng ra khỏi khối vật chất phân hủy hoặc các mô đất. Nói chung, các loài giun tròn ăn vi khuẩn như *Cephalobidae* và *Rhabditidae* có nhiều trong các hệ sinh thái nông nghiệp. Động vật đất trung bình ăn vi khuẩn làm thay đổi nguồn dinh dưỡng thông qua việc tăng cường sinh trưởng và hoạt động, tạo thêm nguồn chất dinh dưỡng cho vi sinh vật.

Nói chung, nấm chiếm ưu thế trong các nguồn thức ăn của các loài chân đốt nhỏ. Các loài bọ đuôi bật ưa thích các nguồn thức ăn được giữ lại, ngay cả sau khi các vật chất ấy đã được chuyển qua tuyến tiêu hóa của các loài động vật khác. Ví dụ, loài bọ đuôi bật *Proisotoma minuta* và *O. encarpatus* dinh dưỡng trên nấm gây bệnh thực vật, *Rhizoctonia solani* gây bệnh trên cây bông non. Các loài bọ này thích ăn nấm gây bệnh ở đất hơn so với các loài nấm được dùng trong phòng trừ sinh học : *Laetisaria arvalis*, *Trichoderma harzianum* và *Glyocladium verens*. Thêm nữa, các loài bọ này có thể phân biệt và ăn chọn lọc các loài nấm gây bệnh thối rễ khác.

Hầu hết các loài ve, bét *Oribatida* là các loài ăn vi sinh vật, ví dụ *Mesostigmata*... Mặc dù nhiều loài chân đốt nhỏ là loài ăn thịt các loài động vật nhỏ, nhưng có thể thay đổi tập tính dinh dưỡng khi nguồn thức ăn bị thiếu hụt.

6.2.2.3. Các loài sinh vật đất ăn thịt

Các loài sinh vật đất ăn thịt bổ sung thêm một mắt xích trong mạng thức ăn thông qua dinh dưỡng đa thực. Các loài giun tròn ăn thịt như *Dorylaridae* chỉ chiếm một phần nhỏ trong số các loài giun tròn ở các hệ sinh thái nông nghiệp. Chúng có thể ăn tảo, vi khuẩn, nấm và các loài giun tròn khác. Bọ đuôi bật thường là những loài ăn vi sinh vật, nhưng cũng có thể là các sinh vật bắt mồi không bắt buộc của giun tròn. Ve, bét thường ăn thịt các sinh vật nhỏ nhưng cũng có thể thấy chúng ăn các chất hữu cơ phân huỷ như các loài thuộc họ *Nothridae*, *Camisiidae*... ; một số loài ăn phân và xác chết côn trùng, có thể gặp ở các họ *Euphthyracaridae*, *Phthyracaridae*, *Galumnidae* và *Oppiidae*.

6.2.2.4. Các loài sinh vật đất bắt mồi

Động vật đất trung bình có thể là vật bắt mồi hoặc là vật mồi cho các loài ve ăn thịt và các động vật bắt mồi khác như bọ rùa, rết, nhện, giòi. Giun tròn bắt mồi ăn tất cả các giun tròn ở nhóm dinh dưỡng khác, chỉ chiếm phần nhỏ trong toàn bộ

nhóm giun tròn trong các hệ sinh thái nông nghiệp. Giun tròn bắt mồi và giun tròn ký sinh trên côn trùng trong đất có thể ảnh hưởng đến các quần thể vật mồi.

Các loài chân đốt nhỏ ở đất có thể là các vật bắt mồi quan trọng của tất cả các loài chân đốt nhỏ khác (ví dụ *Protura*, *Pauropoda*, *Enchytraeida*), kể cả trứng của chúng và các loài giun tròn. Các loài chân đốt ăn trứng côn trùng trong các hệ sinh thái nông nghiệp có thể góp phần hạn chế số lượng sâu hại. Một số nhà nghiên cứu đã phát hiện được có loài ve bét *Tyrophagus putrescentiae* là vật ăn trứng sâu hại rễ ngô *Diabrotica undecimpunctata howardi*. Ước tính hoạt động bắt mồi của ve bét đã làm giảm 20% số lượng sâu hại rễ ngô và 63% số lượng sâu sau khi bón phân. Vai trò bắt mồi của ve bét đối với các loài giun tròn hại rễ cây có thể rất quan trọng trong một số điều kiện. Ví dụ, một cá thể trưởng thành của ve bét *Mesotigmatidae* (*Lasioseius scapulatus*) có thể ăn khoảng 20.000 cá thể loài giun tròn *Aphelenchus avenae* trên đĩa thạch trong vòng 10 ngày. Các loài bọ đuôi bật cũng có thể tiêu thụ một số lượng lớn các loài giun tròn ký sinh ở côn trùng và được sử dụng như một tác nhân trong biện pháp sinh học phòng trừ sâu hại.

6.2.3. Các quá trình của hệ sinh thái đất

Động vật đất trung bình và vi sinh vật tham gia trực tiếp vào các quá trình của hệ sinh thái như phân hủy, tuần hoàn dinh dưỡng thông qua con đường tương tác lẫn nhau vô cùng phức tạp.

Vi khuẩn, xạ khuẩn, nấm, tảo và động vật nguyên sinh là những sinh vật hoại sinh sơ cấp trên các vật chất hữu cơ. Các loài vi sinh vật này tham gia trực tiếp vào quá trình tạo mùn, chu chuyển dinh dưỡng và năng lượng, cố định nitơ. Các hoạt động trao đổi chất trong đất và tạo ra các cơ chất hóa học phức tạp làm cho đất có độ màu mỡ cao hơn.

Động vật đất trung bình ăn vi sinh vật, tác động đến sự sinh trưởng các hoạt động trao đổi chất của các vi sinh vật khác, làm thay đổi quần xã vi sinh vật, vì vậy điều hòa tốc độ phân hủy và quá trình khoáng hóa, cố định nitơ. Giun tròn ăn vi khuẩn và nấm trên các chất hữu cơ. Các loài giun tròn có gai giáp miệng ăn dịch tế bào bằng cách chích qua vách tế bào rễ thực vật hoặc sợi nấm. Các loài khác không có gai miệng thì ăn loại thức ăn khác như vi khuẩn và tảo nhỏ. Chân đốt nhỏ làm vụn chất mùn và tăng cường bề mặt, ví dụ Bọ đuôi bật và Ve bét có thể làm tăng cường hoạt động của vi sinh vật, tăng cường phân hủy và làm vật trung gian cho các quá trình vận chuyển vật chất vào trong đất. Ngay cả khi chúng không làm thay đổi cấu trúc vật chất đã tiêu thụ thì chúng cũng làm vụn, làm ẩm những vật chất đó tạo điều kiện dễ dàng cho các vi sinh vật khác hoạt động.

Rõ ràng rằng, cây trồng được lợi nhờ sinh vật đất trung bình thông qua quá trình khoáng hóa, cố định nitơ. Sinh khối và hàm lượng nitơ của mầm thực vật trồng trong điều kiện có động vật và giun tròn lớn hơn so với khi không có. Động vật đất góp khoảng 30% vào quá trình khoáng hóa, cố định nitơ trong đất ở các hệ sinh

thái tự nhiên và nông nghiệp. Trong đấy có khoảng 83% chất khoáng và nitơ do có sự tham gia đóng góp của động vật đất. Giun tròn cũng thải cặn bã chứa nitơ, hầu hết dưới dạng ion NH_3^+ . Bọ đuôi bệt thải ra muối nitrat với hàm lượng gấp 40 lần so với hàm lượng có trong thức ăn của chúng. Ngoài ra, các loài bọ đuôi bệt kích thích lớn tăng cường khoáng hóa bằng cách dinh dưỡng chọn lọc trên nấm, trong khi đó các loài nhỏ hơn thì đóng góp vào sự tạo mùn bằng cách gom nhặt không chọn lọc và nhào trộn các mảnh vụn hữu cơ và khoáng chất của đất với nhau. Khu hệ vi động vật đất đã tạo thành một bể chứa dinh dưỡng. Khi chúng chết, chất dinh dưỡng nằm trong mô tế bào của chúng được khoáng hóa và sau đó được cây hấp thụ.

Động vật đất mang vi khuẩn, nấm và nguyên sinh động vật qua các vùng đất, vì vậy làm tăng cường vi sinh vật trên vật chất hữu cơ. Ví dụ, bọ đuôi bệt và giòi chuyển nấm gây bệnh thối rễ, nấm ký sinh côn trùng (*Beauveria* spp, *Metarizium* spp, *Paecilomyces* spp) và các loài gây bệnh hại côn trùng không bắt buộc thuộc dòng *Asspegillus* và *Fusarrium* spp. Nghiên cứu trong phòng thí nghiệm cho thấy bọ đuôi bệt và ve bét có thể vận chuyển bào tử của nấm ký sinh côn trùng *M. anisoplyae*. Tác động của nấm ký sinh côn trùng lên các quần thể sâu hại chưa được nghiên cứu đầy đủ.

6.2.4. Nhiều loạn nông nghiệp

Nhiều loạn có thể trực tiếp làm thay đổi tính đa dạng của hệ sinh thái thông qua ảnh hưởng của nó đến sự tồn tại của các cá thể hoặc gián tiếp thông qua thay đổi nguồn tài nguyên. Đôi khi, mức độ đa dạng phản ánh kết quả của nhiều loạn do ô nhiễm hoặc ức chế. Ví dụ, đa dạng loài các quần xã động vật nhỏ không tương sống trong những khu vực bị ô nhiễm hoặc nhiều loạn, sẽ thấp hơn so với những khu vực không bị ô nhiễm hoặc nhiều loạn. Sự ô nhiễm làm giảm đi các loài mẫn cảm, suy yếu sức cạnh tranh, còn các loài có khả năng chống chịu sẽ tồn tại.

Tình trạng diễn thế của quần xã sinh vật đất cũng có thể phản ánh lịch sử nhiều loạn. Diễn thế ở các cánh đồng trồng cây nông nghiệp khởi đầu với việc đất bị làm cho nghèo kiệt, những cánh đồng này có vai trò như một hòn đảo thu hút hàng loạt các sinh vật đến sinh sống. Trước tiên, các loài cơ hội như vi khuẩn và các loài bắt mồi của chúng đến chiếm cứ. Rồi sau đó đến lượt nấm và loài ăn nấm. Các loài chân đốt nhỏ như bọ đuôi bệt, ve bét và giòi có thể chiếm cứ các khu đất gần như trống trải và tăng nhanh về mật độ quần thể. Loài chân đốt nhỏ bắt mồi có số lượng cao nhất, còn đối với ve bét và giun tròn ăn thịt, được hình thành muộn hơn và có thể có chức năng như các loài ăn thịt chủ chốt trong lưới thức ăn của quần xã khác. Gia nhập sau cùng vào quần xã sinh vật đất là các loài động vật không tương sống cỡ lớn như giun đất, đa túc, ốc sên, rết, bọ đất và hổ trùng.

Diễn thế có thể bị gián đoạn ở những giai đoạn khác nhau do các hoạt động nông nghiệp như trồng trọt, sử dụng phân bón và thuốc trừ sâu. Những gián đoạn này làm giảm tính đa dạng và kìm hãm sự “hoàn thành” diễn thế. Chỉ số “hoàn thành” này dựa trên các nguyên tắc của diễn thế và tính nhạy cảm tương đối của các nhóm

giun tròn khác nhau phản ứng trước những tác động ức chế, hoặc gián đoạn của quá trình diễn thế. Những chỉ số biểu thị các mối liên kết trong các quần xã sinh vật như chỉ số “hoàn thành” ít biến đổi hơn các chỉ số của mỗi nhóm chức năng hay nhóm phân loại. Do vậy, các chỉ số đó là những thước đo điều kiện sinh thái đáng tin cậy hơn.

6.2.5. Kết cấu và độ chặt của đất

Kết cấu đất có thể gây cản trở về mặt cơ học lên khả năng phân giải của vi sinh vật và của các động vật khác đối với quá trình khoáng hoá cacbon và nitơ. Quá trình khoáng hoá cacbon và nitơ ở các loại đất có kết cấu thô thường diễn ra nhanh hơn ở các loại đất có kết cấu mịn hơn. Ở đất sét, chất hữu cơ được bảo vệ về mặt cơ học trước sự tấn công của các động vật hoại sinh do nó được chứa trong các lỗ hổng rất nhỏ. Ở đất cát, chất hữu cơ được bảo vệ bởi chính nó kết hợp với các hạt đất sét. Thông thường số lượng giun tròn và các động vật chân đốt nhỏ trong đất sét ít hơn so với trong đất cát hoặc đất than bùn. Các loài động vật không xương sống ưa đất mịn như bọ đuôi bặt trong họ *Onychyuridae* và ve giáp *Mesostigmatidae*; còn loài *Rhodaca rusroseus* rất hiếm khi thấy trong đất sét.

- Động vật đất trung bình bị bất lợi bởi độ chặt của đất. Độ chặt sẽ làm giảm các khe hở của đất và kéo theo đó là sự suy giảm về sinh khối cacbon của vi sinh vật và mật độ của nhóm bọ đuôi bặt. Bọ đuôi bặt tránh các khe đất hẹp để bảo vệ bề mặt ráp của chúng không bị tổn hại. Độ nén chặt làm giảm từ 30% đến 60% mật độ bọ đuôi bặt và các loài rệp bặt mối so với mật độ tương ứng của chúng ở các loại đất không bị nén chặt. Độ chặt đất cũng làm giảm số lượng loài.

6.2.6. Canh tác

Canh tác gây ảnh hưởng đến chu trình địa - sinh - hoá do nó sắp xếp lại các hạt đất về mặt cơ học và làm thay đổi sự phân bố kích thước các lỗ hổng, các hình thức lọc khí và nước cũng như trao đổi khí. Việc làm đất để trồng trọt sẽ phá vỡ sự liên kết của đất, bịt kín các khe hở và lỗ hổng làm bề mặt đất khô nhanh. Động vật đất trở nên thưa thớt ở các tầng đất mặt canh tác do độ ẩm bị thay đổi trên diện rộng và mạng lưới lỗ hổng ban đầu trong tầng đất này bị phá hủy. Những thay đổi có tính cơ học trong tầng đất mặt này có thể kéo dài trong nhiều năm sau khi không còn canh tác.

Đất được quản lý theo kiểu truyền thống - giảm xới xáo đất, có những đặc tính sinh học và chức năng riêng biệt. Phủ rơm rạ lên các luống đất đã cày ngoài đồng là cách quản lý làm đất theo kiểu truyền thống. Dưới những điều kiện thuận lợi do kiểu canh tác này tạo ra, những sinh vật có vòng đời ngắn, kích thước nhỏ, di chuyển nhanh và có tập tính chuyên hóa dinh dưỡng sẽ phát triển. Ở những loại đất này, vi khuẩn và những loài sinh vật ăn nấm như giun tròn, ve bét và bọ cánh cứng chiếm ưu thế và được xem như những loài thuộc giai đoạn diễn thế sớm. Số lượng ve giáp giảm đi trong khi các nhóm khác như ve bét miệng trước và bọ đuôi bặt chống chịu được nhưng không có điều kiện thuận lợi để phát triển. Tuy nhiên, quần xã ve

bét miệng trước trong đất canh tác cũng có thể đa dạng hơn gồm các nhóm ăn giun tròn và nấm. Nhiều loài chân đốt nhỏ trong các hệ thống canh tác liên tục có tập tính ăn tạp.

Với canh tác bảo tồn, tức là không làm đất, có thể làm cho tính đa dạng sinh học cao hơn so với canh tác theo kiểu truyền thống. Tuy nhiên, trong một số trường hợp canh tác bảo tồn cũng không làm phát triển các loài chân đốt nhỏ nhiều hơn canh tác theo kiểu truyền thống, trừ khi bị hạn hán. Tuy nhiên, rất nhiều nghiên cứu so sánh ảnh hưởng của việc làm đất chỉ là những nghiên cứu ngắn hạn. Kiểu canh tác cày, bừa, xáo xới đất để lại các phần thừa của cây trồng từ vụ trước trên mặt đất hoặc phủ rơm rạ cũng như các tấm phủ chuyên dụng sẽ làm thay đổi các tính chất lý học và hoá học của đất. Vì những phần cây trồng bỏ lại hoặc lớp phủ có tác dụng giữ độ ẩm, làm giảm sự thay đổi nhiệt độ và liên tục tạo lớp nền cho các loại nấm phát triển. Sự phong phú của các loài nấm tăng lên có thể là do nấm có khả năng vận chuyển chất dinh dưỡng từ đất vào trong lớp rơm rạ trên bề mặt, do sức chống chịu của chúng trong điều kiện pH thấp hơn, do nước tiềm ẩn sẵn có trong lớp rơm rạ trên bề mặt và do chúng có khả năng thâm nhập, cũng như sử dụng các mảnh vụn hữu cơ phân hủy. Độ phong phú tương đối của nấm và các loài khác như giun tròn và nhiều nhóm động vật chân đốt nhỏ (ví dụ như ve bét) ở hệ canh tác không làm đất thể hiện một diễn thế “chín muồi” hơn so với nơi chỉ có vi sinh vật chiếm ưu thế. Các loài chân đốt nhỏ ăn nấm có thể kích thích vi sinh vật phát triển, tăng cường sự phân hủy và cố định các chất dinh dưỡng.

6.2.7. Bón phân

Bón phân có thể ảnh hưởng đến sự phong phú của quần thể hoặc quần xã các động vật đất trung bình ở trong đất. Bản chất của sự tác động là do các yếu tố như chất lượng hoặc số lượng phân bón. Do đó, việc bón phân có thể ảnh hưởng trực tiếp hoặc gián tiếp đến độ phong phú và sự đa dạng của động vật đất trung bình. Những sự thay đổi trong cấu trúc quần xã đến lượt nó lại tác động lên chức năng của hệ sinh thái.

Chất dinh dưỡng bón cho đất nông nghiệp có thể có nguồn gốc từ nhiên liệu hoá thạch hoặc các chất thải có nguồn gốc từ thực vật và động vật. Chất dinh dưỡng sẵn có ở cả 2 dạng, nhưng trong phân bón hữu cơ có chứa cả vi sinh vật và các nguồn thức ăn của chúng. Bón phân khoáng vô cơ sẽ làm suy giảm các quần thể ve giáp và bọ cánh cứng, các loài giun tròn ăn rễ cây, ăn nấm, ăn tạp và ăn thịt. Số lượng giun tròn ăn rễ cây có thể tăng lên khi tăng lượng phân đạm. Quần thể bọ nhậy và các loài giun tròn ăn vi khuẩn sẽ tăng lên khi bón phân khoáng, nhưng còn tăng nhiều hơn nếu bón thêm phân chuồng vì có chứa các vi sinh vật và chất hữu cơ. Tuy nhiên, trong đất lán biển làm nông nghiệp, độ phong phú và sinh khối của giun tròn, ve bét, bọ đuôi bẹt ở các cánh đồng bón phân chuồng, phân xanh lại tương tự như ở các cánh đồng phủ rơm rạ và bón phân tổng hợp.

Động vật đất trung bình tập trung xung quanh khối phân xanh và các cành, quả hay vỏ cây rơi rụng. Quần thể giun tròn ăn nấm, trùng bánh xe, bọ đuôi bật và đôi khi cả ve bét cũng như động vật đất cỡ trung bình tăng lên khi bón phân xanh. Một số tác giả đã nghiên cứu ảnh hưởng của bảy loại phân bón hữu cơ lên khu hệ động vật đất cỡ nhỏ ở các cánh đồng trồng cỏ. Sự phản ứng của quần thể động vật chân đốt nhỏ với các thí nghiệm khác nhau biến đổi tùy theo ngày lấy mẫu, thể hiện các mối tương tác vô cùng phức tạp diễn ra trong đất. Phân gia cầm, phân bò, phân ủ nhờ giun đất, chất cặn bã bùn bã ở đô thị, phân xanh cây dâu tằm, hoặc rơm, nếu đem bón cho đất sẽ cung cấp thêm được 4% chất hữu cơ. Rơm là chất liệu bón duy nhất không làm suy giảm quần thể ve bét, ở những lô thí nghiệm bón bằng bùn đặc từ ao hồ trong các đô thị thấy có ít ve bét hơn so với không bón bùn đặc.

Có thể thay đổi chất lượng rác thải động vật và thực vật bằng cách ủ lôt. Ví dụ, bón phân ủ hoai từ hổ xí hai ngăn có thể làm tăng khả năng kìm hãm các sinh vật gây bệnh cho thực vật thông qua việc tăng cường tác dụng của các tác nhân kiểm soát sinh học. Loại nấm gây bệnh cho thực vật *Rhizoctonia solani* có thể gây ra bệnh làm khô đất khi bón phân tươi hoặc chưa ủ với hàm lượng xenlulo cao. Tuy nhiên, trong phân trộn đã ủ hoai, xenlulo bị phân hủy và nấm kiểm soát sinh học *Trichoderma* có thể ký sinh lên sinh vật gây bệnh một cách có hiệu quả và do đó hạn chế được bệnh.

Một liều lượng lớn phân khoáng hoặc phân xanh có thể làm tổn hại cho động vật đất trung bình do chứa độc tính (ví dụ như amoniac), hoặc do áp lực thẩm lọc cao gây ra bởi muối. Đặc tính không thấm của amoniac có thể ảnh hưởng bất lợi cho động vật không xương sống trong đất. Ảnh hưởng độc tố tiềm ẩn có thể hạn chế bằng cách bón phân xanh ủ với bùn đất. Tuy nhiên, sự tích tụ kim loại nặng trong bùn dùng làm phân bón có thể giết chết giun tròn ăn thịt và ăn tạp.

Bón phân gây ảnh hưởng lên vi thực vật, do đó tác động gián tiếp lên động vật đất trung bình do nguồn thức ăn của chúng bị thay đổi. Việc bổ sung nitơ có thể làm axit hoá đất và ngăn cản sự phát triển cũng như hoạt động của vi sinh vật. Nitơ cũng có thể ảnh hưởng đến chất lượng vi sinh vật - là nguồn thức ăn cho động vật đất trung bình. Booth và Anderson (1992) đã nuôi 2 loài nấm trong môi trường lỏng với 2, 20, 200 hoặc 2000 ppm nitơ và đã phát hiện ra sự sinh sôi nảy nở nhanh chóng của bọ đuôi bật *Folsomia candida* nhờ ăn nấm. Sự sinh sôi nảy nở tăng lên cùng với sự gia tăng hàm lượng nitơ ở mức 200ppm, *F. candida* không thích ăn nấm với hàm lượng nitơ ít hơn hoặc nhiều hơn.

Ảnh hưởng của việc bón phân lên sự đa dạng và phong phú của các loài chân đốt nhỏ trong phạm vi các nhóm phân loại và những tác động kéo theo lên quá trình hoại sinh và khoáng hoá dinh dưỡng vẫn chưa được xác định rõ. Ví dụ, phân tổng hợp làm tăng tính đa dạng của giun tròn, nhưng phân xanh lại làm giảm tính đa dạng của chúng. Cơ chế này cho thấy sự khác nhau vẫn chưa được làm rõ. Ví dụ ở Thụy Điển, việc bón phân nitơ tổng hợp trên đất trồng lúa mạch xuân (*Hordeum*

distichum L.) đã làm thay đổi cấu trúc quần xã chứ không phải số lượng hay sinh khối của giun tròn, bọ đuôi bật và ve bét. Trong một môi trường cụ thể, sự tăng tính đa dạng của động vật chân đốt nhỏ tỷ lệ thuận với sự tăng năng suất của lá, rễ cây và của vi sinh vật, hoặc nguồn thức ăn thông qua con đường bón phân. Điều chưa rõ, là với mức độ phân giải nào thì các quần xã động vật đất sẽ có phản ứng trước những thay đổi về chức năng hệ sinh thái.

6.2.8. Thuốc trừ sâu

Thuốc trừ sâu là một cấu thành của canh tác hiện đại. Thuốc trừ sâu có thể xâm nhập vào đất bằng nhiều con đường : tưới, phun, theo nước mưa chảy tràn, di chuyển trong không khí cùng với bụi đất. Chất hữu cơ đóng vai trò chủ chốt trong việc kết hợp với thuốc trừ sâu ở trong đất. Các axit humic và fulvic tham gia hầu hết trong quá các phản ứng kết hợp đó. Thuốc trừ sâu, các chất phân giải trung gian của chúng có thể ở dạng đa phân tử hoặc kết hợp vào chất mùn bằng phản ứng enzym của vi sinh vật đất. Xông đất bằng các loại thuốc diệt sinh học nói chung như Methyl bromide làm suy giảm quần thể các vi sinh vật và gần như ức chế các loài giun tròn. Mặc dù có sự phục hồi, mật độ quần thể có thể không trở lại với đất xông ngay cả sau 5 tháng. Sự xâm nhập của các thuốc diệt sinh học làm đảo lộn tình trạng cải thiện của đất dẫn tới tình trạng nghèo thể gốc của đất mà chỉ có những sinh vật sơ cấp mới có khả năng cư trú. Tuy nhiên, trong vòng 60 tuần sau khi phun thuốc vào trong đất và bón phân, có thể thấy sự phát triển vượt trội của các loài ở giai đoạn diễn thế sớm, sau đó là các loài chuyên hóa hơn và các nhóm ở giai đoạn diễn thế muộn hơn.

Thuốc diệt côn trùng phổ rộng dùng để phòng trừ sâu hại thường có tính độc đối với các loài chân đốt ký sinh và bắt mồi. Một lần phun trên bề mặt bằng chlorpyrifos làm giảm quần thể các loài ve bét bắt mồi trong các thửa cỏ ở Kentucky trong 6 tuần và tương tự với isofenphos làm giảm quần thể ve giáp, bọ đuôi bật, nhóm nhiều chân (rết) và song túc trong 43 tuần.

Mật độ bọ đuôi bật ở trong đất được xử lý thấp hơn khi không xử lý, nhưng chỉ có phân bộ bọ đuôi bật *Athroleona* là bị ảnh hưởng, trong khi *Symphyleona* không bị ảnh hưởng mà còn xuất hiện nhiều hơn khi xử lý đất với aldicarb. Ve giáp *Mesostigmatida* không xuất hiện trong 2 tháng đầu sau khi xử lý và số lượng của chúng bị giảm trong vòng 6 tháng. Sau 3 - 4 năm, số lượng lại lập lại tương tự như khi không và có xử lý. Có tác giả nêu rằng, sự thay đổi thành phần loài đi kèm với xử lý aldicarb và được phân thành 3 nhóm phản ứng. Nhóm chân đốt nhỏ sống ở bề mặt ít bị ảnh hưởng hơn so với nhóm sống ở trong đất.

Các nhà nghiên cứu đã thử nghiệm tác dụng của atrazine lên sinh trưởng và sinh sản của bọ đuôi bật *Orchesella cincta*. Nồng độ gây chết (LC_{50}) của atrazine là vào khoảng 224mg trong thức ăn. Tỷ lệ chết và tần suất lột xác tăng cùng với hàm lượng tăng atrazine. Nồng độ không có tác dụng (NOEC) lên việc đẻ trứng của *O.cincta* là 40 mg. Số liệu phân tích ở 5 loài bọ đuôi bật cho thấy nồng độ 2,7mg/g có

tác dụng gây hại trên 5% động vật không xương sống ở đất, tương đương với tỷ lệ khuyến cáo áp dụng ngoài thực tế là 2,5mg/g. Tác dụng của 7 loại thuốc diệt cỏ lên các loài chân đốt nhỏ và quá trình phân hủy cũng đã được nghiên cứu. Đối với một số nhóm chân đốt nhỏ không thấy tác dụng của bất kỳ loại thuốc diệt cỏ nào, nhưng quá trình phân hủy diễn ra nhanh hơn khi có sử dụng thuốc diệt cỏ.

Nhìn chung, thuốc diệt cỏ thuộc loại axit phenoxyl axêtic không trực tiếp làm suy thoái hệ động vật đất bằng tác dụng độc tố của nó, nhưng lại gián tiếp thông qua việc làm suy giảm thảm thực vật và làm tăng thêm các chất hữu cơ vào trong đất. Thuốc diệt cỏ simazine thuộc loại triazine có tính độc đối với hầu hết động vật đất.

Các hợp chất diệt nấm như benomyl và dạng sản phẩm chuyển hóa của nó carbendazim có tác dụng tiêu cực đối với khu hệ sinh vật đất, thậm chí ở nồng độ thấp. Sử dụng thuốc diệt nấm captan cho đất ruộng làm giảm số lượng nấm hoại sinh và rệp ăn nấm so với nơi không xử lý thuốc.

Có nhiều yếu tố tác động đến tính đa dạng và chức năng trong các hệ sinh thái đất nông nghiệp. Khu hệ động vật đất ở những nơi trồng cây lâu năm có tính đa dạng và các quần xã thuộc loại diễn thế muộn cao hơn so với nơi trồng cây hàng năm. Rễ cây phát triển nhiều hơn và bền khi trồng cây lâu năm so với cây thường niên. Sự khác biệt giữa đất trồng cây lâu năm (ví dụ cỏ Đuôi trâu cao cây *Festuca pratensis* L.) và cây hàng năm (ví dụ Đại mạch) đối với cây lâu năm dưới ba tuổi không rõ ràng như đối với cây nhiều tuổi hơn.

Ở các cánh đồng trồng cây thường niên, tính đa dạng của động vật đất được tăng cường khi sử dụng các biện pháp quản lý như luân canh, đa canh, hỗn canh, luân canh tăng vụ, xen canh. Ví dụ, quần thể Ve bét *Oribatid* và *Prostigmatid*, bộ đuôi bật trong đất được luân canh lớn hơn so với không luân canh. Tuy nhiên, đa dạng quần xã giun tròn trong đất xen canh giữa bí ngô và dưa chuột với linh lăng hay cây chậm lông không lớn hơn so với trong hệ độc canh. Cần có nghiên cứu thêm để thấy được vai trò của đa dạng động vật đất ở các hệ canh tác không thuần nhất.

Các hệ thống nông nghiệp có tính phức tạp, hầu hết các nghiên cứu đã tập trung vào từng yếu tố đơn lẻ với nỗ lực là để tìm ra được các cơ chế chính yếu. Điều này không giúp chúng ta giải thích được các yếu tố sinh học và đa môi trường tương hỗ với nhau ra sao khi tác động lên chức năng đa dạng sinh học trong đất. Khi vấn đề giảm sử dụng vật tư dựa vào nguyên liệu hóa thạch ngày càng được quan tâm, thì việc dựa vào các quá trình và chu trình tự nhiên sẽ phải tăng lên. Chúng ta để cho đất phục vụ chúng ta nhưng không làm tổn hại lại nó. Cần có nhiều nghiên cứu hơn nữa để xác định tác động của các biện pháp quản lý đa dạng và quan hệ lẫn nhau lên đa dạng sinh học, chu trình dinh dưỡng, quần thể sâu hại, năng suất cây trồng. Từ đó có thể phát huy tối đa khả năng của chúng ta trong việc điều khiển sản xuất nông nghiệp, tối ưu hóa năng suất cây trồng, đồng thời tác động tích cực lên các sinh vật đất có ích và sự thể hiện chức năng của chúng.

Chương VII. CÁC YẾU TỐ SINH HỌC

Quan hệ trong loài, quan hệ khác loài cũng như quan hệ tương hỗ giữa côn trùng và thực vật là những yếu tố quan trọng đối với đời sống của côn trùng. Tổ hợp các quan hệ tương hỗ đó thường mang tính chất ảnh hưởng hai chiều và được gọi là các yếu tố sinh học. Trong các yếu tố sinh học thì dinh dưỡng là quan hệ tương hỗ quan trọng nhất. Sử dụng thức ăn là nhu cầu sinh lý nên đã tạo khả năng thích nghi đa dạng theo hướng sử dụng từng nguồn thức ăn. Là sinh vật dị dưỡng, côn trùng cần một số chất hữu cơ do các sinh vật khác tổng hợp nên. Vì vậy, thức ăn đã trở thành yếu tố sinh thái quan trọng và là điều kiện sinh sống không thể thiếu được.

7.1. SỰ CHUYÊN HOÁ THỨC ĂN - CHUYÊN HOÁ DINH DƯỠNG

Nguồn thức ăn của côn trùng rất đa dạng, có thể là động vật hoặc thực vật, có thể là các sản phẩm hoạt động sống của thực vật hoặc động vật. Sự thích nghi tiến hoá của loài và sự cạnh tranh khác loài đã tạo cho côn trùng khả năng rộng rãi trong việc lựa chọn và sử dụng các nguồn thức ăn đó. Sự chuyên hoá dinh dưỡng của các loài côn trùng đối với từng loại thức ăn là kết quả của các quá trình tiến hoá thích nghi lâu dài với môi trường sống.

Một số là côn trùng ăn thực vật (*phytophaga*), ví dụ các loài thuộc họ bọ ăn lá (*Chrysomelydae*), bọ xén tóc (*Cerambycidae*), bọ châu chấu (*Curulionidae*) v.v... ; côn trùng ăn động vật (*zoophaga*) gồm các côn trùng ăn thịt và các côn trùng ký sinh. Côn trùng ăn thịt thường có kích thước lớn hơn so với vật mồi của chúng và tiêu diệt vật mồi ngay tức thời. Thuộc côn trùng ăn thịt có thể kể bọ ngựa (*Mantidae*), bọ *Carabidae*, bọ hổ trùng (*Cicindelidae*), ruồi chuồn chuồn (*Asilidae*) v.v... Côn trùng ký sinh sử dụng các động vật khác không chỉ làm nguồn thức ăn mà còn làm nơi sinh sống đã tạo nên quan hệ khăng khít giữa vật ký sinh và vật chủ. Nhiều loài cánh màng, như ong mắt đỏ, ong *Braconidae*, nhiều loài ruồi như nhặng ký sinh (*Tachynidae*), chấy rận, bọ ăn lông, bọ ban miêu (*Meloidae*) v.v... là côn trùng ký sinh. Côn trùng ăn các chất phân giải như xác động vật và thực vật phân huỷ được gọi là côn trùng ăn cặn bã (*caprophaga*), côn trùng ăn xác chết động vật (*necrophaga*) v.v...

Sự lựa chọn đối với các nguồn thức ăn hữu cơ chỉ là giai đoạn đầu của sự chuyển hoá thức ăn. Vì vậy, côn trùng ăn thực vật, côn trùng ăn thịt, côn trùng ký sinh, côn trùng ăn cặn bã v.v... được xem như là sự xuất hiện chuyên hoá thức ăn bậc 1.

Một dạng khác là sự chuyên hoá thức ăn bậc hai, với tính chất đặc trưng là chỉ có nhu cầu lựa chọn thức ăn trong phạm vi của từng loài chuyên hoá thức ăn bậc một. Ví dụ, dựa theo nhu cầu và khả năng sử dụng nguồn thức ăn mà trong côn trùng ăn thực vật có các loài đơn thực (*monophaga*) ăn một loài cây nào đó hoặc một

vài loài cây có họ hàng gần ; các loài hẹp thực (*olygophaga*) ăn các loài thực vật cùng trong một giống hoặc cùng một họ và các loài đa thực (*polyphaga*) ăn các loài thực vật thuộc nhiều họ khác nhau. Còn các côn trùng ăn nhiều nguồn thức ăn khác nhau, bao gồm cả động vật và thực vật được gọi là loài tạp thực (*pantophaga*).

Các cơ quan cảm giác, vị giác và khứu giác có vai trò quan trọng trong quá trình tìm kiếm thức ăn của côn trùng. Một số chất có trong thành phần thức ăn như xianozơ, glucosơ, là những chất tín hiệu đặc trưng cho từng loài côn trùng. Các chất tín hiệu chuyên hoá này đã tác động lên cơ quan khứu giác hoặc vị giác làm cho côn trùng nhận biết được các loại thức ăn thích hợp.

Với thức ăn thích hợp, côn trùng có khả năng sinh sản cao hơn, có tỷ lệ chết thấp và phát triển nhanh. Sự chuyên hoá thức ăn có ý nghĩa sinh học vô cùng quan trọng là giảm sự cạnh tranh khác loài vì đủ nguồn thức ăn thích hợp đã làm tăng khả năng sinh sản. Ở côn trùng, sự dinh dưỡng bổ sung trong thời kỳ trưởng thành có sự khác biệt rõ rệt đối với từng loài và đặc biệt có sự phụ thuộc chặt chẽ vào trạng thái phát triển của cơ quan sinh dục ở cá thể cái lúc hoá trưởng thành. Theo đặc điểm đó có thể chia các đại diện của phần lớn các loài côn trùng thành ba nhóm : chín sinh dục trước (*Proovigenese*), chín sinh dục đồng thời (*Sinovigenese*) và chín sinh dục sau (*Epiovigenese*).

Nhóm chín sinh dục trước gồm các loài với tính chất đặc trưng là sự hình thành trứng kết thúc chủ yếu vào lúc bắt đầu đẻ trứng - hay kết thúc vào lúc pha nhộng hoàn thành phát triển. Các cá thể cái thuộc nhóm này thường có thời gian sống ngắn và không có khả năng giữ trứng lâu ở trong cơ quan sinh dục. Trong trường hợp này, tất cả sản phẩm sinh dục đều được hình thành và phát triển thành thực, chủ yếu nhờ vào nguồn năng lượng dự trữ tích lũy được trong pha ấu trùng, còn dinh dưỡng bổ sung chỉ có giá trị gia tăng tuổi thọ của cá thể cái và không có giá trị gia tăng sức sinh sản.

Quá trình hình thành trứng ở nhóm hai – chín sinh dục đồng thời, bắt đầu ở trong pha nhộng và kết thúc vào thời gian đầu của pha trưởng thành. Nhờ có khả năng gia tăng ống dẫn trứng đôi, nên ở các đại diện thuộc nhóm này có khả năng tích lũy trứng ở trong cơ quan sinh dục. Quá trình rụng trứng được điều khiển do các yếu tố bên trong.

Ở các đại diện thuộc nhóm thứ ba – chín sinh dục sau, quá trình hình thành trứng chỉ xảy ra trong thời gian sống của pha trưởng thành và quá trình rụng trứng bị chi phối bởi các yếu tố bên ngoài như lượng thức ăn, thời tiết... Khi điều kiện không thích hợp cho sự đẻ trứng, chúng có hiện tượng hấp phụ trứng (tiêu mất trứng) bắt buộc.

Sự dinh dưỡng bổ sung đối với hai nhóm sau, ở pha trưởng thành không chỉ là điều kiện bắt buộc mà còn ảnh hưởng lớn đến sức sinh sản cũng như tuổi thọ của côn trùng. Nhiều nghiên cứu cho thấy, thức ăn bổ sung trong pha trưởng thành ở bướm, ở côn trùng ký sinh... là mật hoa, dịch tiết của rệp cây, rệp sáp. Vì vậy, cả

chất lượng và cả số lượng thức ăn bổ sung đều có ảnh hưởng đến sức sinh sản, đến tuổi thọ, và kết cục thức ăn bổ sung còn có thể ảnh hưởng đến biến động số lượng của côn trùng. Ngoài ra, thức ăn bổ sung còn có thể ảnh hưởng đến thể hệ con ở nhiều loài côn trùng ký sinh. Ví dụ, nuôi ong ký sinh *Aptesis basirzona* bằng mật ong đã làm giảm tỷ lệ chết phôi thai và tỷ lệ chết ấu trùng, nhờ vậy, tỷ lệ sống sót đã tăng lên 22,4%, trong khi đó cá thể cái được nuôi bằng nho khô đã cho hậu thế với tỷ lệ sống sót 4,7% ; ong mật đồ nuôi bằng mật ong nguyên chất đã làm tăng tỷ lệ sống sót của hậu thế lên 85%.

