

**PGS.TS. HOÀNG CHUNG**

# **QUẢN XÃ HỌC THỰC VẬT**

**NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC - 2005**

## ***Lời nói đầu***

*Để có thể hiểu được tốt hơn về quần xã thực vật, cấu trúc của chúng, đặc điểm sinh thái, mối quan hệ giữa các cá thể và tập thể với nhau và môi trường, hiện tượng biến đổi quần xã này thành quần xã khác, cùng các biện pháp sử dụng hợp lý hay làm tốt hơn đều đòi hỏi cần có sự hiểu biết về sinh thái và sinh vật học của các thành phần thực vật trong quần xã đó.*

*Giáo trình “Quần xã học thực vật”, với các nội dung cơ bản nói trên đã được chúng tôi giảng dạy cho sinh viên và học viên cao học chuyên ngành sinh thái học Khoa Sinh - Kỹ Thuật nông nghiệp trường Đại học Sư phạm Thái Nguyên từ năm 1996 đến nay.*

*Chúng tôi hy vọng cuốn sách này sẽ góp phần trang bị những kiến thức chuyên ngành cho sinh viên, học viên cao học và những người quan tâm nghiên cứu sinh thái thảm thực vật. Những phương pháp nghiên cứu cụ thể của bộ môn chưa được đưa vào trong cuốn sách này, vì nó lại là một khối lượng kiến thức quá lớn.*

*Chúng tôi rất mong được sự góp ý của các đồng nghiệp.*

**TÁC GIẢ**

# Chương 1

## QUẦN XÃ VÀ CÁC KHÁI NIỆM LIÊN QUAN

### 1.1. QUẦN XÃ

#### 1.1.1. Quần xã thực vật (Phytocoenose)

Những nghiên cứu về thảm thực vật được bắt đầu từ nửa đầu thế kỷ 19. O. Heer (1835 - người Thụy Sĩ) có lẽ là người đầu tiên tiến hành mô tả và phân chia các quần xã thực vật. Còn Chisman (1837 - người Nga) lần đầu tiên tiến hành nghiên cứu theo ô tiêu chuẩn, vẽ độ phủ, phân bố thẳng đứng (phần diện) của quần xã thảo nguyên. G.P. Môcô-dốp (1904) đã nghiên cứu quần xã rừng và đưa ra định nghĩa về quần xã thực vật. Một cách độc lập, A.K. Kafandor (1909) cũng tiến hành nghiên cứu rừng và đưa ra định nghĩa về quần xã thực vật. Trong quá trình nghiên cứu các thảm thực vật I. K. Patotski (1915) đã đưa ra thuật ngữ thực vật quần lạc để chỉ các đám cây thuần loại (được tạo thành từ một loài thực vật. nó tương đương quần thể), về sau thuật ngữ này cũng được Sukhatrép (1917) và G. Gams (1918) dùng để chỉ các quần xã. Thuật ngữ này ngày càng được dùng rộng rãi trong Liên bang Nga và theo Sukhatrép, thực vật quần lạc tương đương quần xã thực vật.

V. N. Sukhatrép (1956) đã đưa ra định nghĩa đầy đủ nhất về thực vật quần lạc, "Thực vật quần lạc hay quần xã thực vật là tập hợp các loài thực vật cùng sinh sống trên một vùng đất xác định, được đặc trưng bởi một tổ hợp thành phần loài xác định, có cấu trúc xác định, tồn tại mối quan hệ giữa các loài với nhau và với môi trường. Đặc điểm của mối quan hệ qua lại này được thiết lập bởi dạng sống và đặc điểm sinh thái của các loài thực vật, đồng thời bởi đặc điểm của nơi sống, đó là đặc điểm khí hậu, đất đai và tác động của con người, động vật.

Sukhatrép còn nhấn mạnh, giữa các loài thực vật trong thực vật quần lạc tồn tại hai dạng quan hệ khi mọc gần nhau, thực vật của một loài hay các loài khác nhau sẽ cạnh tranh nhau về môi trường sống, giữa chúng sẽ diễn ra đấu tranh sinh tồn. Sự cạnh tranh này một mặt có thể làm cho thực vật yếu đi, nhưng mặt khác nó là cơ sở của chọn lọc tự nhiên - là yếu tố quan trọng của sự hình thành loài, đó là quá trình tiến hoá. Thứ hai, thực vật trong thực vật quần lạc có những tác động có lợi đối với nhau như: dưới tán cây gỗ những cây thảo ưa bóng có thể mọc được; thân và cành cây gỗ và cây bụi là chỗ dựa cho các loài thân yếu. Các loài dây leo vươn lên cao, trong số đó có cả nhóm bì sinh. Như chúng ta đã biết, trong quá trình của chọn lọc tự nhiên, trong thành phần của thực vật quần sẽ có những loài đi vào. các loài này sẽ thiết lập quan hệ qua lại với nhau hay phụ thuộc vào nhau. Trong số các loài đi vào gồm có thực vật có hoa, khoả tử, dương xỉ, cả các loại khác như rêu, địa y... và thực vật hạ đẳng, nấm... Nhưng cho đến nay, những nghiên cứu quần xã rất ít chú ý đến nhóm thực vật bậc thấp, mặc dù vai trò của chúng trong quần xã cũng rất lớn.

Vai trò của chọn lọc tự nhiên trong việc hình thành tổ hợp thành phần loài trong thực vật quần tự nhiên là rất quan trọng, còn trong các thực vật quần cây trồng do con người tạo ra thì nó được đặc trưng bởi hình thức tác động của con người trên các yếu tố tự nhiên, như vậy là tổ hợp thành phần loài của nó được thiết lập không phải do tác động của chọn lọc tự nhiên, mà là do tác động của kỹ thuật và chọn lọc của con người.

Tuy vậy, trong các thực vật quần cây trồng thì trong thời kỳ đầu là hoàn toàn không có thảm thực vật, vì vậy giai đoạn đầu của nó hầu như không có sự tác động của cây này trên cây khác, nên nó không có biểu hiện quan hệ qua lại giữa các loài với nhau. Khi quần xã cây trồng đã được hình thành thì những dấu hiệu cơ bản của một quần xã cũng được thể hiện rất rõ. Trên các loại hình này, một loài thực vật nào đó sẽ đóng vai trò tạo quần xã. Quần xã cây trồng đó đơn giản hơn về mặt tổ chức quần xã so với các quần xã tự nhiên, chính vì thế nghiên cứu nó cũng có giá trị rất lớn về mặt học thuyết của quần xã học thực vật, trước tiên nó cho ta hiểu tốt hơn về mối quan hệ tương hỗ giữa các loài khi chúng cùng mọc. Những kiến thức này sẽ được tích lũy dần bằng con đường thực nghiệm trồng trọt với các loại cây trồng khác nhau và khi chúng cùng được trồng trong một vùng nào đó.