Nghiên cứu vai trò của từng vitamin trong thức ăn bổ sung của côn trùng ký sinh trưởng thành, Bracken (1996) cho thấy là muốn có sức sinh sản cao, nhất thiết phải có 3 loại vitamin thuộc nhóm B : axit pantotenic, axit folic và thiamin.

Dinh dưỡng của cá thể cái bằng dịch cơ thể của vật chủ ở nhiều loài côn trùng ký sinh có thể tác động đến sự sinh trứng, không chỉ trực tiếp do nhu cầu protein mà còn gián tiếp qua hệ thần kinh nội tiết. Ví dụ, ở *Exeristes comstockii* (Bracken, Nair, 1967), ở *Tetrastichus upis* (Onillon, 1970)...

Do dinh dưỡng ở các loài côn trùng đã tạo nên mối quan hệ với nhiều loài khác, kể cả động vật và thực vật. Từ đó đã tạo nên các chuỗi dinh dưỡng. Các chuỗi thức ăn hoặc các chất hữu cơ và kết thúc bằng mắt xích loài ký sinh hoặc loài ăn thịt.

Mặt khác khi dinh dưỡng, côn trùng đã gây hại thương tổn cho nhiều loài cây, đặc biệt là đối với cây trồng nông nghiệp và lâm nghiệp hoặc động vật nuôi. Một số côn trùng là vật truyền bệnh nguy hiểm cho người, động vật và thực vật.

Bên cạnh mặt có hại, một số loài côn trùng là loài có lợi cho người như các loài côn trùng cho sản phẩm quý như ong mật, tằm cánh kiến đỏ.

Trong quá trình tiến hoá một số loài côn trùng đã có quan hệ chặt chẽ và trở thành có lợi đối với thực vật – các loài côn trùng thụ phấn cho thực vật.

Côn trùng cũng bị nhiều loài sinh vật khác ăn thịt và gây bệnh, ví dụ thú ăn côn trùng, nấm, vi khuẩn gây bệnh cho côn trùng. Tất cả các quan hệ đó là những yếu tố sinh thái có ảnh hưởng đến từng cá thể và cả quần thể của từng loài côn trùng. Các yếu tố đó đều có quan hệ phức tạp và có ý nghĩa nhất định đối với chu trình tuần hoàn vật chất trong thiên nhiên. Để làm quen với phương pháp phân tích và lý giải từng quan hệ phức tạp đó, chúng ta sơ bộ làm quen với vấn đề quan hệ vật ký sinh và vật chủ.

7.2. VẬT KÝ SINH VÀ VẬT CHỦ

Côn trùng ký sinh côn trùng (Entomophaga) đôi khi được gọi là parasitoid – về thực tế, đó là một kiểu ăn thịt đặc biệt, mà thường để hoàn thành chu trình phát triển vật ký sinh chỉ cần có một vật chủ. Về mặt động vật học, chúng khác biệt với vật ký sinh thực thụ ở chỗ là côn trùng ký sinh nhất thiết sẽ giết chết vật chủ của mình, nhưng không phải ngay tức thời mà là từ từ. Phần lớn các loài côn trùng ký

sinh là đại diện thuộc bộ Cánh màng (*Hymenoptera*), và bộ Hai cánh (*Diptera*), cá thể trưởng thành của côn trùng ký sinh đẻ trứng lên cơ thể vật chủ đang ở trong một pha phát triển nào đó. Ấu trùng của côn trùng ký sinh, sau khi nở ra sẽ dùng cá thể đang ở trong pha phát triển đó làm thức ăn để lớn lên. Một số loài côn trùng ký sinh chỉ thích một hoặc vài loài vật chủ - côn trùng ký sinh đơn thực; một số loài khác thích ký sinh ở nhiều loài vật chủ khác nhau - côn trùng ký sinh đa thực. Một vài loài côn trùng ký sinh, mỗi năm có thể sinh ra nhiều thế hệ và mỗi thế hệ lại ký sinh ở những loài vật chủ hoàn toàn khác nhau.

Côn trùng ăn thịt khác với côn trùng ký sinh ở chỗ, để hoàn thành chu kỳ phát triển, chúng đòi hỏi phải có số lượng vật chủ nhiều hơn một cá thể. Vì vậy, quá trình tìm kiếm vật mỗi là quá trình kéo dài qua nhiều pha phát triển khác nhau với khối lượng vật mỗi ngày càng gia tăng.

Thực tiễn phòng trừ sâu hại bằng phương pháp sinh học cho thấy, khi nuôi thả thiên địch (vật ăn thịt, vật ký sinh, nấm, bệnh) vào quần thể phát triển của một loài sâu hại nào đó đã làm cho quần thể thiên địch tăng lên nhanh. Kết quả làm cho quần thể loài sâu hại giảm xuống một cách nhanh chóng, rồi sau đó, số lượng của thiên địch cũng giảm xuống. Khi mật độ quần thể của cả thiên địch lẫn vật gây hại giảm xuống đến mức rất thấp thì sẽ có hiện tượng "*cùng chung sống*" tạm thời - cân bằng sinh học. Chúng ta sẽ phân tích những khái niệm đó theo quan điểm phát triển và chứng minh sự không hoàn thiện của những mô hình trước đây, và là cơ sở tốt cho việc thiết lập những mô hình mới phức tạp hơn mô hình trước đây (chỉ đề cập đến những loại quan hệ đơn giản nhất của các quan hệ tương hỗ vật ký sinh - vật chủ). Phần lớn các loài thiên địch được đề cập trong mô hình đều có chu kỳ phát triển trùng pha với chu trình phát triển của vật chủ mà có các thế hệ phát sinh không gối nhau. Trong trường hợp này, mỗi một cá thể vật chủ hoặc vật mỗi bị tiêu diệt đều tạo điều kiện gia tăng số lượng vật ký sinh hoặc vật ăn thịt với số lượng tương ứng trong thế hệ kế tiếp. Chắc có lẽ, những giả thiết này sẽ thích hợp cho côn trùng ký sinh hơn là côn trùng ăn thịt. Phần lớn các mô hình đưa ra trong phần này đều nhằm minh họa cho quan hệ tương hỗ giữa vật chủ và vật ký sinh. Tuy nhiên, ngay cả đối với những quan hệ đơn giản nhất trong hệ vật chủ - vật ký sinh, cũng không dễ dàng để mô hình hoá. Sự sinh sản của vật ký sinh phụ thuộc vào khả năng tìm kiếm vật chủ của cá thể cái. Vì vậy, trong mô hình toán học, nhất thiết không thể thiếu được đặc tính đó ở cá thể cái của vật ký sinh.

7.2.1. Mô hình toán học của Thompson W.R.

Thompson (1938) muốn biết những gì sẽ xảy ra nếu như đem thả một lượng vật ký sinh tương đối ít vào quần thể đang thời kỳ bột phát của vật gây hại (vật chủ). Về nguyên tắc, tác giả cho là vật ký sinh sẽ không gặp khó khăn trong việc tìm kiếm vật chủ và khi đó nhịp điệu gia tăng số lượng của vật ký sinh sẽ chỉ bị giới hạn bởi chính các cá thể cái trong quần thể vật ký sinh; vật ký sinh chỉ đẻ từng trứng một vào từng vật chủ khi chúng bắt gặp. Theo những giả thiết đó thì số trứng do vật

ký sinh đẻ ra (PE) sẽ bằng số trứng trung bình (hằng số C) của một cá thể cái vật ký sinh nhân với số cá thể cái vật ký sinh (P) bắt gặp được vật chủ, tức là :

$$PE = CP \quad (4)$$

Như vậy, Thompson đã đánh đồng số trứng do vật ký sinh đẻ được (PE) bằng số vật chủ bị nhiễm ký sinh. Rõ ràng, đó chỉ là giả thiết và tất nhiên sẽ không phù hợp với hiện trạng thực tế trong hệ vật ký sinh - vật chủ. Một số cá thể vật ký sinh, thậm chí nhiều loài ký sinh có thể không có khả năng phân biệt vật chủ đã bị nhiễm ký sinh. Trong khung cảnh đó, mỗi một vật chủ có thể bị nhiễm với số lượng nhiều hơn 1 trứng, mặc dù cuối cùng kết cục chỉ có thể có một vật ký sinh hoàn thành được quá trình phát triển, hoặc là tất cả đều bị chết do thiếu thức ăn.

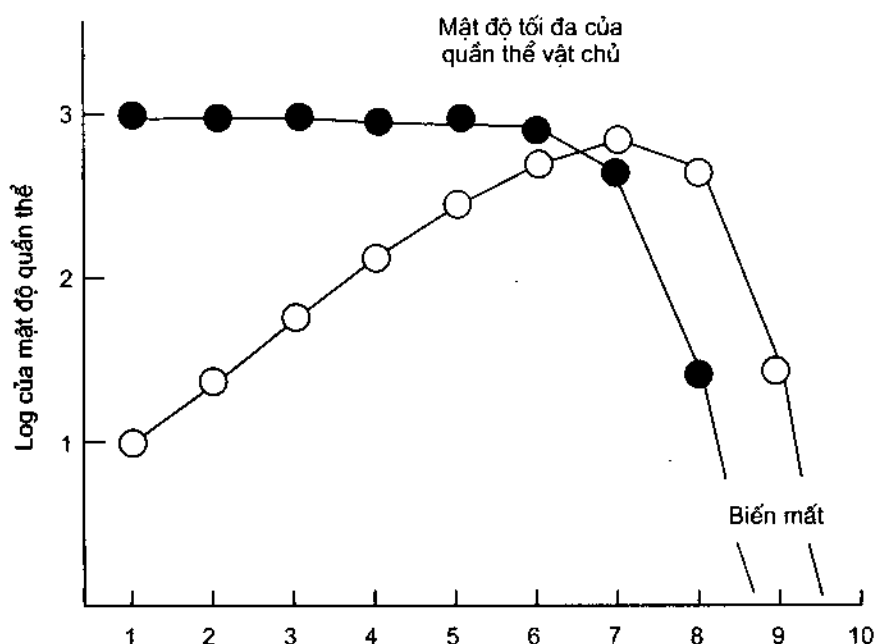
Thompson loại bỏ khả năng đó với giả thiết rằng, sự bắt gặp (N_a) giữa vật ký sinh và vật chủ mang tính chất ngẫu nhiên, nên có thể dùng phương trình phân bố ngẫu nhiên để tính số lượng vật chủ (N_{ha}) bị vật ký sinh bắt gặp và bị tấn công. Số lần bị bắt gặp và bị tấn công bằng số lượng trứng do vật ký sinh đẻ (PE). Nếu mỗi lần bắt gặp vật chủ, vật ký sinh chỉ đẻ 1 trứng thì mô hình của Thompson có thể viết :

$$N_{ha} = N \left[\left(1 - \exp \left(-\frac{N_a}{N} \right) \right) \right] \quad (5)$$

Trong đó : N - mật độ quần thể vật chủ.

Mô hình này đã không phản ánh đầy đủ quan hệ tương hỗ giữa vật chủ và vật ký sinh. Quần thể lý thuyết của vật ký sinh lúc đầu đã gia tăng rất nhanh và tất nhiên điều đó cũng phù hợp với hiện trạng ngoài thực địa. Tuy vậy, hiện trạng này cũng phù hợp tùy thuộc vào nhịp điệu gia tăng tương đối về số lượng của cả vật chủ và vật ký sinh, mà quần thể của chúng sẽ tiếp tục gia tăng một cách vô hạn, hoặc giả quần thể vật ký sinh làm cho quần thể vật chủ giảm dần đến mức hoàn toàn bị tiêu diệt, rồi tiếp đó vật ký sinh cũng bị tiêu diệt luôn. Về thực tế, sự gia tăng vô hạn là điều không thể xảy ra, vì đến một mức độ nào đó, quần thể vật chủ sẽ bị giới hạn bởi chính nguồn thức ăn dự trữ. Nếu xác định được mức mức độ giới hạn trên và đưa vào mô hình vật ký sinh dưới dạng bổ sung cho yếu tố phụ thuộc vào mật độ, thì kết quả cuối cùng là cả hai quần thể trở thành ổn định trong trường hợp vật ký sinh cũng có tỷ lệ chết phụ thuộc vào mật độ. Trong trường hợp đó, yếu tố phụ thuộc vào mật độ sẽ điều chỉnh số lượng quần thể vật chủ và sự tồn tại tiếp tục của một quần thể nhỏ vật ký sinh sẽ không có ảnh hưởng đến số lượng của vật chủ.

Mô hình của Thompson chỉ phản ánh đúng tương quan ban đầu, khi một lượng không nhiều vật ký sinh được thả vào khu vực dư thừa vật chủ. Còn khi vật chủ trở nên tương đối hiếm hoặc thừa thớt thì yếu tố tìm kiếm vật chủ sẽ trở nên quan trọng đối với vật ký sinh. Mô hình này cũng không giải thích được hiện trạng về sự cùng tồn tại của quần thể vật ký sinh và vật chủ ở mức mật độ không cao trong nơi ở mới.



HÌNH 7.1. Mô hình quần thể theo Thompson đối với quần thể ổn định của vật chủ bị vật ký sinh tấn công

Tốc độ sinh sản (F) của vật chủ : $F = 2$; quần thể ổn định nhờ yếu tố phụ thuộc vào mật độ với số lượng là 1000. Vật ký sinh trung bình đẻ 2,5 trứng. Phương trình 4 và 5 cũng thích hợp cho trường hợp này. N - Vật chủ ; P - Vật ký sinh.

7.2.2. Mô hình của Nicholson A.J.

Nicholson (1933) và Nicholson, Bailey (1935) nghiên cứu “trạng thái ổn định” khi quần thể vật chủ và vật ký sinh tồn tại trong trạng thái cân bằng. Thực chất Nicholson đã đề xuất hai mô hình. Mô hình thứ nhất, trong đó, tác giả cho quần thể được điều chỉnh do yếu tố tác động theo sự phụ thuộc vào mật độ. Trong mô hình thứ hai - mô hình toán học về quan hệ tương hỗ của vật ký sinh và vật chủ, tác giả đã không đề cập đến hoạt động của vật ký sinh phụ thuộc vào mật độ, mà cho rằng, vật ký sinh tìm kiếm vật chủ một cách lộn xộn và tốc độ sinh sản của chúng bị giới hạn không phải do lượng trứng mà do khả năng tìm kiếm vật chủ. Như vậy, Nicholson đã giả thiết rằng :

- Tần số bắt gặp vật chủ tỷ lệ thuận với mật độ quần thể của chúng. Điều đó chứng tỏ vật ký sinh không bao giờ bị giới hạn bởi mức đẻ trứng.
- Diện tích tìm kiếm trung bình (a) trong suốt quá trình sống của vật ký sinh là ổn định và đặc trưng đối với từng loài.

Trên cơ sở đó Nicholson lập “đường cong cạnh tranh” (hình 7.2) mà theo đó, tỷ lệ ký sinh tăng tiệm cận đến 100% tùy thuộc vào sự gia tăng mật độ quần thể của vật ký sinh. Đó là cơ sở của tất cả mô hình toán học Nicholson - Bailey.

Theo Nicholson, sơ đồ hành trình của vật ký sinh tìm vật chủ (hình 7.2 A) trên bề mặt bằng phẳng với dải có chiều rộng tương trưng cho khả năng bắt gặp vật chủ, chiều dài có tương ứng với khoảng cách tìm kiếm của vật ký sinh trong suốt quá

trình sống ; Tổng diện tích đường của vật ký sinh là diện tích tìm kiếm (a). Do không có liên hệ với sự phân bố của vật chủ, nên vật ký sinh có thể di chuyển chồng chéo lên nhau và kết quả là diện tích tìm kiếm hiệu quả luôn nhỏ hơn diện tích tìm kiếm thực.

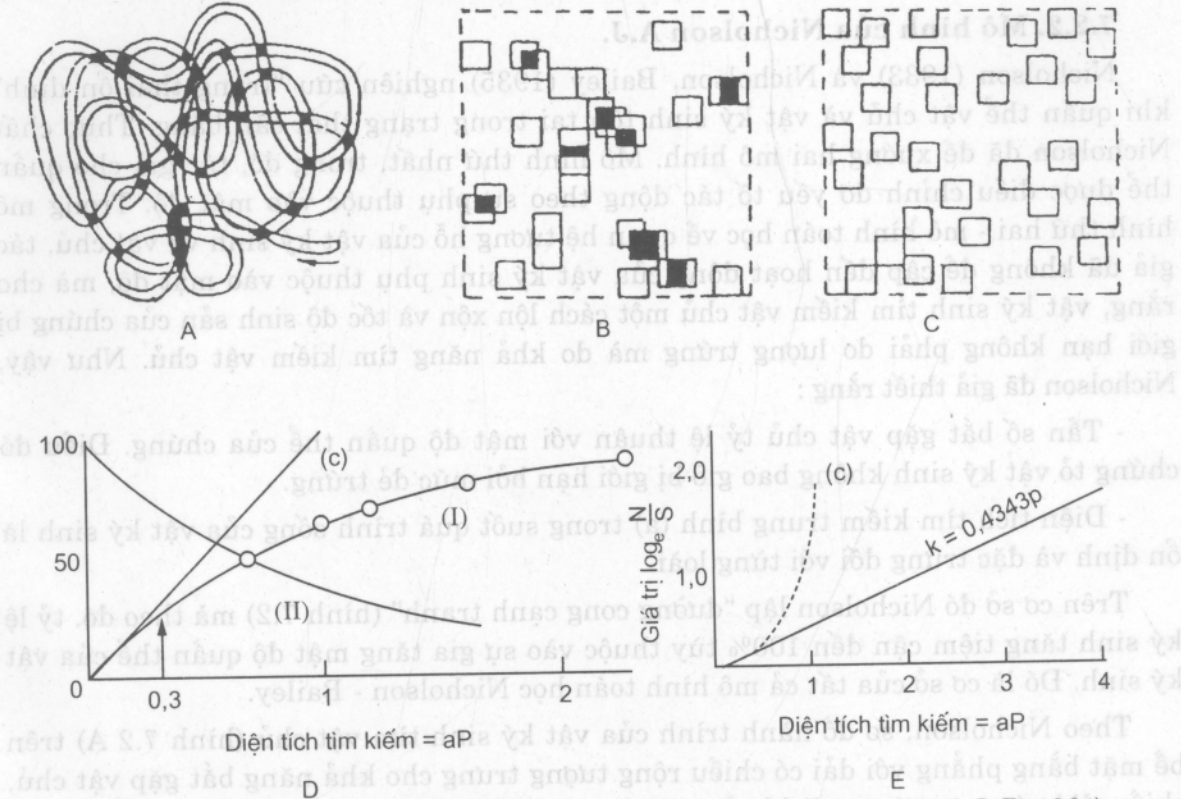
Sơ đồ tìm kiếm của quần thể vật ký sinh gồm 30 cá thể được biểu thị bằng hình 7.2 B. Trong đó, diện tích tìm kiếm của mỗi một vật ký sinh là một ô bằng 0,01 tổng diện tích. Vị trí các ô vuông sắp xếp một cách ngẫu nhiên biểu thị khả năng di chuyển chồng chéo lên dấu vết đã đi qua của vật ký sinh. Mức độ chồng chéo lên các khu vực đã được tìm kiếm tùy thuộc vào mức gia tăng số lượng của vật ký sinh.

Trong ví dụ này, tổng diện tích tìm kiếm (aP) của vật ký sinh bằng 0,3 diện tích tổng số, còn diện tích tìm kiếm hiệu quả chỉ bằng 0,254 diện tích tổng số. Như vậy, chỉ có 25,4% vật chủ bị nhiễm ký sinh, chứ không phải là 30% như khi sự tìm kiếm có trật tự không chồng chéo (hình 7.2 C). Phân tích hình 7.2 D cho thấy đại lượng 25,4% rất gần với kết quả mong muốn 25,9% (có mũi tên chỉ) tính theo đường cong cạnh tranh. Sự chênh lệch do sai số ngẫu nhiên là không chắc chắn.

Từ đó thấy mô hình toán học của Nicholson không có gì đặc biệt về sinh học và gồm những giả thiết :

- 1) Có số lượng trứng không hạn chế.
- 2) Tìm kiếm lộn xộn.
- 3) Diện tích tìm kiếm (a) ổn định (cố định).

Nếu tất cả các giả thiết đó đều đúng thì sự báo của Nicholson về hậu quả của quan hệ vật ký sinh - vật chủ sẽ là hiện thực.



HÌNH 7.2. Sơ đồ hành trình của vật ký sinh tìm kiếm vật chủ (theo Clark L.R. 1964) :

- A. Hành trình giả thiết của vật ký sinh tìm kiếm vật chủ một cách không hệ thống.
 B. Sơ đồ tìm kiếm của 30 vật ký sinh, mỗi ô bằng 0,01 tổng diện tích tương ứng với sự tìm kiếm của từng vật ký sinh.
 C. Như ở B, nhưng vật ký sinh tìm kiếm một cách có hệ thống nên không bị chồng chéo.
 D. I - Tỷ lệ ký sinh - Đường cong cạnh tranh Nicholson ; II - Tỷ lệ sống sót ; Đường thẳng (c) sẽ có, nếu vật ký sinh tiến hành tìm kiếm theo hệ thống.
 E. Tương tự như D, nhưng tỷ lệ ký sinh được biểu thị theo giá trị k, nhằm minh họa cách áp dụng phương trình 6.

Muốn kiểm tra mô hình, trước hết phải xác định diện tích tìm kiếm của vật ký sinh theo số liệu thực tế hoặc thực nghiệm trong phòng. Khi biết mật độ (hoặc số lượng vật ký sinh (P) và tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh, chúng ta có thể tính diện tích tìm kiếm theo phương trình :

$$a = \frac{1}{P} \log_e \frac{N}{S} \quad (6)$$

Trong đó : N - Mật độ (hoặc số lượng vật chủ bị nhiễm ký sinh) ; S - Số lượng (hoặc mật độ) vật chủ không bị nhiễm ký sinh.

Hình 7.2 E là đường cong cạnh tranh lập theo giá trị k, biểu thị tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh. Đây là sự phụ thuộc tuyến tính với độ lệch 0,4343 (= 1/log_e).

$$\text{Giá trị k đối với sự ký sinh} = \log \frac{N}{S} = \frac{aP}{2,3} \quad (7)$$

Nicholson cho phép dự tính tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh khi có số liệu về số lượng về diện tích tìm kiếm vật ký sinh. Từ đó, dựa theo phương trình 7 có thể lập mô hình quần thể.

$$\log N_{n+1} = \log N_n - \frac{aP_n}{2,3} + \log F \quad (8)$$

$$P_{n+1} = N_{ha} = N_n - \text{antilog} \left(\log N_n - \frac{aP_n}{2,3} \right) \quad (9)$$

Trong đó : F- Tốc độ sinh sản của vật chủ ; N_{n+1} và N_n - các thế hệ kế tiếp của vật chủ ; P_{n+1} và P_n - các thế hệ kế tiếp của vật ký sinh.

Hình 7.3 cho thấy kết quả lập mô hình vật ký sinh - vật chủ theo phương trình 8. Qua đó thấy có "mật độ ổn định" N_s và P_n của vật chủ và vật ký sinh, mà với mật độ đó, các thế hệ kế tiếp cũng có đại lượng tương tự. Theo phương trình 8, nếu cho :

$$N_{n+1} = N_n = N_s \text{ thì } \frac{aP_n}{2,3} = \log F$$

$$\text{Vì vậy : } PS = \frac{2,3 \log F}{a(F-1)} \quad (10)$$

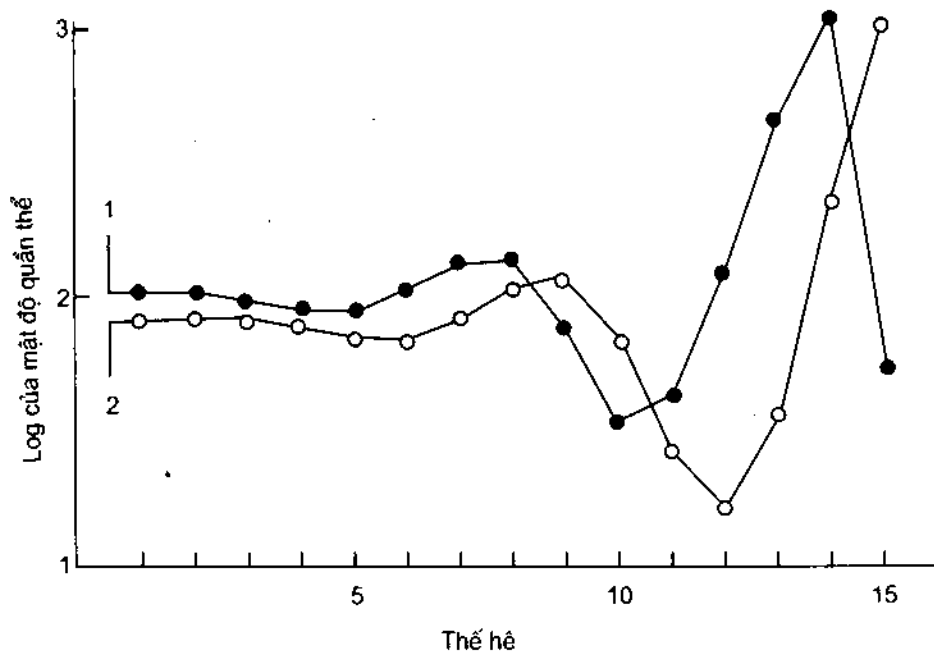
Nếu vật chủ không bị chi phối bởi một tỷ lệ chết nào khác thì :

$$NSF - PS = NS = \frac{PS}{F-1}$$

Khi thay giá trị PS (10) vào, chúng ta có :

$$NS = \frac{2,3 \log F}{a(F-1)} \quad (11)$$

Như vậy, có thể tính mật độ ổn định của vật chủ cũng như của vật ký sinh cho từng tốc độ gia tăng số lượng của vật chủ và diện tích tìm kiếm của vật ký sinh. Trong trường hợp đó thì mô hình sẽ cho thấy sự dao động tăng dần của mật độ quần thể đối với cả hai loài. Trong mô hình đơn giản này, mật độ ổn định mang tính chất cân bằng không bền vững.



HÌNH 7.3. Mô hình quần thể lý thuyết theo Nicholson (phương trình 6 và 7)
(Theo Odum, 1971)

$$\log N_n + 1 = \log N_n - \frac{0,2P}{2,3026} + \log 5$$

1) Mật độ ổn định của quần thể vật chủ ;

2) Mật độ ổn định của quần thể vật ký sinh.

Trong các thí nghiệm cũng thấy có sự dao động trong các quần thể vật ký sinh và vật chủ như mô hình của Nicholson. Sở dĩ, các hiện tượng đó là do tốc độ sinh sản của vật ký sinh có sự phụ thuộc vào mật độ của quần thể vật chủ : mật độ vật ký sinh gia tăng cho đến khi mật độ vật chủ bắt đầu giảm xuống. Ngược lại, số lượng vật ký sinh tiếp tục giảm ngay cả sau khi số lượng vật chủ đã bắt đầu gia tăng.

Tương quan giữa tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh và mật độ vật chủ dao động từ phụ thuộc thuận đến nghịch vào mật độ với thời kỳ đệm (trung gian) khi tiến gần đến chỗ không phụ thuộc vào mật độ. Tương quan thuận diễn ra giữa vật ký sinh và vật chủ phụ thuộc vào mật độ khi cả hai quần thể đồng thời gia tăng hoặc suy giảm và trở thành tương quan nghịch, khi mật độ vật chủ gia tăng còn mật độ vật ký sinh

giảm hoặc ngược lại. Như vậy, chúng ta thấy ảnh hưởng của vật ký sinh theo Nicholson rất khác với ảnh hưởng của yếu tố phụ thuộc vào mật độ: ở yếu tố phụ thuộc vào mật độ có xu thế hướng đến ổn định. Do giữa tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh và mật độ vật chủ có sự phụ thuộc chậm trễ đó mà Varley (1948) đã dùng thuật ngữ “yếu tố phụ thuộc chậm trễ vào mật độ” để mô tả ảnh hưởng của vật ký sinh theo Nicholson.

Trong thiên nhiên thường gặp các loài côn trùng bị nhiễm trùng lặp hai hoặc vài ba loài côn trùng ký sinh chuyên hóa. Các loài ký sinh này có thể tấn công một pha nào đó của vật chủ và chúng có thể lẫn lộn lẫn nhau. Những hiện tượng đó thường được ngụy trang bằng những dao động nhanh với biên độ tăng dần. Tuy vậy, một số loài ký sinh vẫn có thể cùng tồn tại là do mỗi loài ký sinh đều có yếu tố phụ thuộc vào mật độ riêng của mình và yếu tố đó chỉ tác động lên chính quần thể của loài ký sinh đó.

Trong mô hình của Nicholson, sai lầm đáng được chú ý nhất chắc có lẽ là giả thiết cho rằng, diện tích tìm kiếm của vật ký sinh là ổn định và đặc trưng cho từng loài. Nhiều dẫn liệu nghiên cứu đã cho thấy điều kiện thời tiết cũng như trạng thái sinh lý có ảnh hưởng nghiêm trọng đến hiệu quả tìm kiếm của vật ký sinh, và hiệu quả đó cũng phụ thuộc khá chặt chẽ vào mật độ vật chủ và cả vật ký sinh.

7.2.3. Ảnh hưởng của mật độ quần thể vật chủ

Solomon (1949) dùng thuật ngữ “phản ứng chức năng” để mô tả sự biến đổi số lần tấn công của một vật ký sinh (hoặc một vật mồi).

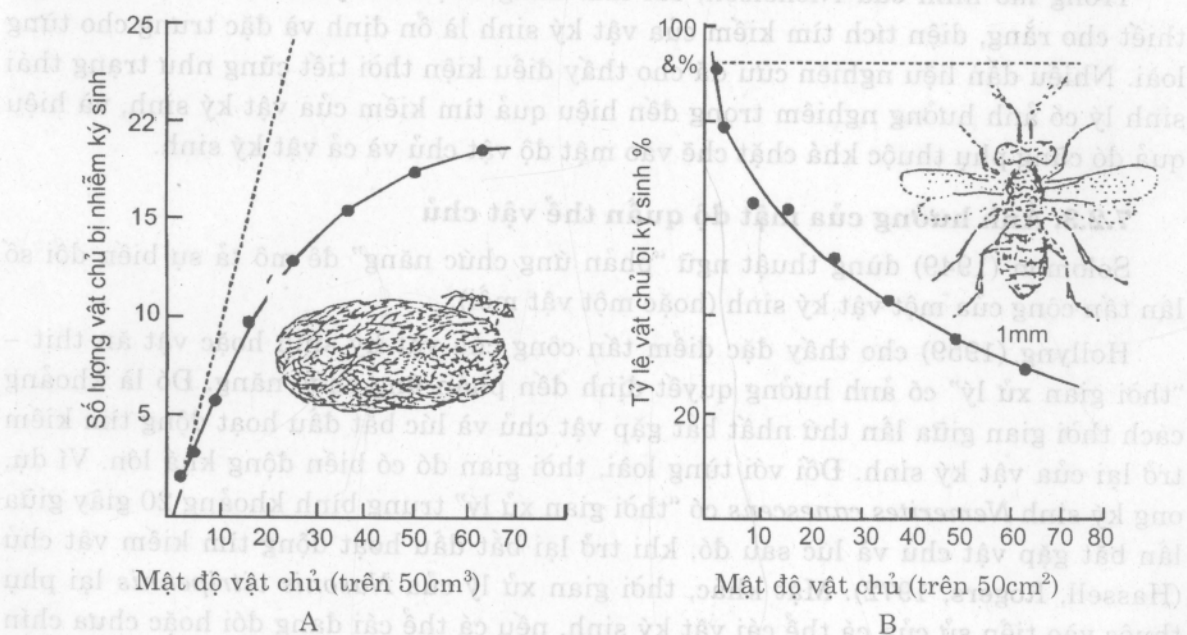
Hollyng (1959) cho thấy đặc điểm tấn công của vật ký sinh hoặc vật ăn thịt – “thời gian xử lý” có ảnh hưởng quyết định đến phản ứng chức năng. Đó là khoảng cách thời gian giữa lần thứ nhất bắt gặp vật chủ và lúc bắt đầu hoạt động tìm kiếm trở lại của vật ký sinh. Đối với từng loài, thời gian đó có biến động khá lớn. Ví dụ, ong ký sinh *Nemerites canescens* có “thời gian xử lý” trung bình khoảng 20 giây giữa lần bắt gặp vật chủ và lúc sau đó, khi trở lại bắt đầu hoạt động tìm kiếm vật chủ (Hassell, Rogers, 1972). Mặt khác, thời gian xử lý của *Nasonis vitripennis* lại phụ thuộc vào tiền sử của cá thể cái vật ký sinh, nếu cá thể cái đang đói hoặc chưa chín sinh dục. Tỷ lệ thời gian xử lý vật chủ nhất thiết sẽ gia tăng, nếu vật ký sinh tìm được vật chủ hơn (tức là theo mức gia tăng mật độ của vật ký sinh). Điều đó tất nhiên sẽ rút ngắn thời gian tìm kiếm khi mật độ vật chủ cao và hiệu quả tìm kiếm cũng sẽ giảm (Hollyng, 1959, 1966).

Phản ứng chức năng điển hình được giới thiệu ở hình 7.4, trong đó đường cong hình 7.4 A phản ánh sự dao động số lượng, còn đường cong B - tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh. Trong tương quan của vật chủ đối với mật độ (hình 7.4), phản ứng chức năng có sự phụ thuộc nghịch vào mật độ (đường gạch nối biểu thị phản ứng có thể có, nếu như hiệu quả tìm kiếm không phụ thuộc vào mật độ quần thể vật chủ, theo như giả thiết của Nicholson). Trong quần thể vật chủ với mật độ cao, thời gian của một lần xử lý có thể hạn chế tần số tấn công cực đại của từng cá thể vật ký sinh. Tuy nhiên, nếu thời gian xử lý không lớn lắm thì sự có giới hạn về số lượng trứng ở

vật ký sinh và sự no nê ở vật ăn thịt có thể trở thành yếu tố quan trọng hơn. Ảnh hưởng của thời gian xử lý đến số vật chủ bắt gặp trong các quần thể vật chủ với mật độ khác nhau được Hollyng (1971) nghiên cứu bằng thí nghiệm mô phỏng sau đây : Trong thí nghiệm, sự tìm kiếm của côn trùng ký sinh được mô phỏng bằng sự tìm kiếm do người bị bịt mắt dùng một ngón tay tìm những miếng giấy nhám bày ở trên bàn. Các kết quả được biểu thị bằng phương trình mà bây giờ thường gọi là “phương trình đĩa” :

$$N_a = \frac{Ta'N}{1 + a'T_hN} \quad (12)$$

Trong đó : T- tổng thời gian có để tìm kiếm ; N - số lượng vật chủ có vào lúc ban đầu ; T_h - thời gian xử lý ; a' - hệ số tấn công có hệ thống (Royaman, 1971 ; Rogers, 1972, Viktorov, 1975). Trong trường hợp nếu có sự tìm kiếm không có hệ thống thì có thể tính N_{ha} theo phương trình 5. Tuy vậy, do phản ứng chức năng có sự phụ thuộc nghịch vào mật độ, nên kết quả của những mô hình này thường là không ổn định.



HÌNH 7.4. Phản ứng chức năng của cá thể cái ong ký sinh *Dahlbominus fuscipennis* khi tìm kén của ong ăn lá *Neodiprion sertifer* trong lồng nuôi với diện tích mật đáy bằng 50cm.

A. Số lượng vật chủ bị nhiễm ký sinh trong các quần thể với mật độ khác nhau.

B. Tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh trong các quần thể với mật độ khác nhau (đường gạch nổi cho thấy phản ứng có thể có ở vật ký sinh theo như Nicholson (Burnett, 1956).

7.2.4. Ảnh hưởng của mật độ quần thể vật ký sinh

Tập tính tìm kiếm vật chủ của vật ký sinh có thể thay đổi, nếu như ở trong khu vực gần nơi chúng đang hoạt động có cá thể khác cùng loài hoặc khi nhận biết vật chủ bắt gặp đã bị nhiễm ký sinh. Ví dụ, hai cá thể ong ký sinh *Nemeritis* đang tìm ấu trùng bướm *Ephestiacauteilla* mà bất chợt gặp nhau (Haseell, 1971). Hiện tượng đó được gọi là sự nhiễu tương hỗ. Quá trình nhiễu tương hỗ sẽ tăng lên theo sự gia tăng của mật độ quần thể vật ký sinh và hậu quả là làm giảm sự tìm kiếm của chúng.

Hassell và Varley (1969) tiến hành nghiên cứu quan hệ tương hỗ của vật chủ - vật ký sinh và nhận thấy hết thảy mọi sự phụ thuộc giữa diện tích tìm kiếm và mật độ của vật ký sinh đều có thể mô tả bằng phương trình toán học :

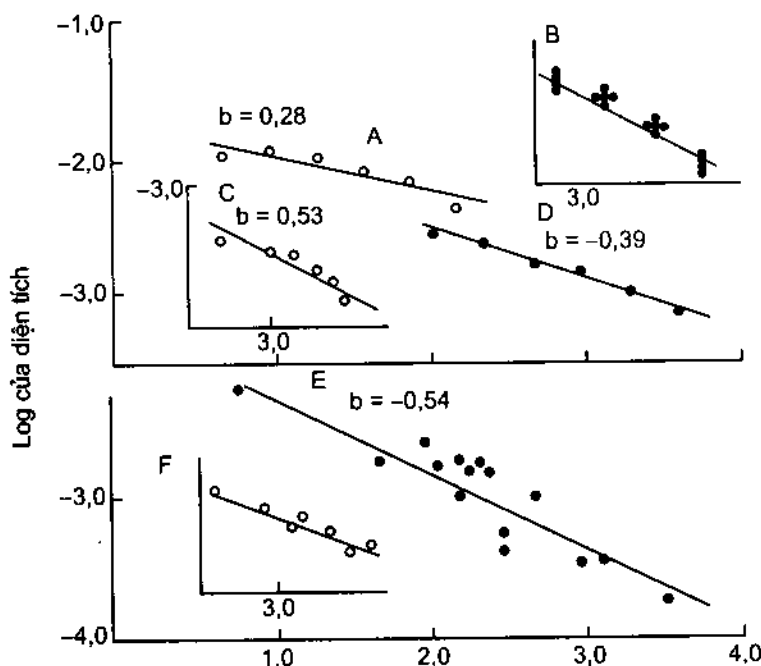
$$\log a = \log Q - m \log P \quad (13)$$

hoặc : $a = QP^{-m}$ (14)

Như vậy, nếu chúng ta đưa a từ phương trình 7 vào thì :

$$k = \frac{QP^{1-m}}{2,3} \quad (15)$$

Trong đó : Q - hằng số tìm kiếm (diện tích tìm kiếm khi mật độ vật ký sinh $P = 1$, còn m là “hằng số nhiễm tương hỗ” - độ nghiêng của đường thẳng trong phương trình 13. Giả thiết của Nicholson về hiệu quả tìm kiếm ổn định, bây giờ trở thành trường hợp ngoại lệ của mô hình tổng quát, khi $m = 0$. Phương trình 14 rất thích hợp khi mô tả sự biến đổi hiệu quả tìm kiếm với sự biến đổi mật độ của vật ký sinh. Các thông số có thể dễ dàng xác định theo kết quả đồng ruộng với điều kiện có số liệu đầy đủ về tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh và mật độ quần thể của vật ký sinh. Tuy vậy, phương trình 13 cũng chỉ là sự mô tả gần đúng mà thôi, bởi vì hàng loạt tương quan trong hình 7.5 đều có dấu hiệu của tính chất phi tuyến (Rogers, 1972). Trong trường hợp đó, hiệu quả tìm kiếm, tất nhiên cũng không thể gia tăng một cách không xác định, khi mật độ quần thể vật ký sinh giảm sút.



HÌNH 7.5. Sự phụ thuộc giữa log của diện tích tìm kiếm và log của quần thể vật ký sinh (Hassell, 1971)

- A. Dahlbominus fuscipennis*, (Burnett, 1956).
- B. Pseudeucoila bochei*.
- C. Chelonus texanus*.
- D. Encarsia formosa*.
- E. Nemeritis canescens*.
- F. Cryptus inornatus*, (Burnett, 1958).

7.2.5. Sự tìm kiếm có mục đích

Tất cả những mô hình được đề cập ở trên đều căn cứ theo giả thiết cho rằng, vật ký sinh tìm kiếm vật chủ một cách không hệ thống. Tuy vậy, chúng ta chưa có đủ dẫn chứng để khẳng định, đó là quy luật chung. Một trong số thí nghiệm (Viktorov, 1970, 1971) cho thấy, côn trùng ký sinh tiến hành tìm kiếm vật chủ một cách có hệ thống và có phản ứng chính xác với sự phân bố theo không gian của vật chủ. Một số loài ký sinh bị thu hút bởi mùi của vật chủ ngay từ khi còn ở cách chúng khá xa. Các loài ký sinh khác có khuynh hướng tiến hành tìm kiếm lâu hơn ở những nơi mà trước đó chúng đã kiếm được nhiều vật chủ. Trong bất kỳ trường hợp nào, các quần thể côn trùng ký sinh cũng tập trung nhiều hơn đến những nơi mà quần thể vật chủ có số lượng nhiều nhất. Cũng chính vì vậy, mà ở những nơi đó vật chủ thường bị nhiễm ký sinh với tỷ lệ cao nhất (Hassell, 1973 ; Viktorov, 1975). Ví dụ, nhặng ký sinh sâu róm thông ở Yên Dũng (Hà Bắc) thường tập trung nhiều ở các khu rừng thông bị dịch hại nặng (Phạm Bình Quyên, 1973). Phản ứng phụ thuộc vào mật độ của vật ký sinh có xu thế hướng hoạt động tìm kiếm của mình vào các khu vực mà quần thể vật chủ có mật độ cao nhất. Tập tính tìm kiếm thuộc dạng tương tự đã làm tăng sự ổn định về quan hệ tương hỗ của hệ vật chủ - vật ký sinh.

Các kết quả nghiên cứu thực địa cho thấy, quần thể của các loài côn trùng ký sinh đa thực thường mang tính chất ổn định cao hơn so với côn trùng ký sinh hẹp thực và đơn thực (May, 1974 ; Phạm Bình Quyên, 1979). Như chúng ta biết, những loài chim hoặc thú ăn côn trùng thường di chuyển đến những nơi có nhiều vật mồi. Phần lớn các loài côn trùng ký sinh cũng đều có khả năng di chuyển lớn, nên cũng có thể hoạt động như chim và thú. Kiểu xê dịch đó ra khỏi sự tìm kiếm không hệ thống và cũng có thể có khả năng ổn định. Khả năng hẹp thực đã tạo cơ sở hợp lý cho vật ký sinh sử dụng các loài vật chủ có số lượng nhiều, mật độ cao và có thể là yếu tố quan trọng đối với sự ổn định quần thể của vật ký sinh.

7.3. SỰ CẠNH TRANH TRONG LOÀI

Nhiều loài côn trùng có thể nuôi nhân tạo ở trong phòng thí nghiệm với điều kiện độ ẩm, nhiệt độ, được duy trì ở mức ổn định, còn thức ăn được bổ sung hay đổi mới theo từng thời gian định kỳ. Những thí nghiệm này cho phép kiểm soát tất cả các biến số, trừ số lượng quần thể. Trong các điều kiện tương đối ổn định đó, ảnh hưởng của sự cạnh tranh trong loài vì thức ăn và vì không gian sinh sống có thể nghiên cứu được một cách tương đối độc lập. Barkker (1961, 1969) xem cạnh tranh như "biểu thị đấu tranh sinh tồn, mà trong đó hai hoặc nhiều cá thể của cùng một loài hoặc nhiều loài đã có ảnh hưởng không có lợi cho nhau. Bởi vì, trong một chừng mực nào đó, chúng đều có nhu cầu gia tăng khẩn thiết về số lượng cũng như nguồn dự trữ".

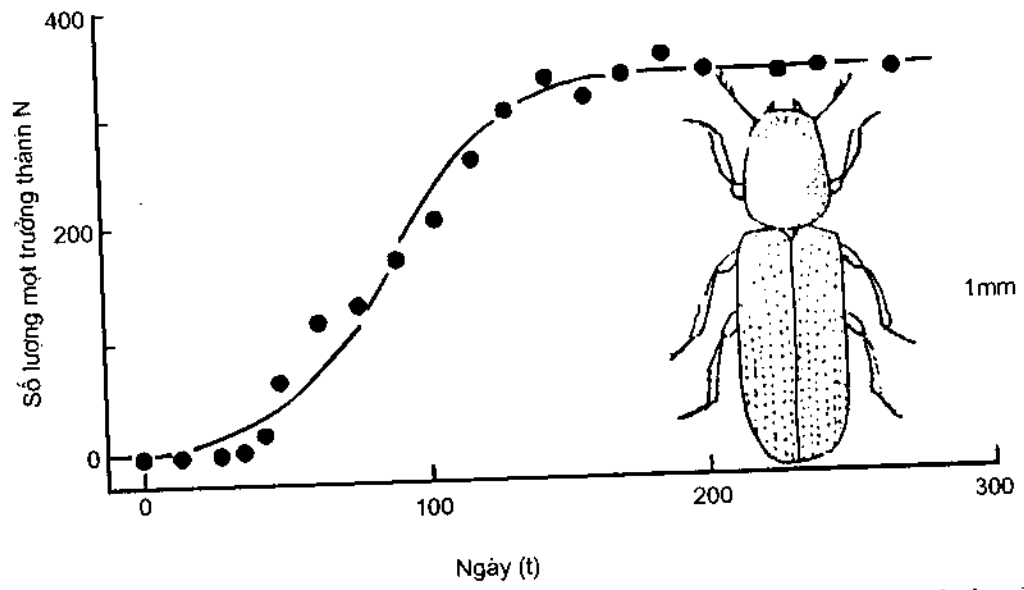
12-818-1

Trong điều kiện nguồn dự trữ thức ăn bị hạn chế về số lượng hoặc chất lượng, sự cạnh tranh giữa các cá thể trong loài sẽ làm giảm tốc độ sinh sản và giảm sức sinh sản. Khi "mật độ dư thừa", áp lực cạnh tranh sẽ gia tăng và đó cũng là quá trình phụ thuộc vào mật độ quần thể. Sự cạnh tranh vừa phải mà không được bù hoặc chỉ được bù ít bằng sự gia tăng mật độ, thì có thể điều chỉnh quần thể ở mức độ ổn định. Khi có sự cạnh tranh gay gắt do nguồn dự trữ nghèo nàn bị tiêu hao quá mức, nhưng sau đó lại được bù một cách thừa thãi thì có thể dẫn đến sự phân ly thể hệ hoặc dẫn đến sự biến đổi phức tạp về tập tính cũng như số lượng của côn trùng. Ảnh hưởng của sự cạnh tranh được đánh giá theo :

- Xác định sự biến đổi của nguồn tài nguyên hiện có (thức ăn, nơi ở, ...).
- Xác định mật độ hay số lượng cá thể tham gia cạnh tranh.
- Đánh giá ảnh hưởng không thuận lợi có thể biểu hiện bằng sự giảm số lượng, giảm tỷ lệ sống sót, giảm tốc độ tăng trưởng, giảm khối lượng của cá thể trưởng thành hoặc giảm sức sinh sản.

Để làm ví dụ về sự cạnh tranh trong loài, chúng ta có thể bắt đầu làm quen với công trình nghiên cứu mẫu của Crombie (1946) về một thóc (*Rhyzopertha dominica*) - loài một lương thực trong họ một *Bostrychidae*. Do một cái có tập tính đẻ trứng vào trong các khe nứt rạn, nên đã dùng áp suất để tạo nên các khe nứt nhỏ ở trên hạt. Hàng tuần theo thời gian định kỳ, hạt được đem sàng loại bỏ bột và tấm, sau đó bổ sung thêm hạt mới cho đủ khối lượng 10g. Do trứng, ấu trùng và nhộng đều nằm ở trong hạt nên chỉ tính số lượng một trưởng thành (cả sống lẫn chết) theo thời gian định kỳ 2 tuần một lần.

Kết quả thí nghiệm (hình 7.6) hầu như rất đơn giản - quần thể một gia tăng liên tục cho đến khi đạt mức ổn định với số trung bình 338 một trưởng thành.



HÌNH 7.6. Số lượng một *Rhyzopertha dominica* nuôi bắt đầu với một đôi trong 10g hạt lúa mì (theo Crombie, 1954), và cứ sau mỗi tuần lại sàng để loại bỏ bột, rồi bổ sung cho đủ 10g.

Nếu sự tăng trưởng số lượng của quần thể được xem như một quá trình liên tục, thì mô hình toán học của sự biến động quần thể có thể biểu thị bằng các phương trình tích phân đơn giản. Nếu trong thời điểm t , số lượng quần thể bằng N_t thì tốc độ tức thời của sự gia tăng quần thể là :

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \quad (16)$$

Trong đó : r_m - dạng tốc độ gia tăng số lượng tự nhiên của quần thể (tốc độ cực đại = sức sinh sản - tỷ lệ chết, trong điều kiện nhiệt độ ẩm và độ ẩm ổn định).

Nếu vào thời điểm t_0 , số lượng quần thể bằng N_0 thì bằng phép lấy tích phân, chúng ta biết số lượng quần thể vào thời điểm t :

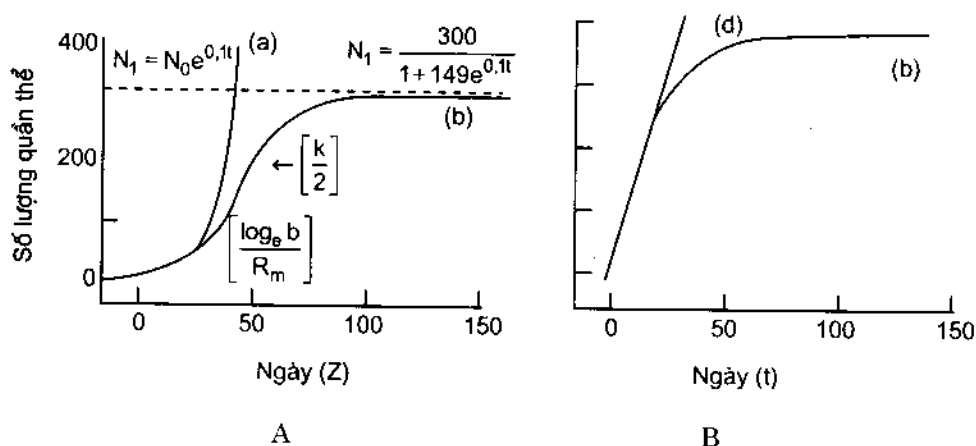
$$N_t = N_0 \exp(r_m t) \quad (17)$$

Theo log tự nhiên, phương trình này có dạng :

$$\log_e N_t = \log_e N_0 + r_m t \quad (18)$$

hoặc theo log thập phân :

$$\log N_t = \log N_0 + r_m t (\log)e \quad (19)$$



HÌNH 7.7. Đường cong theo các phương trình hàm số mũ và mô hình logistic của sự tăng trưởng quần thể (theo Crombie, 1954) :

A - Đường cong tăng trưởng của quần thể N theo thời gian : (A) $N_t = N_0 e^{0.1t}$.

B - Đường cong tăng trưởng quần thể biểu thị theo log của N phụ thuộc vào thời gian

$$N_t = \frac{300}{1 + 149e^{-0.1t}}$$

Trong thiên nhiên, sự tăng trưởng quần thể của côn trùng không thể vô hạn do có các yếu tố sinh thái thời hạn. Quần thể một thóc (hình 7.6) ngừng gia tăng khi đạt mức số lượng nhiều hơn 300 cá thể một ít.

Verhulst (1938), Pearl và Reed (1920) biểu thị quy luật tăng trưởng quần thể bằng phương trình mà ngày nay được gọi là phương trình Verhulst - Pearl. Với giả

thiết, tốc độ gia tăng số lượng tự nhiên của quần thể sẽ giảm đến giới hạn trên của sự ổn định (k) - chính là kích thước không gian môi trường sinh sống :

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left(\frac{k-N}{k} \right) \quad (20)$$

Trong phương trình này, chính do số hạng $\frac{k-N}{k}$ mà đường cong mô hình logistic chệch khỏi đường cong tăng trưởng hàm số mũ (hình 7.7). Theo mức độ gia tăng của quần thể, tốc độ tăng trưởng (r) với điều kiện $r = \frac{r_m(k-n)}{k}$ giảm dần đến gần số không (sức sinh sản bằng tỷ lệ chết) vào thời điểm, khi số lượng quần thể đạt đến giá trị k (hình 7.6). Ý nghĩa quan trọng của mô hình này là có mối liên hệ nghịch giữa kích thước và tốc độ tăng trưởng của quần thể.

Đường cong mô hình logistic (hình 7.6 ; 7.7) được vẽ theo phương trình 20 :

$$N_t = \frac{k}{1 + b \exp(-r_m t)} \quad (21)$$

Hằng số b là điểm uốn của đường cong (t') trên trục thời gian :

$$t' = \frac{\log_e b}{r_m} \quad (22)$$

Kích thước dự tính của quần thể (N') vào thời điểm đó bằng $1/2$ giá trị k ($N' = k/2$) (hình 7.7A). Tuy vậy, Crombie đã nhầm khi cho giả thiết sinh học của đường cong logistic là phù hợp với thực tế. Bởi vì, kết quả của phương trình 20 mới chỉ dựa theo số lượng cá thể một trưởng thành và chưa đề cập đến cấu trúc tuổi của quần thể. Ví dụ, L. Loid (1968) nghiên cứu quần thể một bột (*Tribolium castaneum*) và đã nhận thấy hiện tượng một trưởng thành và ấu trùng tuổi lớn tiêu diệt một lượng khá lớn trứng và nhộng. Vì vậy, số lượng của trứng và nhộng trong quần thể một bột có sự dao động lớn.

Phương trình của mô hình logistic không thích hợp cho việc mô tả biến động số lượng của quần thể côn trùng, khi chúng có tốc độ tăng trưởng khá lớn và thời gian sống của các pha phát triển cũng như tuổi của ấu trùng có sự chênh lệch lớn hơn khá nhiều so với thời gian nghiên cứu. Trong một chừng mực nào đó, đường cong logistic cũng có thể thích hợp đối với mô tả quần thể của các loài côn trùng, mà trong quá trình phát triển có hiện tượng gối lứa, hoặc có sự tăng trưởng quần thể trong từng thế hệ ở mức không lớn lắm. Sự sai sót trong dự báo biến động số lượng có thể xảy ra do chọn mô hình không thích hợp hoặc không tính hết mọi biến đổi quan trọng của các yếu tố môi trường.

7.4. BẢN CHẤT ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC YẾU TỐ SINH THÁI

Bất kỳ một yếu tố nào - không kể đó là giới hạn hay thuận lợi - đều có thể là : 1) không phụ thuộc vào mật độ (yếu tố không bị chi phối bởi mật độ), nếu ảnh hưởng

của các yếu tố đó không tùy thuộc vào kích thước của quần thể, hoặc 2) yếu tố phụ thuộc vào mật độ (yếu tố bị chi phối bởi mật độ), nếu ảnh hưởng của các yếu tố đó là phản ứng chức năng điều chỉnh mật độ quần thể.

Ảnh hưởng của các yếu tố phụ thuộc vào mật độ thường gia tăng theo mức độ tiệp cận với giới hạn trên của mật độ hoặc cũng có thể bị chi phối bởi mối liên hệ nghịch - mật độ càng tăng thì mức độ ảnh hưởng lại càng giảm. Các yếu tố trực tiếp phụ thuộc vào mật độ được xem như một trong những cơ chế chủ yếu ngăn ngừa nạn "bột phát số lượng" và xác lập trạng thái cân bằng sinh học ổn định của quần thể. Các yếu tố khí tượng thường (nhưng hoàn toàn không phải là thường xuyên) không phụ thuộc vào mật độ. Trái lại, tác động của các yếu tố sinh học (cạnh tranh, vật ký sinh, vật gây bệnh, v.v...) thường (nhưng không nhất thiết là thường xuyên) lại phụ thuộc vào mật độ.

Ảnh hưởng của sự cạnh tranh trong loài luôn được xem như quá trình phụ thuộc vào mật độ. Ví dụ, sự cạnh tranh thức ăn có thể gây chết quần thể và được gọi là tỷ lệ chết phụ thuộc vào mật độ, làm giảm sức sinh sản hoặc dẫn đến tình trạng di cư. Nicholson (1954), Warley (1957) phân biệt hai loại cạnh tranh trong loài khác nhau với tên gọi "cạnh tranh đối kháng" và "cạnh tranh tàn bạo".

7.4.1. Cạnh tranh đối kháng

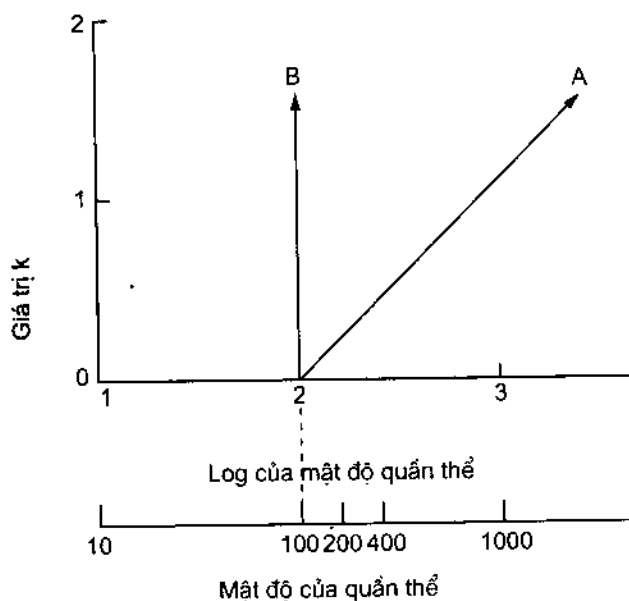
Tính chất cạnh tranh đối kháng thể hiện ở chỗ động vật "chiến thắng" chiếm được tất cả những gì mà nó cần, còn động vật "thất bại" chỉ lấy được phần nhỏ, không đủ để sinh sống hoặc sinh sản. Để làm ví dụ cho loại này, có thể lấy sự cạnh tranh do số lượng bị hạn chế ở loài tò vò sống đơn độc (hình 7.8, trong hình biểu thị tỷ lệ chết của hai loài cạnh tranh). Đường thẳng A thể hiện kết quả tính toán trong trường hợp quần thể tò vò có sự cạnh tranh chiếm đoạt được 100 tổ. Trong trường hợp, nếu quần thể tò vò chỉ có gồm có 100 cá thể hoặc ít hơn tham gia cạnh tranh thì sẽ không thiếu tổ. Nếu số cá thể tham gia cạnh tranh bằng 200 thì trong đó chỉ có 100 cá thể tìm được tổ, và như vậy, sẽ có 50% số cá thể không có điều kiện sinh sản (giá trị tỷ lệ chết $k = \log 200 - \log 100 = 0,3$); nếu như số cá thể tham gia cạnh tranh lên đến 1000 thì kết quả sẽ có 90% số cá thể không có điều kiện sinh sản (giá trị $k = \log 1000 - \log 100 = 1$). Nếu đem so sánh với mật độ của quần thể ở mức cao khi nguồn dự trữ bắt đầu trở nên thiếu thốn thì thấy sự cạnh tranh đối kháng này có tính chất đặc trưng là giá trị k tăng khi độ lệch bằng 1.

7.4.2. Cạnh tranh tàn bạo

Đặc trưng của sự cạnh tranh "tàn bạo" là ở chỗ chiến thắng không trọn vẹn, vì một phần và đôi khi toàn bộ nhu cầu mà loài chiến thắng chiếm đoạt được đã không đủ để duy trì quần thể, mà bị các cá thể tranh giành chiếm đoạt cho riêng mình, nên kết quả cuối cùng vẫn không đủ để cho ngay cá thể đó sinh sống. Như vậy, nguồn tài nguyên dự trữ bị phân tán không hợp lý trong tất cả các cá thể tham gia cạnh tranh. Trong trường hợp đó khi nói đến sự phân bố của một loài trong một ổ sinh thái thì đó là sự phân bố đồng đều và tỷ lệ chết sẽ tăng nhanh từ 0 - 100%, nếu nguồn dự trữ thức ăn trở nên thiếu thốn không đủ để sinh sống. Trong trường hợp này, tỷ lệ chết sẽ tuân theo dạng đường thẳng B của hình 7.8.

Trong thực tế, nếu như có một số thành viên của quần thể có khả năng cung cấp thức ăn cho mình nhiều hơn so với các cá thể khác thì đường biểu diễn sẽ tăng lên một cách đột ngột hơn.

Ví dụ, sự cạnh tranh trong quần thể ấu trùng ruồi quả (*Drosophyla melangaster*) là thí nghiệm minh họa khá đầy đủ về sự cạnh tranh trong loài côn trùng (Bakker, 1961). Ấu trùng ruồi quả vừa mới nở, với số lượng ấn định được chuyển thả lên bề mặt môi trường thạch có chứa men bia làm thức ăn theo những định lượng khác nhau. Kết quả thí nghiệm cho phép xác định lượng thức ăn - ngưỡng giới hạn tối thiểu cho một ấu trùng khi lập đồ thị phản ánh tỷ lệ sống sót phụ thuộc vào khối lượng môi trường thức ăn cho một ấu trùng. Tất nhiên, các cá thể ruồi quả cái được sinh ra từ những ấu trùng sống sót đó đã có thể lực rất yếu và có kích thước rất nhỏ so với ruồi bình thường. Ruồi quả cái đạt kích thước bình thường chỉ trong trường hợp, nếu như mỗi ấu trùng được cung cấp hơn 2mg thức ăn men bia.



HÌNH 7.8. Tỷ lệ chết trong hai loại cạnh tranh
A- Cạnh tranh đối kháng ; B- Cạnh tranh tàn bạo
(Varley, 1974)

7.5. SỰ CẠNH TRANH KHÁC LOÀI

Trong thiên nhiên các cá thể trong quần thể có sự phân bố một cách ngẫu nhiên, phân bố đồng đều hoặc thành nhóm. Phân bố ngẫu nhiên chỉ gặp trong môi trường rất đồng nhất ; phân bố đồng đều có thể gặp ở những nơi mà các quần thể có cạnh tranh trong loài rất gay gắt ; còn phân bố theo nhóm là dạng phổ biến thường gặp. Cũng do tính chất phân bố theo nhóm mà các quần tụ đã xuất hiện dưới ảnh hưởng của sự khác biệt cục bộ trong các điều kiện môi trường, dưới ảnh hưởng của những biến đổi thời tiết theo ngày đêm và theo mùa, dưới ảnh hưởng của các quá trình sinh sản hoặc dưới tác động có lợi do sống tập đoàn và sự phân công theo chức năng. Quần tụ có thể làm gia tăng tính chất cạnh tranh trong loài và cạnh tranh khác loài, nhưng lại được điều hòa cân bằng ở chính chỗ quần tụ đã tạo điều kiện sống sót cho cả nhóm nói chung. Trong côn trùng, các dạng tổ chức xã hội phát triển như ở mối, ong, kiến là hình thức quần tụ ưu thế nhất, đảm bảo cho chúng điều kiện sử dụng bền vững nguồn tài nguyên dự trữ một cách hợp lý và hiệu quả hơn.

Mặt khác, tính quần tụ đó cũng đã thúc đẩy sự cách ly hoặc phân chia không gian, dẫn đến sự cạnh tranh khác loài và các quan hệ tương hỗ khác. Về nguyên tắc,

trong quá trình tiến hoá và phát triển các quần thể trong quần xã và trong hệ sinh thái có xu thế giảm vai trò của các quan hệ tương hỗ cùng có lợi. Các quan hệ tương hỗ cùng có lợi giảm dần chủ yếu do quá trình chọn lọc tự nhiên, làm nảy sinh các phương thức thích nghi mới, tạo điều kiện độc quyền cho loài cạnh tranh.

Khi hai loài cạnh tranh vì một nguồn dự trữ sống còn nào đó thì kết quả cuối cùng, trong số đó sẽ có một loài sống sót, còn lại loài kia thì biến mất, nhưng trong vài trường hợp cũng có kết quả cùng chung sống. Khi có sự thay đổi tập tính dinh dưỡng trong số các loài tham dự, sự cạnh tranh khác loài là mối quan hệ tương hỗ bất kỳ giữa hai hay nhiều quần thể, và đó cũng là quan hệ gây hại cho sự tăng trưởng và sống sót của chúng. Mối quan hệ cạnh tranh có thể là do không gian, do thức ăn, do các chất sinh học, các sản phẩm bài tiết, hoặc do sự phụ thuộc vào vật ăn thịt, vật ký sinh, vật gây bệnh, v.v... Hậu quả cạnh tranh thường rất lớn và trong sinh thái học được thừa nhận như một trong những cơ chế chọn lọc tự nhiên. Cạnh tranh khác loài, mặc dù không phải là lý do chủ yếu, nhưng cũng có thể dẫn tới, hoặc sự thích nghi tương hỗ của hai loài - cùng chung sống, hoặc thay thế quần thể của loài này bằng quần thể của một loài khác, hoặc buộc một loài phải di cư sang địa điểm khác, hoặc chuyển sang dùng một loại thức ăn hay nơi ở khác. Các loài có họ hàng gần và có phương thức sống giống nhau thường không cùng sống với nhau trong một sinh cảnh. Nếu cùng chung sống với nhau trong một sinh cảnh, thì chúng nhất thiết phải có nhu cầu dinh dưỡng khác nhau, hoặc có phương thức sống khác nhau, hoạt động vào những thời gian khác nhau, hoặc có những tính chất khác biệt nào đó, nên có ổ sinh thái khác nhau. Trong thiên nhiên rất ít gặp trường hợp, khi mà hai loài có họ hàng gần (cùng giống) lại cùng chung sống với nhau trong một ổ sinh thái. Vì vậy, thường mỗi loài có một ổ sinh thái riêng biệt. Trong trường hợp các ổ sinh thái có phần gối, chồng lên nhau thì ở đó sẽ diễn ra sự cạnh tranh trừ khử, hoặc như thường gọi là nguyên tắc Gause (Gause, 1934).

Về mặt lý thuyết, có thể mô hình hoá quan hệ cạnh tranh khác loài bằng phương trình Lotka - Volterra. Phương trình này là một cặp phương trình vi phân tương tự như các phương trình đã được dẫn ra ở trên. Có thể sử dụng những phương trình này để mô hình hoá hệ vật ký sinh - vật chủ, vật ăn thịt - vật mồi, hoặc các quan hệ khác giữa hai loài. Trong trường hợp, khi có sự cạnh tranh giữa hai loài do không gian hạn chế, nơi mà mỗi quần thể đều có mức cân bằng xác định, biểu thị bằng đại lượng k , thì có thể viết phương trình tăng trưởng dưới dạng như sau (phương trình Lotka - Volterra).

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} &= r_{m1} \frac{(k_1 - N_1 - \beta N_2)}{k_1} \\ \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} &= r_{m2} \frac{(k_2 - N_2 - \alpha N_1)}{k_2} \end{aligned} \quad (23)$$

Ở đây, N_1 và N_2 - Số lượng tương ứng của loài thứ nhất và loài thứ hai; α - Hệ số cạnh tranh (hiệu quả cạnh tranh) biểu thị ảnh hưởng kìm hãm hay thôn tính của

loài thứ hai đối với loài thứ nhất ; β - Hệ số cạnh tranh biểu thị ảnh hưởng kìm hãm hay thôn tính của loài thứ nhất đối với loài thứ hai ; còn r_1, r_2 - Tốc độ gia tăng của loài quần thể. Do có quan hệ tương tác như vậy, nên loài có ảnh hưởng kìm hãm mạnh hơn đã buộc loài thứ hai phải đổi nơi ở, hoặc phải tiêu diệt. Tuy vậy, theo lý thuyết, hai loài có thể cùng chung sống nếu hệ số cạnh tranh đặc trưng cho chúng rất nhỏ so với đại lượng của tỷ lệ mật độ bão hoà (k_1/k_2 và k_2/k_1).

Để kiểm tra tương quan phụ thuộc theo phương trình Lotka - Lotterra, chúng ta có thể viết phương trình 23 theo dạng đơn giản đối với loài N_1 :

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_{m_1} - dN_1 - \beta N_2 \quad (24)$$

Tốc độ tăng trưởng tức thời (dN/dt) thường khó xác định do phải xác định chính xác từng khoảng thời gian. Nếu lấy khoảng cách thời gian tương đối dài, chẳng hạn như suốt cả thế hệ (vòng đời) thì không đáp ứng đủ điều kiện như phương trình 24 đòi hỏi. Bởi vì, sự biến đổi cấu trúc tuổi trong quần thể, có thể loại trừ một số tương quan có thể có. Tuy nhiên, nếu tốc độ tăng trưởng của N_1 và N_2 trong phương trình 24 có mối liên hệ tuyến tính, thì chúng ta có thể xác định mức độ tương đồng của các thế hệ theo phương trình :

$$\frac{N_{1n+1}}{N_1} = F - aN_{1n} - bN_{2n} \quad (25)$$

Trong đó : N_{1n} và N_{1n+1} Số lượng cá thể trưởng thành của loài N_1 trong thế hệ bố mẹ và thế hệ con ; F - Số lượng con tối đa do một cá thể côn trùng mẹ đẻ được, aN_{1n} và bN_{2n} .

Tỷ lệ chết do cạnh tranh trong loài và cạnh tranh khác loài. Như vậy, aN_n biểu thị tỷ lệ chết phụ thuộc vào mật độ ; còn tỷ lệ chết của N_1 và N_2 gây ra nên nhất thiết có sự phụ thuộc tuyến tính vào quần thể của N_2 .

Để tìm nguyên nhân của sự cạnh tranh không chỉ cần phải nghiên cứu đặc điểm của quần thể và các điều kiện quyết định khác loại trừ sự cạnh tranh, mà còn phải nghiên cứu cả hoàn cảnh khi các loài có họ hàng gần cùng chung sống. Bởi vì, trong thiên nhiên "có nhiều loài, về thực chất đã cùng sử dụng một nguồn tài nguyên dự trữ".

Để làm ví dụ minh họa cho sự cạnh tranh kể trên, có thể lấy kết quả nghiên cứu của Park (1962) về các loài mọt bột thuộc giống *Tribolium*. Một bột có thể sinh sống và hoàn thành toàn bộ chu trình phát triển trong môi trường rất đơn giản và đồng nhất - trong bình đựng bột mì hoặc tấm lúa mạch. Trong trường hợp này, môi trường đồng thời vừa là thức ăn, vừa là nơi ở của toàn bộ các pha phát triển. Nếu định kỳ đều đặn bổ sung hoặc đổi mới cơ chất (bột hoặc tấm) thì quần thể mọt bột có thể tồn tại trong một thời gian dài. Thí nghiệm cho thấy, khi nuôi riêng thì mỗi loài có thể tồn tại trong bất kỳ tổ hợp nào của điều kiện sinh thái, nhưng khi nuôi chung thì sau một thời gian chỉ có một loài sống sót, còn loài kia bị biến mất (Bảng 7.1).

Rõ ràng, nếu nuôi hai loài một bột *Tribolium castaneum* và *T.confusum* trong cùng một lọ đựng bột mì thì sớm hay muộn, một loài sẽ bị loại bỏ, còn loài kia sẽ phát triển và tăng trưởng quần thể hết sức nhanh. Tuy theo tổ hợp điều kiện sinh thái mà một loài luôn luôn "chiến thắng", hay nói cách khác, hai loài *Tribolium* không thể cùng chung sống trong một ổ sinh thái. Như đã nói ở trên, nguyên nhân chủ yếu là do ấu trùng tuổi lớn và một trưởng thành của "loài chiến thắng" đã tiêu diệt một lượng khá lớn trứng và nhộng của "loài chiến bại". Số lượng khởi đầu của quần thể (tỷ lệ số lượng gốc) không ảnh hưởng đến kết quả cuối cùng của sự cạnh tranh mà điều kiện nhiệt độ và độ ẩm cao - đặc trưng cho vùng khí hậu nhiệt đới nóng và ẩm. Trái lại, loài *T.confusum* luôn luôn là loài chiến thắng trong điều kiện nhiệt độ ôn hoà và độ ẩm thấp - đặc trưng cho vùng ôn đới với điều kiện khí hậu lạnh và khô. Ở những vùng mà thời tiết hàng năm thay đổi, có hai mùa rõ rệt : mùa khô nóng và mùa mưa ẩm lạnh thì hai loài một bột sẽ thay thế nhau vị trí ưu thế trong từng mùa thích hợp. Trong thí nghiệm với điều kiện sinh thái mang tính chất chuyển tiếp, mỗi loài có một xác suất chiến thắng xác định. Ví dụ, trong môi trường ẩm và ấm xác suất chiến thắng của *T.castaneum* bằng 0,86. Loài chiến thắng thường có tốc độ tăng trưởng (r) lớn hơn loài chiến bại. Trong trường hợp đại lượng (r) của cả hai loài không chênh lệch nhau nhiều thì loài có (r) cao hơn chút ít không phải luôn luôn là loài chiến thắng.

BẢNG 7.1. Ảnh hưởng cạnh tranh của hai loài một bột *Tribolium* trong các điều kiện "khí hậu" khác nhau. (Theo Park, 1954)

Điều kiện "khí hậu"	Nhiệt độ (°C)	Độ ẩm tương đối của không khí (%)	Kết quả cạnh tranh (%)	
			<i>T.castaneum</i> "chiến thắng"	<i>T.confusum</i> "chiến bại"
Nóng và ẩm	34	70	100	0
Nóng và khô	34	30	10	90
Ấm và ẩm	29	70	86	14
Ấm và khô	29	30	13	87
Lạnh và ẩm	24	70	31	69
Lạnh và khô	24	30	0	100

Tương quan cạnh tranh còn phụ thuộc vào bệnh virus cũng như dòng di truyền khác nhau trong quần thể.

Sử dụng kết quả của các mô hình thực nghiệm với các loài một bột *Tribolium*, chúng ta có thể chế tạo điều kiện cho chúng không cạnh tranh trừ khử (thôn tính) lẫn nhau. Nếu định kỳ lần lượt chuyển một nuôi từ điều kiện nóng và ẩm sang điều kiện lạnh và khô (theo kiểu thay đổi thời tiết) và ngược lại, thì sự ưu thế của một loài này sẽ không đủ thời gian để tiêu diệt loài kia. Trong điều kiện tự nhiên (hệ

sinh thái hổ) thì một phần khá lớn các cá thể của loài ưu thế, hoặc giả phải di cư khi số lượng quần thể đạt đến giới hạn xác định, hoặc giả bị tiêu diệt bởi các loài ăn thịt, các loài ký sinh hoặc nấm bệnh nên quan hệ cạnh tranh khác loài có thể bớt căng thẳng.

Trong điều kiện thực địa thường chỉ thấy được kết quả cuối cùng của sự cạnh tranh khác loài. Quá trình cạnh tranh có thể bắt đầu tiếp diễn từ thời xa xưa và dần dần biến đổi đến trạng thái hầu như cân bằng mà trong đó, các loài trong hệ sinh thái cùng chung sống với nhau và có quan hệ tương hỗ với nhau. Do vậy, chỉ có thể có được những dẫn chứng trực tiếp về sự cạnh tranh bằng cách nuôi các loài trong điều kiện thí nghiệm.

Ví dụ, ở Anh có 5 loài ong thuộc giống *Vespula* cùng có kích thước cơ thể như nhau và cạnh tranh với nhau về thức ăn, hoặc ở vùng Đông Nam châu Á, các loài sâu cuốn lá lớn hại lúa đã cùng chung sống với nhau và có sự cạnh tranh thức ăn với nhau. Chúng đã cùng chung sống với nhau theo phương thức nào thì cho đến nay vẫn là những điều bí hiểm. Chúng tôi cho rằng, sở dĩ chúng cùng chung sống được với nhau, có thể do số lượng của từng loài trong số các loài đó đã được điều chỉnh bởi một số loài ký sinh chuyên hoá nào đó. Nhờ vậy, mà số lượng của từng loài luôn luôn ở mức thấp và số lượng thức ăn luôn đủ cho tất cả các loài đó.

Trong thiên nhiên, sự cạnh tranh khác loài chắc có lẽ không tới mức mạnh và kéo dài khi nuôi trong các thí nghiệm nhỏ; sự chung sống của hai loài cùng sử dụng chung một nguồn dự trữ, chắc có lẽ cũng không khó khăn lắm. Crombie (1947) đưa ví dụ chứng minh sự khác biệt về nơi ở là nguyên nhân làm giảm nhẹ sự cạnh tranh khác loài, cho phép chúng cùng chung sống với nhau. Trong thí nghiệm, khi nuôi chung loài một bột *Tribolium* với loài một thóc *Oryzaephylus* trong cùng một lọ bột, thì kết quả cuối cùng là loài một thóc bị tiêu diệt. Nguyên nhân chủ yếu là do một bột đã tiêu diệt rất nhiều cá thể chưa thành thực của một thóc. Song, nếu đặt ống thuỷ tinh với đường kính vừa đủ để cho các cá thể chưa thành thực của một thóc có thể chui vào ẩn nấp, thì kết quả là cả hai quần thể đều cùng tồn tại. Bởi vậy, khi môi trường đơn giản gồm một ổ sinh thái được thay thế bằng môi trường gồm hai ổ sinh thái thì sự cạnh tranh giảm đến mức là hai loài có thể cùng chung sống với nhau.