Thực vật đi vào trong thành phần của quần xã rất khác nhau về số lượng cá thể có loài có thể rất nhiều - tạo thành nên có loài thì ở mức vừa phải, cũng có loài chỉ gặp ở mức độ đơn độc; nó có thể khác nhau cả về chiều cao phân bố và độ sâu đi vào trong đất.

Như vậy, thực vật quần được đặc trưng bởi một tổ hợp thành phần loài xác định có cấu trúc xác định và cùng sống trong một môi trường sống xác định. Thực vật trong quá trình sống cũng làm cho môi trường biến đổi và hình thành môi trường sống mới, được gọi là môi trường thực vật quần. Trong trường hợp này, điều kiện môi trường của các phần khác nhau trong thực vật quần là hoàn toàn không giống nhau (khác nhau trên các độ cao, trên thân, trên tán lá cây gỗ, cây bụi...). Theo Sukhatrép, trong quần xã thực vật, thời kỳ đầu có sự phát triển đồng nhất, sau đó do sự phân hoá của các điều kiện thì một tổ hợp các vi môi trường sẽ được hình thành.

Như vậy, thuật ngữ thực vật quần sẽ được dùng để chỉ một phần rất cụ thể của lớp phủ thực vật, đúng như ý nghĩa đã được xác định ở phần trên.

Đơn vị cơ sở thuộc hệ thống phân loại các thực vật quần là quần hợp (hội nghị Bruksen, 1910). Ta có thể hiểu quan hệ của hai khái niệm thực vật quần và quần hợp một cách cụ thể hơn, đó là mối quan hệ tương tự như cây lúa và loài lúa vậy. Nói cách khác, tổ hợp các thực vật quần đồng nhất thì được gọi là quần hợp. Quần hợp là đơn vị cơ sở (đầu tiên) của hệ thống các bậc phân loại của lớp phủ thực vật. Các bậc tiếp theo của hệ thống là nhóm quần hợp, quần hệ, nhóm quần hệ, lớp quần hệ, kiểu thảm thực vật và một số dạng trung gian.

Theo Sukhatrép, thuật ngữ thực vật quần lạc và quần xã thực vật về nội dung là

một, đều có thể dùng để gọi cho một mảnh xác định của lớp phủ thực vật và được tổ hợp lại trong các bậc khác nhau của hệ thống phân loại.

V.V.Aleokhin cùng một số nhà nghiên cứu thuộc trường phái Matscova, không tán thành với quan điểm của Sukhatrép và họ cho rằng, mỗi thực vật quần có thể coi như một cá thể được tổ hợp trong các đơn vị phân loại của các bậc khác nhau, còn từng mảnh đồng nhất của thảm thực vật sẽ được gọi là mảng quần hợp. Aleokhin còn nói rằng, quần xã thực vật đó là một tổ hợp thuộc về thực vật, có diện tích to nhỏ khác nhau như: Kiểu rừng hay rừng sồi, rừng lá kim đều có thể gọi là quần xã. Vì vậy, theo Aleokhin thì quần xã thực vật là một khái niệm rất chung, không xác định về độ lớn (hay phạm vi), còn thực vật quần lạc dùng để chỉ một phần xác định của thảm thực vật.

Vấn đề đặt ra là, bất cứ tổ hợp nào của thực vật cũng có thể gọi là thực vật quần lạc không? Nếu không thì tiêu chuẩn để đánh giá một tổ hợp nào đó đạt hay chưa đạt thực vật quần là gì.

Những dấu hiệu để công nhận là thực vật quần theo Sukhatrép là, trong tổ hợp đó đã hình thành được quan hệ thực vật quần lạc (quan hệ giữa các loài thực vật) và hình thành môi trường thực vật quần. Nhưng như chúng ta biết, môi trường thực vật quần được hình thành ngay sau khi từng cá thể thực vật xuất hiện trên vùng cá thể trơ trụi, khi đó chưa hề có lớp phủ và chưa có quan hệ của lớp phủ, nghĩa là ngay từ những giai đoạn đầu tiên hình thành lớp phủ thì đã xuất hiện sự thay đổi các điều kiện thuộc vi khí hậu, vì các phần chết của thực vật đã có thể làm thay đổi thành phần hoá học của đất và nước ngầm, làm thay đổi vi địa hình và dẫn tới hình thành môi trường bởi thực vật. Dần dần sau đó mới hình thành quan hệ tác động qua lại với nhau của các loài thực vật, nghĩa là lớp phủ phải đạt độ rậm nào đó mới có quan hệ này. Vì vậy, vấn đề mới đặt ra là đến mức độ nào thì sẽ xuất hiện quan hệ tác động qua lại giữa các cá thể. Ta biết chắc chắn rằng chúng sẽ rất khác nhau tùy theo từng vùng và tổ hợp loài trên đó, do vậy rất khó xác định khi nào sẽ thiết lập quan hệ thực vật quần.

Một vấn đề đặt ra nữa là mức độ biểu thị của môi trường thực vật quần và quan hệ giữa các loài thực vật trong thực vật quần cũng có thể rất khác nhau. Liên quan đến vấn đề này Sukhatrép đã nói: "trong một số hoang mạc vì thảm thực vật rất thưa thớt, không thể nói là thực vật quần đã được hình thành, khi lớp phủ còn thưa thớt như vậy thì rất khó xác định mức độ tác động qua lại với nhau của hệ rễ và hầu như cũng không có phương pháp nghiên cứu để làm sáng tỏ mức độ ảnh hưởng của chúng trên môi trường hay trên các cơ thể sinh vật nhỏ bé khác như tảo, vi khuẩn..., mặc dù bọn này có thể có số lượng rất lớn". Bởi vậy, mỗi mảnh của thảm thực vật qua thời gian tồn tại lâu dài và thích ứng với môi trường sẽ làm cho thực vật quần bị phân cắt. Trong trường hợp như vậy, đúng như những nội dung ta đã đề cập ở trên, tác động của các cơ thể thực vật trên môi trường đã có từ khi còn chưa có sự tác động qua lại của các cơ thể thực vật với nhau, và theo thời gian những dấu hiệu xuất hiện đầu bên của thực vật quần là kiến tạo môi trường, tiếp theo mới là sự tồn tại những đặc điểm của thực vật

quần - xuất hiện quan hệ thực vật quần lạc.

Aleokhin (1936) viết: "nếu như tiêu chuẩn cơ bản của thực vật quần là môi trường thực vật quần, hay đúng hơn là sự ảnh hưởng của thực vật trên môi trường, thì cũng có thể gọi hai hàng cây trồng ở ngoài đường phố là thực vật quần và các đám cây hoa, cây cảnh trong thành phố cũng có thể gọi như vậy". Vì lý do đó, để làm sáng tỏ thế nào thì có thể gọi là thực vật quần, ta có thể xem xét đề nghị của Burkóp (1957). Ông đề xuất khái niệm "diện tích tối thiểu" của thảm cây có thể được gọi là thực vật quần. Tuy vậy, người ta cũng chưa hiểu trên cơ sở nào mà Burkóp xác định diện tích được gọi là diện tích tối thiểu của thực vật quần là đường kính của nó phải lớn gấp 5 lần trở lên chiều cao của thảm thực vật đó Varônóp (1973) cũng đề xuất diện tích được gọi là thực vật quần, là với diện tích đó tất cả các đặc điểm thuộc thực vật quần lạc phải được biểu thị đầy đủ, ví dụ: thành phần loài, cấu trúc, ngoại mao... và các dấu hiệu khác như đặc điểm của đất, vi khí hậu, bề mặt của vi địa hình, đặc điểm khí hậu thực vật quần... cũng thể hiện đầy đủ. Như vậy, theo đề xuất của Varônóp, giới hạn nhỏ nhất về kích thước của thực vật quần sẽ không thể đồng nhất. Nếu cấu trúc càng đơn giản thì ảnh hưởng của nó trên môi trường càng yếu, và với diện tích đồng cỏ sẽ nhỏ hơn rừng ôn đới, rừng ôn đới sẽ nhỏ hơn rừng nhiệt đới.

Chống lại quan điểm của trường phái Sukhatrép, Aleokhin và một số nhà nghiên cứu cho rằng, thực vật quần không thể là một tổ hợp loài bất kỳ, nó phải là sự phối hợp một cách có quy luật, được phức tạp hoá trong kết quả của một quá trình lịch sử lâu dài, xảy ra trong mối quan hệ với điều kiện môi trường ngoài, đặc biệt là với khả năng tự phục hồi của nó. Với quan điểm này, rõ ràng là không thể gọi các thảm cây trồng là thực vật quần được, cũng như các tổ hợp loài tự nhiên khác nếu không có khả năng phục hồi sau tàn phá đều không thể gọi là thực vật quần. Nghĩa là không thể gọi các kiểu thứ sinh là thực vật quần nếu nó không phải là phục hồi dạng ban đầu của nó (sau bị chặt phá hay đốt). Phải chăng có thể công nhận quan điểm này là đúng? Như chúng ta biết, tất cả các quần xã cây trồng, rừng thứ sinh và thảm cây tiên phong đều có những dấu hiệu thuộc dấu hiệu tồn tại của thực vật quần, đó là kiến tạo môi trường thực vật quần và tồn tại mối quan hệ thuộc thực vật quần lạc. Vì vậy, nếu các thảm thực vật (kể cả cây trồng) có đầy đủ các đặc điểm như Varônóp xác định thì đều có thể gọi là thực vật quần.

Một số nhà khí hậu, như Tansley (1932) coi tảo sống bám trên cây cũng là một quần xã. Braun - Blanquet (1964) gọi bọ địa y sống bì sinh trên vỏ cây gỗ, cây bụi là quần xã. Theo chúng ta hiểu, thực vật quần đó là hiện tượng thuộc về địa lý, mỗi thực vật quần phải có vùng phân bố xác định và có đặc điểm đặc trưng về chế độ thủy văn, vi địa hình, vi khí hậu, đất. Với quan điểm này thì các ví dụ trên của hai ông đều không thể gọi là thực vật quần mà chỉ là các yếu tố thuộc cấu trúc của thực vật quần.

Chúng ta cũng biết là nhiều nhà nghiên cứu không công nhận sự tồn tại thật của thực vật quần. Vấn đề này có liên quan tới những khó khăn khi tiến hành phân chia các

thực vật quần, nhiều ý kiến khác nhau nhưng nhìn chung đều liên quan đến vấn đề có tồn tại ranh giới giữa các thực vật quần hay không. Một số ý kiến cho rằng, các yếu tố thuộc môi trường, trừ một số trường hợp đặc biệt, còn đa số là biến đổi dần và rất khó nhận ra. Vì vậy thậm chí thực vật cũng có biểu hiện tương tự, nghĩa là không có ranh giới rõ ràng. Cũng có ý kiến cho là có ranh giới giữa các thực vật quần, nó được xác định bởi loài lập quần của nó, ranh giới chỉ thể hiện không rõ ở nơi mà loài lập quần của thực vật quần không gây ảnh hưởng mạnh đến môi trường, ví dụ như đồng cỏ, còn với rừng thì ảnh hưởng rõ và có ranh giới, tuy nhiên rừng ẩm nhiệt đới đôi khi ranh giới cũng không thật rõ ràng.

Thực tế cho thấy rằng, những thực vật quần thuộc một quần hợp có thể phân bố rải rác và ở cách xa nhau. Thường thì các thực vật quần thuộc một quần hợp được phân cắt bởi các thực vật quần thuộc các quần hợp khác. Vì vậy, trên cùng một vùng vẫn có thể gặp nhiều thực vật quần và cũng dễ dàng nhận ra sự khác nhau của chúng. Vấn đề này rõ ràng có liên quan đến tổ hợp các yếu tố tự nhiên, các yếu tố này được hình thành trên cơ sở các đặc điểm thuộc về địa lý và người ta gọi là tổ hợp các yếu tố tự nhiên trên lãnh thổ. Chính nhờ sự phối hợp này của các thực vật quần mà nó dẫn đến sử dụng tài nguyên thiên nhiên tiết kiệm.

### **1.1.2. Quần xã sinh vật (Biocoenose)**

Sinh vật quần lạc - đó là thực vật quần lạc với sự cư trú của các loài động vật trong đó. E.N.Paplop và G.A.Nôvikóp (1950) đã đưa ra định nghĩa: Sinh vật quần lạc là tổ hợp các loài thực vật và động vật, cùng sống trong một vùng có điều kiện môi trường khá đồng nhất (biotop), được tạo thành một cách tự nhiên hay dưới tác động của con người và phát triển liên tục, được đặc trưng bởi mối quan hệ tác động qua lại giữa các thành phần trong quần lạc và giữa quần lạc với môi trường.