Như trên đã đề cập, sự cạnh tranh trong loài là một trong những yếu tố quan trọng phụ thuộc vào mật độ và điều đó cũng đúng với cả sự cạnh tranh khác loài. Sự cạnh tranh giữa các loài có họ hàng gần diễn ra theo nguyên tắc Gause, và chắc cũng đúng cả với mọi quần thể.

Để khái quát vấn đề cạnh tranh, Philip (1955) đã đưa ra sơ đồ mà theo ông là cơ sở thích hợp cho phân tích và quan sát. Philip chia các quan hệ cạnh tranh thành các dạng sau đây:

Sự cạnh tranh chưa hoàn chỉnh mà trong đó quan hệ tương tác khác loài thể hiện yếu hơn quan hệ tương tác trong loài. Sự cạnh tranh khác loài là yếu tố giới hạn, nhưng không dẫn đến sự đào thải hoàn toàn một loài.

- Sự cạnh tranh hoàn chỉnh được mô tả như nguyên tắc Gause và mô hình Lotka - Volterra. Cùng với sự gia tăng số lượng của một loài thì loài thứ hai không còn phương thức chống đỡ, dần dần bị loại khỏi ổ sinh thái đang sinh sống.

- Sự siêu cạnh tranh mà trong đó ảnh hưởng lẫn át thể hiện rất mạnh, đồng thời xuất hiện ngay tức khắc, chẳng hạn như tiết các chất xua đuổi, chất kháng sinh.

- Trong quá trình điều chỉnh, các quần thể thường biểu hiện tính chất khác biệt trong các bậc dinh dưỡng. Ví dụ, số lượng của các quần thể sinh vật tự dưỡng, sinh vật ăn thịt, sinh vật ký sinh và sinh vật phân giải bị giới hạn bởi nguồn dự trữ, tương tự như yếu tố điều chỉnh phụ thuộc vào mật độ, nên các đại diện của nhóm này nhất thiết có sự cạnh tranh. Trái lại, động vật ăn thực vật hầu như không phải chịu cảnh thiếu thốn thức ăn và số lượng của chúng thường bị giới hạn bởi vật ký sinh, vật ăn thịt, vật gây bệnh. Chắc có lẽ đó là một trong những nguyên nhân cho phép nhiều loài động vật ăn thịt cùng chung sống với nhau.

Ngoài những quan hệ ký sinh, quan hệ ăn thịt, quan hệ cạnh tranh trong các quần xã sinh vật còn tồn tại các loại quan hệ khác mà có lẽ không kém phần quan trọng đối với việc xác định tính chất của các quần thể. Dựa theo quá trình tiến hoá có thể liệt kê như hội sinh, tiền hợp tác và hổ sinh (cộng sinh).

Trong quá trình phát triển, kiểu quan hệ tương hỗ đơn giản nhất có lẽ là sự hội sinh - loài này sống dựa vào một loài khác, sử dụng chúng như phương tiện di chuyển và không làm hại gì cho loài đó cả. Chỉ tách sự hội sinh ra khỏi hoàn cảnh mà ở đó cả hai sinh vật đều có ưu thế như nhau do sự liên hiệp hay do một quan hệ nào khác thì chúng ta gặp dạng tiền hiệp tác hay hợp tác đơn giản. Còn kiểu quan hệ giữa rễ cây và kiến hoặc giữa mối và vi sinh vật sống trong ruột mối là quan hệ cộng sinh hay hổ sinh. Trong trường hợp hổ sinh, cả hai quần thể đều có lợi và hoàn toàn phụ thuộc vào nhau.

7.6. CÁC YẾU TỐ DO CON NGƯỜI

Hiện nay hoạt động của con người đã trở thành yếu tố sinh thái vô cùng quan trọng, có ảnh hưởng rõ rệt đến thiên nhiên. Với những hoạt động sống của mình, loài người đã làm cho thiên nhiên thay đổi và đã huỷ hoại nhiều quan hệ tương hỗ cân bằng được hình thành trong quá trình lịch sử phát triển lâu dài của sinh quyển. Gieo trồng các loại cây mới, thuần hoá động vật, khai hoang trồng cây công nghiệp, khai thác rừng, khai khoáng, luyện kim, sử dụng các loại nhiên liệu, xây dựng các nhà máy, các khu công nghiệp phát triển làng nghề, xây dựng các nhà máy thủy điện, thâm canh nông nghiệp, nuôi trồng thủy sản, nhập nội nuôi trồng các giống mới chuyển gen, cùng các hoạt động khác đã có tác động mạnh mẽ làm biến đổi môi trường gây hiệu ứng nhà kính, huỷ hoại tính đa dạng sinh học cũng như trạng thái ổn định của nhiều quần xã và nhiều hệ sinh thái khác nhau.

Tất cả các loại tác động do yếu tố con người đều có ảnh hưởng rất rộng rãi, sâu sắc và thiếu tính chọn lọc, nên yếu tố con người đã trở thành yếu tố sinh thái với những tác động đặc trưng tùy thuộc vào trình độ văn minh của từng cộng đồng.

Chương VIII. BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG CỦA CÔN TRÙNG

Các quy luật điều chỉnh số lượng sinh vật là một trong những vấn đề trung tâm của sinh thái học hiện đại. Với những bế tắc và những khủng hoảng trong công tác bảo vệ thực vật, bảo vệ động vật và sức khoẻ của con người, giá trị thực tiễn của các vấn đề càng trở nên quan trọng và cấp thiết hơn. Bản chất của sự bế tắc và khủng hoảng đó là do mâu thuẫn giữa tính chất độc hại của các loại thuốc hoá học và do thiếu cơ sở sinh thái học cho việc sử dụng chúng một cách hợp lý và hiệu quả cao. Việc sử dụng thuốc hoá học trừ sâu, trừ cỏ dại một cách rộng rãi, thiếu cơ sở khoa học, không lưu ý đến các quy luật biến động quần thể đã làm cho số lượng các quần thể có lợi cũng như có hại đều biến đổi theo chiều hướng không mong muốn.

Số lượng của nhiều loài côn trùng, đặc biệt là các loài sâu hại thường có sự dao động lớn từ thế hệ này sang thế hệ khác. Số lượng lần sau gia tăng có khi đến hàng trăm lần như rầy nâu hại lúa, và kéo dài trong suốt ba, hoặc năm thế hệ, hoặc trong một vài năm như sâu róm thông, rồi lại đột ngột giảm xuống đến mức thấp và duy trì ở mức đó trong một thời gian. Một số loài côn trùng có chu kỳ sinh sản bột phát (sinh sản hàng loạt) hay phát dịch với khoảng cách thời gian bằng 10 - 11 năm. Những chu kỳ này có thể được quy định do các loài ký sinh chuyên hoá hoặc do sự biến đổi dù chậm trễ trong trạng thái sinh lý của cây thức ăn, hoặc do cơ chế điều chỉnh nào đó.

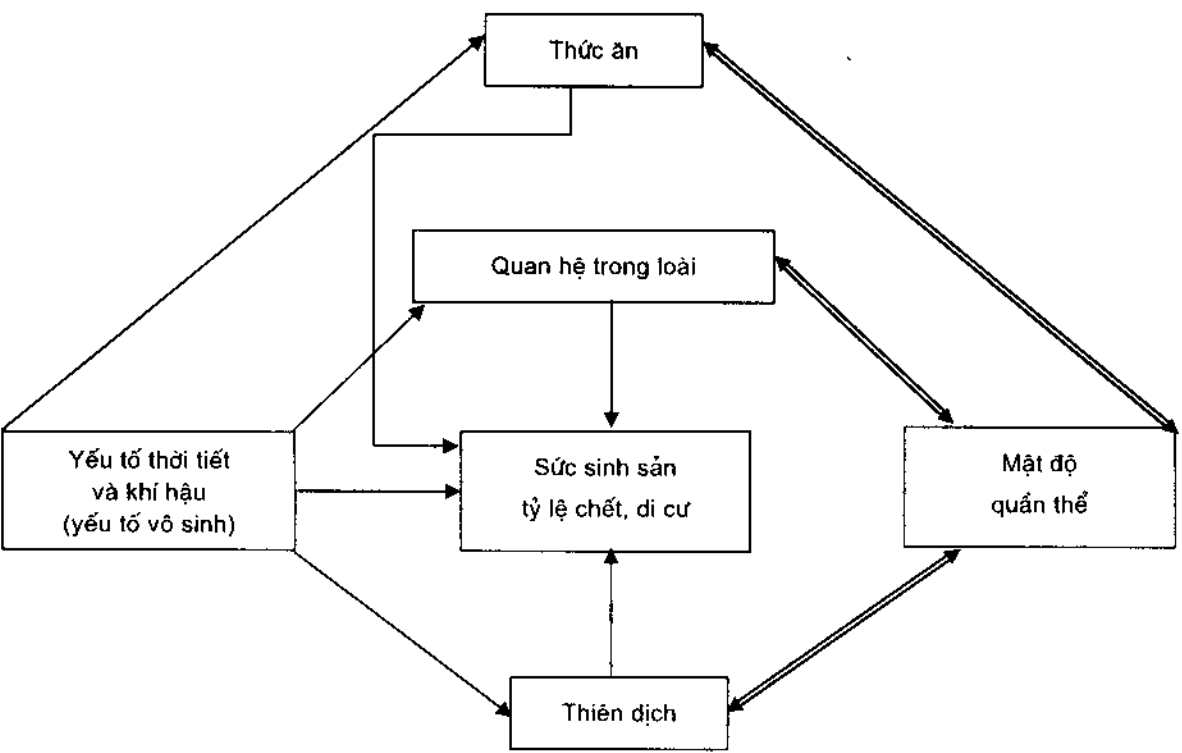
8.1. YẾU TỐ ĐIỀU CHỈNH VÀ YẾU TỐ BIẾN ĐỔI

Sự sinh sản hàng loạt của các loài sâu hại, phần lớn không tiếp diễn theo tiến trình tự nhiên. Bởi vì, việc sử dụng thuốc trừ sâu có thể sẽ cho kết quả dương tính, hoặc giả không ổn định, hoặc giả âm tính. Các cơ chế điều chỉnh biến động số lượng của côn trùng có tầm quan trọng lớn về mặt lý thuyết cũng như thực tiễn sản xuất, nhưng lý giải chúng thì cho đến nay chúng ta vẫn chưa đủ dẫn liệu. Cũng chính vì vậy mà trong sinh thái học, vấn đề được thảo luận nhiều nhất và có nhiều ý kiến bất đồng nhất là biến động số lượng của các loài sinh vật. Tuy có nhiều quan điểm bất đồng, nhưng càng ngày càng có thêm nhiều số liệu thừa nhận quan điểm về quá trình điều chỉnh tự nhiên, hay là quá trình tự điều chỉnh. Theo quan điểm này, những quá trình dao động liên tục về số lượng của sinh vật ở trong thiên nhiên là kết quả tương tác của hai quá trình : biến đổi và điều chỉnh (hay biến cải và điều hoà).

Quá trình biến đổi xảy ra do tác động ngẫu nhiên của các yếu tố dao động môi trường, chủ yếu là do các yếu tố thời tiết và khí hậu. Các yếu tố biến đổi có thể ảnh hưởng lên số lượng cũng như chất lượng của các cá thể hoặc của quần thể bằng cách trực tiếp hoặc gián tiếp thông qua sự thay đổi trạng thái sinh lý của cây thức ăn, hoạt tính của thiên địch, v.v...

Ngược lại, quá trình điều chỉnh được thực hiện do các yếu tố thực tại mà khi tác động có tính chất làm giảm những dao động ngẫu nhiên của mật độ quần thể để không vượt ra khỏi giới hạn điều chỉnh. Những yếu tố điều chỉnh hoạt động theo nguyên tắc của mối liên hệ nghịch phủ định. Ví dụ như các quan hệ trong loài và quan hệ khác loài.

Vai trò tác động của các yếu tố biến đổi và các yếu tố điều chỉnh có thể khái quát theo sơ đồ của Viktorov (1976).



HÌNH 8.1. Sơ đồ biến động quần thể của côn trùng (theo Viktorov)
 Mũi tên nhỏ - tác động của các yếu tố biến đổi, mang tính chất một chiều.
 Mũi tên lớn (hai nét) - tác động của các yếu tố điều chỉnh, mang tính chất thuận nghịch.

8.2. CÁC CƠ CHẾ ĐIỀU CHỈNH SỐ LƯỢNG CÔN TRÙNG

Hiện nay nhiều cơ chế điều chỉnh số lượng côn trùng đã được mô tả theo quan hệ trong loài và quan hệ khác loài, quan hệ quần xã (sinh vật quần). Trong số đó, quan hệ cạnh tranh trong loài được xem như là một cơ chế điều chỉnh số lượng có tầm quan trọng đáng kể và đã được đề cập khá đầy đủ trong các phần trên.

Cơ chế điều chỉnh trong loài có ý nghĩa quan trọng - là yếu tố tín hiệu tác động gia tăng mật độ quần thể. Nhận được yếu tố tín hiệu này côn trùng có phản ứng nhằm làm giảm số lượng cá thể của loài. Phản ứng xuất hiện do ảnh hưởng hoạt động tiếp xúc (va chạm) tương hỗ của các cá thể trước khi thức ăn bắt đầu trở nên

thiếu thốn. Ví dụ, kết quả của nhiều công trình nghiên cứu cho thấy ở nhiều loài rệp cây, các dạng cá thể có cánh xuất hiện và di cư ra khỏi tập đoàn nhằm mục đích hạn chế nạn “đư thừa dân số”, “bùng nổ số lượng”, “phát dịch” khi cây thức ăn bắt đầu trở nên cạn cỗi, yếu đuối. Trong trường hợp này, các hoạt động tiếp xúc tương hỗ có tác động lên từng pha phát triển nào đó, quy định sự hình thành các cá thể có cánh hoặc không có cánh. Ở các loài ong ký sinh, sự tiếp xúc tương hỗ của cá thể cái, tuy không phải do cạnh tranh vì vật chủ, cũng đã làm gia tăng quá trình đẻ trứng không thụ tinh. Kết quả của hiện tượng đó đã làm cho tỷ lệ cá thể đực trong quần thể tăng lên rất cao, nên mật độ quần thể trong các thế hệ kế tiếp đã giảm sút. Cơ chế phản ứng tương tự nhằm giảm bớt tốc độ gia tăng quần thể cũng đã được phát hiện ở một số loài côn trùng khác, nhưng đặc biệt nhiều ở các đại diện thuộc họ *Pteromalidae* (Wglye, 1966 ; Walker, 1967), *Eulophidae* (Viktorov, Kotsetva, 1973), *Scelyonidae* (Viktorov, 1973 ; *Trichogramma tidae* (Kotsetova, 1972 ; Phạm Bình Quyền, 1979).

Các cá thể trong cùng một loài có thể có ảnh hưởng lẫn nhau bằng cách gián tiếp qua mùi của các chất đánh dấu (pheromon đánh dấu). Kết quả thí nghiệm của Viktorov, Kotsetova (1971), Phạm Bình Quyền (1976) cho thấy mùi của các pheromon đánh dấu đã ảnh hưởng làm gia tăng quá trình đẻ trứng không thụ tinh ở các cá thể cái của ong ký sinh *Trissolcus grandis*, *Telenomus dignus*. Sự thay đổi tập tính đẻ trứng không thụ tinh do ảnh hưởng của pheromon đánh dấu là một trong những cơ chế điều chỉnh số lượng quan trọng ở côn trùng mang ký sinh, làm giảm tốc độ sinh sản khi mật độ quần thể gia tăng.

Cùng với các cơ chế điều chỉnh vừa kể, sự phân hoá trong tỷ lệ chết là yếu tố quan trọng, duy trì mật độ quần thể phù hợp với nguồn dự trữ thức ăn và khoảng không sinh sống. Khi nguồn dự trữ thức ăn trở nên thiếu thốn thì sự cạnh tranh trong loài xuất hiện. ở côn trùng, đặc biệt là côn trùng ký sinh, khi cạnh tranh thức ăn thì các cá thể đực đủ điều kiện để chiến thắng, vì để hoàn thành phát triển chúng đòi hỏi một lượng thức ăn ít hơn so với các cá thể cái. Trái lại, các cá thể cái chịu áp lực nặng nề khi thiếu thức ăn và phần lớn bị chết vào trước lúc pha trưởng thành. Kết quả là trong môi trường mà thức ăn bắt đầu thiếu thốn thì tỷ lệ cá thể đực trong quần thể sẽ gia tăng, còn cá thể cái lại giảm.

8.3. PHẢN ỨNG CHỨC NĂNG VÀ PHẢN ỨNG SỐ LƯỢNG

Tác động tín hiệu của mật độ quần thể trong hiện tượng biến dị pha được phát hiện trước tiên ở châu chấu di cư và sau đó bướm và bọ que, là hiện tượng khá phức tạp. Sự thiếu thức ăn đó không có liên quan với quá trình biến dị pha. Sự hình thành hai pha phát triển khác nhau cả về sinh lý lẫn hình thái, tùy thuộc vào sự có hoặc không có tiếp xúc tương hỗ của các cá thể. Pha hợp đàn đã xuất hiện do ảnh hưởng của sự nhóm họp. Pha này có các tính chất đặc trưng như sức sinh sản thấp, tuổi ấu trùng kéo dài, có tập tính tập thể và bản năng di cư phát triển. Khi sinh

cảnh trở nên chật chội thì hợp thành đàn và di cư đồng loạt. Cơ chế của hiện tượng này là do cảm giác xúc giác và qua hệ thần kinh nội tiết dẫn đến sự biến đổi sinh lý, tập tính và hình thái của châu chấu. Thuộc tính biến dị pha được củng cố bằng tính di truyền và chỉ đặc trưng cho một vài loài châu chấu đơn độc, sự gia tăng mật độ quần thể đã không dẫn đến hiện tượng hình thành đàn. Trong số các cơ chế quần xã điều chỉnh số lượng côn trùng được phát hiện thì đáng chú ý nhất là phản ứng chức năng và phản ứng số lượng đối với sự biến đổi mật độ quần thể vật chủ hoặc vật nuôi.

Phản ứng chức năng biểu thị ở chỗ, khi mật độ quần thể vật mồi hoặc vật chủ gia tăng thì số lượng cá thể của chúng bị tiêu diệt bởi một cá thể vật ăn thịt hoặc vật ký sinh cũng tăng lên.

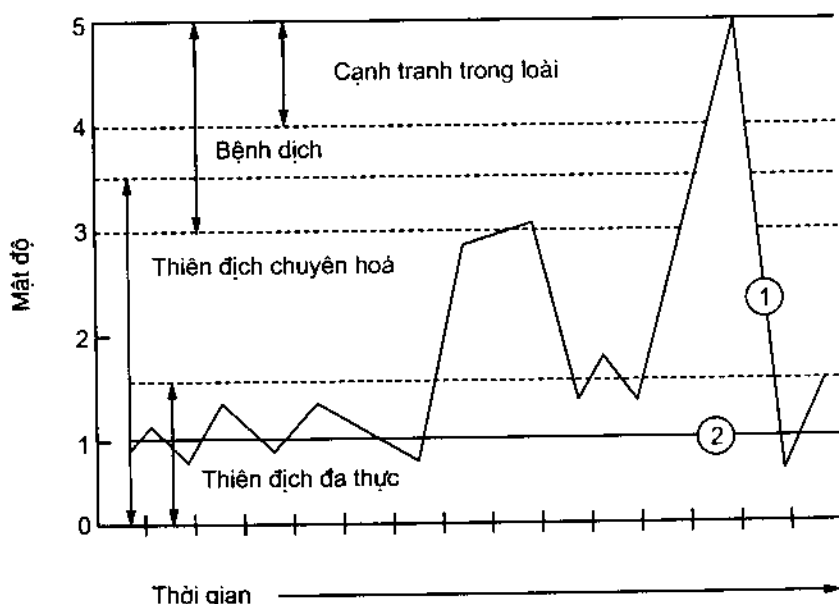
Phản ứng chức năng là tiền đề của phản ứng số lượng - sự gia tăng mật độ quần thể vật mồi hoặc vật chủ đã kéo theo sự gia tăng số lượng của vật ăn thịt hoặc ký sinh. Chỉ ở các loài thiên địch chuyên hoá mới có loại phản ứng số lượng.

Cùng với các loài côn trùng ăn thịt và côn trùng ký sinh, các yếu tố gây bệnh cũng có vai trò quan trọng đối với sự điều chỉnh số lượng côn trùng. Tuy bị phụ thuộc khá chặt chẽ vào điều kiện khí tượng, nhưng các yếu tố gây bệnh đã có ảnh hưởng điều chỉnh số lượng khá rõ rệt khi mật độ quần thể của côn trùng tăng lên cao. Những yếu tố gây bệnh cho côn trùng ở trong thiên nhiên có thể tồn tại lâu dài dưới dạng ổ dịch tiềm năng khi mật độ quần thể vật chủ ở mức dưới ngưỡng tác động của chúng. Khi vật chủ tăng lên cao, sự tiếp xúc tương hỗ giữa các cá thể trong quần thể và sự suy yếu sinh lý đã là điều kiện để cho các ổ dịch lây lan, phát dịch.

Các cơ chế điều chỉnh dựa trên cơ sở quan hệ tương tác giữa côn trùng với thực vật được biểu hiện theo nhiều phương thức khác nhau. Ví dụ, sự tăng số lượng rệp cây đã kéo theo sự hình thành lớp lông hoặc lớp vỏ bảo vệ ở một số cây. Lớp bảo vệ này đã gây khó khăn cho dinh dưỡng của rệp cây và đó cũng là nguyên nhân tạo nên các biotip sâu hại mới, như các biotip rầy nâu hại lúa ở Đông Nam châu Á và Đồng bằng Nam Bộ Việt Nam (Viện Bảo vệ Thực vật, 1980).

Nhiều loại cơ chế điều chỉnh số lượng ở côn trùng hiện nay đã được phát hiện. Tuy thế, sự bất đồng về quan điểm của các nhà khoa học thuộc nhiều trường phái khác nhau vẫn còn tiếp diễn. Nguyên nhân của những bất đồng, chắc có lẽ do các tác giả đã sử dụng những nguồn tư liệu khác nhau về quần thể của các loài có thuộc tính sinh thái hoàn toàn không giống nhau hoặc vào các thời gian mà các loài đó có số lượng không giống nhau, trong các sinh cảnh, các hệ sinh thái hoặc các cảnh quan khác nhau. Ví dụ, vào những năm 1969 - 1972, khi dịch rầy nâu lan tràn thì ở đồng bằng sông Hồng, mật độ rầy cao hơn ở vùng trung du và miền núi Bắc Bộ. Ở Thái Bình, mật độ rầy 2000-10.000 con/m² vào tháng 7-9, trong khi đó ở Tuyên Quang thì mật độ rầy cao nhất cũng chỉ 1000 con/m².

Kết quả nghiên cứu cho thấy, hết thảy mọi cơ chế điều chỉnh số lượng đều có tác dụng trong một giới hạn dao động mật độ của quần thể. Mỗi cơ chế điều chỉnh được đặc trưng bởi ngưỡng trên, ngưỡng dưới và vùng tác động mạnh (hình 8.2). Vùng hoạt động thấp nhất ở gần ngưỡng dưới là cơ chế phản ứng chức năng của vật ký sinh đa thực và vật ăn thịt. Giới hạn tác động mạnh hơn với vùng hoạt động rộng hơn là cơ chế ứng với số lượng đặc trưng ở côn trùng ký sinh chuyên hóa. Phản ứng chức năng của vật ký sinh phát huy tác động điều chỉnh số lượng khi mật độ quần thể mức thấp ; còn phản ứng số lượng có tác động điều chỉnh số lượng cả trong thời kỳ mà vật chủ hoặc vật mồi có số lượng thấp, đúng như trong thời kỳ gia tăng mật độ đến mức khá cao. Vai trò điều chỉnh số lượng côn trùng của dịch bệnh thường chỉ thể hiện khi mật độ quần thể gia tăng đến gần mức cực đại. Sự cạnh tranh trong loài là cơ chế điều chỉnh số lượng côn trùng khi mật độ quần thể gia tăng đến mức cực đại, khi mà nguồn dự trữ của môi trường gần cạn kiệt. Cơ chế điều chỉnh này đã ngăn ngừa cho quần thể khỏi bị tiêu diệt. Như vậy, hệ thống cơ chế điều chỉnh số lượng của từng loài côn trùng là một tổ hợp gồm nhiều cơ chế, mà mỗi cơ chế lại có phạm vi tác động đối với từng mật độ quần thể và có khả năng bù trừ lẫn nhau, đảm bảo sự thống nhất và hoàn chỉnh của cả hệ thống. Nhờ vậy mà quần thể của từng loài côn trùng, ngay cả trong môi trường khắc nghiệt, hoặc biến đổi thường xuyên cũng vẫn tồn tại ở mức cân bằng ổn định.



HÌNH 8.2. Mô hình tác động các cơ chế điều chỉnh số lượng của côn trùng (theo Viktorov, 1976) :

1. Dao động số lượng của côn trùng.
2. Trạng thái cân bằng ổn định của mật độ quần thể (mũi tên chỉ phạm vi tác động của các cơ chế điều chỉnh).

Để minh họa cho sự tác động của các cơ chế, có thể trích dẫn ở nhiều công trình nghiên cứu khác nhau. Ví dụ, Bondarenko (1972) cho thấy, số lượng của nhện đỏ *Metatetranychus ulmi* được điều chỉnh do hệ thống cơ chế gồm bao gồm ba bậc : khi mật độ quần thể ở mức thấp - các loài bét ăn thịt đa thực ; khi mật độ gia tăng lên cao hơn một ít - do các loài bét ăn thịt chuyên hóa ; và cuối cùng khi mật độ tăng cao - do quan hệ tương hỗ của các cá thể trong quần thể làm cho nhện đỏ dễ trúng ở trạng thái diapause. Ở Việt Nam, mật độ quần thể của một số loài rệp cây hại đậu, lạc, bông và rau họ hoa thập tự (Phạm Văn Lâm, 2002 ; Hà Quang Hùng, 2002) được điều chỉnh theo hệ cơ chế ba bậc gồm : sinh vật ăn thịt du thực (nhện và bọ rùa), sau đó đến côn trùng ăn thịt định cư (ấu trùng bọ rùa, ong ký sinh và ruồi vàng), cuối cùng do di cư bằng sự hình thành các cá thể dạng có cánh. Ở sâu đục thân bướm hai chấm, số lượng quần thể được điều chỉnh nhờ hệ thống cơ chế ba bậc gồm : ong mắt đỏ ký sinh (*Trichogramma japonicum*) khi mật độ quần thể ở mức thấp, tiếp theo là các loài ong ký sinh trứng chuyên hóa (*Telenomus dignus*, *Tetrastichus schoenobii*), ong ký sinh ấu trùng, ký sinh nhộng và sau đó là sự phân ly thế hệ làm cho một tỷ lệ ấu trùng tuổi 5 của lứa thứ 5 rơi vào trạng thái diapause (Phạm Bình Quyền, 1973, 1979, 2002).

Sự hình thành các loại cơ chế điều chỉnh số lượng côn trùng có liên quan hữu cơ với sự phát triển và tiến hóa của từng loại trong hệ sinh thái xác định, theo yêu cầu đối với mức độ số lượng và sự điều chỉnh của sinh vật này hoặc khác. Đối với mỗi một loài đều có một mật độ quần thể tối ưu xác định, mà trong đó có liên quan đến sự cần thiết phải duy trì quan hệ tiếp xúc tương hỗ giữa cá thể cái và cá thể đực, liên quan đến các loại tập tính quần thể nhằm sử dụng hợp lý nguồn dự trữ và đề kháng đối với các hoạt động bất lợi. Vì vậy, ở Việt Nam, sâu róm thông và sâu róm hại rừng khộp có đời sống tập thể theo từng lứa tuổi, thường là trong tuổi nhỏ, về sau chuyển sang đời sống đơn độc. Điều đó chứng tỏ trong bản thân nội bộ của loài cũng đòi hỏi những cơ chế điều chỉnh nhất định với mật độ quần thể của loài (Phạm Bình Quyền, Nguyễn Anh Diệp, 1973 ; Nguyễn Văn Huỳnh, 1980 ; Sugonhaev và Monaturski, 1997 ; Vũ Quang Côn, 2002).

Ở côn trùng, ngoài cơ chế trong loài nhằm ngăn chặn sự gia tăng mật độ quần thể quá mức, cũng còn có những cơ chế điều chỉnh kích thước của sự gia tăng mật độ. Ví dụ, các chất dẫn dụ sinh dục pheromon tạo điều kiện cho các cá thể khác giới tính dễ dàng tìm kiếm, tiếp xúc với nhau ; thậm chí có thể thu hút được những cá thể khác giới tính ở rất xa, có khi thuộc quần thể khác. Nhờ khả năng này, nhiều loài sâu hại có thể tồn tại với mức mật độ vô cùng thấp và gây khó khăn rất nhiều cho công tác dự tính dự báo phòng trừ chúng bằng biện pháp khoa học và cả biện pháp sinh vật học (do mật độ quá thưa thớt). Ví dụ, sâu cắn gié hại lúa ở miền Bắc

Việt Nam và Nam Trung Quốc (Phạm Bình Quyền, 1979), sâu cuốn lá nhỏ (Nguyễn Văn Hành, 1984).

Sự tồn tại ổn định của từng quần xã cũng như của cả hệ sinh thái được đảm bảo nhờ các quan hệ số lượng xác định giữa các chuỗi dinh dưỡng khác nhau. Ngoài ra, trong chu trình tuần hoàn vật chất, vai trò và chức năng do từng loài đảm nhiệm, kể cả việc sử dụng đặc trưng đối với nguồn dự trữ cũng có tác động hết sức quan trọng. Đó chính là cơ chế điều chỉnh số lượng của loài phù hợp với vị trí của loài đó ở trong quần xã hoặc trong hệ sinh thái (Elton, 1949 ; Viktorov, 1960). Những cơ chế điều chỉnh số lượng thuộc bậc quần xã hoặc hệ sinh thái, chính là các yếu tố giới hạn và khi có sự biến đổi, là diễn thế sinh thái.

Sự tồn tại ổn định của các quần xã thực vật, một phần do các yếu tố như nguồn nước, dinh dưỡng khoáng, ánh sáng, quan hệ cạnh tranh loài và khác loài. Mặt khác côn trùng ăn thịt, côn trùng ký sinh và các yếu tố dịch bệnh đã duy trì và điều chỉnh mật độ quần thể của các loài côn trùng ăn thực vật ở mức thấp hơn vùng hoạt động tích cực của chúng. Côn trùng thiên địch và nấm bệnh trong nhiều trường hợp là yếu tố quan trọng hàng đầu dập tắt các nạn dịch sinh sản hàng loạt của côn trùng ăn thực vật. Các kết quả phòng trừ sâu hại bằng biện pháp sinh học là những dẫn chứng đáng tin cậy về vai trò của thiên địch. Hiện tượng thực vật có phản ứng bảo vệ đặc biệt đối với sự tấn công của côn trùng ăn thực vật, chắc có lẽ là do cơ chế quan hệ tương hỗ, mà thực vật cũng sẽ có nguy cơ nếu như côn trùng thực vật bị tiêu diệt, hoặc giả côn trùng có tốc độ tiến hóa cao nên đã vô hiệu hóa hoặc làm giảm hiệu lực của các phản ứng bảo vệ ở cây thức ăn. Sự cạnh tranh trong loài ở côn trùng ăn thực vật thường ít thể hiện, hoặc thể hiện ở mức thấp đã nói lên vai trò quan trọng của thiên địch đối với sự điều chỉnh số lượng của côn trùng ăn thực vật.

8.4. CƠ CHẾ CẠNH TRANH TRONG LOÀI

Ở côn trùng ăn thịt và côn trùng ký sinh thì cơ chế điều chỉnh số lượng quần thể quan trọng là sự cạnh tranh trong loài. Hiện tượng ăn thịt lẫn nhau hoặc ký sinh thừa xuất hiện trong quần thể chủ yếu là do thiếu nguồn thức ăn. Như đã đề cập ở trên, đối với chúng, cơ chế phản ứng số lượng - khả năng gia tăng số lượng theo sự tăng trưởng mật độ quần thể của vật chủ hoặc vật mồi là có ý nghĩa.

Nghiên cứu dòng năng lượng trong quần xã đồng cỏ (Menhynick, 1976) cho thấy, năng suất tổng số của cây xanh cao hơn năng suất tổng số của sinh vật ăn thực vật rất nhiều (ở đây phần lớn là côn trùng ăn thực vật). Ngược lại, năng suất tổng số của côn trùng ăn thực vật, hầu như bằng năng suất tổng số của tiết túc ăn thịt và ký sinh. Hiện trạng đó nói lên mức độ bảo hiểm xác định của sinh vật dị dưỡng - thành phần cơ sở của từng quần xã.

8.5. CƠ CHẾ THAY ĐỔI (LUÂN PHIÊN) ƯU THẾ

Trong thiên nhiên, các cơ chế điều chỉnh số lượng quần thể hoạt động theo nguyên tắc thay đổi ưu thế trong chuỗi thức ăn. Nếu ở một mắt xích nào đó, mật độ quần thể được điều chỉnh do cơ chế cạnh tranh trong loài, thì ở mắt xích trước đó, hoặc sau đó lại do cơ chế điều chỉnh khác tác động duy trì mật độ quần thể ở mức thấp hơn mức, khi mà nguồn thức ăn bắt đầu giảm sút hoặc ngược lại.

Các loài côn trùng ăn cạn bã hữu cơ phân giải hoặc côn trùng ăn hại cây ở trạng thái cần cỗi, tổn thương, có vai trò quan trọng trong quần xã cũng như trong hệ sinh thái. Chúng có chức năng quan trọng như đội quân vệ sinh, tạo điều kiện cho quá trình vô cơ hóa các chất hữu cơ tiếp diễn nhanh chóng. Ở những loài côn trùng này (côn trùng ăn xác chết, côn trùng ăn cạn bã hữu cơ), các cơ chế điều chỉnh số lượng chủ yếu là cạnh tranh trong loài. Ví dụ, sự sinh sản hàng loạt của nhiều loài mọt gỗ, mọt tre, nứa thường xảy ra sau các vụ cháy rừng, nhện đỏ hại chè sau các trận hạn hán kéo dài; sau các nạn dịch sâu ăn lá làm cho cây trở nên cần cỗi hoặc do hoạt động khai thác rừng không đúng quy trình, v.v...

Hoạt động kinh tế của loài người đã gây nên những biến đổi sâu sắc trong điều kiện tồn tại của côn trùng. Nhiều kết quả nghiên cứu cho thấy công cuộc khai hoang, áp dụng các quy trình gieo trồng các giống mới đã làm gia tăng số lượng nhiều loài côn trùng ăn lá như sâu tơ hại rau, sâu róm thông, côn trùng chích hút như rầy nâu, bọ xít muỗi hại chè. Bón phân hóa học, đặc biệt là phân đạm đã làm gia tăng số lượng của các loài sâu đục thân hại lúa, sâu cuốn lá nhỏ. Nguyên nhân của sự biến đổi vẫn chưa được nghiên cứu đầy đủ, nhưng chắc chắn có liên quan với sự hủy hoại cơ chế thiên nhiên của sự điều chỉnh số lượng.

Vì vậy, tuy có ý nghĩa kinh tế quan trọng, nhưng nghiên cứu biến động chỉ của riêng các loài sâu hại nông nghiệp thì sẽ không có những kết luận đúng đắn về cơ chế điều chỉnh số lượng. Hơn thế, các kết luận đúng về nguyên nhân biến động số lượng của các loài sâu hại, chỉ có thể có khi nghiên cứu so sánh các hệ sinh thái còn tương đối nguyên vẹn, so với các hệ đã biến đổi nhiều do yếu tố con người.

Những thành quả của biện pháp phòng trừ sinh học, phòng trừ tổng hợp (IPM) mà như mọi người đang mong đợi, cũng không thể đạt được thành quả mong muốn, nếu không hiểu rõ cơ chế điều chỉnh số lượng của từng loài sâu hại. Nhiệm vụ cơ bản của phòng trừ sinh học, phòng trừ tổng hợp, chắc có lẽ là nghiên cứu và sử dụng đúng quy luật cơ chế tự nhiên của sự điều chỉnh số lượng côn trùng. Những hiểu biết đó cũng là cơ sở khoa học của biện pháp phòng trừ tổng hợp, nhằm sử dụng tối ưu những cơ chế tự nhiên của sự điều chỉnh số lượng vào việc hạn chế tác hại do côn trùng gây nên.

Để giải thích các nguyên nhân biến động số lượng của quần thể, người ta đã áp dụng nhiều phương pháp phân tích khác nhau, mà phần nào đã được đề cập ở trên.

Ở đây, chỉ muốn lưu ý một vài khó khăn gặp phải khi nghiên cứu biến động số lượng côn trùng.

Một trong những phương pháp thường được sử dụng - đó là phương pháp hồi quy tuyến tính đa tạp (hồi quy đa tạp) với phương trình cơ bản :

$$Y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3 + \dots + b_nx_n \quad (26)$$

Trong đó : x - đại lượng biến thiên độc lập như các yếu tố khí tượng.

b - hằng số.

Phương trình này được dùng để tìm tương quan giữa mật độ quần thể hoặc biến động số lượng quần thể với một chỉ số đo nào đó được xem như biến thiên độc lập, lượng mưa, nhiệt độ... Điều quan trọng là phương pháp này được dùng để lập phương trình dự báo. Phương trình có thích hợp hay không sẽ được kiểm chứng thực tế các kết quả dự báo. Tuy vậy, thiết tưởng đây không phải là phương pháp tốt để xác định tác động của các cơ chế sinh học. Trong các nghiên cứu thuộc về sinh học, khi áp dụng phương pháp này có thể dẫn đến kết luận sai lầm. Ví dụ, Davidson, Andrewartha (1948), Auer (1968) áp dụng các phương pháp hồi quy đa tạp, đều đã không giải thích đầy đủ ý nghĩa sinh học các dạng chính của tỷ lệ chết.

Những khó khăn khác gặp phải khi sử dụng phương pháp hồi quy đa tạp để dự tính biến động số lượng quần thể hoặc mật độ quần thể là liệu có thể có một tương quan nào đó giữa những biến thiên độc lập, hoặc giả các số hạng của hồi quy là không tính cộng được. Về thực chất, có thể khắc phục các khó khăn đó bằng cách phân tích những thành phần chính. Nhưng vấn đề lại quá phức tạp đối với việc xác định các quy tắc chính xác, phù hợp cho phân tích số liệu thực địa.