Người đầu tiên đề cập đến khái niệm quần xã sinh vật là Mobius (1877). Ông gọi "Quần xã sinh vật là quần xã của những cơ thể sống ở một địa điểm nhất định". Còn theo Shelford, đó là một tổ hợp nào đó tương đối đồng nhất về thành phần loài và cả hình dạng ngoài. Trong định nghĩa, ông nêu lên được hai tính chất quan trọng của quần xã đó là đồng nhất thành phần loài và đồng nhất về ngoại mạo. Sau này, ODum đưa thêm vào định nghĩa nội dung môi trường sống và khoảng không gian xác định của nó.

Thuật ngữ "quần xã sinh vật" cũng giống như "quần xã thực vật" là dùng để chỉ một tổ hợp các cá thể động vật và thực vật cùng sinh sống trên một vùng lãnh thổ đồng nhất. Để hình thành các đơn vị phân loại của hệ thống đòi hỏi thuật ngữ "quần xã" giống như ở phần thực vật quần lạc đã được nêu ở trên. Có thể gọi đơn vị cao nhất của hệ thống phân loại sinh quần lạc là kiểu sinh quần lạc và cũng tương tự như trong hệ thống phân loại của thực vật quần lạc đơn vị cơ sở cũng là quần hợp, để phân biệt người ta thêm danh từ là "quần hợp thực vật" và "quần hợp sinh vật".

Sinh quần lạc, cũng như thực vật quần lạc, không chỉ là những kiến thức về sinh

vật mà cả địa lý, luôn được phát triển trên một vùng xác định, với những đặc điểm riêng, vùng đất, nước ngầm, vi khí hậu và các yếu tố khác, tất cả nằm trong một tổ chức ổn định gọi là sinh thái cảnh. Dưới sự tác động của sinh quần lạc, sinh thái cảnh (ecotop) biến thành sinh vật cảnh (biotop).

Các nhà sinh thái học Mỹ gọi tập hợp các loài động vật và thực vật cùng sinh sống trong một vùng là "biom". Nhưng từ biom ở đây được hiểu với nghĩa rất rộng và không có giới hạn về độ lớn, mặc dù Carpenter (1956) đã nói là luôn tương đương với bậc quần hệ. Còn Clements và Shelford (1939) cho ví dụ về thảm, đó là tập hợp các loài động thực vật cùng sống trong đầm lầy, thảo nguyên, hoang mạc hay rừng lá kim, rừng tung là mùa đông... Như vậy, thuật ngữ biom đồng nghĩa với thuật ngữ "quần xã", các tác giả này coi biom như là một tập hợp của các cá thể, họ không chú ý tính quy luật của nó.

Chúng ta biết, sinh vật quần lạc bao gồm thực vật, động vật cùng sinh sống trong một sinh cảnh xác định. Vì vậy, sinh vật quần lạc có thể chia ra thực vật quần lạc, động vật quần lạc và cả vi sinh vật quần lạc. Vai trò của từng tổ hợp này có khác nhau trong quần xã, quan hệ của chúng với nhau là rất mật thiết.

Thực vật vì không chuyển động nên nó tạo ra cấu trúc đặc trưng cho quần xã. Với các quần xã sinh học trên đất liền, động vật không tạo ra được cấu trúc của quần xã, nó chỉ có thể thể hiện được trong trường hợp của quần xã sinh học đáy biển sâu. Các loài vi sinh vật thường không sống cố định trên giá thể, nó thường chuyển động với tốc độ không lớn, nhờ nước hoặc không khí. Bọn này đóng vai trò nhất định trong cấu trúc của các quần xã sinh học trên đất liền.

Mối quan hệ giữa thực vật quần lạc và động vật quần lạc thường là phức tạp, vì đa số các loài động vật không kết thúc cuộc đời của mình trong một quần xã thực vật nó thường di chuyển trong nhiều quần xã thực vật, đặc biệt là bọn có cánh còn có hiện tượng di cư theo mùa. Động vật móng guốc, bọn ăn thịt cũng có hiện tượng di chuyển vì vậy, quan hệ của quần xã động vật với quần xã thực vật là không ổn định.

## **1.2. SINH ĐỊA QUẦN LẠC (BIOGEOCOENOSE)**

### **1.2.1. Khái niệm**

Sinh quần lạc cùng với sinh vật cảnh tạo thành hệ thống được gọi là sinh địa quần lạc (theo trường phái Xô viết). Sukhatrép đã đưa ra định nghĩa về sinh địa quần lạc (1964): "Sinh địa quần lạc là tổ hợp các yếu tố thiên nhiên đồng nhất trên vùng đất xác định (khí hậu, đá mẹ, đất, các điều kiện thủy văn, thực vật, động vật, vi sinh vật). Các yếu tố tự nhiên có vai trò thiết lập ra các mối quan hệ, cùng với các nhóm sinh vật chúng hình thành nên kiểu trao đổi chất và năng lượng đặc trưng giữa chúng với nhau và với các yếu tố tự nhiên, nó là một thể thống nhất, đang biến động và phát triển".

Như vậy, theo Sukhatrép "sinh địa quần lạc" là một hệ thống phức tạp thuộc sinh vật - nó bao gồm hệ thống các yếu tố sinh thái và các cơ thể sống. Hệ thống các yếu tố



sinh thái gọi là sinh thái cảnh (ecotop), nó bao gồm khí hậu, thổ nhưỡng. Trong thành phần của quần xã sinh vật bao gồm thảm thực vật, hệ động vật, vi sinh vật Tuy nhiên, cũng có thể có các quần xã vi sinh vật, động vật đặc thù. Nói chung thuộc vào "sinh địa quần lạc" gồm có hai nhóm cơ thể tự dưỡng và dị dưỡng.

Trong nhiều tài liệu, thuộc vào vị trí khái niệm "sinh địa quần lạc" của Trường phái Xô viết là thuật ngữ "hệ sinh thái" được đề xuất bởi Tansley (1935) người Anh và Woltereck (1928) người Đức. Hệ sinh thái và sinh địa quần lạc là đồng nhất về ý tưởng. Nhưng hệ sinh thái trong nội dung của nó không có khái niệm về độ lớn, gọi hệ sinh thái có thể là một cái xác chết nào đó trong rừng, một cây nào đó hoặc một quần xã thực vật. Trong quần xã cũng có các cây hay xác chết, hơn nữa toàn bộ các kiểu rừng cũng là một hệ sinh thái trong đó có hàng loạt các quần xã thực vật... Còn sinh địa quần lạc luôn luôn được hiểu là một đơn vị của phân bố, có ranh giới xác định, được giới hạn bởi ranh giới của thực vật quần. Ta có thể coi "Sinh địa quần lạc - đó là hệ sinh thái trong giới hạn của một thực vật quần" (*Laprenkô, Đulit. 1968*). Hệ sinh thái có hàm ý rộng hơn sinh địa quần lạc, hệ sinh thái có thể không chỉ có sinh địa quần lạc, mà còn có những sinh địa quần lạc" thuộc hệ thống sinh vật phát sinh của tự nhiên, trong đó các cơ thể chỉ là nhóm dị dưỡng và cũng có thể được tạo thành bởi con người và những hệ thống sinh vật phát sinh như các kho bảo quản hạt giống, các bể nuôi, tàu vũ trụ, trong đó có anh vật sống v.v...