Trong một chừng mực nhất định, khi nghiên cứu biến động số lượng côn trùng trong các thế hệ kế tiếp nhau thì phương trình sau đây sẽ thích hợp hơn :

$$\log N_{n+1} = \log N_n + \log F - K_n \quad (27)$$

$$K_n = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6 \quad (28)$$

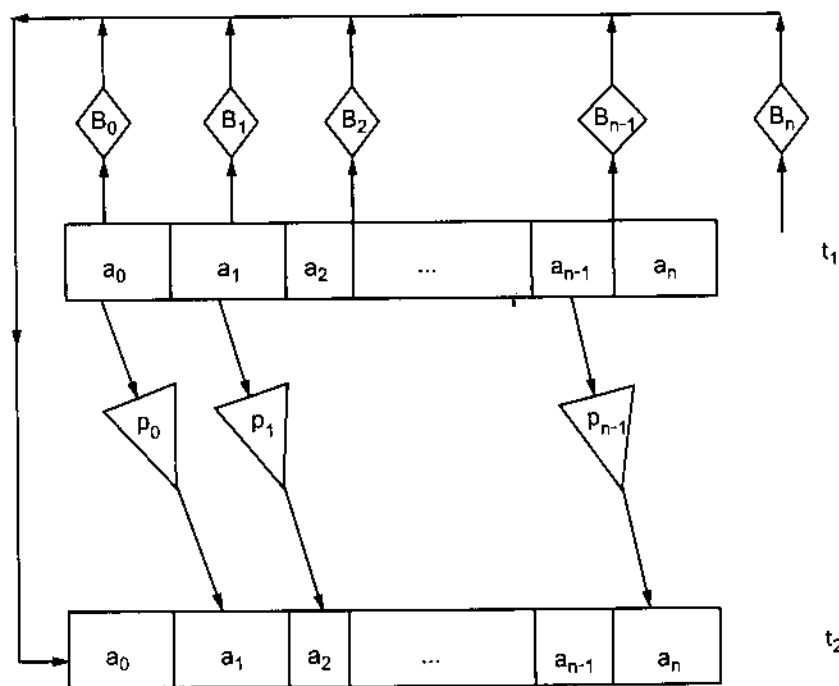
Trong đó : $k_1, k_2, \dots$ - giá trị k của thế hệ ; K_n - tỷ lệ chết trong cả thế hệ ; F - tốc độ tăng trưởng của quần thể. Khi phân tích bằng đồ thị, thường xây dựng phương trình (28) với giá trị k được tính theo giả thiết, đó là tổng của các k bằng K.

Đối với từng giá trị k, nếu hoàn chỉnh được mô hình mang tính chất sinh học đầy đủ thì khi ghép hai phương trình 27 và 28 với nhau, sẽ nhận được mô hình biến động số lượng quần thể. Những mô hình này chắc chắn sẽ thích hợp cho việc áp dụng các biện pháp phòng trừ côn trùng có hại đem lại hiệu quả cao.

8.6. QUẦN THỂ CÓ CÁC THỂ HỆ GỐI NHAU VÀ MÔ HÌNH MA TRẬN LESLYE

Ở các quần thể có các thể hệ gối nhau, như các loài sâu hại ở vùng nhiệt đới, các nhóm tuổi (hoặc các pha phát triển) khác nhau cùng tồn tại trong một khoảng thời gian và số lượng của mỗi nhóm tuổi phụ thuộc vào số lượng nhóm tuổi trước đó, hoặc phụ thuộc vào số lượng của tất cả các nhóm tuổi. Mỗi nhóm tuổi hoặc mỗi pha phát triển có tỷ lệ sống sót (hay tỷ lệ chết) và tỷ lệ sinh khác nhau. Trong nghiên cứu cần hết sức lưu ý đến cấu trúc và số lượng theo tuổi. Một số mô hình đã được nghiên cứu về cấu trúc tuổi quần thể sinh vật nhưng chưa hoàn thiện, như mô hình logistic mới chỉ tính đến số lượng và tốc độ tăng trưởng chung, mà chưa phân tích tỷ lệ sinh và tỷ lệ chết, tỷ lệ sống sót theo tuổi. Hiện nay có thể sử dụng một số mô hình khác để tính số lượng quần thể, như mô hình ma trận Leslye.

Giả thiết rằng một quần thể gồm n nhóm tuổi là $0, 1, 2, \dots, n$ với số lượng tương ứng cho từng nhóm tuổi là $a_0, a_1, a_2, \dots, a_n$. Thời gian từ t_1 đến t_2 cá thể trong các nhóm tuổi từ 0 đến $n-1$ với số lượng là $a_0, a_1, a_2, \dots, a_{n-1}$ trở thành các cá thể thuộc các nhóm tuổi tiếp theo tương ứng với tỷ lệ sống sót là $p_0, p_1, p_2, \dots, p_n$. Quần thể này được minh họa bằng sơ đồ ở hình như sau :



HÌNH 8.3. Bảng số dạng biểu đồ của một quần thể n nhóm tuổi và có các thể hệ gối nhau (theo Leslye, 1945)

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

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

$$t_2 a_1 = t_1 a_0 \cdot p_0$$

$$t_2a_2 = t_1a_1.P_1$$

$$t_2a_3 = t_1a_2.P_2$$

.....

$$t_2a_{n-2} = t_1a_{n-3}.P_{n-2}$$

$$t_2a_n = t_1a_{n-1}.P_{n-1}$$

Các biểu thức đại số này chính là phép nhân ma trận đại số và được P.H.Leslye (1945) áp dụng để tính toán đối với quần thể sâu hại và một số loài động vật khác. Kết quả phép nhân ma trận (tức là số lượng các nhóm tuổi ở thời điểm t_2) được xếp trong ma trận véctơ cột t_2A có được do nhân ma trận vuông T chứa các giá trị biểu thị tỷ lệ sống sót và tỷ lệ sinh (các giá trị này được xếp ở các vị trí đặc biệt) với ma trận véctơ cột t_1A . Véctơ cột t_1A gồm các phần tử tương ứng với số lượng các nhóm tuổi tại thời điểm t_1 .

$$\begin{bmatrix} B_0 & B_1 & B_2 & \dots & B_{n-1} & B_n \\ p_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

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

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

Chương IX. PHƯƠNG PHÁP MÔ TẢ SỰ BIẾN ĐỘNG SỐ LƯỢNG CỦA QUẦN THỂ CÔN TRÙNG

Các kết quả nghiên cứu biến động số lượng của côn trùng có thể biểu thị theo nhiều phương pháp khác nhau. Các phương pháp thông thường gồm đồ thị tổng số của sự biến động quần thể, đồ thị từng pha phát triển của quần thể, tổ chức đồ và đồ thị thế hệ. Các đồ thị này có thể biểu thị theo thang số học, nhưng để thuận tiện và chính xác hơn thì nên lập theo thang log.

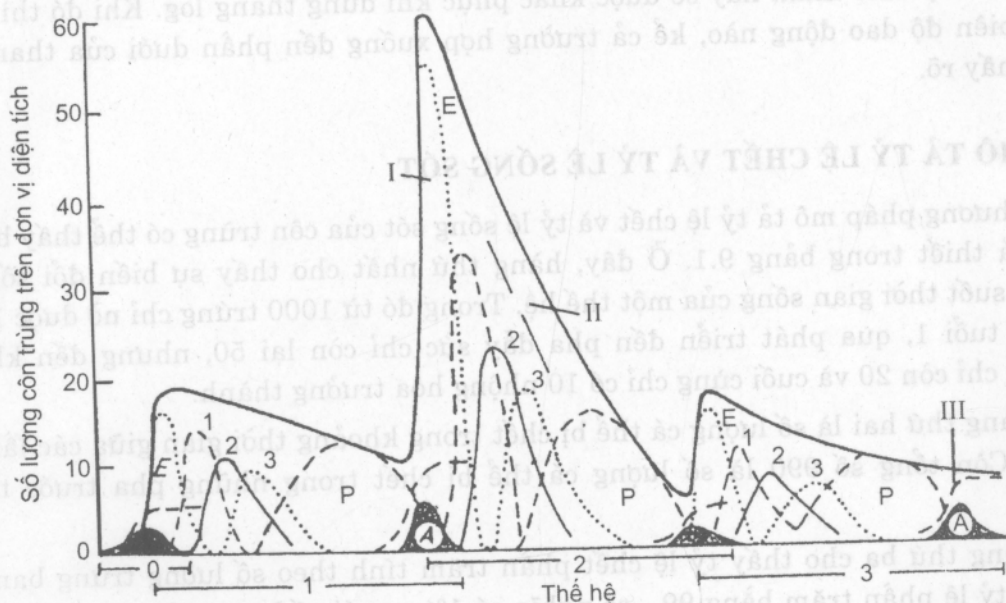
Sự biến động số lượng của côn trùng có thể do sinh sản, do bị chết bởi một nguyên nhân nào đó, v.v... Tỷ lệ chết cũng như tỷ lệ sống sót thường được biểu thị theo số lượng hoặc theo tỷ lệ phần trăm. Nhưng thuận tiện hơn cả là biểu thị theo giá trị k : Đó là số đo biểu thị cường độ tác động của một yếu tố gây chết cụ thể nào đó theo thang log. Đặc biệt quan trọng đối với các nghiên cứu biến động số lượng côn trùng là lập bảng sống (lyfe tables). Đó là bảng kiểm kê quyết toán, đánh giá hiện trạng số lượng quần thể côn trùng của từng thế hệ, hoặc của cả năm dựa trên số liệu tính toán số lượng theo thời gian và theo cấu trúc quần thể, cùng với việc xác định mức độ tác động của các yếu tố gây chết. Bảng sống có thể được lập theo giá trị k hoặc theo giá trị số học.

9.1. ĐỒ THỊ VÀ TỔ CHỨC ĐỒ

Điều quan trọng khi phân tích bản chất của những cơ chế gây biến động số lượng côn trùng ở trong phòng thí nghiệm cũng như ở ngoài thực địa, là phải loại bỏ bằng được những sai số biểu kiến do số liệu tính toán thu được bằng các phương pháp hoặc trình độ thao tác không thống nhất. Để minh họa, chúng ta biểu thị sự biến động số lượng của một quần thể côn trùng giả thiết với mỗi năm phát triển được ba thế hệ (hình 9.1). Các thế hệ chỉ gối lên nhau một ít. Trong mỗi thế hệ, các cá thể cái đều đồng loạt cùng đẻ trứng trong một thời gian ngắn rồi chết, ấu trùng phát triển qua ba tuổi.

Tổng số cá thể của tất cả các pha phát triển hoặc mật độ quần thể được biểu thị bằng *đường cong tổng số của sự biến động số lượng* (hình 9.1). Khi nghiên cứu cần tiến hành tính số lượng của từng pha phát triển. Trong đường cong tổng số của sự biến động thường có đỉnh cao nhất tương ứng với số lượng trứng cực đại trong thời kỳ sinh sản của mỗi thế hệ. Số lượng của từng pha phát triển hoặc từng tuổi của ấu trùng đều được biểu thị bằng các đường cong riêng. Thời kỳ, khi mà cả quần thể chỉ còn có pha nhộng thì đường cong tổng số trùng với đường cong pha nhộng. Theo đồ thị, chúng ta dễ dàng nhận thấy số lượng của các pha phát triển kế tiếp, hoặc của các lứa tuổi ấu trùng kế tiếp đều có xu thế giảm dần. Điều đó chứng tỏ trong từng pha phát triển hay lứa tuổi có một phần cá thể bị chết. Khi mà các pha phát triển gối lên nhau như khi trong cùng một thời điểm mà có cả thể trưởng thành, trứng,

ấu trùng với đủ lứa tuổi thì số lượng cực đại của bất kỳ pha nào cũng đều nhỏ hơn rất nhiều so với số lượng tổng số của cả quần thể.



HÌNH 9.1. Biến động số lượng của quần thể côn trùng giả thiết với mỗi năm phát triển được ba thế hệ

E - đường cong quần thể trứng ; 1-3 - đường cong quần thể ấu trùng từ tuổi 1 đến tuổi 3 :

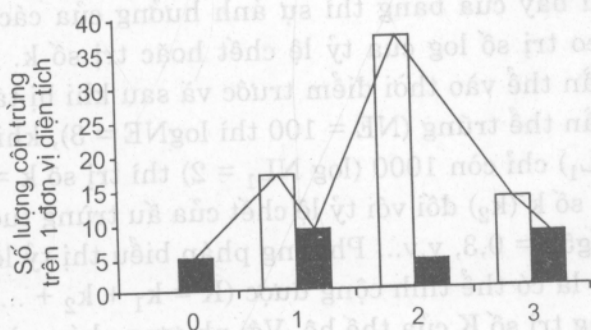
I - đường cong tổng số của sự biến động số lượng.

II - đường cong cả quần thể ấu trùng.

III - đường cong của quần thể nhộng (*P*) ; *A* - đường cong quần thể trưởng thành.

Khi biểu thị mật độ quần thể hoặc số lượng côn trùng trong từng pha phát triển bằng các cột tương ứng, chúng ta có tổ chức đồ thế hệ. Nếu nối các điểm cực đại số lượng quần thể của từng pha phát triển trong các thế hệ, chúng ta có đường cong thế hệ (hình 9.2). Phương pháp mô tả bằng đường cong thế hệ, tuy thuận lợi nhưng không khoa học. Bởi vì, đường thẳng không thể biểu thị đúng số lượng của quần thể vào thời điểm trung gian giữa hai chấm.

Như trong hình 9.1, các biến số độc lập được ghi trên trục nằm ngang (trục hoành) tương ứng với thời gian hoặc số thế hệ. Mật độ quần thể hoặc số lượng được ghi trên trục tung. Trong thực tế, số lượng quần thể côn trùng có thể



HÌNH 9.2. Tổ chức đồ và đường cong thế hệ của quần thể côn trùng giả thiết với mỗi năm phát triển được ba thế hệ

đạt giá trị khá lớn. Vì vậy, khi mô tả mà đem ghi số lượng cực đại theo tỷ lệ tuyến tính lên trục tung thì giá trị cực tiểu sẽ nhỏ đến mức không thấy hoặc khó thấy ở trên đồ thị. Khó khăn này sẽ được khắc phục khi dùng thang log. Khi đó thì bất kỳ một biên độ dao động nào, kể cả trường hợp xuống đến phần dưới của thang, vẫn còn thấy rõ.

9.2. MÔ TẢ TỶ LỆ CHẾT VÀ TỶ LỆ SỐNG SỐT

Phương pháp mô tả tỷ lệ chết và tỷ lệ sống sót của côn trùng có thể thấy bằng ví dụ giả thiết trong bảng 9.1. Ở đây, hàng thứ nhất cho thấy sự biến đổi số lượng trong suốt thời gian sống của một thế hệ. Trong đó từ 1000 trứng chỉ nở được 100 ấu trùng tuổi 1, qua phát triển đến pha đầy sức chỉ còn lại 50, nhưng đến khi hóa nhộng chỉ còn 20 và cuối cùng chỉ có 10 nhộng hóa trưởng thành.

Hàng thứ hai là số lượng cá thể bị chết trong khoảng thời gian giữa các lần tính toán. Còn tổng số 990 là số lượng cá thể bị chết trong những pha trước trưởng thành.

Hàng thứ ba cho thấy tỷ lệ chết phần trăm tính theo số lượng trứng ban đầu. Trong tỷ lệ phần trăm bằng 99 - có nghĩa có 1% so với số lượng của pha trứng sống sót đến pha trưởng thành.

Hàng thứ tư cho thấy tỷ lệ chết kế tiếp - có nghĩa là tỷ lệ chết trong từng pha phát triển so với số cá thể sống sót vào thời gian đầu của pha đó. Tỷ lệ chết kế tiếp đôi khi cũng được gọi là "tỷ lệ chết biểu kiến" khác với "tỷ lệ chết thực tế" ở hàng thứ ba. Tổng tỷ lệ chết kế tiếp không có ý nghĩa khi nghiên cứu biến động số lượng.

Hàng thứ năm cho thấy tỷ lệ sống sót kế tiếp trong từng pha và hàng thứ sáu cũng là tỷ lệ đó nhưng được tính theo tỷ lệ thập phân và được gọi là chỉ số thập phân sống sót. Tích của chỉ số thập phân sống sót bằng 0,01, là tỷ lệ thập phân sống sót của cả thế hệ.

Nếu chúng ta chuyển giá trị số lượng quần thể thành trị số log, như trong hàng thứ bảy của bảng thì sự ảnh hưởng của các yếu tố gây chết có thể được đánh giá theo trị số log của tỷ lệ chết hoặc trị số k. Trị số này là hiệu số log của số lượng quần thể vào thời điểm trước và sau khi bị tác động của yếu tố gây chết. Ví dụ, nếu quần thể trứng ($NE = 100$ thì $\log NE = 3$), khi chuyển sang quần thể ấu trùng tuổi 1 (NL_1) chỉ còn 1000 ($\log NL_1 = 2$) thì trị số $k = \log NE - \log NL_1 = 3 - 2 = 1$ ($k_1 = 1$) ; Trị số k (k_2) đối với tỷ lệ chết của ấu trùng tuổi 1 : $NL_1 = \log NL_1 - \log NL_2 = \log 100 - \log 50 = 0,3$, v.v... Phương pháp biểu thị tỷ lệ chết kế tiếp bằng trị số k có ưu thế ở chỗ là có thể tính cộng được ($K = k_1 + k_2 + \dots$). Tổng trị số k của các pha phát triển bằng trị số K của thế hệ. Với phương pháp này có thể tính được mật độ quần thể của thế hệ mới theo trị số k từ log mật độ của quần thể trước đó.

Tốc độ sinh sản cũng rất thích hợp khi biểu thị bằng trị số log. Ví dụ trong bảng 3, nếu quần thể ở trạng thái ổn định thì mỗi cá thể cái phải đẻ 200 trứng (trong đó tỷ lệ giới tính bằng 1/1, sinh sản trung bình sẽ bằng 100). Log của sức sinh sản

(logF) sẽ bằng 2. Theo tính toán lý thuyết thì khi quần thể cân bằng, trị số log của sức sinh sản (logF) nhất định phải bằng trị số K của từng thế hệ. Nếu sức sinh sản trung bình của một cá thể cái dao động từ thế hệ này sang thế hệ khác thì sự biến đổi cũng có thể mô tả, đánh giá theo trị số (k_0).

BẢNG 9.1. Phương pháp mô tả biến động số lượng quần thể của một loài côn trùng giả thiết và phương pháp biểu thị tỷ lệ chết của các pha trong quá trình phát triển

Các chỉ tiêu theo dõi	Trứng NE	Ấu trùng tuổi 1, NL ₁		Ấu trùng tuổi lớn NL ₂		Nhộng Np		Côn trùng trưởng thành NA		Chú thích
1. Số lượng của quần thể	1000		100		50		20		10	Tổng số = 990 cá thể bị chết
2. Số cá thể bị chết trong từng pha phát triển		900	+	50	+	30	+	10		Tổng số = 99%
3. Tỷ lệ chết, %		90	+	5	+	3	+	1		
4. Tỷ lệ chết kế tiếp, %		90		50		60		50		
5. Tỷ lệ sống sót kế tiếp, %		10		50		40		50		
6. Chỉ số thập phân sống sót		0,1	×	0,5	×	0,4	×	0,5		Tích số = 0,01
7. Log của mật độ quần thể	3,0		2,0		1,7		1,3		1,0	
8. Trị số k		1,0	+	0,3	+	0,4	+	0,3		Tổng trị số K của thế hệ = 2

9.3. BẢNG SỐNG CỦA CÔN TRÙNG

Như trên đã đề cập, phương pháp được áp dụng nhiều trong các nghiên cứu số lượng là lập bảng sống. Đối với từng loài côn trùng, bảng sống cho thấy rõ vai trò của từng yếu tố gây chết và khi có được bảng sống của nhiều thế hệ, hoặc của nhiều năm ở một vài vùng khác nhau, chúng ta có thể dự tính số lượng của loài đó một cách khá chính xác. Đối với những loài côn trùng chỉ có một thế hệ trong một năm, hoặc vài ba thế hệ nhưng các thế hệ có ranh giới rõ rệt, thì việc lập bảng sống cho chúng là tương đối dễ dàng và rất hiệu quả. Còn đối với các loài côn trùng có hiện tượng gối thế hệ thì việc áp dụng phương pháp lập bảng sống gặp nhiều khó khăn

BẢNG 9.3. Bảng sống của sâu đục thân lúa năm vạch (*Chylo suppressalis*)
(Nam Hà (cũ) - 1973, theo kết quả nuôi bán tự nhiên)

Khoảng cách tuổi hoặc pha phát triển	Số cá thể sống sót vào lúc đầu của x, lx	Yếu tố gây chết (dx)	Số cá thể bị chết trong suốt x, dx	dx tỷ lệ % theo lx, 100qx
Trứng	100	Bị ung không nở	7,6	7,6
	92,4	Bị ký sinh	54,8	59,3
		Tổng số :	62,4	66,9
Ấu trùng tuổi 1 (L1)	37,6	Bị nấm bệnh	0,6	1,6
		Tăng thêm không rõ lý do	3,0	-
		Tổng số	2,4	-
Ấu trùng tuổi 2 (L2)	40	Bị bệnh	0,5	1,25
		Tăng không rõ lý do	-4,7	-
		Tổng số	-4,2	-
Ấu trùng tuổi 3 (L3)	44,2	Chết không rõ lý do	7,3	16,5
Ấu trùng tuổi 4 (L4)	36,9	Bị bệnh	0,6	1,62
		Chết không rõ lý do	8,3	22,5
		Tổng số	8,9	24,12
Ấu trùng tuổi 5 (L5)	28	Bị bệnh	2	7,14
		Bị ký sinh	5,1	18,21
		Chết không rõ lý do	13,5	48,21
		Tổng số	20,6	73,56
Nhộng (P)	7,4	Bị ký sinh	1,9	25,68
		Bị bệnh	0,8	10,81
		Không rõ lý do	1,2	16,22
		Tổng số	3,9	52,71
Trưởng thành (A)	3,5			

Ghi chú : Các giá trị của lx cũng như của xdx là trị số trung bình của 25 ô thí nghiệm, với diện tích mỗi ô là 1m². Các ô được bố trí với khoảng cách 1m, số trứng lấy làm thí nghiệm là 100 trong mỗi ô.

Varley, Gradwell, Hassell (1975) đã bổ sung thêm giá trị k và trị số log trong bảng sống. Để làm ví dụ chúng tôi trích dẫn công trình nghiên cứu của các tác giả này đối với ruồi gây nốt sần ở cây đào (bảng 9.4).

BẢNG 9.4. Bảng sống của ruồi nốt sần (*Urophora jaceanna*) hại cây đào ở khu vực châu Âu (theo Varley, Gradwell, Hassell, 1975)

	Tỷ lệ chết kế tiếp %	Số bị chết trong 1m ²	Số sống sót trong 1m ²	Giá trị k	Loga của số sống sót trong 1m ²
Thời kỳ A					
Trong số ruồi mới vũ hóa trưởng thành có			6,9		0,839
42,5% cá thể cái					
Mỗi cá thể cái đẻ trung bình					
71 trứng			209		2,320
Số trứng bị ung thư do không thụ tinh	9	19	190	0,040	2,280
Số ấu trùng không tạo được nốt sần	22	42	148	0,110	2,170
Thời kỳ B					
Ấu trùng chết ở ròi nhỏ	2,5	3,7	144,3	0,011	2,159
Bị nhiễm ký sinh <i>Eurytoma tybialis</i>	56,	81	63,3	0,358	1,801
Bị nhiễm các loài ký sinh khác	25	9,5	53,8	0,07	1,731
Bị tiêu diệt (ăn thịt) bởi ấu trùng bướm	17	9,3	44,5	0,082	1,649
Thời kỳ C					
Bị mất trong mùa đông	61,5	27,4	17,1	0,415	1,234
Bị chuột ăn	64,0	10	6,1	0,444	0,790
Thời kỳ D					
Bị chim ăn thịt	3,8	0,2	6,9	0,013	0,838
Ấu trùng bị chết	27,5	1,6	5,3	0,114	0,724
Bị nhiễm ký sinh <i>Habrocyus</i> và các loài khác	16	0,7	4,6	0,062	0,062
Nhộng bị chết do ngập lụt	44,5	1,6	3	0,185	0,477

Trong bảng 9.4, số trứng trung bình trên 1m² được tính bằng cách gián tiếp, bởi vì thời gian phát triển của trứng ngắn hơn tổng thời gian đẻ trứng của ruồi trưởng thành. Tỷ lệ đẻ trứng được tính theo 148 ổ nốt sần tìm được trên 1m² và theo tỷ lệ chết của trứng quan sát được 9% [$19 \times 100 : 209 ; k = 0,04$]. So sánh sự phân bố theo

tần suất của trứng và của các ô nốt sần do ấu trùng ăn hại tạo nên, nhận thấy, nếu tỷ lệ chết của trứng và của ấu trùng là ngẫu nhiên, thì sự biến đổi trong phân bố theo tần suất là 29% tỷ lệ chết ($k = 0,15$; $(19 + 42)/209 = 29\%$). Vì đây là tỷ lệ chết kế tiếp nên chúng ta có thể phân tích giá trị $k = 0,04$ (cột 5) tương ứng với tỷ lệ chết do trứng không thụ tinh, khi chưa tạo được nốt sần. Đưa giá trị $k = 0,15$ cộng với 2,17 (lôga của 148) chúng ta có số 2,32 và đối lôga của số này là 209 - đây chính là số trứng trung bình trên $1m^2$.

Theo kết quả điều tra thì mật độ trung bình của ruồi trên mỗi mét vuông bằng 6,9 cá thể và tỷ lệ giới tính trung bình bằng 42,5% (0,425). Dựa theo kết quả điều tra đó chúng ta tính được sức sinh sản của một ruồi cái :

$$209 : (6,9 \times 0,425) = 71$$

Vào thời kỳ C, chuột và thời tiết không thuận lợi là yếu tố làm giảm số lượng ruồi nốt sần trong mùa đông. Số lượng ruồi nốt sần trung bình tìm được là $57 \text{ ổ}/m^2$. So với số 148 nốt sần/ m^2 trong thời kỳ B thì số lượng nốt sần bị mất là 91 (số nốt sần bị mất trong mùa đông) tương đương 61,5% hoặc $k = 0,415$; số nốt sần bị chuột ăn (đếm được vỏ sót lại trên mặt đất) tương ứng 64% hoặc $k = 0,444$.

So sánh giá trị k trong bảng chúng ta thấy những đại lượng lớn nhất đều thuộc vào thời kỳ C với tổng giá trị $K = 0,859$ (mật độ quần thể sống sót là 6,1 nốt sần trên m^2), còn tổng giá trị k của tỷ lệ chết không chọn lọc⁽¹⁾ cũng khá cao nên các cơ chế điều chỉnh số lượng này có tầm quan trọng hơn so với ảnh hưởng của vật ký sinh *Eurytoma tybialis*.

Qua các ví dụ trên chúng ta thấy bảng sống là thông báo đơn giản về sự biến động số lượng quần thể trong giới hạn của từng thế hệ và cho phép quy tụ một lượng lớn các số liệu nghiên cứu về dạng dễ xử lý, dễ phân tích. Khi lập được bảng sống cho cả các loài ký sinh nữa thì có thể sử dụng mô hình quần thể để nhận biết các cơ chế điều chỉnh biến động số lượng của quần thể. Thông tin cần thiết là mật độ quần thể vật chủ trong từng khoảng cách thời gian, là mật độ quần thể của vật ký sinh, cũng như tỷ lệ vật chủ bị nhiễm ký sinh.

Nếu côn trùng được nghiên cứu là loài sâu hại nông nghiệp hoặc lâm nghiệp thì phương pháp lập bảng sống, có thể khảo nghiệm ảnh hưởng của quy trình sử dụng thuốc trừ sâu. Theo tính chất thì ảnh hưởng của thuốc trừ sâu cũng rất giống với ảnh hưởng của yếu tố gây chế không chọn lọc. Bởi vì, chúng có tác dụng như nhau đối với cả vật chủ lẫn vật ký sinh, cũng như các thành viên khác trong quần xã. Trong thực tiễn phòng trừ các loài sâu hại thường được chú ý đến một loài cụ thể nào đó có tính chất gây hại nặng nhất, còn các loại sâu hại ở trạng thái tiềm năng lại bị bỏ quên hoặc được chú ý không đúng mức. Thuốc trừ sâu có thể tiêu diệt loài sâu hại tiềm năng, tạo điều kiện cho loài sâu hại đó sinh sản bột phát một cách bất ngờ. Về kỹ thuật, điều đó đã gây nên "tác động phụ", nhưng khi có số liệu về bảng sống của một hoặc hai thế hệ thì ít ra cũng có thể dự đoán và tránh được những tác động phụ tương tự.

(1) Tỷ lệ chết không chọn lọc hay đúng hơn là tỷ lệ chết do yếu tố không chọn lọc, ví dụ bị chết khi qua đông, bị chim tiêu diệt, bị chết do thuốc trừ sâu, do cạnh tác, v.v...

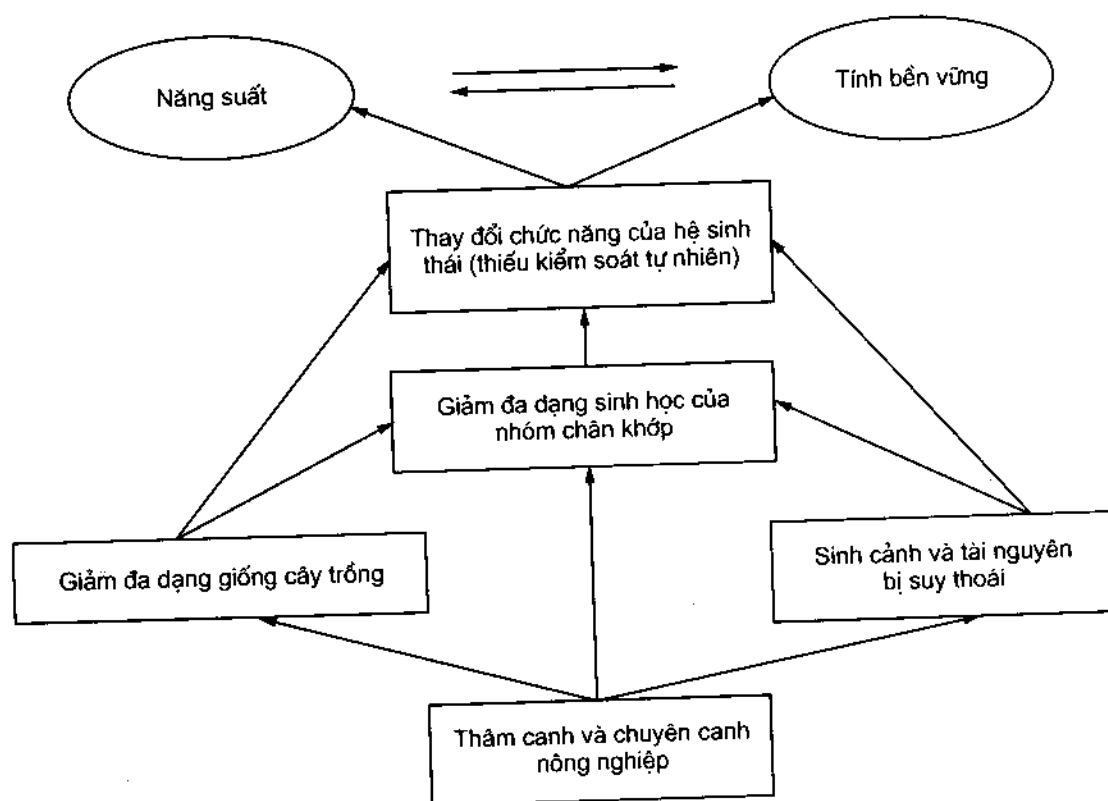
Chương X. QUẢN LÝ SÂU HẠI THEO NGUYÊN TẮC DỰA VÀO HỆ SINH THÁI VÀ BẢO TỒN ĐA DẠNG SINH HỌC

Tầm quan trọng của đa dạng sinh học đối với chức năng của các hệ thống nông nghiệp ngày càng được khẳng định một cách rõ ràng hơn. Các nghiên cứu chỉ ra rằng, trong khi ở các hệ sinh thái tự nhiên, sự điều khiển nội tại của chức năng là sản phẩm rõ rệt của đa dạng sinh học thực vật thông qua dòng năng lượng, dinh dưỡng và thông qua cơ chế đồng vận sinh học, thì ở hệ nông nghiệp thâm canh, dạng điều chỉnh này bị đơn giản hoá và bị mất dần. Chính vì vậy đối với nền nông nghiệp độc canh, để đảm bảo được chức năng đó đòi hỏi phải có sự hỗ trợ bằng các vật tư hoá học. Việc lập ra các trại giống thương mại và cơ giới hoá thay thế cho các phương pháp gieo hạt tự nhiên ; thuốc trừ sâu hoá học thay thế cho các biện pháp kiểm soát tự nhiên đối với cỏ dại, sâu bệnh hại ; chuyển ghép gen thay thế cho các quá trình tiến hoá và chọn lọc tự nhiên của hệ thực vật. Thậm chí sự dinh dưỡng tự nhiên của cây trồng cũng bị thay đổi và độ màu của đất được duy trì không phải thông qua chu trình dinh dưỡng mà bằng phân bón.

Một trong những lý do quan trọng để duy trì và khuyến khích đa dạng sinh học tự nhiên là bởi vì nó mang nhiều chức năng dịch vụ sinh thái. Trong các hệ sinh thái tự nhiên, lớp thực bì che phủ của một cánh rừng hay một đồng cỏ ngăn không cho đất bị xói mòn, cung cấp nước mặt và khống chế lũ lụt bằng cách tăng cường thẩm thấu và giảm tốc độ dòng chảy. Trong các hệ nông nghiệp, đa dạng sinh học chỉ còn chức năng sản xuất lương thực, sợi, nhiên liệu và tăng thu nhập. Ví dụ chu trình dinh dưỡng, điều hoà tiểu khí hậu, điều tiết các quá trình thủy văn, điều khiển sự bùng phát số lượng của những sinh vật không mong đợi, giải độc các hoá chất độc hại. Những quá trình tái tạo và dịch vụ hệ sinh thái này phần lớn mang tính sinh học, vì vậy sự bền vững của chúng phụ thuộc vào mức độ phong phú của đa dạng sinh học. Khi các dịch vụ tự nhiên này bị mất đi do đơn giản hoá đa dạng sinh học, thì chi phí bảo vệ môi trường và sự thiệt hại kinh tế do sâu bệnh sẽ hoàn toàn không nhỏ. Về mặt kinh tế, nền nông nghiệp sẽ phải mang gánh nặng đầu tư cho cây trồng bằng các vật tư bổ sung, vì các hệ sinh thái nông nghiệp đã bị tước đi các thành phần chức năng cơ bản nên không có khả năng cung cấp chất màu cho đất và kiểm soát sâu bệnh hại. Thường thì sự thiệt hại kinh tế đó là do chất lượng lương thực và cuộc sống vùng nông thôn bị suy giảm (chất lượng nông sản, đất, nước bị suy giảm do đất bị xói mòn và do bị ô nhiễm bởi thuốc trừ sâu hoặc nitorat hoá).

Không có nơi nào mà hậu quả của sự suy giảm đa dạng sinh học được thấy rõ như đối với lĩnh vực quản lý dịch hại nông nghiệp. Sự mất ổn định của các hệ sinh thái nông nghiệp trở nên rõ ràng khi ngày càng có nhiều vấn đề về dịch hại trầm trọng xảy ra có liên quan tới sự mở rộng độc canh, làm mất các loài thực vật tự

nhiên, làm giảm tính đa dạng sinh học bản địa. Các quần xã thực vật bị cải biến, giống mới ngoại nhập được gieo trồng nhằm nâng cao năng suất, đáp ứng nhu cầu ngày càng tăng của con người và đã trở thành mục tiêu tấn công của sâu bệnh. Nói chung, càng có nhiều quần xã thực vật như vậy bị biến đổi thì càng xuất hiện nhiều sâu bệnh hại nghiêm trọng hơn. Những ảnh hưởng của sự suy giảm đa dạng giống cây trồng làm giảm khả năng kháng sâu bệnh được đề cập trong các tài liệu nghiên cứu về nông nghiệp. Sự suy giảm nghiêm trọng về đa dạng giống cây trồng gây ra hậu quả gia tăng sâu bệnh hại có thể ảnh hưởng xấu đến chức năng hệ sinh thái, đưa đến hậu quả xa hơn đối với năng suất nông nghiệp và tính bền vững (hình 10.1).



HÌNH 10.1. Ảnh hưởng của thâm canh lên đa dạng sinh học và chức năng trong các hệ sinh thái nông nghiệp liên quan tới vai trò đa dạng sinh học của nhóm chân khớp cỡ trung bình

Trong các hệ sinh thái nông nghiệp, những bằng chứng thực nghiệm chỉ ra rằng có thể sử dụng đa dạng sinh học để cải thiện việc quản lý sâu hại. Một vài nghiên cứu cũng đã cho thấy, có thể ổn định các quần xã côn trùng trong các hệ sinh thái nông nghiệp bằng cách kiến tạo những cơ cấu cây trồng hỗ trợ cho quần thể các loài thiên địch hoặc tác động ngăn cản trực tiếp lên các loài sâu hại. Phần này sẽ phân tích các phương án khác nhau thiết kế hệ sinh thái nông nghiệp dựa trên lý thuyết sinh thái nông nghiệp để đề xuất phương án sử dụng tối ưu và tăng cường chức năng của tính đa dạng sinh học trong đồng ruộng.

10.1. CHỨC NĂNG CỦA ĐA DẠNG SINH HỌC TRONG CÁC HỆ SINH THÁI NÔNG NGHIỆP

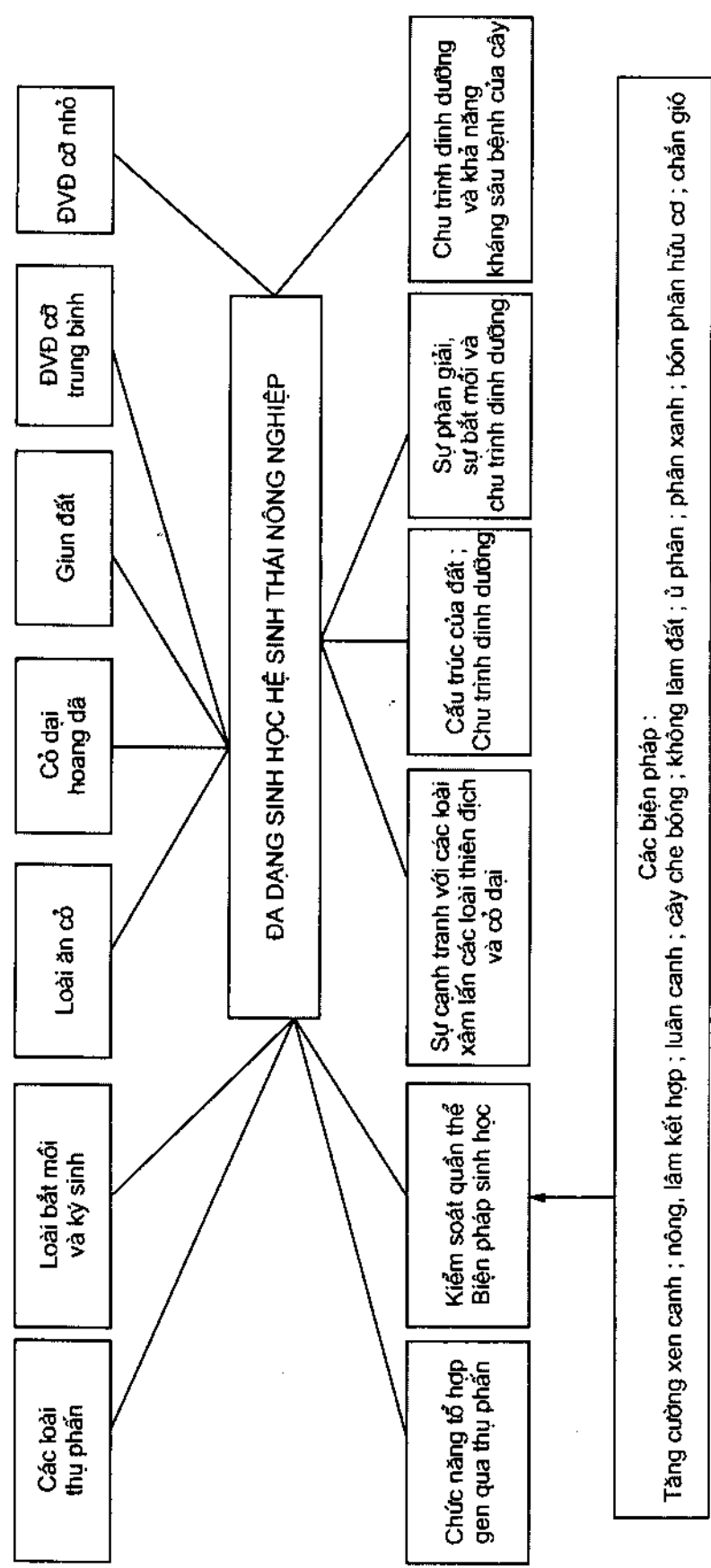
Tính đa dạng sinh học bao hàm tất cả các loài thực, động và vi sinh vật đang tồn tại và tương tác lẫn nhau trong hệ sinh thái. Trong các hệ sinh thái nông nghiệp, các loài giúp thụ phấn, thiên địch, giun đất và các vi sinh vật đất là những hợp phần chính của tính đa dạng sinh học, đóng vai trò như là các dịch vụ sinh thái quan trọng, cầu nối của các quá trình tổ hợp gen, kiểm soát quần thể theo các quy luật tự nhiên, tuần hoàn dinh dưỡng và phân hủy (hình 10.2). Kiểu và mức độ phong phú về đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái nông nghiệp sẽ khác nhau về tuổi, tính đa dạng, cấu trúc và về cách thức cũng như mức độ quản lý. Thực tế, có một sự khác biệt khá lớn về hình thái sản xuất nông học và sinh thái học cơ bản trong các hệ sinh thái nông nghiệp đặc thù. Nhìn chung, mức độ đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái nông nghiệp phụ thuộc vào bốn đặc điểm chính của hệ sinh thái nông nghiệp như sau :

- Tính đa dạng thực vật trong và xung quanh hệ sinh thái nông nghiệp.
- Tính ổn định của các giống cây trồng khác nhau trong hệ sinh thái nông nghiệp.
- Mức độ quản lý.

Mức độ cách ly của hệ sinh thái nông nghiệp đối với các loài thực vật hoang dã.

Các hệ sinh thái nông nghiệp thường thì càng có tính đa dạng cao, càng ổn định, càng biệt lập và ít sử dụng vật tư bổ sung (hệ sinh thái nông, lâm kết hợp, các kiểu canh tác truyền thống) sẽ có nhiều lợi thế nhờ vào các quá trình sinh thái phù hợp với tính đa dạng sinh học cao hơn so với các hệ đơn giản, phụ thuộc nhiều vào vật tư năng lượng hoá thạch bổ sung và bị nhiễu loạn (đó là các kiểu canh tác độc canh như : rau, cây màu hoặc vườn cây ăn quả thuần loại).

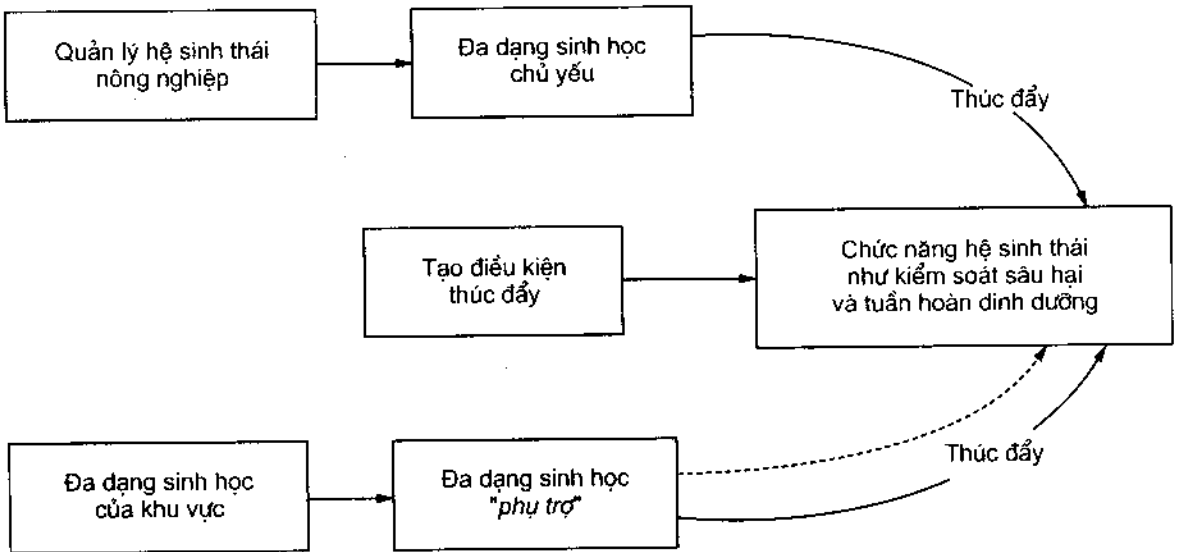
Tất cả các hệ sinh thái nông nghiệp đều ở trạng thái động và là đối tượng quản lý ở những cấp độ khác nhau, vì vậy cơ cấu cây trồng vào những thời gian và không gian khác nhau sẽ luôn làm thay đổi về các yếu tố sinh học, văn hoá, kinh tế xã hội và môi trường. Những thay đổi về cảnh quan như vậy sẽ quy định mức độ của tính chất không đồng nhất về thời gian và không gian của các vùng sản xuất nông nghiệp, trở thành điều kiện để tính đa dạng sinh học thể hiện theo hướng có thể, hoặc không thể có lợi cho việc quản lý sâu hại của từng hệ sinh thái nông nghiệp. Như vậy một trong những thách thức chính đối với các nhà sinh thái nông nghiệp hiện nay là phải xác định được các kiểu tổ hợp đa dạng sinh học (ở mức độ đồng ruộng hoặc cảnh quan) để tạo ra những kết quả sản xuất nông nghiệp như mong đợi (ví dụ kiểm soát sâu bệnh). Thách thức này chỉ có thể giải quyết được khi có những nghiên cứu phân tích sâu hơn về mối quan hệ giữa mức độ đa dạng hóa các giống cây trồng với biến động quần thể của các loài thiên địch và sinh vật ăn thực vật, khi xác định rõ được hiện trạng môi trường với khu hệ côn trùng và tính đa dạng cũng như mức độ phức tạp của các hệ thống nông nghiệp.



HÌNH 10.2. Thành phần, chức năng và các chiến lược tăng cường đa dạng sinh học trong các hệ sinh thái nông nghiệp

Ghi chú : ĐVĐ - động vật đất

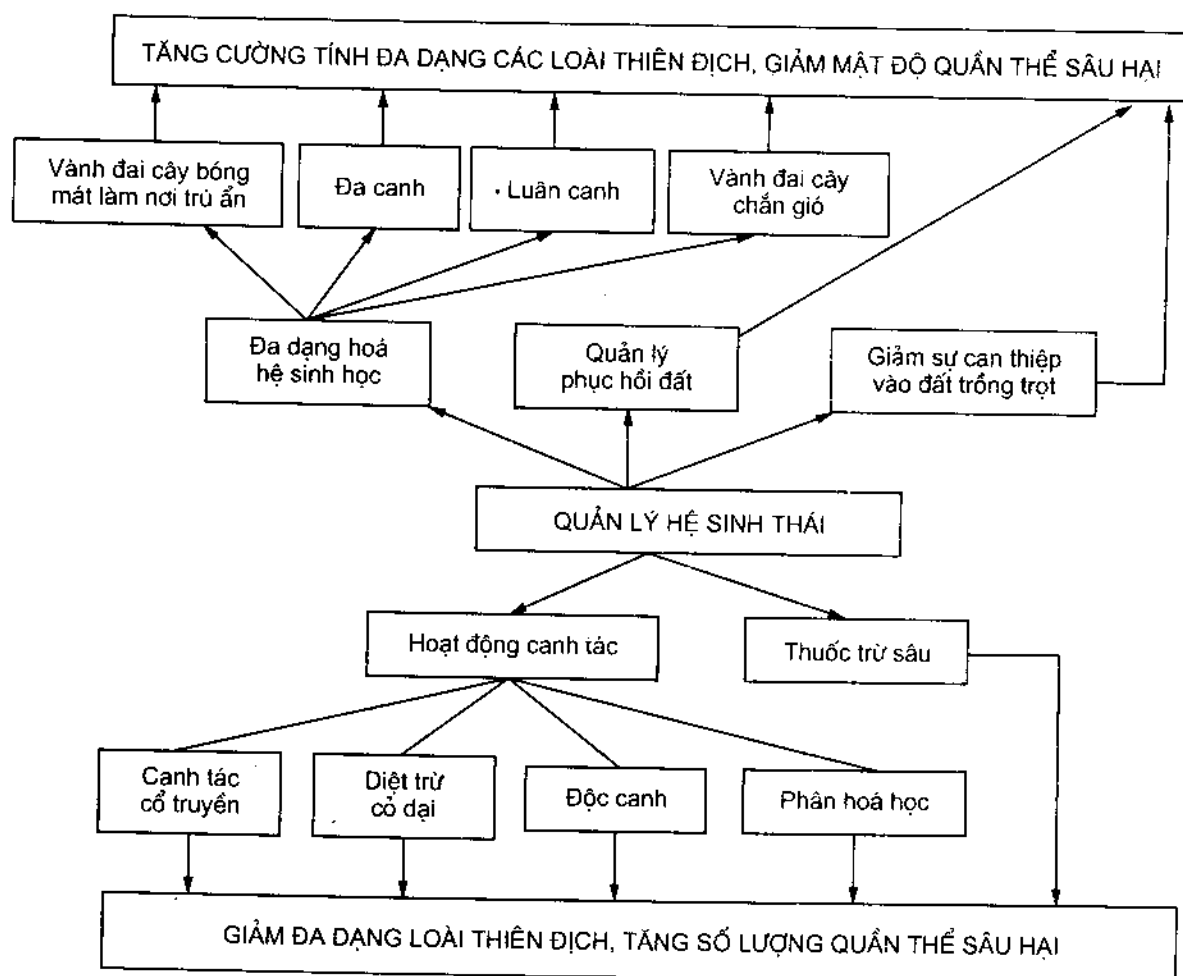
Theo một số nhà nghiên cứu thì hai cấu thành đặc trưng của đa dạng sinh học có thể nhận biết được trong các hệ sinh thái nông nghiệp : Cấu thành thứ nhất đó là đa dạng có quy hoạch, là sự đa dạng được tạo thành từ cây trồng và vật nuôi do người nông dân chủ ý đưa vào hệ sinh thái nông nghiệp, và nó sẽ thay đổi tùy thuộc vào kiểu quản lý và cơ cấu cây trồng theo không gian, thời gian ; Cấu thành thứ hai đó là đa dạng sinh học “cộng hưởng”, bao gồm các loài sinh vật đất, các loài ăn thực vật, các loài ăn động vật và các sinh vật phân hủy cùng với các yếu tố môi trường hợp thành hệ sinh thái nông nghiệp và sẽ phát triển nhanh chóng tùy thuộc vào cấu trúc và cách thức quản lý. Mối liên hệ giữa hai cấu thành đa dạng sinh học được minh họa ở hình 10.3. Đa dạng sinh học chính thức có chức năng trực tiếp được thể hiện bằng mũi tên in liền → nối giữa phần đa dạng sinh học chính yếu với chức năng hệ sinh thái. Đa dạng sinh học “phụ trợ” có chức năng nhưng được thực hiện thông qua đa dạng sinh học chính thức. Như vậy, đa dạng sinh học chính yếu cũng có chức năng gián tiếp thể hiện bằng mũi tên gạch nối ở hình vẽ, được nhận biết thông qua sự ảnh hưởng của nó lên đa dạng sinh học “phụ trợ”. Ví dụ, các cây to trong hệ thống nông, lâm kết hợp tạo bóng che cho các cây ưa bóng phát triển. Như vậy, chức năng trực tiếp của loài thứ hai (cây to) là tạo bóng che. Và trên các cây to có thể kéo theo các loài ong nhỏ tìm kiếm mật hoa. Những con ong này cũng có thể là những vật ký sinh tự nhiên trên các loài sâu hại thường xuyên phá hoại mùa màng. Những con ong này là một bộ phận của đa dạng sinh học “phụ trợ”. Cây to tạo bóng (chức năng trực tiếp) và hấp dẫn ong (chức năng gián tiếp).



HÌNH 10.3. Mối quan hệ giữa đa dạng sinh học chủ yếu (dựa trên các cách quản lý các hệ sinh thái nông nghiệp) và đa dạng sinh học phụ trợ duy trì chức năng hệ sinh thái

Vấn đề mấu chốt là phải xác định được kiểu đa dạng sinh học có thể duy trì hoặc tăng cường để thực hiện các dịch vụ sinh thái, và phải xác định được cách tốt nhất để có thể tăng cường được các thành phần mong đợi của đa dạng sinh học. Hình 10.4 minh họa nhiều dạng phát triển nông nghiệp có tiềm năng tăng cường

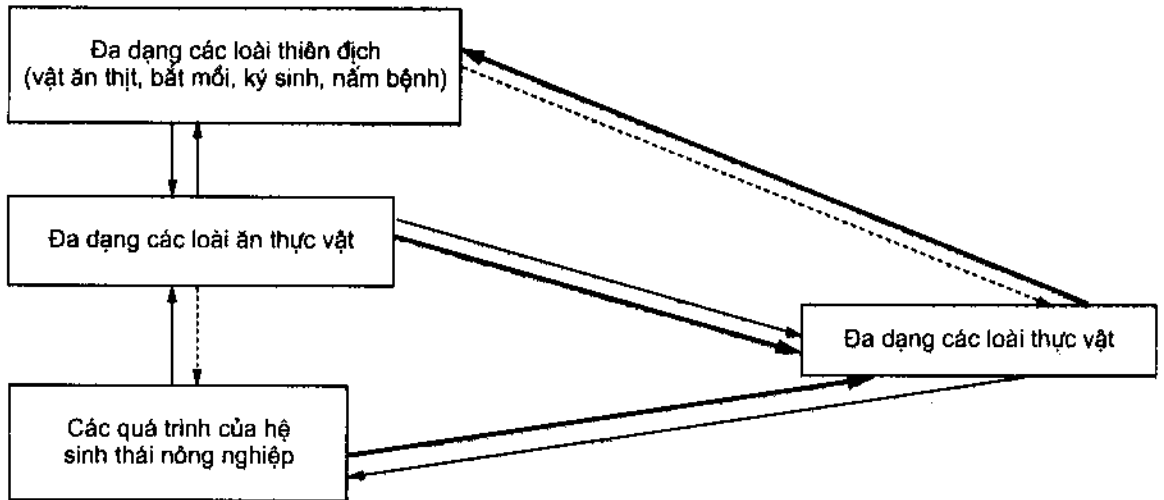
chức năng đa dạng sinh học và các hình thức khác gây tác động tiêu cực. Mục tiêu ở đây là áp dụng các kiểu quản lý tốt nhất để tăng cường hoặc tái tạo kiểu đa dạng sinh học có thể hỗ trợ tính bền vững của hệ sinh thái nông nghiệp thông qua các dịch vụ sinh thái như kiểm soát sinh học sâu bệnh, tuần hoàn dinh dưỡng, bảo vệ đất và nước.



HÌNH 10.4. Ảnh hưởng của các phương thức quản lý hệ sinh thái nông nghiệp và các kiểu canh tác làm tăng tính đa dạng sinh học các loài thiên địch và giảm mức độ phong phú của sâu hại

10.2. ĐA DẠNG SINH HỌC CỦA CÁC LOÀI SINH VẬT CHÂN KHỚP TRONG CÁC HỆ SINH THÁI NÔNG NGHIỆP

Đa dạng loài chân khớp có mối quan hệ đồng thuận với đa dạng cây trồng trong các hệ sinh thái nông nghiệp. Càng nhiều chủng loại cây trồng trong một hệ canh tác thì càng thu hút nhiều loài côn trùng ăn thực vật và như vậy đa dạng các loài bắt mồi và ký sinh càng cao hơn (hình 10.5). Tính đa dạng, phong phú hơn có thể đóng một vai trò chính trong việc tối ưu hóa các quá trình và chức năng của các hệ sinh thái nông nghiệp.



HÌNH 10.5. Quan hệ giữa thực vật, đa dạng loài chân đốt và các quá trình hệ sinh thái nông nghiệp

Mức độ đậm của mũi tên chỉ lượng thông tin tương đối thu được, ví dụ về phản ứng của các quần thể ăn thực vật đối với sự phong phú của các loài thực vật được nghiên cứu khác hơn so với chiều ngược lại

Kết quả nghiên cứu đã có những cơ sở khoa học bổ sung cho luận điểm rằng hệ thống cây trồng càng đa dạng hóa thì càng tăng được tính đa dạng của các loài chân đốt có lợi :

1. Lý thuyết về sự khác biệt tính di truyền : Các sinh cảnh cây trồng đa dạng về cơ cấu sẽ tạo điều kiện cho nhiều loài hơn so với các sinh cảnh đơn giản. Về cấu trúc, sự phong phú các loài thực vật và tiếp theo là các loài ăn thực vật, các loài ăn thịt, ký sinh, nấm và vi sinh vật khác sẽ tạo nên sự khác biệt nhiều hơn về di truyền, tạo nguồn sinh khối lớn hơn, tạo nên lưới dinh dưỡng phức tạp và bền vững hơn, tạo khả năng chống chịu đối với sự biến đổi của các yếu tố môi trường cao hơn so với phương thức canh tác độc canh có cấu trúc đơn giản trên một vùng. Rõ ràng là cả đa dạng sinh học loài lẫn đa dạng cấu trúc đều quan trọng trong việc xác lập nên sự đa dạng các loài côn trùng thiên địch của sâu hại.

2. Lý thuyết về sự bắt mồi : Khi càng có nhiều loài bắt mồi và ký sinh trong các tập đoàn cây trồng sẽ làm giảm mật độ vật mỗi là các loài sâu hại đến một mức thấp nhất dưới mức ngưỡng gây thiệt hại kinh tế. Khi mật độ vật mỗi giảm thì số lượng của thiên địch cũng giảm theo và nếu có sự đột biến về các yếu tố sinh thái thì rủi ro phát dịch sâu bệnh là khó kiểm soát.

3. Lý thuyết về năng suất : Các nghiên cứu cho thấy trong một số trường hợp đa canh mang lại năng suất cao hơn so với độc canh. Năng suất cao hơn này có thể tạo ra đa dạng chân đốt cao hơn khi số lượng nguồn thức ăn sẵn có cho các loài ăn thực vật và tiếp đó là thiên địch tăng lên.

4. Lý thuyết về tính ổn định và phân bố tài nguyên theo thời gian : Lý thuyết này giả định rằng, năng suất sơ cấp ổn định hơn và có thể dự đoán được trong nền

nông nghiệp đa canh so với nền nông nghiệp độc canh. Sự ổn định sản xuất này cùng với tính khác biệt di truyền về mặt không gian giữa các đồng ruộng phức tạp sẽ khiến các loài sâu hại bị phân chia theo không gian và thời gian, tạo ra sự cùng tồn tại của nhiều loài sâu bệnh hại.

Cần phải có những nghiên cứu sâu hơn để xác định xem, liệu sự đa dạng loài côn trùng có đi liền với đa dạng thực vật và năng suất của các quần xã thực vật hay đơn thuần chỉ phản ánh tính khác biệt di truyền về không gian xuất hiện do sự tổ hợp các cây trồng theo các cơ cấu khác nhau.

Một vài yếu tố môi trường ảnh hưởng đến sự đa dạng sinh học, sự phong phú và hoạt động của các loài sinh vật ký sinh và bắt mồi trong các hệ sinh thái nông nghiệp đó là : Các điều kiện vi khí hậu, tính sẵn có thức ăn (nước, vật chủ, vật bắt mồi, phấn hoa, mật hoa), nhu cầu về sinh cảnh (nơi trú ngụ, làm tổ, nơi sinh sản), cạnh tranh trong và giữa các loài sinh vật. Tác động của mỗi yếu tố môi trường thay đổi theo cơ cấu cây trồng về không gian, thời gian và mức độ thâm canh, vì những đặc điểm này tác động đến sự khác biệt về tính di truyền trong các hệ sinh thái nông nghiệp theo nhiều cách.

Mặc dù các loài thiên địch dường như thay đổi cách phản ứng một cách rộng rãi với cơ cấu cây trồng, mật độ và sự phát tán. Các bằng chứng thực nghiệm cho thấy các thông số cấu trúc của các hệ sinh thái nông nghiệp (đa dạng cây trồng, mức độ đầu tư) có ảnh hưởng đến động học và đa dạng của các loài bắt mồi và ký sinh. Một vài trong số các thông số này có liên quan đến đa dạng sinh học và hầu hết không thể quản lý được (mùa màng kéo theo đa dạng cỏ dại, đa dạng gen). Dựa trên những thông tin có được, đa dạng sinh học các loài thiên địch có thể được tăng cường và phát huy hiệu quả bằng cách :

- Đưa một loạt loài ký sinh và vật bắt mồi nhập cư bằng cách nhân nuôi và phóng thích hàng loạt.
- Giảm tỷ lệ chết trực tiếp bằng cách hạn chế phun thuốc trừ sâu.
- Cung cấp thêm các nguồn thức ăn phụ và vật chủ phụ ngoài vật chủ/vật mồi chính.
- Tăng cường đa dạng thực vật trong và xung quanh đồng ruộng.
- Tạo sức đề kháng cao cho cây chủ bằng cách gieo trồng các giống cây tốt, chăm sóc đúng kỹ thuật, sử dụng hợp lý các chất kích thích tăng trưởng.
- Sử dụng các hóa chất xua đuổi, chất gây ngán để thay đổi tập tính dinh dưỡng của các loài sâu hại và hấp dẫn thiên địch.

10.3. ĐA DẠNG GIỐNG CÂY TRỒNG VÀ SỰ ỔN ĐỊNH VỀ SỐ LƯỢNG CỦA CÁC LOÀI SÂU HẠI

Từ đầu những năm 1970, các kết quả nghiên cứu thử nghiệm đã chứng minh được rằng, đa dạng hóa giống cây trồng thường làm giảm mật độ của các quần thể

sâu hại và động vật ăn hại thực vật. Hầu hết các thử nghiệm đều cho thấy trong hệ canh tác độc canh, thường có nhiều loài sâu hại chuyên hoá hơn so với hệ thống nông nghiệp có nhiều loại cây trồng khác nhau. Trong những hệ thống đơn giản này, các loài ăn thực vật có mật độ tập trung cao hơn, sức sinh sản cao hơn, thời gian gây hại lâu hơn do ít phải cạnh tranh thức ăn và ít bị thiên địch tiêu diệt.

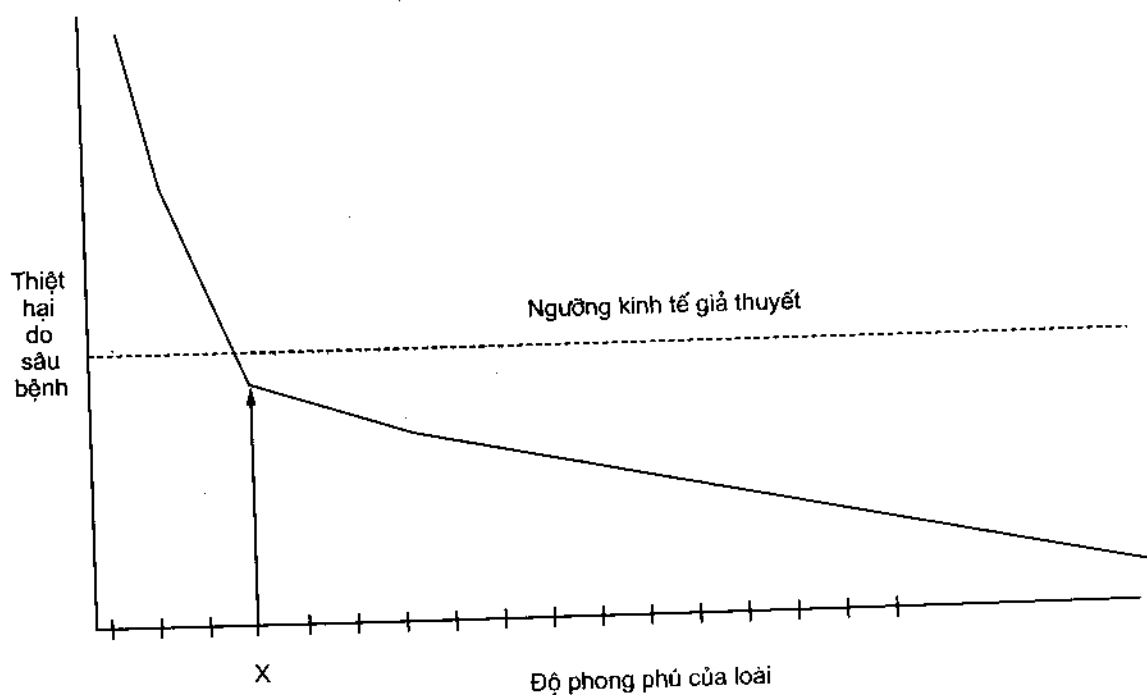
Trong các hệ thống xen canh, có nhiều yếu tố có thể giúp chống lại sự tấn công của sâu hại. Cây chủ có thể tránh khỏi sự tấn công của sâu hại nhờ sự có mặt của các loài thực vật khác tạo nên hàng rào nguy trang hay vật cản tự nhiên. Trồng xen cải bắp với khoai tây sẽ làm giảm sự tấn công của sâu tơ, hay khi trồng xen ngô với đậu và bí ngô có tác động tương tự lên loài sâu đục thân ngô. Mùi thơm của một số loài cây có thể làm nhiễu tập tính tìm kiếm thức ăn của các loài sâu hại. Vành đai cỏ và cây bụi có thể ngăn chặn rầy xanh cũng như bọ xít tấn công cây chè, và chất kích thích hóa học từ cây hành làm lạc hướng tìm thức ăn của bọ hung hại dưa và mía. Theo hướng nghiên cứu như vừa nêu, có thể lựa chọn các giống cây trồng xen canh để sử dụng trong phòng trừ sâu hại.

Nhìn chung, mỗi loài cây trồng trong hệ thống xen canh đều có thể là bẫy cây trồng hay mồi nhử. Cỏ linh lăng trồng rải rác trên cánh đồng bông ở California được dùng làm bẫy diệt rệp bông *Lygus*. Làm như vậy chi phí sản xuất có thể gia tăng nhưng dễ hơn nhiều so với việc áp dụng các biện pháp phòng trừ khác. Tương tự như vậy, cải bắp trồng xen với đậu, cỏ linh lăng, hoặc rau chân vịt sẽ đỡ bị sâu xanh, rệp cải gây hại và mật độ thiên địch gia tăng đáng kể.

Hai giả thuyết lý giải về sự suy giảm mức độ phong phú của các loài ăn thực vật trong hệ thống đa canh - giả thuyết về cây thức ăn không tập trung và giả thuyết về thiên địch - đã xác định các cơ chế quan trọng kiểm soát sâu hại trong các hệ đa canh. Chúng giải thích tại sao có sự khác nhau về cơ chế giữa các hệ thống canh tác và đề xuất những tổ hợp các cây trồng có thể, hoặc không thể góp phần nâng cao hiệu quả kiểm soát trong từng điều kiện quản lý các hệ sinh thái nông nghiệp. Theo những lý thuyết này thì sự suy giảm sâu bệnh ngẫu nhiên ở các hệ đa canh có thể là do số lượng và năng lực của vật bắt mồi và vật ký sinh tăng lên. Sự tập trung và sinh sản của sâu bệnh giảm, sử dụng hóa chất giảm, có sự bảo vệ hoặc chăm sóc cây trồng khác ngoài cây chủ, ngăn cản sự di chuyển hay di nhập của sâu bệnh, có sự cân bằng tối ưu giữa sâu bệnh và thiên địch.

Một nghiên cứu thử nghiệm thành công gần đây, trong đó đa dạng loài được kiểm soát trực tiếp trong các hệ thống đồng cỏ, phát hiện ra rằng năng suất của hệ sinh thái được tăng lên và độ phì của đất được sử dụng triệt để hơn khi có đa dạng loài lớn hơn, giảm bớt mất mát của hệ sinh thái. Trong các hệ sinh thái nông nghiệp sẽ có cùng kết quả khi áp dụng để kiểm soát sâu bệnh hại, số lượng sâu hại và thiệt hại mùa màng sẽ giảm khi trồng nhiều loài cây trên cùng cánh đồng. Người ta đã chứng minh được rằng khi đa dạng cây trồng tăng lên, thiệt hại bởi sâu bệnh có xu

hướng trở về mức có thể chấp nhận được, kết quả là sản lượng của các cây trồng ổn định hơn (hình 10.6). Rõ ràng rằng, các hệ sinh thái nông nghiệp càng đa dạng thì sự đa dạng càng tồn tại lâu hơn nhờ sự cân bằng sinh học được xác lập ổn định. Tuy vậy, một điều hiển nhiên là, tính ổn định đó của quần thể không chỉ phụ thuộc vào sự đa dạng dinh dưỡng mà còn phụ thuộc vào bản chất thực sự của các cấp độ dinh dưỡng và sự gia tăng mật độ sâu hại. Nói cách khác, tính ổn định sẽ phụ thuộc vào sự phản ứng chính xác của bất kỳ mối liên kết dinh dưỡng nào trước sự tăng về số lượng loài sâu hại. Như vậy, sự đa dạng chọn lọc không chỉ là tập hợp ngẫu nhiên các loài, là yếu tố quyết định tới sự quản lý sâu hại, theo nguyên tắc dựa hệ sinh thái vào bảo tồn đa dạng sinh học.

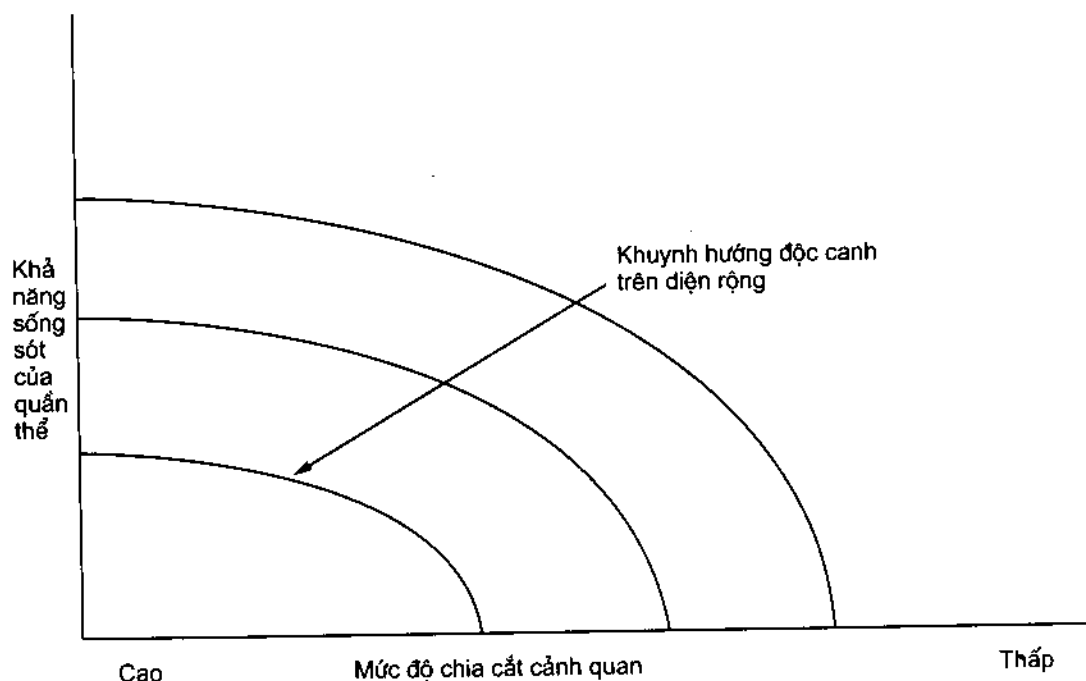


HÌNH 10.6. Xu hướng giả thuyết của quy luật hay sự giảm thiệt hại do sâu hại khi số loài cây chủ tăng lên trong hệ sinh thái nông nghiệp

“Giá trị X” thể hiện mức độ mà ở đó hàm tập trung của loài với các thuộc tính kiểm soát tự nhiên được thiết lập.

Trên quan điểm thực tế, việc thiết kế các biện pháp dẫn dụ sâu hại trong các hệ sinh thái nông nghiệp đa canh sẽ dễ dàng hơn khi sử dụng các nguyên tắc trong giả thuyết thiên địch, hoặc là áp dụng các nguyên tắc trong giả thuyết cây thức ăn không tập trung. Hiện tại chúng ta không thể xác định được các trạng thái sinh thái hay các dấu vết sinh vật sống trong quá khứ đã khiến loài sâu hại này nhạy cảm (ví dụ, sự di chuyển của chúng bị tác động bởi các phương thức canh tác) còn loài khác

thì không nhạy cảm trước các kiểu canh tác. Các hệ độc canh có môi trường không thuận lợi cho côn trùng có ích hoạt động có hiệu quả, vì các hệ thống đó thiếu các nguồn sống phù hợp cho hoạt động của thiên địch, ngoài ra còn bị chi phối bởi tác động của các hoạt động canh tác trong hệ thống đó. Hệ thống đa canh chứa đựng các nguồn tài nguyên đặc trưng tạo nên bởi đa dạng thực vật và thường không bị nhiễu loạn bởi các chất phòng trừ sâu hại (đặc biệt khi được quản lý bởi những người nông dân nghèo không có khả năng sử dụng công nghệ và vật tư nông nghiệp giá cao). Hệ đa canh cũng dễ dàng dẫn dụ côn trùng hơn. Trong đa canh, việc lựa chọn một nhóm cây trồng cao hay thấp, thành thực sớm hay muộn, ra hoa hay không ra hoa, cây trồng xen hay không trồng xen với hoa màu, có thể tăng cường hay giảm bớt tác động của từng hệ thống xen canh lên từng loài sâu hại. Như vậy, bằng cách thay thế hay thêm đa dạng thực vật vào các hệ thống hiện có, có thể dẫn tới những thay đổi về đa dạng sinh cảnh, từ đó làm tăng số lượng và hiệu quả hoạt động của các loài thiên địch đối với các loài sâu hại.



HÌNH 10.7. Các tác động của sự phân cắt cảnh quan lên khả năng tồn tại của các quần thể thiên địch trong những hệ sinh thái nông nghiệp ở các quy mô và mức độ thâm canh khác nhau

10.4. CÁC KIỂU CẤU TRÚC CẢNH QUAN VÀ ĐA DẠNG SINH HỌC CÔN TRÙNG

Một xu thế không mong đợi đi kèm với việc mở rộng phương thức độc canh trong nông nghiệp đó là làm mất đi các loài thực vật tự nhiên bản địa ở xung quanh, là những loài có đóng góp vào đa dạng sinh học và cảnh quan. Hậu quả là toàn bộ sinh

cảnh của động vật chân đốt có ích và các thiên địch của sâu hại bị giảm đi đáng kể. Về lý thuyết tác động của sự phân cắt sinh cảnh lên sự sinh tồn của các loài thiên địch trong hệ sinh thái nông nghiệp được thể hiện ở hình 10.7. Mối liên quan giữa sự mất mát sinh cảnh với kiểm soát sinh học sâu hại có thể là rất quan trọng, qua những nghiên cứu cho thấy, số lượng sâu hại tăng lên trong các hệ thống nông nghiệp độc canh. Các dữ liệu đã chứng minh rằng số lượng loài cũng như mật độ thiên địch được tăng cường và sự kiểm soát sinh học đạt hiệu quả hơn ở nơi mà thảm thực vật hoang dã vẫn còn (ví dụ ở ven cánh đồng) và xen lẫn với cây trồng. Những sinh cảnh này có thể quan trọng hơn như là nơi trú đông cho loài vật bắt mồi, hay là nơi cung cấp nguồn thức ăn, như phấn hoa và mật hoa cho các loài ký sinh và vật bắt mồi.

Hiện tại ở châu Âu người ta đang đặc biệt quan tâm đến các đặc điểm của “hệ cảnh quan bờ ruộng” và các cảnh quan khác, liên quan đến sự có mặt, sự phân bố và hoạt động sống của các loài sâu hại cũng như thiên địch của chúng. Các nghiên cứu đều cho thấy thảm cây cỏ bờ ruộng hoặc trên đất bỏ hoá bên rìa cánh đồng, là kho chứa các loài thiên địch của sâu hại. Nhiều nghiên cứu cũng đã ghi nhận sự di chuyển của các loài chân đốt có ích từ rìa cánh đồng vào bên trong và cho thấy sự kiểm soát sinh học ở khu vực cây trồng gần rìa thường cao hơn khu vực cây trồng giữa cánh đồng.

Trong nhiều trường hợp, cỏ dại và thực vật tự nhiên ở bờ ruộng đã là nơi chứa đựng các loài vật chủ/vật mồi cho các loài thiên địch (cung cấp nguồn thức ăn theo mùa), bù đắp các khoảng trống trong vòng đời của chân đốt bắt mồi và sâu hại cây trồng. Một ví dụ kinh điển là trường hợp của loài ong ký sinh trứng *Anagrus epos*, là loài kiểm soát rất hiệu quả rầy hại lá nhỏ *Erythroneura elegantula*, vốn phát triển rất mạnh ở các vùng gần ruộng nhỏ bị cây dâu đất hoang dại (*Rubus* sp.) xâm chiếm.