### **1.2.2. Cấu trúc và chức năng của sinh địa quần lạc**

Sau đây là các thành phần tham gia tạo thành hệ sinh thái hay sinh địa quần lạc và chức năng của nó.

**Nhóm cơ thể tự dưỡng** - chủ yếu là nhóm quang hợp (thực vật), bọn này sử dụng năng lượng mặt trời để tạo ra các chất hữu cơ, một nhóm nữa là hoá tổng hợp, là những vi sinh vật sử dụng năng lượng của các hợp chất bằng quá trình hoá học.

Ý nghĩa và hiệu quả sản phẩm đem lại của nhóm hoá tổng hợp trên trái đất là không đáng kể so với thực vật. Ngoài ra, ở nhóm hoá tổng hợp này, trong một số trường hợp nó có thể nhận được năng lượng từ sự lên men các hợp chất khử. Ví dụ, nhóm vi khuẩn nhậ hoá sử dụng năng lượng trong quá trình muôn hoá. quá trình này xảy ra trong khi phân huỷ protid và aminoacid, là những chất được tạo thành bởi sinh vật tự dưỡng bằng con đường quang hợp...

**Nhóm sinh vật dị dưỡng** (động vật, vi khuẩn, xạ khuẩn, nấm, thực vật ký sinh và hoại sinh) sử dụng năng lượng từ các hợp chất hữu cơ do sinh vật tự dưỡng tạo ra. Sinh vật dị dưỡng có thể phân chia thành các nhóm: Nhóm sinh vật ăn thực vật (động vật ăn thực vật, ký sinh thực vật, sinh vật cộng sinh với thực vật) sử dụng năng lượng từ những cơ quan còn sống của thực vật; Nhóm sinh vật dinh dưỡng bằng chất bài tiết. chúng dinh dưỡng bằng các chất bài tiết của thực vật trong quá trình hoạt động sống thải ra; Nhóm sinh vật hoại sinh, nguồn gốc năng lượng cho bọn này là cơ quan hay cơ

thể chết của thực vật. Đa số sinh vật dị dưỡng nhận từ sinh vật tự dưỡng không chỉ là năng lượng mà tất cả các chất cần cho sự sống của chúng. Bởi vậy, sinh vật dị dưỡng không thể sống thiếu sinh vật tự dưỡng. Ngược lại, sinh vật tự dưỡng cũng không thể tồn tại lâu dài nếu không có sinh vật dị dưỡng, bởi vì sinh vật dị dưỡng, đặc biệt là nhóm hoại sinh nó khoáng hoá các cơ quan, cơ thể chết của thực vật, đồng thời còn cố định đạm tự do cung cấp ngược lại cho sinh vật tự dưỡng những chất khoáng và nào cần thiết. Kích thước cơ thể nhóm sinh vật khoáng hoá này thường không lớn, nhưng chính chúng đã cung cấp cho sinh vật tự dưỡng các nguyên tố khoáng và khí CO<sub>2</sub> cũng như thực hiện quá trình giải phóng năng lượng và tuần hoàn vật chất.

Sự phân chia trong giới hạn của quần xã sinh học những nhóm cơ bản của cơ thể là theo chức năng, không theo dấu hiệu thuộc hệ thống học bởi vì, như chúng ta biết hiện nay đang tồn tại rất nhiều hệ thống của thế giới sinh vật. Ví dụ, Takhtaian (1973) chia ra 4 giới (tiền nhân, nấm, thực vật, động vật) còn Whittaker (1959) chia ra 5 giới (tiền nhân, đơn bào, nấm, thực vật, động vật). Mazing (1968) còn thêm một giới nữa là virus (tiền tế bào)... Trong quan hệ dinh dưỡng, một giới có thể có một hay vài chức năng, và một chức năng có thể có nhiều ngành, giới tham gia.

Nhóm sinh vật có chức năng đặc biệt quan trọng đối với quần xã sinh vật là nhóm cố định đạm, bao gồm cả bốn tiền nhân. Trong số đó có những đại diện thuộc các nhóm dinh dưỡng khác nhau: tự dưỡng (tảo lam), hoại sinh (vi khuẩn), ăn sinh vật (quá trình tổng hợp của vi khuẩn và xạ khuẩn có quan hệ với thực vật tự dưỡng), dinh dưỡng bằng các chất bài tiết (những sinh vật sống trên rễ hay trên lá). Thuộc nhóm cố định đạm còn có động vật không xương sống, bọn này ăn những sinh vật có khả năng cố định đạm vào trong hệ tiêu hoá. Các nhóm sinh vật có khả năng cố định đạm này cung cấp đủ đạm cho thực vật trong đa số trường hợp của các quần xã tự nhiên.

Môi trường trực tiếp (sinh thái cảnh) của các sinh địa quần lạc trên mặt đất (hay hệ sinh thái) bao gồm môi trường đất và môi trường trên mặt đất (không khí): địa quyển và khí quyển. Với quần xã sinh vật thuỷ sinh nó sẽ là thuỷ quyển và khí quyển, còn với thực vật thuỷ sinh có rễ bám vào đất sẽ là địa quyển, thuỷ quyển và khí quyển.

Đất là hệ thống sinh vật phát sinh trực tiếp; gồm những yếu tố môi trường trực tiếp mà sinh vật sống trong đó, có cả phần dưới đất của thực vật có mạch. Chúng ta không nên xem đất là một phần của địa quyển; mà ngược lại địa quyển chỉ là một phần của đất. Dưới cái tên địa quyển nó chỉ là phần bề tiếp của đất - môi trường thuộc địa quyển, nó được đặc trưng bởi các đặc tính vật lý, hoá học xác định, và tồn tại trong chúng các chế độ như nước, không khí, thức ăn và nhiệt. Giữa các nhóm tạo thành các sinh địa quần lạc có sinh vật tự dưỡng, dị dưỡng, địa quyển, khí quyển, nên trong chúng tồn tại nhiều mối quan hệ.

Ranh giới của sinh địa quần lạc theo hướng nằm ngang được xác định theo ranh giới của quần xã thực vật, vì vậy nó có thể tách bạch, cũng có thể nó liền với thảm thực vật khác và khó nhận ra ranh giới. Còn theo chiều thẳng đứng, giới hạn của nó là

độ cao phân bố của thực vật và độ sâu đi vào trong đất của hệ rễ. Đối với các sinh địa quần lạc được tạo thành từ quần xã thực vật gồm những cây có phần trên mặt đất sống lâu năm (rừng) thì có ranh giới phần trên mặt đất hầu như không bị thay đổi do biến động mùa. Trong các sinh địa quần lạc cỏ thì phần trên mặt đất luôn có biến động mùa (mọc dần lên rồi sau đó giảm dần xuống), dẫn tới sự thay đổi theo mùa của khối lượng môi trường mà phần trên mặt đất được sử dụng. Trong các sinh địa quần lạc cỏ được sử dụng làm bãi chăn thả hay cắt, biến động mùa về ranh giới phần trên mặt đất sẽ thay đổi theo chu kỳ của phần trên mặt đất bị mất đi do sử dụng. Trên một số sinh địa quần lạc cỏ, trong số đó có đồng cỏ, ranh giới phía trên của nó còn có thể bị thay đổi từ năm này qua năm khác. Ranh giới phía dưới của nó đa phần là không thay đổi. Chúng ta biết rằng, ảnh hưởng của các sinh địa quần lạc với môi trường xung quanh về phía trên là cao hơn khoảng không phân bố của nó, phía dưới cũng sâu hơn độ sâu đi vào của rễ, vùng đó gọi là tác động vùng biên của sinh địa quần lạc.

Sukhatrép (1964) trên cơ sở xem xét tổ hợp các yếu tố tạo thành sinh địa quần lạc, đã phân ra các nhóm yếu tố tác động trên chúng. Bao gồm: yếu tố thuộc vũ trụ (quan trọng nhất là tia sáng rơi trên quần xã thực vật), khí hậu (nước mưa, gió, nhiệt độ), thủy văn (lượng nước đi vào trong quần xã từ nước mưa), địa mạo (quan hệ với sự thay đổi của bề mặt trái đất do hoạt động của núi lửa, động đất hay các hiện tượng kiến tạo địa tầng khác), những yếu tố thuộc sinh vật (sự nhập vào từ các sinh địa quần lạc khác của cơ thể hạt, phấn hoa), yếu tố thuộc con người (liên quan tới hoạt động của con người). Sukhatrép còn cho rằng, thuộc vào các yếu tố tác động này còn có yếu tố địa hình và các yếu tố xung quanh nó (ví dụ bao quanh sinh địa quần lạc này là rừng, thảm cây bụi...). Ngoài ra, còn có các nhân tố gián tiếp tác động đến sinh địa quần lạc bằng cách làm thay đổi các yếu tố cơ bản đã nói trên. Mỗi kiểu sinh địa quần lạc sẽ có những đặc điểm đặc trưng riêng về sự tác động của các yếu tố thuộc vũ trụ, khí hậu, thủy văn, sinh vật và đôi khi cả địa mạo nữa, bởi vậy, mỗi kiểu sinh địa quần lạc đặc trưng không chỉ tổ hợp bởi các nhân tố tạo thành khác nhau mà còn khác nhau cả thành phần, mức độ tác động của các yếu tố trên sinh địa quần lạc đó.

Từ những ý tưởng này, Sukhatrép đã đưa ra định nghĩa: "Sinh địa quần lạc là một hệ thống mở thuộc sinh vật phát sinh, là một phần của sinh quyển, chịu tác động của các yếu tố bên ngoài, được đặc trưng bởi quan hệ tác động qua lại của các nhóm sinh vật tạo thành (sinh vật tự dưỡng, dị dưỡng) và với các yếu tố môi trường, cũng như tồn tại một kiểu xác định về trao đổi chất và năng lượng giữa chúng với nhau và với các yếu tố gián tiếp hay trực tiếp tạo thành chúng, ranh giới của chúng được xác định bởi ranh giới của thực vật quần".

Tác động của con người có ý nghĩa rất lớn trên quần xã. Kết quả của sự tác động trên một kiểu sinh địa quần lạc nào đó có thể xảy ra theo nhiều hướng khác nhau theo ý đồ của con người, ví dụ biến rừng thành đồng cỏ, sau đó được sử dụng để cắt hay chăn thả, trồng trọt... Con người không chỉ sử dụng thực vật và động vật, là những yếu

tổ tạo thành sinh địa quần lạc đó, mà còn bón phân, tiêu hoặc tưới nước, làm thay đổi các điều kiện sinh thái, có thể làm giảm số lượng các loài không có giá trị trong quần xã, đồng thời một cách có ý thức hay không có ý thức đưa vào những cơ thể mới. Nhiều trường hợp trên các sinh địa quần lạc tự nhiên con người đã tạo ra các sinh địa quần lạc mới. Đặc biệt là con người đã sử dụng nhiều kiểu sinh địa quần lạc làm bãi chăn thả, đưa vào chúng những thành phần mới như gia súc, điều đó đã gây ảnh hưởng rất lớn đến các thành phần khác và đất.

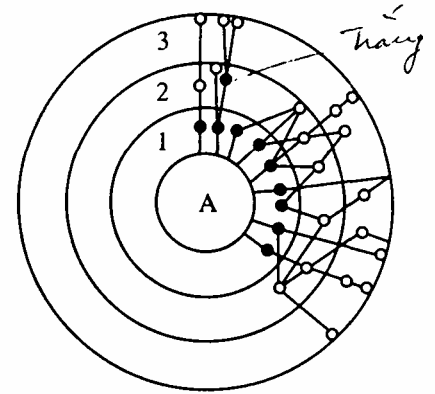
Khi hình thành sinh địa quần lạc, nó sẽ tồn tại một hệ thống các mối quan hệ với nhau, thể hiện trong quá trình chuyển giao năng lượng, vật chất và thông tin. Một số trong đó sẽ độc lập tồn tại, một số khác sẽ bị lệ thuộc trong quá trình tồn tại ví dụ như các sinh địa quần lạc thuộc bãi bồi sẽ bị phụ thuộc từ các sinh địa quần lạc của các hồ hoặc nguồn nước.