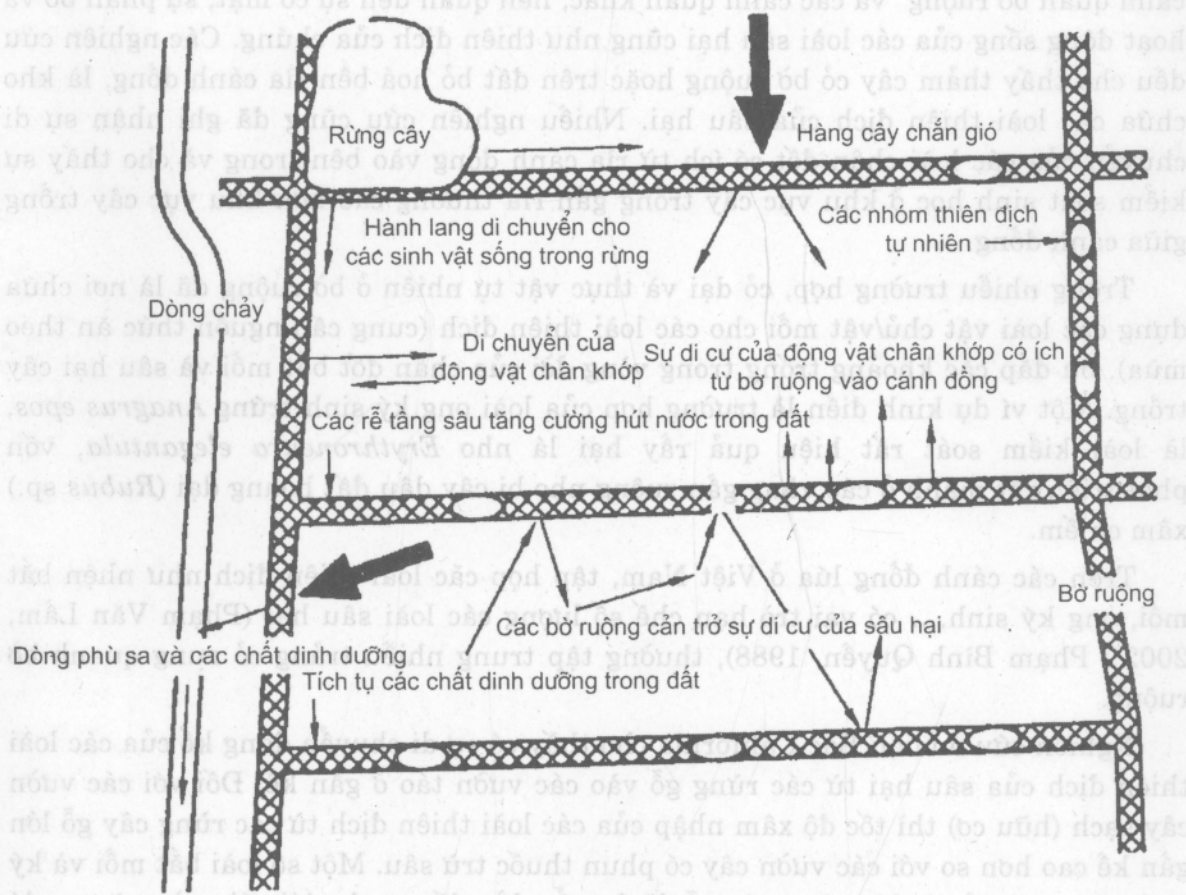
Trên các cánh đồng lúa ở Việt Nam, tập hợp các loài thiên địch như nhện bắt mồi, ong ký sinh,... có vai trò hạn chế số lượng các loài sâu hại (Phạm Văn Lâm, 2002 ; Phạm Bình Quyền, 1988), thường tập trung nhiều trắng cỏ xung quanh bờ ruộng.

Nghiên cứu ở miền Bắc California cho thấy có sự di chuyển đáng kể của các loài thiên địch của sâu hại từ các rừng gỗ vào các vườn táo ở gần kề. Đối với các vườn cây sạch (hữu cơ) thì tốc độ xâm nhập của các loài thiên địch từ các rừng cây gỗ lớn gần kề cao hơn so với các vườn cây có phun thuốc trừ sâu. Một số loài bắt mồi và ký sinh tập trung ở các bờ rừng cây gỗ di chuyển dần đến ranh giới với vườn và sau đó xâm nhập vào bên trong vườn. Điều đó cho thấy sự phát triển của các quần thể thiên địch của sâu hại vườn táo bị chi phối bởi thảm thực vật tự nhiên ở xung quanh.

Hiện nay, phát triển thâm canh nông nghiệp trong đó khuyến khích các loài thiên địch của sâu hại, cùng với việc giảm sử dụng thuốc trừ sâu đang được áp dụng bằng cách trồng các loài cây có hoa vào các khoảnh đất xung quanh, hoặc xen giữa

cánh đồng để bảo vệ các loài thiên địch. Ở Việt Nam hàng trăm loài vật bắt mồi và vật ký sinh có ích tiềm tàng có thể sống trong hay bên cạnh các cánh đồng lúa, hoa màu. Chúng hầu hết bị chết khi phun thuốc trừ sâu. Nhưng nếu sinh cảnh bảo tồn được áp dụng theo hướng tăng đa dạng thực vật, thì nhu cầu phun thuốc trừ sâu có thể giảm đáng kể.

Mặc dù đã có nghiên cứu như đã nêu, nhưng trên thế giới vẫn chưa có được nỗ lực nào đáng kể trong việc thực hiện đa dạng hóa các hệ sinh thái nông nghiệp ở mức cảnh quan, tạo ra các bờ rào hay hàng cây chắn gió tự nhiên từ các loài cây có hoa, có tác dụng thu hút các loài thiên địch của sâu hại. Các thí nghiệm kiểu này có thể bổ sung cho thông tin còn thiếu về việc làm thế nào để thay đổi cách bố trí đa dạng sinh học cùng với môi trường tự nhiên của các hệ sinh thái nông nghiệp có thể tác động lên sự phân bố và sự phong phú của quần thể sâu hại cũng như côn trùng có ích.



HÌNH 10.8. Tác động của các cách đa dạng hóa (bờ của cánh đồng, hàng cây chắn gió, v.v...) ở mức cảnh quan trong chức năng hệ sinh thái nông nghiệp, đặc biệt nhấn mạnh động thái của động vật chân khớp

Việc xác định rõ sự phân bố của sâu hại khi phản ứng đối với sự đa dạng cảnh quan thực vật và liệu các dải thực vật tự nhiên xung quanh cánh đồng có thể đóng vai trò như một hành lang di chuyển cho các loài chân đốt có ích ở hệ độ canh hay

không, sẽ có ý nghĩa quan trọng đối với việc lập kế hoạch áp dụng biện pháp phòng trừ tổng hợp (IPM) ở mức độ cảnh quan. Người ta hy vọng rằng các hành lang có thể đóng vai trò là đường dẫn cho sự phát tán các loài bất lợi ký sinh trong các hệ sinh thái nông nghiệp. Tạo nên một sự kiểm soát nhất định đối với sâu hại trong vùng nhờ hành lang phát tán thiên địch. Tổng kết lại các ảnh hưởng của hành lang lên sự phân bố và độ phong phú của động vật chân đốt có ích, có thể xác định được chiều dài, bề rộng, khoảng cách và tần suất đặt hành lang cần thiết để duy trì mức độ đa dạng sinh học với chức năng kiểm soát sâu hại mà không phải dùng đến thuốc trừ sâu. Hệ thống hành lang có thể tác động tích cực lên toàn bộ hệ sinh thái nông nghiệp bằng cách làm gián đoạn quá trình lây lan dịch bệnh hại, làm hàng rào ngăn cản di chuyển của sâu hại, tạo sinh khối lớn hơn, làm giảm xói mòn và giảm sự thất thoát các chất dinh dưỡng trong đất, và làm thay đổi vi khí hậu (hình 10.8). Quan trọng nhất là việc áp dụng hệ thống hành lang có thể là một bước quyết định khởi đầu cho việc đưa đa dạng sinh học làm thay đổi hệ độc canh quy mô lớn, từ đó tạo điều kiện tái thiết lại các hệ sinh thái nông nghiệp hữu cơ bền vững.

10.5. ĐIỀU KHIỂN HOẠT ĐỘNG CỦA HỆ SINH THÁI NÔNG NGHIỆP

10.5.1. Khái niệm

Điều khiển thành phần cũng như hoạt động của hệ sinh thái nông nghiệp nhằm mục tiêu đạt năng suất cao với sự đầu tư thấp, ít ảnh hưởng đến tài nguyên và bảo vệ môi trường. Hệ sinh thái nông nghiệp là một hệ thống phức tạp.

Khoa học nghiên cứu các hệ thống phức tạp và luôn biến động gọi là điều khiển học (Cybernetic). Bộ môn điều khiển học ứng dụng trong sinh học gọi là sinh học điều khiển (Biocybernetic), nghiên cứu sự hoạt động của các hệ thống sinh học, do đấy khoa học về các hệ sinh thái có thể coi là một bộ phận của sinh học điều khiển.

Việc nghiên cứu hệ sinh thái nông nghiệp trên quan điểm sinh học điều khiển hiện đại cũng mới được bắt đầu trong thời gian gần đây. Công cụ cơ bản để nghiên cứu các hệ thống điều khiển là mô hình toán học.

10.5.2. Nguyên lý, nội dung và nguyên tắc điều khiển

a) Nguyên lý điều khiển

Sinh thái học nông nghiệp (Agroecology) là kết quả của sự kết hợp tối ưu giữa các thành phần hữu sinh và vô sinh, toàn bộ thiên nhiên đều hướng tới sự tối ưu hoá đó nhưng cũng chỉ mới trong quá trình phát triển, có thể tiếp cận đến những giai đoạn nhất định bởi vì mâu thuẫn giữa các yếu tố hữu sinh và vô sinh trong tự nhiên không mất đi mà chỉ thay đổi theo một số nguyên tắc. Như vậy, điều khiển không có nghĩa là áp đặt các ý muốn chủ quan vào các quy luật tự nhiên mà vấn đề là nhận diện đúng và tác động phù hợp với các quy luật của tự nhiên.

Để đạt năng suất tối ưu của hệ sinh thái nông nghiệp, chúng ta phải điều khiển nhằm tạo nên một trạng thái cân bằng phù hợp với năng suất dự kiến. Trong từng hệ sinh thái nông nghiệp đều tồn tại nhiều mức độ cân bằng động. Điều khiển là xác

lập cân bằng khả thi ở mức độ nào đó phù hợp với điều kiện thực tế và phù hợp với năng suất dự kiến. Thường có thể điều khiển theo những hướng chính sau :

- Tăng sản phẩm bằng cách tăng vòng quay của các quá trình sinh học, tăng hệ số quá trình chu chuyển vật chất.
- Điều chỉnh các giai đoạn của chu trình vật chất và làm cho các giai đoạn đó tạo ra nhiều sản phẩm.
- Tạo cơ cấu cây trồng, vật nuôi hợp lý cho năng suất tối ưu.

Chương trình hoá năng suất là một phần của hoạt động điều khiển chứ không phải là toàn bộ chương trình điều khiển và có khi cũng không phải là cái chủ yếu nhất. Một trong những nhược điểm của chương trình hoá năng suất là chương trình của những trị số bình quân, dù là bình quân của những năng suất cao, bởi vì trong sinh học, nhiều khi trị số bình quân lại không có ý nghĩa, ví dụ : Bình quân 400 bông/m², nhưng có khi trị số bình quân này lại cho ra những năng suất khác nhau : 5 tấn, 6 tấn có khi 3 tấn/ha... hoặc nhiệt độ bình quân 25⁰C là rất thích hợp với một loại cây trồng, nhưng có khi trị số bình quân ấy lại là kết quả của nhiệt độ cao nhất là 45⁰C và thấp nhất là 5⁰C, ở hai cực trị này, cây trồng khó có thể tồn tại. Một nhược điểm khác của chương trình hoá là sự lập trình cứng nhắc với mục tiêu định trước là phải đạt x bông/m², y hạt/bông... Bởi vì một trong những nguyên tắc của điều khiển là phải mềm dẻo, cơ động, linh hoạt để có thể khớp nối với thiên nhiên đang vận động không ngừng, nhằm mục tiêu đạt năng suất cao trên cơ sở tối ưu hoá sản xuất nông nghiệp phù hợp với quá trình sinh học, xã hội và kinh tế.

b) Nội dung điều khiển hệ sinh thái nông nghiệp

- Điều khiển sinh vật sản xuất :

+ Điều khiển bằng giống thích hợp có năng suất cao, nói cụ thể hơn là điều khiển các đặc điểm di truyền của giống. Năng suất là kết quả giữa tiềm năng của giống và khả năng thể hiện tiềm năng đó. Tiềm năng cho năng suất của giống mà con người có thể đưa lên cao, nhưng vấp phải mâu thuẫn là : Giống có năng suất cao thì lại có tính chống chịu yếu, và do đó không ổn định nên trong sản xuất dễ gặp rủi ro. Các nhà khoa học đang tìm cách đưa đặc tính chống chịu vào các giống có năng suất cao mà không làm giảm năng suất.

+ Điều khiển phát triển cá thể, như các quá trình tạo bông, tạo hạt và tăng khối lượng 1000 hạt, hoặc là điều khiển để chống bệnh bạc lá ở lúa mới trong vụ mùa...

+ Điều khiển đời sống quần thể của sinh vật sản xuất, tức là điều khiển để tạo một cơ cấu cây trồng thích hợp như vấn đề mật độ, cơ cấu giống, phân bố trong không gian (khoảng cách, hướng luồng, độ sâu gieo hạt, độ sâu đất phủ...).

- Điều khiển các điều kiện sống của vi sinh vật sản xuất :

Nhằm thoả mãn các nhu cầu của cây về điều kiện khí hậu, điều kiện canh tác bằng các tác nhân như phân bón, nước, đất... Ví dụ, với phân bón, ta có thể tác động

bằng thành phần, số lượng, bằng số lần tác động, mức độ tác động hoặc chiều sâu tác động... Với sinh vật thì dư thừa cũng gây tác hại tương tự như sự thiếu thốn. Nhu cầu dinh dưỡng của cây thường rất khác, ví dụ lượng đạm bón tối ưu cho NN_8 ở một vùng nào đó là 160 N, nhưng cho NN_{22} chỉ 120 N. Có thể vào giai đoạn này với lượng đó là thích hợp, sang giai đoạn khác lại là bất lợi (để nhánh khác với trở bông). Mức độ tác động còn phụ thuộc vào tình trạng sinh trưởng của cây (cây khỏe hay cây yếu). Mặt khác, mức độ hợp lý không chỉ tính riêng cho sinh vật sản xuất mà còn phải tính cho cả hệ sinh thái.

- Điều khiển hệ sinh thái :

Chúng ta không chỉ chú ý đến sinh vật sản xuất mà còn phải chú ý tới các sinh vật đồng tổ hợp, các sinh vật vệ tinh... thực chất là điều khiển các mối quan hệ, trước hết là mối quan hệ dinh dưỡng, làm sao để cây trồng cho năng suất tối ưu (ví dụ, trong bảo vệ thực vật, nếu chỉ hiểu là tiêu diệt sâu bệnh không thôi là không đúng, mà vấn đề là đảm bảo cho năng suất cây trồng cao).

c) Các nguyên tắc trong điều khiển

Trong quá trình điều khiển các hệ sinh thái nông nghiệp, có các nguyên tắc :

- Có mục tiêu rõ ràng và mục tiêu đã có tính khả thi cao.
- Biết phân giai đoạn, biết tính các bước đi cụ thể trên cơ sở mục tiêu năng suất (khác với phân giai đoạn của sinh vật). Với lúa người ta thường phân ra làm 3 giai đoạn sau :

- + Giai đoạn đạt số cây tối đa/đơn vị diện tích ;
- + Giai đoạn đạt số bông tối đa/đơn vị diện tích ;
- + Giai đoạn đạt số hạt và khối lượng hạt tối ưu/bông hoặc trên đơn vị diện tích.

Từ những cơ sở vừa nêu, có thể tính được mật độ gieo trồng thích hợp cho từng vùng và từ đó xác lập các tiêu chí nhằm đảm bảo đạt năng suất dự kiến. Trong quá trình sinh trưởng của cây trồng, dựa vào các thông tin thu được, so sánh với chương trình đã tính để quyết định các biện pháp điều chỉnh sinh trưởng của cây trồng bằng máy tính (computer), các máy quan trắc tự động đặt ngay ở đồng ruộng để thu thập các thông tin về điều kiện sinh trưởng của cây trồng và chuyển về máy tính để xác định biện pháp điều khiển.

10.5.3. Điều khiển thành phần sinh vật của hệ sinh thái nông nghiệp

Sinh vật là thành phần có sự biến động nhiều nhất của các hệ sinh thái nông nghiệp, do vậy có khả năng chịu sự điều khiển lớn nhất, thậm chí có thể bị thay đổi gần như hoàn toàn. Chẳng hạn chặt hạ một khu rừng để trồng cây nông nghiệp. Thông qua việc điều khiển thành phần sống của hệ sinh thái, chúng ta có thể sử dụng một cách hợp lý nhất các nguồn lợi tự nhiên của hệ sinh thái như khí hậu, đất. Bản thân các vật sống trong hệ sinh thái cũng là nguồn lợi tự nhiên, nhưng khác các thành phần khác ở chỗ có thể thay đổi chúng một cách cơ bản.

Nội dung của việc điều khiển thành phần sinh vật trong hệ sinh thái nông nghiệp rất phong phú và có thể đề cập đến một số nội dung chủ yếu như :

- Phân vùng sinh thái cây trồng.

- Bố trí hệ thống cơ cấu cây trồng hợp lý.
- Điều khiển di truyền.
- Phòng trừ sâu bệnh bằng biện pháp sinh học, biện pháp phòng trừ tổng hợp (IPM).

10.5.4. Điều khiển di truyền trong hệ sinh thái nông nghiệp

Như trên đã nói, các nhà sinh thái học cho rằng, trong một hệ sinh thái, số loài càng nhiều thì sự ổn định của hệ sinh thái càng cao. Ngoài ra, có mối tương quan nghịch giữa sự phong phú về loài và năng suất sinh học. Do vậy, việc điều khiển hệ sinh thái có hai mục tiêu trái ngược nhau là năng suất cao và sự ổn định, hoặc năng suất tối ưu và sự ổn định.

Các hệ sinh thái nông nghiệp thường không phong phú về loài cây trồng, do vậy có tính ổn định thấp. Tuy vậy, không phải là các hệ sinh thái nông nghiệp lúc nào cũng không ổn định. Sự ổn định của hệ sinh thái nông nghiệp có thể giữ được bằng tác động của con người qua kỹ thuật canh tác, sự phong phú trong loài và đa dạng hoá cây trồng.

Sự phong phú (diversity) trong loài là thành phần các giống cây trồng trong cùng một loài được trồng trên một hệ sinh thái, hay nói theo di truyền học là sự phong phú về kiểu di truyền (genotypes) hay về gen.

Trong nông nghiệp cổ truyền, lúc nông dân còn dùng các giống địa phương, sự phong phú về di truyền của các hệ sinh thái nông nghiệp được đảm bảo, vì mỗi vùng sản xuất có rất nhiều giống địa phương. Bản thân mỗi giống địa phương là một giống đa gen, một quần thể không thuần nhất về di truyền, có nhiều kiểu di truyền khác nhau nhưng kiểu hình tương đối giống nhau.

Khi các tiến bộ khoa học kỹ thuật được áp dụng vào sản xuất, công tác chọn giống được phát triển, các giống năng suất cao dần dần thay thế các giống địa phương. Các giống mới này thuần nhất về mặt di truyền và thường được trồng với diện tích rất rộng, có lúc là độc nhất trong các hệ sinh thái nông nghiệp (hệ thống độc canh).

Sự đồng nhất về mặt di truyền của các giống mới năng suất cao được xem như là mối rủi ro đáng lo ngại. Trong quá khứ đã có những nạn dịch lớn về bệnh cây trồng do sự đơn điệu về thành phần di truyền của giống. Ví dụ, cuối các năm 1840, dịch mốc sương khoai tây ở Ailen xảy ra do trồng chủ yếu chỉ một giống khoai tây. Dịch rầy nâu gần đây ở các nước Đông Nam Á (Philippin, Indonesia, Việt Nam) mà các giống lúa IR là một trong những điều kiện thuận lợi cho bọ rầy nâu, do những giống này quá đồng nhất về di truyền. Dịch đốm lá nhỏ ngô xảy ra ở Mỹ năm 1970, do việc đưa gen bất dục tế bào chất kiểu Texas vào các giống ngô thông thường để giảm công bẻ cờ lúc sản xuất hạt giống ngô lai. Các giống ngô lai này đã đồng nhất về tế bào chất.

Việc bố trí các giống cây trồng trong hệ sinh thái cần tránh quan niệm đơn giản, chỉ chú ý các giống năng suất cao, chịu sâu bệnh, mà không cần chú ý đến cả thành phần gen của giống để có một hệ sinh thái phong phú về di truyền. Điều này có thể gây khó khăn cho công tác nhân giống, nhưng cần thiết nhằm đảm bảo sự ổn định của hệ sinh thái.

Đối với các cây thụ phấn chéo như ngô, gần đây có khuynh hướng dùng rất nhiều giống cây có nguồn gốc di truyền xa để tạo một tổ hợp lai. Từ đấy, chọn ra các giống tổ hợp (synthetics) hay phức hợp (composites). Giống ngô phức hợp không những có thể dùng trực tiếp trong sản xuất ở các nước có trình độ kỹ thuật thấp, chưa đủ trình độ dùng các giống lai kinh tế (hybrids), mà còn dùng để cải tạo các giống tự phối nhằm nâng cao năng suất của ngô lai (Allard, 1996).

Hiện nay, việc lai phức hợp nhiều giống (covergent crossing) cũng được áp dụng rộng rãi trong công tác chọn giống các cây tự thụ phấn như lúa mì, lúa gạo, được xem là biện pháp để tăng tính ổn định của các giống năng suất cao.

Khả năng thích ứng (adaptability) là một đặc tính di truyền của giống cây trồng cho năng suất cao và ổn định ở các điều kiện ngoại cảnh khác nhau. Các giống cây trồng có thể mang tính thích ứng rộng hay hẹp. Phần nhiều các giống địa phương, tính thích ứng hẹp. Trái lại, các giống năng suất cao, tính thích ứng rộng hơn. Hiện nay các nhà chọn giống có xu hướng chọn các giống cây trồng có tính thích ứng rộng.

Sự thích ứng của cây trồng với điều kiện môi trường có thể diễn ra :

- Sự thích ứng quần thể, do sự dị hợp tử của quần thể quyết định.
- Sự thích ứng cá thể do đặc tính của kiểu di truyền với các điều kiện khó khăn của ngoại cảnh. Muốn có tính thích ứng rộng, cây trồng phải phản ứng rộng với chu kỳ ánh sáng. Phương pháp chọn giống có tính thích ứng rộng là phải trồng con lai đang phân hoá ở các mùa vụ khác nhau, hay địa điểm có điều kiện sinh thái khác nhau. Ví dụ như chọn giống bắp cải chịu nhiệt : giống cà chua mùa hè.

Khả năng thích ứng hay tính chịu đựng của cây trồng đối với các điều kiện khó khăn về khí hậu, đất đai và sâu bệnh là một vấn đề cần được quan tâm đầy đủ. Việc nghiên cứu về nguồn lợi cây trồng trên phạm vi toàn thế giới, đã phát hiện được các loài và các giống cây trồng có thuộc tính thích ứng rộng.

Trong việc chọn giống chống chịu sâu bệnh, chỉ cần điều khiển mối quan hệ giữa ký chủ và vật ký sinh. Khó khăn thường gặp là đối với một số sâu bệnh, sau khi đưa được các gen kháng sâu bệnh vào giống cây trồng năng suất cao, thì sau một thời gian ngắn giống cây trồng ấy lại bị sâu bệnh nhiễm lại, ví dụ : Các giống lúa kháng bệnh gỉ sắt có chu kỳ trung bình khoảng 5 năm. Hiện tượng này thấy ở nhiều loại bệnh như mốc sương khoai tây, gỉ sắt cà phê, bọ rầy nâu hại lúa.

Nguyên nhân của việc mất tính chống chịu sâu bệnh này là do côn trùng, vi sinh vật gây bệnh cũng có khả năng biến dị đồng tiến hoá, sinh ra một nòi sinh lý (physiological race) hay kiểu sinh học (biotype) mới, có khả năng gây hại đối với giống kháng, theo nguyên lý đồng tiến hoá. Về bản chất, tính chống chịu sâu bệnh hại cây trồng, phân biệt hai kiểu :

- Tính chống chịu dọc : Cây trồng chống chịu được rất tốt một vài nòi hay kiểu sinh học gây bệnh nhưng vẫn bị các nòi và kiểu sinh học khác gây hại.
- Tính chống chịu ngang : Cây trồng có thể chịu được tương đối tất cả các nòi hay kiểu sinh học sâu bệnh. Cây chống chịu ngang chỉ làm chậm sự xâm nhiễm của sâu bệnh, nhưng không chống chịu được hoàn toàn.

Về mặt di truyền, tính chống chịu sâu bệnh có thể có các kiểu như sau :

- Tính chống chịu ít gen : Là tính chống chịu do một gen hay một vài gen quyết định và chúng biểu hiện rất rõ gen này có thể trội, trội một phần hay lặn. Nói chung, phần nhiều tính chống chịu dọc do ít gen quyết định, nhưng cũng có trường hợp ngoại lệ.

- Tính chống chịu nhiều gen : Là tính chống chịu do nhiều gen quyết định, nhưng ảnh hưởng của mỗi gen không rõ. Di truyền các đặc tính này rất phức tạp, giống như các đặc tính số lượng.

- Tính chống chịu tế bào chất : Như trường hợp bệnh đốm lá nhỏ của Ngô, gen quyết định tính chịu bệnh không ở trong nhân mà ở tế bào chất.

Đa dạng hóa các hệ thống canh tác, như các hệ thống trồng xen và nông - lâm kết hợp hay canh tác vườn là các đối tượng của các nghiên cứu gần đây. Sự quan tâm này chủ yếu dựa trên phát hiện mới nhất, đó là các hệ thống này bền vững hơn và bảo tồn tài nguyên tốt hơn. Phần nhiều trong số những yếu tố quyết định đó có liên quan với các mức độ chức năng cao hơn của đa dạng sinh học trong hệ thống nông nghiệp đa canh.

Trên thực tế, ngày càng có nhiều nghiên cứu đã phát hiện ra rằng tính đa dạng thực vật có tác động lên sự điều chỉnh quần thể loài côn trùng ăn thực vật thông qua việc tạo điều kiện cho các thiên địch phát triển và hoạt động có hiệu quả. Một số các giả thuyết đã công nhận cơ chế giải thích về quan hệ giữa số lượng loài với tính ổn định của các quá trình thuộc hệ sinh thái nông nghiệp, trong đó có việc tạo ra vùng đệm cho các quần thể. Một điều rõ ràng là tổ hợp loài quan trọng hơn số lượng các loài riêng lẻ. Nhưng khó khăn ở chỗ là làm sao xác định được chính xác tập hợp các loài thông qua cơ chế đồng vận sinh học, các dịch vụ sinh thái chính như tuần hoàn dinh dưỡng, kiểm soát sâu hại, và bảo vệ nguồn nước và đất.

Khai thác cơ chế đồng vận này trong thực tế gồm thiết kế và quản lý hệ sinh thái nông nghiệp, đòi hỏi sự hiểu biết về nhiều mối quan hệ giữa các cây trồng, các loài ăn thực vật và các thiên địch. Điểm nhấn mạnh của tiếp cận này chính là để giúp phục hồi lại các cơ chế kiểm soát tự nhiên thông qua việc bổ sung thêm đa dạng sinh học có lựa chọn ở trong và ngoài đồng ruộng, dựa trên toàn bộ cơ cấu các cây trồng có thể theo thời gian và không gian.

Số liệu và kinh nghiệm thực tiễn chỉ ra rằng, có thể làm ổn định các quần thể côn trùng của các hệ sinh thái nông nghiệp bằng cách thiết kế và xây dựng các cơ cấu cây trồng, hoặc thảm cỏ cây hoang dã trợ giúp các quần thể thiên địch hoặc trực tiếp ngăn cản các tác động lên loài ăn thực vật. Điều khó khăn là, trong từng điều kiện cụ thể của hệ thống nông nghiệp, cần phải được đánh giá riêng biệt vì mỗi tác động qua lại giữa loài ăn thực vật - thiên địch là rất khác nhau, phụ thuộc vào không gian và thời gian cũng như vị trí và quy mô đồng ruộng, thành phần cây trồng, thảm thực vật xung quanh và trình độ canh tác. Chúng ta chỉ có thể hy vọng làm sáng tỏ các nguyên tắc sinh thái chi phối động thái của nhóm chân khớp trong các hệ thống nông nghiệp đa canh, nhưng thiết kế đa dạng sinh học cần thiết để đạt được sự điều chỉnh tự nhiên đối với các loài sâu hại, sẽ phụ thuộc nhiều vào các điều kiện sinh thái nông nghiệp và các hạn chế về kinh tế - xã hội của từng vùng.

Chương XI. HƯỚNG DẪN KHẢO NGHIỆM PHÒNG TRỪ SÂU BỆNH VÀ ĐÁNH GIÁ HIỆU QUẢ THUỐC BẢO VỆ THỰC VẬT (BVTV)*

A - DÙNG THUỐC BẢO VỆ THỰC VẬT HIỆU QUẢ VÀ AN TOÀN

Để phát huy hiệu quả của việc sử dụng thuốc bảo vệ thực vật, tránh ngộ độc do thuốc gây nên, tránh được lãng phí và giảm bớt tác động đến môi trường, Khi sử dụng thuốc BVTV cần theo đúng những quy định dưới đây :

1. Dùng đúng loại thuốc

Mỗi loại thuốc BVTV chỉ có tác dụng tốt với một hoặc một số đối tượng sâu, bệnh và cỏ dại nhất định. Do đó khi sử dụng cần phải chọn đúng thuốc. Dùng sai loại thuốc thì sẽ không mang lại hiệu quả mong muốn và gây lãng phí, đồng thời có hại tới cây trồng, sinh vật có ích, tới con người và môi trường. Mỗi loại thuốc đều có ghi trên bao nhãn cách sử dụng và công dụng.

2. Dùng thuốc đúng liều

Không được dùng thuốc ít hơn hay nhiều hơn liều hướng dẫn, vì chỉ cần một liều lượng thích hợp là có thể tiêu diệt được sâu bệnh. Khi dùng thuốc quá liều, sâu chết nhưng tốn nhiều thuốc, gây độc hại cho cây trồng, có hại cho sinh vật có ích, ảnh hưởng tới sức khỏe con người và gây ô nhiễm môi trường. Ngược lại dùng thuốc thấp hơn liều lượng quy định, thì không những sâu không chết mà còn tạo điều kiện quen thuốc cho sâu bệnh, gây tốn thuốc và công sức.

3. Dùng thuốc đúng lúc

Các loại thuốc BVTV phát huy hiệu lực cao khi các đối tượng gây hại ở giai đoạn đầu của sự phát triển. Để dùng thuốc đúng lúc có hiệu quả cần phải làm tốt và kết hợp chặt chẽ với dự tính dự báo thường xuyên trên đồng ruộng. Dùng thuốc BVTV đúng lúc còn có ý nghĩa là dùng thuốc đúng vào từng giai đoạn phát triển của dịch bệnh, như trừ sâu cuốn lá nhỏ vào tuổi 1-2 thì hiệu quả hơn ở giai đoạn 3-4. Không nên dùng thuốc ở giai đoạn cây ra hoa kết quả, khi phun thuốc thì tốt nhất là vào thời gian râm mát (buổi chiều tối), không phun vào lúc có mưa.

Việc dùng thuốc đúng lúc sẽ đạt hiệu quả kinh tế cao, tiết kiệm được thuốc, nhân công và hạn chế được dịch bệnh.

4. Dùng thuốc đúng phương pháp

Hiện nay có nhiều loại thuốc BVTV khác nhau, như dung dịch hòa tan, bột rắc khô, bột thấm nước, bột rải và nhũ dầu... Mỗi loại thuốc được xử lý bằng phương

* PTS Nguyễn Văn Sản cùng tham gia biên soạn.

các thử nghiệm này, các đặc tính lý hóa, hiệu quả sinh học, độc tính đối với người, gia súc, cây trồng và các sinh vật có ích của từng loại thuốc được xác định. Một loại thuốc BVTV nào đó được đưa vào sử dụng, chỉ khi nó đảm bảo đủ được các tiêu chuẩn cần thiết đã được quy định.

B - XỬ LÝ THUỐC BẢO VỆ THỰC VẬT TRÊN ĐỒNG RUỘNG

1. Bố trí thí nghiệm

a) *Nguyên tắc chung* : Các thí nghiệm đối với thuốc BVTV phải đảm bảo chính xác, đủ các công thức thí nghiệm, bao gồm cả công thức xử lý thuốc, công thức xử lý thuốc lặp lại so sánh và công thức đối chứng không xử lý thuốc.

b) *Bố trí thí nghiệm* : Việc bố trí thí nghiệm có thể theo diện hẹp hoặc rộng, theo loại thuốc và yêu cầu của thí nghiệm.

Đối với diện hẹp, diện tích tối thiểu phải là $25m^2$, ô thí nghiệm phải là ô vuông góc hoặc gần vuông. Trong trường hợp không thể bố trí ô thí nghiệm hình vuông được, thì có thể bố trí ô thí nghiệm hình chữ nhật, nhưng chiều dài không được quá 2 lần chiều rộng. Phải để dải bảo vệ 40cm ở xung quanh mỗi ô thí nghiệm. Trong trường hợp diện hẹp, số lần nhắc lại thí nghiệm là 3 - 4 lần.

Đối với thí nghiệm diện rộng thì diện tích ô tối thiểu là $350m^2$ và trong trường hợp này không nhất thiết phải nhắc lại thí nghiệm.

c) Xử lý thuốc

- *Nguyên tắc* : Việc xử lý thuốc phải tuân thủ theo các nguyên tắc sau đây :

+ Pha trộn thuốc phải đúng yêu cầu kỹ thuật.

+ Triệt để tuân thủ theo các quy định sử dụng dụng cụ phun và rắc thuốc, kiểm tra và chuẩn bị dụng cụ trước và sau khi xử lý mỗi loại thuốc.

+ Xử lý thuốc phải đúng kỹ thuật.

+ Phải thực hiện nghiêm túc hướng dẫn về thời gian sử dụng từng loại thuốc khảo nghiệm.

+ Khi xử lý thuốc phải lưu ý các thông số sau đây :

* Tính năng, tác dụng của từng loại thuốc.

* Diễn biến của dịch hại trên đồng ruộng.

* Giai đoạn sinh trưởng, phát triển của cây trồng ;

* Điều kiện thời tiết.

- *Xử lý thuốc* : Việc xử lý thuốc BVTV gồm có :

+ Phun dung dịch, gồm các loại :

* Phun mưa, đường kính giọt phun từ 150-400micron. Đây là loại phun phổ biến nhất.

* Phun sương, đường kính giọt phun từ 50-200 micron.

- * Phun mù, đường kính giọt phun từ 50-60 micron.
- * Phun cực nhỏ (ULV), hạt cực nhỏ, thuốc phun thường ở dạng nguyên chất.
- * Phun thuốc bột gồm thuốc bột thấm nước và thuốc bột không thấm nước,
- + Xử lý thuốc hạt rắc.
- + Phương pháp nhúng rễ.
- + Các thiết bị phục vụ cho việc xử lý thuốc gồm có :
 - * Bình bơm tay gồm bình bơm tay đeo vai, bình bơm áp suất đeo vai, bình phụ ULV.
 - * Bình bơm máy đeo vai.
 - * Bình bơm máy có súng phun.
 - * Bình bơm máy gắn trên xe cơ giới.

Ở Việt Nam phổ biến là bình bơm tay đeo vai, bình bơm áp suất đeo vai, bình bơm máy đeo vai và bình bơm máy có súng phun.

d) Một số công thức tính lượng thuốc cần trong khảo nghiệm thuốc

- Đối với phun dung dịch (phun lá) : thuốc trừ dịch hại có dạng EC hoặc dung dịch, thì lượng thuốc thương phẩm cần dùng (ml hoặc gam) là :

$$Q = \frac{A \times B}{100 \times C}$$

Q : Lượng thuốc thương phẩm cần dùng.

A : Liều lượng khuyến cáo của thuốc (ml/ha).

B : Diện tích cần xử lý (m²).

C : % hoạt chất trong chế phẩm.

Ví dụ : Liều lượng khuyến cáo 1 loại thuốc là 1000 ml/ha

Diện tích ô khảo nghiệm là 50 m².

Phần trăm hoạt chất (ai) trong chế phẩm là 50.

Thì lượng thuốc cần dùng cho 50m² là : $\frac{1000 \text{ ml} \times 50\text{m}^2}{100 \times 50} = 10\text{ml}$

Trong trường hợp khuyến cáo liều dùng là nồng độ ta có công thức :

$$Q = \frac{A \times B \times C}{100 \times D}$$

Q : Lượng thuốc thương phẩm cần dùng.

A : Liều lượng khuyến cáo (kg/ha).

B : Diện tích cần xử lý (tính bằng m²).

C : % hoạt chất trong chế phẩm.

- Đối với thuốc rắc và thuốc bột, thì : $Q = \frac{A \times B}{100 \times C}$

Q : Lượng thuốc thương phẩm cần dùng.

A : Liều lượng khuyến cáo (kg/ha).

B : Diện tích cần xử lý (tính bằng m²).

C : % hoạt chất có trong thương phẩm.

- Đối với diện rộng, số bình thuốc phun được tính như sau : $N = \frac{A \times B}{C}$

N : Số bình cần phun.

A : Lượng dung dịch nước thuốc cho 1ha.

B : Diện tích cần phun.

C : Dung tích của bình phun (lít).

Ví dụ :

Diện tích khảo nghiệm là 0,1 ha.

Lượng dung dịch nước thuốc/ha là 600 lít.

Dung tích của bình bơm là 10 lít.

Thì số bình cần phun là :

$$\frac{600 \text{ lít} \times 0,1 \text{ ha}}{10 \text{ lít}} = 6$$

- Công thức định lượng thuốc thương phẩm cho 1 bình phun : $Q = \frac{A \times B}{C}$

Q : Lượng thuốc thương phẩm/bình.

A : Dung tích bình (lít).

B : Liều lượng cần xử lý (%).

C : % hoạt chất có trong thuốc thương phẩm.

Ví dụ :

Dung tích bình là 10 lít.

Liều lượng cần xử lý là 0,04%.

% hoạt chất là 50%.