Tổ hợp các sinh địa quần lạc sẽ đi vào trong thành phần của sinh quyển. Sự tạo thành sinh quyển, theo Laprenkô, có vai trò đặc biệt quan trọng của địa quyển, trong đó có nhóm quang hợp, vì vậy cũng có thể gọi là quyển dinh dưỡng bằng quang hợp. Theo Vematski (1926), sinh quyển không chỉ là lớp vỏ bên ngoài của trái đất, trong đó cơ thể sống tồn tại, mà còn có một phần của thạch quyển (lớp vỏ phong hoá), được tạo thành trong quá khứ xa xưa và có sự tham gia của cơ thể sống của thời kỳ đó. Vì vậy, ngày nay có thể phân chia sinh quyển ra - sinh quyển đã chết - thường vẫn gọi là tiền sinh quyển, hay cổ sinh quyển. Trong giới hạn của sinh quyển hiện đại theo Rabótnóp (1983) có thể chia ra quang hợp dinh dưỡng quyển và địa quyển. Địa quyển bao gồm những cơ thể không có khả năng quang hợp (dị dưỡng và phần không quang hợp của cơ thể quang hợp). Thuộc vào phần địa quyển này bao gồm một phần khí quyển, nó phân bố cao hơn ranh giới của thực vật quần và phần sâu hơn của biển và đại dương, nó bao gồm phần thủy quyển và phần bên trên của lớp vỏ phong hoá và lớp dầu mỡ, trong đó có các loại vi sinh vật. Hệ thống này thật ra không đúng với nghĩa của sinh địa quần lạc mà đúng hơn với nghĩa hệ sinh thái.

### **1.3. CẤU TRÚC HỆ DINH DƯỠNG TRONG QUẦN XÃ**

Chúng ta biết thực vật luôn luôn cùng tồn tại với các cơ thể khác: vi sinh vật, nấm, động vật, chúng cũng luôn tác động đến thực vật. Nếu không xem xét các mối quan hệ này sẽ không hiểu được đầy đủ các dạng khác nhau của các mối quan hệ tác động tương hỗ đang tồn tại giữa bọn này với thực vật và giữa các cá thể thực vật trong quần xã. Vì vậy, để hiểu rõ vấn đề này, nhiều tài liệu đã phải xem xét các mối quan hệ của chúng theo quan điểm cấu trúc hệ dinh dưỡng. Dưới góc độ của hệ sinh thái, theo Tansley (1935) và ODum (1978) thì mối quan hệ của các sinh vật theo hệ dinh dưỡng là chuỗi thức ăn, lưới thức ăn và các bậc dinh dưỡng. Những kiến thức về vấn đề này theo Bêclemixép (1951) và Ramenski (1952) được xây dựng trên nguyên tắc: sinh vật tự dưỡng liên kết với sinh vật dị dưỡng tạo thành hệ thống cấu trúc dinh dưỡng trong quần xã, trong đó thực vật là trung tâm, trong phần trung tâm này bao gồm những quần

thể thực vật tự dưỡng nhưng không bì sinh, quan hệ với bọn tự dưỡng này sẽ là những cơ thể được nuôi dưỡng hay sống nhờ. Theo các ông, những cơ thể được thực vật nuôi dưỡng hay sống nhờ sẽ tạo thành vòng đồng tâm bao quanh hạt nhân trung tâm là các cơ thể tự dưỡng đã nêu ở trên, đa số loài được nuôi dưỡng đầu tiên này là động vật ăn thực vật và ký sinh thực vật. Còn thuộc nhóm sống nhờ có bì sinh, dây leo, cộng sinh, (hình 1); có loại sống nhờ bên trong cơ thể thực vật có loại động vật làm tổ trên cơ thể của nhóm thực vật tự dưỡng... Nhóm ăn thực vật nhận từ nhóm thực vật tự dưỡng năng lượng và vật chất hay chỉ có vật chất (bán ký sinh). Cũng có loài lấy cả năng lượng và vật chất nhưng trừ đạm (vi khuẩn cộng sinh có khả năng cố định đạm). Động vật sống trong cơ thể thực vật, ký sinh thực vật, cũng như cộng sinh tác động đến thực vật không chỉ là nhận từ chúng năng lượng và vật chất mà còn bài tiết chất thải ra trong cơ thể của bọn này.



**Hình 1.** Sơ đồ cấu trúc hệ dinh dưỡng (theo Mazzing – 1966). A - Nhóm sinh vật tự dưỡng. 1, 2, 3 các bậc của hệ dinh dưỡng thuộc các nhóm sinh vật dị dưỡng. Chấm đen là nhóm ăn thực vật ký sinh, bì sinh thực vật. Chấm trắng là ăn động vật, ký sinh động vật

Những sinh vật dị dưỡng phụ thuộc từ hệ thống cấu trúc dinh dưỡng của vòng đầu tiên có thể nhận được vật chất và năng lượng cần thiết từ những cơ quan đang sống hay đã chết của sinh vật tự dưỡng và cả các chất bài tiết trong quá trình hoạt động sống của chúng. Thuộc thành phần của vòng đầu (ăn thực vật tự dưỡng) còn có sinh vật hoại sinh và sinh vật tiêu thụ các chất bài tiết của thực vật. Nhóm sinh vật vòng một này, không chỉ đòi hỏi các chất hữu cơ từ các cơ thể sống của thực vật tự dưỡng mà còn khoáng hoá nó. Vì vậy sinh vật phân huỷ, trong chừng mực nào đó cũng thuộc nhóm ăn thực vật. Sinh vật hoại sinh, trong quá trình hoạt động sống không chỉ khoáng hoá các chất hữu cơ của cơ thể chết mà còn tạo ra các chất hữu cơ mới, nhiều chất rất bền vững (mùn của đất).

Như vậy, sinh vật ăn thực vật và cả sinh vật hoại sinh đều đòi hỏi các chất hữu cơ và khoáng hoá chúng (ở nhiều mức độ khác nhau), nó biểu thị đặc tính như ta vẫn gọi là sinh vật tiêu thụ hay sinh vật phân huỷ. Nhưng thuật ngữ sinh vật tiêu thụ lại chứa đựng hàm ý rất rộng, bao gồm tất cả các sinh vật có quan hệ với nhau trong hệ thống cấu trúc dinh dưỡng như ăn thực vật, hoại sinh, tiêu thụ các chất bài tiết, trong đó có cả động vật và con người.