Lượng thuốc thương phẩm/bình là : $\frac{10 \times 0,04}{50} = 0,04$ (40ml)

- Lượng dung dịch nước thuốc cần cho 1 ha : Lượng dung dịch nước thuốc cần cho 1 ha phụ thuộc vào nhiều yếu tố :

+ Loại dịch hại.

+ Cây trồng.

+ Thời gian sinh trưởng của cây trồng.

+ Thiết bị dùng để xử lý thuốc, và lượng dung dịch nước thuốc cần cho 1 ha được tính theo công thức :

$$Q = \frac{A \times B}{10000}$$

Q : Lượng dung dịch nước thuốc cần cho 1 ha.

A : Liều lượng dung dịch khuyến cáo.

B : Diện tích cần phun.

Chú ý : Đối với thuốc rắc, để rải thuốc cho đều thì người ta thường trộn thương phẩm với đất bột,...

e) *Điều tra hiệu quả sinh học.* Đây là bước quan trọng sau khi xử lý thuốc và thường thay đổi theo tuổi đối tượng gây hại (sâu ăn lá, sâu đục thân, rầy chích hút...) và từng loại cây trồng (như cây nông nghiệp, cây công nghiệp và cây thực phẩm...). Ở đây tập trung chủ yếu vào sâu cuốn lá nhỏ, sâu đục thân lúa bướm hai chấm, rầy nâu. Đối với đối tượng khác thường có các phương pháp chuyên dùng cho từng đối tượng.

- *Phương pháp điều tra :*

+ Đối với sâu cuốn lá :

* Ở diện rộng, điều tra 10 - 15 điểm.

* Đối với lúa gieo thẳng : $0,2 \times 0,2m$.

* Lúa cấy : 2 - 4 khóm.

+ Đối với sâu đục thân :

* Điều tra 50 khóm trên lúa cấy.

+ Điều tra 5 điểm, mỗi điểm có kích thước $0,5 \times 0,4m$ trên lúa gieo thẳng.

+ Đối với rầy :

* Ở diện hẹp, điều tra 10 điểm/1ô.

* Ở diện rộng, điều tra 30 điểm/1ô.

* Trên lúa cấy, 1 điểm : 4 khóm.

* Trên lúa gieo thẳng, 1 điểm : $0,2 \times 0,2m$.

- *Phương pháp lấy mẫu kiểm tra :*

+ Đối với sâu cuốn lá :

* Đếm tổng số lá.

* Đếm số lá bị hại.

* Phần trăm lá bị hại là : $P = \frac{A}{B} \times 100$

P : % lá bị hại ; A : Số lá bị hại ; B : Tổng số lá điều tra.

+ Đối với sâu đục thân : đếm số danh héo và bông bạc, và cụ thể là :

* Đếm số khóm bị hại.

* Đếm số danh bị hại.

* Đếm tổng số dành cho 50 khóm.

* Tỷ lệ hại được tính theo công thức : $P = \frac{A \times B}{C \times D} \times 100$

P : % đánh héo.

A : Số đánh héo, bông bạc.

B : Số khóm bị hại.

C : Tổng số đánh điều tra.

D : Tổng số khóm điều tra.

+ Đối với rầy : Số lượng rầy, phân loại rầy và hiệu quả của thuốc, thường được tính theo công thức Henderson - Tilson (xem phần 3.2.1).

- Thời gian điều tra :

+ Tất cả các khảo nghiệm đều được điều tra nắm tình hình dịch hại 1 ngày trước khi xử lý thuốc.

+ Sau khi xử lý thuốc, tùy theo quy trình khảo nghiệm thuốc mà định thời gian và số lần điều tra.

* Đối với sâu cuốn lá : điều tra số lá bị hại sau khi xử lý thuốc 1, 2 và 3 tuần.

* Đối với sâu đục thân :

• Ở thời kỳ đẻ nhánh điều tra số đánh héo sau khi xử lý thuốc 2 và 4 tuần.

• Thời kỳ lúa trổ và chín, điều tra số đánh héo, bông bạc 10 ngày trước khi thu hoạch.

* Đối với rầy : Thông thường nên điều tra 1, 3 và 7 ngày sau xử lý thuốc.

2. Đánh giá hiệu quả sử dụng thuốc BVTV bằng toán thống kê

Các thử nghiệm thuốc BVTV trên đồng ruộng giữ vai trò đặc biệt quan trọng. Thông qua các thử nghiệm trên đồng ruộng, nhiều đặc tính quan trọng của thuốc được xác định, trước tiên là hiệu quả phòng trừ dịch bệnh, rồi độc tính của thuốc đối với cây trồng, môi trường và con người. Thông qua việc đánh giá hiệu quả của thuốc BVTV bằng toán thống kê, ý nghĩa khoa học và giá trị thực tiễn của các thí nghiệm sẽ được phản ánh một cách toàn diện khi các số liệu thực nghiệm được xử lý, phân tích một cách kỹ càng và chính xác.

a) Đánh giá hiệu quả thí nghiệm bao gồm xử lý số liệu bằng phương pháp toán học, đánh giá và lý giải các kết quả, và viết báo cáo tổng kết.

Việc xử lý số liệu là công việc gồm hàng loạt công đoạn kế tiếp và liên quan với nhau, bao gồm việc soát lại, chỉnh lý, sắp xếp, phân tích tính toán các số liệu thực nghiệm bằng các phương tiện toán học tới việc trình bày các số liệu dưới dạng bảng biểu hoặc đồ thị.

Các công thức sử dụng :

Có nhiều phương pháp tính hiệu quả thuốc BVTV, hiện nay phổ biến là 4 công thức : Henderson - Tilton ; Abbott ; Sun - Shepard, và Schneider - Orelly. Nếu dùng không đúng công thức thì hiệu quả vốn có của từng loại thuốc sẽ giảm đi.

Bảng dưới đây hướng dẫn cách chọn công thức thích hợp :

Chỉ tiêu theo dõi thí nghiệm	Điều kiện thí nghiệm	Công thức sử dụng
Số cá thể dịch bệnh sống hoặc tỷ lệ hại	Gây hại không đồng đều trước khi xử lý thuốc. Gây hại đồng đều trước khi xử lý thuốc.	Henderson - Tilton Abbott
Số cá thể dịch bệnh chết trước tỷ lệ tử vong	Gây hại không đồng đều trước khi xử lý. Gây hại đồng đều trước khi xử lý.	Sun - Shepard Schneider - Orelly

1) Công thức Henderson - Tilton :

$$E = \left(1 - \frac{T_a}{C_a} \times \frac{C_b}{T_b} \right) \times 100$$

E : Hiệu quả tính bằng %.

T_b : Mức gây hại ở lô thí nghiệm trước khi xử lý.

T_a : Mức gây hại ở lô thí nghiệm sau khi xử lý.

C_b : Mức gây hại ở lô đối chứng trước khi xử lý.

C_a : Mức gây hại ở lô đối chứng sau khi xử lý.

Nếu $T_b = C_b$, nghĩa là mức gây hại như nhau ở tất cả các lô trước khi xử lý thuốc thì công thức trên trở thành công thức Abbott.

2) Công thức Abbott :

$$E = \left(\frac{C_a - T_a}{C_a} \right) \times 100$$

3) Công thức Sun - Shepard

$$E = \left(\frac{P_t - P_{ck}}{100 - P_{ck}} \right) \times 100$$

E : Hiệu quả tính bằng %.

P_t : % tử vong ở lô thí nghiệm.

P_{ck} : % thay đổi quần thể ở lô đối chứng.

Hai chỉ tiêu (P_t và P_{ck}) được tính toán trên cơ sở các cá thể sống trước và sau khi xử lý :

$$P_t = \left(\frac{T_b - T_a}{T_b} \right) \times 100$$

$$P_{ck} = \left(\frac{C_a - C_b}{C_b} \right) \times 100$$

Thực chất công thức Sun - Shepard là công thức Henderson - Tilton biến đổi đi ít chút, chỉ có điều là nó không sử dụng số liệu về các cá thể sống sót (hoặc mức hại) mà dùng % cá thể bị chết.

4) Công thức Schneider - Orelly :

$$E = \frac{b - k}{100 - k} \times 100$$

E : Hiệu quả, tính bằng %.

b : % số sâu bị chết ở lô thí nghiệm.

k : % số sâu bị chết ở lô đối chứng.

Công thức này tương tự như công thức Abbott, song đối tượng nghiên cứu của nó không phải là số lượng sâu hại sống sót mà là số cá thể bị chết. Công thức này được dùng khi mức độ gây hại là đồng đều trước khi bắt đầu thí nghiệm.

- Dưới đây là 1 số ví dụ, minh họa cho việc sử dụng các công thức vừa nêu trên :

Ví dụ 1 :

+ Số cá thể sống trước khi xử lý ở lô thí nghiệm là 100, ở lô đối chứng cũng là 100.

+ Số cá thể sống sau xử lý ở lô thí nghiệm ($T_a = 8$), ở lô đối chứng ($C_a = 90$).

+ % cá thể chết ở lô thí nghiệm, $b = 92$, ở lô đối chứng, $k = 10$.

* Hiệu quả % thức công thức Aboott là :

$$\frac{C_a - T_a}{C_a} \times 100 = \frac{90 - 8}{90} \times 100 = 91\%$$

* Hiệu quả % theo công thức Schneider - Orelly là :

$$\frac{b - k}{100 - k} \times 100 = \frac{92 - 10}{100 - 10} \times 100 = 91\%$$

Ví dụ 2 :

Lô thí nghiệm đối chứng

+ Số cá thể sống trước khi xử lý $T_b = 200$ $C_b = 300$

+ Số cá thể sống sau khi xử lý $T_a = 20$ $C_a = 400$

+ % tử vong ở lô thí nghiệm $P_t = 90\%$

+ % thay đổi quần thể ở lô đối chứng $P_{ck} = 33\%$

* Hiệu quả % theo công thức Henderson - Tilson là :

$$\left[1 - \left(\frac{T_a}{T_b} \times \frac{C_b}{C_a} \right) \right] \times 100 = \left[1 - \left(\frac{20}{200} \times \frac{300}{400} \right) \right] \times 100 = 92\%$$

* Hiệu quả % theo công thức Sun - Shepard là :

$$\frac{P_t + P_{ck}}{100 + P_{ck}} \times 100 = \frac{90 + 33}{100 + 33} \times 100 = 92\%$$

Trong trường hợp khi mà mức thiệt hại được đánh giá theo cấp thì % gây hại được tính theo công thức Townsend - Heuberger :

$$H = \frac{\sum_{t=0}^t (n \times v_t)}{t \times N} \times 100$$

H : Mức gây hại tính theo %.

v : Giá trị của cấp số bị hại.

t : Giá trị của cấp cao nhất.

n : Số cây (thuộc bộ phận của cây) trong mỗi cấp số bị hại.

N : Tổng số cây (hoặc bộ của phận cây) khảo nghiệm.

b) Phương pháp phân tích phương sai để xác định tính đúng đắn của thử nghiệm sử dụng thuốc BVTV

Việc phân tích phương sai được tiến hành theo các bước sau đây :

Bước 1 : Nhóm số liệu theo công thức và khối. Tính các tổng công thức, các trung bình công thức, tổng khối, tổng toàn bộ và trung bình toàn bộ.

Bước 2 : Tính bậc tự do (df) của từng yếu tố :

- df của tổng (Total) : Tdf = số ô - 1

- df của công thức (Treatment) : Trtdf = số công thức - 1

- df của khối (Block) : Bdf = số khối - 1

- df của sai số (Error) : Edf = Tdf - Trtdf - Bdf

Bước 3 : Tính hệ số chính (CF)

$$CF = \frac{(Tb)^2}{N}$$

Tb : Toàn bộ

N : Số ô.

Bước 4 : Tính tổng bình phương (SS) của các yếu tố :

1. Bình phương tổng $Tss = x^2 \cdot CF$

2. Bình phương khối

$$Bss = \frac{(Tb)^2}{N} - CF$$

Bss : Bình phương của khối.

Tb : Tổng khối.

N : Số công thức.

3. Bình phương công thức

$$T_{trtss} = \frac{(T_{trt})^2}{N} - CF$$

T_{trtss} : Bình phương công thức.

T_{trt} : Tổng công thức.

N : Số khối.

4. Bình phương của sai số

$$Ess = Tss - Bss - Trtss$$

Bước 5 : Tính các bình phương trung bình (MS) bằng cách chia các tổng bình phương cho các bậc tự do tương ứng.

Bước 6 : Tính giá trị của F

$$F_b = \frac{MS_b}{MS_{ss}}$$

$$F_{trt} = \frac{MS_{trt}}{MS_{ss}}$$

F_b : E (khối).

F_{trt} : F (công thức).

MS_b : Bình phương trung bình khối.

MS_{trt} : Bình phương trung bình công thức.

MS_{ss} : Bình phương trung bình sai số.

Bước 7 : Lập bảng phân tích phương sai.

Bước 8 : So sánh giá trị F (tính) với giá trị F(bảng), và dựa vào kết quả so sánh để đưa ra các kết luận :

1. Nếu F (tính) > F (bảng) ở mức 5% hoặc 1%, thì sự khác nhau là có ý nghĩa giữa các công thức thí nghiệm.

2. Nếu F (tính) < F (bảng) thì sự khác nhau là không có ý nghĩa giữa các công thức thí nghiệm.

Bước 9 : Tính hằng số sai khác (V)

$$V = \frac{\sqrt{MS_{ss}}}{T_t} \times 100$$

V : Hằng số sai khác tính bằng %.

MS_{ss} : Bình phương trung bình sai số.

T_t : Trung bình toàn bộ.

c) So sánh năng suất giữa các công thức thí nghiệm

Chúng ta cần biết sự sai khác giữa các thuốc BVTV là sự khác nhau về hiệu quả thực sự hay sự khác nhau giữa chúng chỉ là ngẫu nhiên. Việc so sánh năng suất giữa các công thức là nhằm chỉ ra thực chất sự khác nhau đó. Có nhiều phương pháp, song phương pháp "Duncan's Multiple Range Test", một phương pháp phổ biến và có hiệu quả nhất. Phương pháp này gồm các bước sau đây :

Bước 1 : Sắp xếp các trung bình của từng công thức thí nghiệm theo thứ tự giảm dần.

Bước 2 : Tính độ lệch chuẩn của trung bình công thức (SEM).

Bước 3 : Từ bảng tính hạng phức hợp (SSR = Pp).

Bước 4 : Tính hạng ý nghĩa tối thiểu Rp.

Bước 5 : Sắp xếp các trung bình.

Bước 6 : Kiểm tra sự khác nhau theo cặp như sau : TB lớn nhất ; TB bé nhất ; TB lớn nhất - TB bé thứ 2 ; TB lớn nhất - TB lớn thứ 2 ; TB lớn thứ 2 - TB bé nhất ; TB lớn thứ 2 - TB bé thứ 2 và tiếp tục cho tới khi bé thứ 2 trừ bé thứ nhất. Rồi so sánh sự khác nhau của từng cặp.

Bước 7 : Lập bảng biểu diễn sự khác nhau giữa các cặp và rút ra kết luận.

3. Giải thích kết quả và đánh giá sự thành công của thí nghiệm

Việc giải thích các kết quả của thí nghiệm về thuốc BVTV thực chất là việc diễn giải các kết quả đạt được và rút ra những kết luận cần thiết. Trong khi giải thích các kết quả thì phải tìm cách giải thích việc xuất hiện những hiện tượng đặc biệt, nguyên nhân và hệ quả của nó cần được tách biệt và làm sáng tỏ. Việc giải thích các kết quả cần phải phân biệt yếu tố nội suy và yếu tố ngoại suy. Yếu tố nội suy cần thiết thực và chỉ được phép khi các đối tượng thí nghiệm phong phú và không có sai sót gì lớn. Còn ngoại suy thường chứa trong nó nhiều rủi ro.

Còn việc rút ra các kết luận là căn cứ vào mục tiêu của thí nghiệm. Các kết luận cần rõ ràng và chính xác, phải chú ý là các kết luận phải được rút ra từ chính những số liệu đại diện. Mỗi kết luận phải rõ ràng và cụ thể không nên chung chung và mập mờ, vì điều chung chung làm cho người sử dụng thuốc thêm nghi ngờ.

Việc đánh giá sự thành công của thí nghiệm là căn cứ vào mục đích và nội dung đã được đặt ra để xem xét kết quả thí nghiệm đã đạt được mức độ nào, mối tương quan giữa công sức bỏ ra với những kết quả đạt được. Chỉ có thể đánh giá chính xác các thí nghiệm khi mà toàn bộ các thí nghiệm được quy hoạch và triển khai một cách chính xác. Chỉ có như vậy thì việc đánh giá những kết quả thu được và việc so sánh kết quả đó với kết quả của những thí nghiệm khác mới khách quan, chính xác và toàn diện.

Các thí nghiệm thuốc BVTV được coi là có kết quả khi chúng cho kết luận tích cực đối với nghiên cứu khoa học và thực tiễn sản xuất. Cũng có thể một số thí nghiệm thuốc BVTV lại cho những kết luận trái với chỉ tiêu đặt ra, thì đó lại có giá trị khoa học và thực tiễn lớn.

4. Cách trình bày báo cáo

Viết báo cáo là khâu cuối cùng của thí nghiệm thuốc BVTV. Sự thành đạt của thí nghiệm, ý nghĩa khoa học và giá trị thực tiễn của các kết quả, và kết luận rút ra từ thí nghiệm được nhiều người biết đến, được đánh giá chỉ khi chúng được thể hiện dưới dạng các báo cáo khoa học và bài báo đăng trên các tạp chí khoa học. Việc viết báo cáo đảm bảo các yêu cầu sau :

- Dễ hiểu.
- Sắp xếp logic.
- Báo cáo phải có mục đích và nội dung rõ ràng.
- Báo cáo phải hoàn chỉnh, đầy đủ, các kết luận và kiến nghị phải rõ ràng và không lặp lại.

Mẫu chung cho các báo cáo gồm các phần sau :

Phần 1 : Giới thiệu. Phần này trình bày rõ các nội dung sau :

- Cơ sở khoa học và lý do của thí nghiệm.

- Mục tiêu thí nghiệm.

- Nội dung cần nghiên cứu để đạt được các mục tiêu.

Phần 2 : Tổng quan tài liệu nghiên cứu trong và ngoài nước. Phần này nêu tổng quan các kết quả và thành tựu đạt được trên thế giới và trong nước, các vấn đề đang tồn tại và phương hướng phát triển trong tương lai.

Phần 3 : Vật liệu và phương pháp nghiên cứu. Phần này nêu lên vật liệu sử dụng trong nghiên cứu, cụ thể là những loại thuốc BVTV được sử dụng trong nghiên cứu. Các phương pháp tiến hành cụ thể (dựa vào nguồn tài liệu và phương pháp nào...).

Phần 4 : Kết quả nghiên cứu. Phần này trình bày tất cả các số liệu thu được sao cho dễ hiểu và logic. Các kết quả trình bày phải bám sát các mục tiêu và nội dung của thí nghiệm đã đặt ra. Số liệu thu được có thể trình bày dưới dạng bảng biểu, đồ thị và hình vẽ để người xem có thể khái quát và hình dung một cách dễ dàng, và sự thành đạt của thí nghiệm.

Phần 5 : Thảo luận và kết luận : Các kết quả thu được phải được lý giải, lập luận và so sánh với các nguồn tài liệu trong và ngoài nước và bởi chính bản thân chúng để toát lên sự thành công hay thất bại của thí nghiệm. Dựa vào kết quả và theo thảo luận thì các kết luận được rút ra một cách ngắn gọn, chính xác, tổng quát các mục tiêu đã đạt được. Phần này cần nêu lên triển vọng trong tương lai và kiến nghị khảo nghiệm thêm hay không, cũng như khả năng thương mại.

Phần 6 : Tài liệu tham khảo. Phần này đưa ra danh mục các tài liệu tham khảo đã được sử dụng trong toàn bộ thí nghiệm.

5. Ví dụ minh họa

Người ta dùng 9 loại thuốc để trừ sâu cuốn lá nhỏ hại lúa, với 4 lần nhắc lại. Tất cả có 10 công thức (9 công thức về thuốc, và 1 công thức đối chứng). Năng suất lúa được tính theo kg/ha (bảng 11.1).

BẢNG 11.1. Năng suất lúa trung bình cho các công thức và lần lặp lại công thức (khối)

Công thức	Khối 1	Khối 2	Khối 3	Khối 4	Tổng công thức	Trung bình công thức
1	3845	4169	4988	4896	17898	4475
2	4245	4467	4087	4809	17608	4402
3	4898	4467	4722	5140	19227	4807
4	4555	4329	4540	4764	18188	4547
5	4247	4899	4473	4466	18083	4521
6	4619	4758	4879	4837	19093	4773
7	7364	3313	5051	4266	16394	40930
8	4251	4416	4541	4206	17414	4354
9	3950	4230	3428	4110	15718	3930
10	3831	3708	3605	3563	147047	3677
(Đối chứng)						
Tổng khối	42205	42755	44314	45057	174332	
TB khối	4220.5	4275.5	4431.4	4505.7		4358.3

a) *Phân tích phương sai* : Việc phân tích phương sai để đánh giá hiệu quả của từng loại thuốc được tiến hành ở mức tin cậy 99% ($P = 0,01$), 95% ($P = 0,05$) và sử dụng ở phần 2, ta có bảng sau :

BẢNG 11.2. Phân tích phương sai

Yếu tố biến thiên	Bậc tự do các yếu tố (df)	Tổng bình phương (SS)	Bình phương trung bình (MS)	F (tính)	F (bảng, 1%)	F (bảng, 5%)
Khối	3	538895.1	176328.4	1.88ns	46.0	2.96
Công thức	9	4667095.1	518561.1	4.06**	3.14	2.25
Sai số	27	3448187.9	127710.7			

Ghi chú : ns = không có ý nghĩa. ** = có ý nghĩa ở mức 1%

Qua bảng trên ta có kết luận là : sự khác nhau giữa các lần nhắc lại (khối) là không có ý nghĩa. Còn sự khác nhau giữa các công thức là có ý nghĩa cao.

b) *So sánh năng suất giữa các loại thuốc (công thức)* :

Bước 1 : Sắp xếp các trung bình công thức theo thứ tự giảm dần có bảng sau :

Thứ tự công thức	Thứ tự sắp xếp	Trung bình theo thứ tự giảm dần
3	1	4807
6	2	4773
4	3	4547
5	4	4521
1	5	4475
2	6	4402
8	7	4099
7	8	4099
9	9	3930

Bước 2 : Tính độ lệch chuẩn của trung bình công thức (SEM)

$$SEM(S_x) = \sqrt{\frac{SM_{ss}}{Nb}} = \sqrt{\frac{127710,7}{4}} = 178,7$$

MS_{ss} : Bình phương trung bình sai số.

N_b : Số khối.

Bước 3 : Từ bảng tính hạng phức hợp (SSR), bảng phụ lục 1 với bậc tự do của sai số là 27, mức ý nghĩa 5%, giá trị SSR là $P = 2,3, \dots, 10$.

Bước 4 : Tính hạng ý nghĩa tối thiểu R_p đối với mỗi p theo công thức :

$$R_p = (P_p) \cdot S_x$$

Ví dụ : $R_2 = (2,91) (178,7) = 518, \dots R_{10} = (3,38) (178,7) = 604,0$

Kết quả được tóm tắt ở bảng sau :

Giá trị của p	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Pp	2.91	3.05	3.14	3.20	3.26	3.30	3.34	3.36	3.38
Rp	520	545	435	440	447	452	454	477	480

Bước 6 : Kiểm tra các sự khác nhau theo cặp ta có :

$T_3 - T_{10} = 1.130 > 604,0$: khác nhau có ý nghĩa.

$T_3 - T_9 = 877 > 600,0$: khác nhau có ý nghĩa.

$T_3 - T_7 = 708 > 596,9$: khác nhau có ý nghĩa

$T_3 - T_8 = 453 < 589,7$: khác nhau không có ý nghĩa.

$T_4 - T_7 = 457 < 582,6$: khác nhau không có ý nghĩa.

$T_4 - T_9 = 617 > 589,7$: khác nhau có ý nghĩa.

$T_6 - T_7 = 683 > 589,7$: khác nhau có ý nghĩa.

$T_6 - T_8 = 419 < 582,6$: khác nhau không có ý nghĩa.

$T_8 - T_9 = 591 > 582,6$: khác nhau không có ý nghĩa.

$T_9 - T_{10} = 253 < 582,6$: khác nhau không có ý nghĩa.

Bước 7 : Biểu diễn sự khác nhau dưới dạng bảng ta có :

Công thức	Năng suất (kg/ha)	Ý nghĩa thống kê
T_1	4475	abc
T_2	4402	abc
T_3	4807	a
T_4	4547	ab
T_5	4521	ab
T_6	4773	a
T_7	4099	bcd
T_8	4354	abc
T_9	3930	cd
T_{10}	3677	d

Ghi chú : * Trung bình của 4 lần nhắc lại. ** Những trung bình của cùng một ký hiệu giống nhau chỉ sự khác nhau không có ý nghĩa ở mức 5%, nghĩa là hiệu quả diệt sâu như nhau.

Từ các bước phân tích thống kê, có thể đưa ra các kết luận sau :

- Trong các loại thuốc đưa khảo nghiệm thì $T_1, T_2, T_3, T_4, T_5, T_6$ và T_8 cho năng suất tương tự như nhau và sự khác nhau giữa chúng không có ý nghĩa. Nghĩa là hiệu quả diệt sâu cuốn lá như nhau.

- Trong 9 loại thuốc khảo nghiệm, thì có 2 loại (T_7 và T_9) làm tăng năng suất, không có ý nghĩa so với đối xứng.

Phụ lục : Kiểm tra hạng phức hợp ; Pp = số trung bình của dãy kiểm tra

Sai số	df	Mức													
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0,05	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0
	0,01	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0
2	0,05	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09
	0,01	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0
3	0,05	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50
	0,01	8,26	8,50	8,60	8,70	8,80	8,90	8,90	9,00	9,00	9,00	9,10	9,20	9,30	9,30
4	0,05	3,93	4,01	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02
	0,01	6,51	6,80	6,90	7,00	7,10	7,10	7,20	7,20	7,30	7,30	7,40	7,40	7,50	7,50
5	0,05	3,64	3,74	3,79	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83
	0,01	5,70	5,96	6,11	6,18	6,33	6,40	6,44	6,50	6,60	6,60	6,60	6,70	6,70	6,80
6	0,05	3,46	3,58	3,64	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68
	0,01	5,24	5,51	5,65	5,73	5,81	5,88	5,95	6,00	6,00	6,10	6,20	6,20	6,30	6,30
7	0,05	3,35	3,47	3,54	3,58	3,60	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61
	0,01	4,95	5,22	5,37	5,45	5,53	5,61	5,69	5,73	5,80	5,80	5,90	5,90	6,00	6,00
8	0,05	3,26	3,39	3,47	3,52	3,55	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56
	0,01	4,74	5,00	5,14	5,23	5,32	5,40	5,47	5,51	5,50	5,60	5,70	5,70	5,80	5,80
9	0,05	3,9	3,34	3,41	3,47	3,50	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52
	0,01	4,60	4,86	4,99	5,08	5,17	5,25	5,32	5,36	5,40	5,50	5,50	5,60	5,70	5,70
10	0,05	3,15	3,30	3,37	3,43	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47
	0,01	4,48	4,73	4,88	4,96	5,06	5,13	5,20	5,24	5,28	5,36	5,42	5,48	5,54	5,55

8.818.2

Phụ lục : Kiểm tra hạng phức hợp ; Pp = số trung bình của dãy kiểm tra

df	Mức	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Sai số															
11	0,05	3,11	3,27	3,35	3,39	3,44	3,45	3,46	3,46	3,46	3,46	3,46	3,46	3,47	3,48
	0,01	4,39	4,63	4,77	4,86	4,94	5,01	5,06	5,12	5,15	5,24	5,28	5,34	5,38	5,39
12	0,05	3,08	3,23	3,33	3,36	3,40	3,42	3,44	3,44	3,46	3,46	3,46	3,46	3,47	3,48
	0,01	4,32	4,55	4,68	4,76	4,81	4,92	4,96	5,02	5,07	5,13	5,17	5,22	5,24	5,26
13	0,05	3,06	3,21	3,30	3,35	3,38	3,41	3,42	3,44	3,45	3,45	3,46	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,25	4,48	4,62	4,69	4,74	4,84	4,88	4,94	4,98	5,04	5,08	5,13	5,14	5,15
14	0,05	3,03	3,18	3,27	3,33	3,37	3,39	3,41	3,42	3,44	3,45	3,46	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,21	4,42	4,55	4,63	4,70	4,78	4,83	4,87	4,91	4,96	5,00	5,04	5,06	5,07
15	0,05	3,01	3,16	3,25	3,31	3,36	3,38	3,40	3,42	3,43	3,44	4,45	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,17	4,37	4,50	4,58	4,64	4,72	4,77	4,81	4,84	4,90	4,94	4,97	4,99	5,00
16	0,05	3,00	3,15	3,23	3,30	3,34	3,37	3,39	3,41	3,43	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,13	4,34	4,45	4,54	4,60	4,67	4,72	4,76	4,79	4,84	4,88	4,91	4,93	4,94
17	0,05	2,98	3,13	3,22	3,28	3,33	3,36	3,38	3,40	3,42	3,44	3,45	3,46	3,47	3,48
	0,01	4,10	4,30	4,41	4,50	4,56	4,63	4,68	4,72	4,75	4,80	4,83	4,86	4,88	4,89
18	0,05	2,97	3,12	3,21	3,27	3,32	3,35	3,37	3,39	3,41	3,43	3,45	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,07	4,27	4,38	4,46	4,53	4,59	4,64	4,68	4,71	4,76	4,79	4,82	4,84	4,85
19	0,05	2,96	3,11	3,19	3,26	3,31	3,35	3,37	3,39	3,41	3,43	3,44	3,46	3,47	3,47
	0,01	4,05	4,24	4,35	4,43	4,50	4,56	4,61	4,64	4,67	4,72	4,76	4,79	4,81	4,82
20	0,05	2,95	3,10	3,18	3,25	3,30	3,34	3,36	3,38	3,40	3,43	3,44	3,46	3,46	3,47
	0,01	4,02	4,22	4,33	4,40	4,47	4,53	4,58	4,61	4,65	4,69	4,73	4,76	4,78	4,79

Phụ lục : Kiểm tra hạng phức hợp ; P_p = số trung bình của dãy kiểm tra

Sai số	df	Mức													
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
22	0,05	2,93	3,08	3,17	3,24	3,29	3,32	3,35	3,37	3,39	3,42	3,44	3,45	3,46	3,47
	0,01	3,99	4,17	4,28	4,36	4,42	4,48	4,53	4,57	4,60	4,65	4,68	4,71	4,74	4,75
24	0,05	2,92	3,07	3,15	3,22	3,28	3,31	3,34	3,37	3,38	3,41	3,44	3,45	3,46	3,47
	0,01	3,96	4,14	4,24	4,33	4,39	4,44	4,49	4,53	4,47	4,62	4,64	4,67	4,70	4,72
26	0,05	2,91	3,06	3,14	3,21	3,27	3,30	3,34	3,36	3,38	3,41	3,43	3,45	3,46	3,47
	0,01	3,93	4,11	4,21	4,30	4,36	4,41	4,46	4,50	4,53	4,58	4,62	4,65	4,67	4,69
28	0,05	2,90	3,04	3,13	3,20	3,26	3,30	3,33	3,35	3,37	3,40	3,43	3,45	3,46	3,47
	0,01	3,91	4,08	4,18	4,28	4,34	4,39	4,43	4,47	4,51	4,56	4,60	4,63	4,65	4,67
30	0,05	2,89	3,04	3,12	3,20	3,25	3,29	3,32	3,35	3,37	3,40	3,43	3,44	3,46	3,47
	0,01	3,89	4,06	4,16	4,22	4,32	4,36	4,41	4,45	4,48	4,54	4,58	4,61	4,63	4,65
40	0,05	2,86	3,01	3,10	3,17	3,22	3,27	3,30	3,33	3,35	3,39	3,42	3,44	3,46	3,47
	0,01	3,82	3,99	4,10	4,17	4,21	4,30	4,34	4,37	4,41	4,46	4,51	4,54	4,57	4,59
60	0,05	2,83	2,98	3,08	3,14	3,20	3,24	3,28	3,31	3,33	3,37	3,40	3,43	3,45	3,47
	0,01	3,76	3,92	4,03	4,12	4,17	4,23	4,27	4,31	4,34	4,39	4,44	4,47	4,50	4,53
100	0,05	2,80	2,95	3,05	3,15	3,123	3,22	3,26	3,29	3,33	3,36	3,40	3,42	3,45	3,47
	0,01	3,71	3,86	3,98	4,06	4,11	4,17	4,21	4,25	4,29	4,35	4,38	4,42	4,45	4,48
∞	0,05	2,77	2,92	3,02	3,09	3,15	3,19	3,23	3,26	3,29	3,34	3,38	3,41	3,44	3,47
	0,01	3,64	3,80	3,90	3,98	4,04	4,09	4,14	4,17	4,20	4,26	4,31	4,34	4,38	4,41

Tài liệu tham khảo

1. Clark L.R. Hughes, R.D, Morris R.F., 1999. The Ecology of Insect Population. London, 296 page.
2. Vũ Quang Côn, 1992. Quan hệ vật chủ - vật ký sinh sâu hại lúa, thuộc bộ cánh vảy và các loài ký sinh của chúng ở Việt Nam, 224 trang (tiếng Nga).
3. Đường Hồng Dật, 1984. Cơ sở khoa học bảo vệ cây. NXB Nông nghiệp Hà Nội. 292 trang.
4. Hà Quang Hùng, 1998. Phòng trừ tổng hợp dịch hại cây trồng nông nghiệp. NXB Nông nghiệp, 120 trang.
5. Iakhontov V.V. 1972. Sinh thái học côn trùng (Bản dịch của Phạm Bình Quyền - Lê Đình Thái) NXB Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 272 trang.
6. Kenmore P.E. 1989. Rice IPM in ASia. IPM Practitione, 11 :11.
7. Phạm Văn Lâm, 2000 (chủ biên). Tài nguyên thiên dịch của sâu hại - Nghiên cứu và ứng dụng. NXB Nông nghiệp - Hà Nội, 140 trang.
8. Masami Takagi, 1999. Insect Ecology for Integrated Pest management. Proceeding of the 2nd Joint Workshop in Agronomy. HAU - JICA- ERCB Project, 1 - 7.
9. Phạm Bình Quyền, 1988. Phòng trừ côn trùng gây hại bằng các yếu tố sinh học. NXB Khoa học và Kỹ thuật Hà Nội, 56 trang.
10. Phạm Bình Quyền, 1992. Integrated method for rice pest control in the Rive delta North Vietnam. 19 Int Congr. Entomol BeiJin, June 28 - July 4. Proc. Abstr. Beifing, 392 trang.
11. Phạm Bình Quyền, 1994. Sinh thái học côn trùng. Nhà xuất bản Giáo dục, Hà Nội, 120 trang.
12. Phạm Bình Quyền, 2003. Hệ sinh thái nông nghiệp và phát triển bền vững. NXB Đại học Quốc gia Hà Nội, 176 trang.
13. Sugonyev E.S., Monrastyrskii A.L., 1997 Introduction to population management of rice insect pests in Vietnam, 292 trang (Trung tâm NCKH - CN nhiệt đới Việt - Nga - tiếng Nga).
14. Viktorov G.A 1967. Các vấn đề biến động số lượng côn trùng, trường hợp các loài bộ xít hại. NXB Khoa học Matxcova, 248 trang (tiếng Nga).

Chịu trách nhiệm xuất bản :

Chủ tịch HĐQT kiêm Tổng Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI
Phó Tổng Giám đốc kiêm Tổng biên tập VŨ DƯƠNG THỤY

Biên tập nội dung :

NGUYỄN HỒNG ÁNH

Trình bày bìa :

BÙI QUANG TUẤN

Sửa bản in :

NGUYỄN THU HUYỀN

Chế bản :

PHÒNG CHẾ BẢN (NXB GIÁO DỤC)

SINH THÁI HỌC CÔN TRÙNG

Mã số : 7K645M5 - DAI

In 1.000 bản, khổ 19 x 27 cm, tại Công ty in Thái Nguyên.

Số xuất bản: 438/38-05.

In xong và nộp lưu chiểu tháng 7 năm 2005.



**CÔNG TY CỔ PHẦN SÁCH ĐẠI HỌC - DẠY NGHỀ
HEVOBCO**
25 HÀN THUYỀN - HÀ NỘI

TÌM ĐỌC SÁCH THAM KHẢO KỸ THUẬT CỦA NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

- | | |
|---|---|
| 1 Đất ngập nước | GS. TS. Lê Văn Khoa |
| 2 Động vật học có xương sống | GS. TS. Lê Vũ Khôi |
| 3 Sinh thái học côn trùng | PGS. TS. Phạm Bình Quyền |
| 5 Cơ sở hoá sinh | PGS. TS. Trịnh Lê Hùng |
| 6 Tài nguyên nước Việt Nam | Nguyễn Thanh Sơn |
| 7 Virus học | PGS. TS. Phạm Văn Ty |
| 8 Vật lý kỹ thuật | Đặng Hùng |
| 9 Vật lý siêu dẫn và ứng dụng | TS. Nguyễn Huy Sinh |
| 10 Dụng cụ bán dẫn và vi mạch | Lê Xuân Thế |
| 11 Mạng máy tính | Ngọc Văn An |
| 12 Vô tuyến điện tử | Ngọc Văn An |
| 13 Giáo trình cơ học | Bach Thành Công |
| 13 Kinh tế môi trường | PGS. TS. Hoàng Xuân Cơ |
| 14 Tiếng Anh cơ bản cho sinh viên
khoa học tự nhiên | Trần Thị Nga |
| 15 Bộ sách về công nghệ sinh học | |
| Tập một : Sinh học phân tử - Cơ sở
khoa học của công nghệ sinh học | PGS. TS. Nguyễn Như Hiến |
| Tập hai : Công nghệ sinh học tế bào | |
| Tập ba : Công nghệ sinh học enzym
và protein (XB - 2006) | GS. TS. Vũ Văn Vụ
PGS. TS. Nguyễn Mộng Hùng
TS. Phan Tuấn Nghĩa |
| Tập bốn : Công nghệ sinh học di
truyền (XB - 2006) | GS. TS. Lê Đình Lương |
| Tập năm : Công nghệ sinh học vi sinh
và công nghệ môi trường (XB - 2006) | PGS. TS. Phạm Văn Ty |

Bạn đọc có thể mua tại các Công ty Sách - Thiết bị trường học ở địa phương hoặc
các Cửa hàng của Nhà xuất bản Giáo dục :

* 25 Hàn Thuyền, 187 Giảng Võ, 23 Tràng Tiền- Hà Nội.

* 15 Nguyễn Chí Thanh - TP Đà Nẵng

* 104 Mai Thị Lựu - Quận 1 - TP. Hồ Chí Minh.



8 934980 543580



Giá: 21.500 đ