Trong thành phần nhóm sinh vật tiêu thụ của vòng đầu tiên có động vật ăn thực vật ký sinh thực vật (nấm, vi khuẩn, xạ khuẩn, vuột, thực vật có hoa) và cộng sinh. Nhóm cộng sinh thuộc nhóm có chức năng đặc thù trong hệ dinh dưỡng, việc cung cấp năng lượng và vật chất cho chúng là nhờ vào thực vật tự dưỡng, vì thế nó cũng tồn tại mối quan hệ qua lại với bọn ăn thực vật và ký sinh thực vật

Những sinh vật hoại dưỡng của vòng thứ 1 là động vật hoại dưỡng như giun, nấm, vi khuẩn, xạ khuẩn. Chúng không những khoáng hoá các hợp chất hữu cơ của sinh vật tự dưỡng và dị dưỡng mà còn cung cấp cho thực vật tự dưỡng các nguyên tố dinh dưỡng khoáng, đồng thời thải ra trong đất những sản phẩm chuyển hoá của mình, giúp cố định thực vật và sinh vật sống trong đất theo cả hai hướng có lợi và không có lợi. Sự tồn tại của một số động vật hoại đường, đặc biệt là giun đất có ảnh hưởng trực tiếp đến thực vật, quá trình hoạt động sống của nó sẽ làm tăng hoạt tính của đất, kích thích sự hình thành cấu trúc hạt của đất, tạo điều kiện tốt hơn cho việc khoáng hoá các chất hữu cơ của vi sinh vật. Trong số những sinh vật hoại sinh thì nhóm hoại sinh ở rễ có vai trò quan trọng hơn cả (vi khuẩn, nấm, xạ khuẩn...). Nói chung, sự tham gia của sinh vật hoại sinh làm cho sự chuyển hoá năng lượng và vật chất bên trong sinh địa quần lạc thay đổi không đáng kể. Vai trò của chúng lớn hơn cả là giải độc các chất bài tiết của hệ rễ cũng như các sản phẩm chuyển hoá của sinh vật hoại dưỡng, đồng thời cung cấp đạm cho thực vật tự dưỡng (nếu trên rễ có sinh vật cố định đạm) và một số chất khác (ví dụ như vitamin).

Những sinh vật nằm trong vòng thứ 2 của hệ thống này sẽ sử dụng nguồn năng lượng và vật chất từ những cơ thể của vòng thứ nhất (sinh vật ăn thực vật, ký sinh thực vật, hoại sinh) ở trạng thái sống hay đã chết, và cả phân của động vật ăn thực vật và nhóm hoại sinh. Vì vậy, những sinh vật đi vào trong thành phần của vòng thứ 2 này bao gồm: ăn động vật, ký sinh động vật, ăn vi khuẩn và hoại sinh bậc 2... Một kiểu cấu trúc tương tự có ở vòng tiếp theo (vòng 3).

Sự chuyển bậc dinh dưỡng sẽ dẫn tới khối lượng chung của cơ thể và năng lượng chứa trong chúng bị giảm sút từ vòng này đến vòng khác. Trong số các nhóm sinh vật thuộc vòng 2 thì có một số trường hợp, ví dụ như trên đồng cỏ chăn thả, nhóm động vật ăn phân có vai trò quan trọng cho đồng cỏ, đó là những sinh vật dùng phân động vật làm nguồn cung cấp năng lượng và vật chất cho cơ thể. Những sinh vật ở vòng 2 và vòng 3 có quan hệ gián tiếp với nhóm tự dưỡng thuộc hệ thống, nhưng những ảnh hưởng của chúng đến sinh vật tự dưỡng lại là trực tiếp nó sẽ điều hoà số lượng cá thể của nhóm ăn thực vật và ký sinh thực vật. Ví dụ, trong luận điểm về nguồn gốc các loài của Darwin, có đề cập quan hệ giữa cây đậu hà lan và mèo. Đậu hà lan sẽ cho hạt, hạt tạo thành do sự thụ phấn bởi ong, chuột sẽ ăn các tầng ong và phá tổ của ong, mèo sẽ ăn chuột.

Trên đây chúng ta vừa xem xét một "ý tưởng" của hệ dinh dưỡng (theo Ramenski), trên thực tế mối quan hệ giữa các cá thể còn phức tạp hơn nhiều, bởi vì có rất nhiều loài tham gia vào trong thành phần tạo thành hệ dinh dưỡng. Ví dụ, có rất nhiều loài động vật ăn thịt là thành viên của nhóm bậc 2 và bậc 3, nhưng nó lại ăn quả của cây, vì vậy nó cũng lại nằm trong thành phần nhóm dinh dưỡng bậc 1. Với cách nhìn như vậy ta có thể xem xét các loài trong trung tâm của hệ dinh dưỡng không chỉ là các quần thể của thực vật tự dưỡng. Cũng có thể thuộc vào các yếu tố tạo thành hệ dinh dưỡng (bên

trong trung tâm) là những cơ quan nào đó của thực vật như cơ quan sinh sản, cũng được coi là thành viên của cấu trúc hệ dinh dưỡng. Vì vậy, khi chúng ta phân tích cấu trúc hệ dinh dưỡng thì cần hiểu rằng các cơ quan sinh sản là phần quan trọng của hệ thống, nó là thành phần trong quần thể của các loài thực vật tự dưỡng. Theo Mazing (1976), cấu trúc hệ dinh dưỡng là phần phức tạp nhất của hệ thống các mối quan hệ trong quần xã sinh vật, được gọi là "các mối liên kết sinh quần lạc". Vì vậy, khi nghiên cứu cần có sự phân tích cấu trúc của cả hệ ra theo khối lượng của chúng. Theo Ramenski, cũng không nên coi mối quan hệ cấu trúc dinh dưỡng này là "chuỗi thức ăn", vì chúng không chỉ là quan hệ dinh dưỡng mà cả quan hệ sống nhờ cùng những tác động khác; ví dụ sự bài tiết ra các sản phẩm của quá trình chuyển hoá trong mô bởi các sinh vật ký sinh, sự thụ phấn của hoa, phát tán hạt và quả. Sự tồn tại của các mối quan hệ trong hệ dinh dưỡng giữa các cơ thể tạo thành quần xã sinh vật có thể cho ta hiểu thêm những hiện tượng thuộc về cơ thể sống khi nghiên cứu quần xã thực vật.

Trong quá trình phát triển và tiến hoá đã sinh ra các loài, các loài này có những đặc điểm sinh thái, sinh học, kiến tạo môi trường khác nhau. Tổng hợp các đặc điểm thích ứng sẽ tạo cho chúng có khả năng cùng tồn tại với nhau trong những điều kiện sinh thái xác định và mỗi loài chiếm cứ trong sinh quần lạc một vị trí xác định; mỗi loài sẽ hình thành cho mình những đặc điểm để có thể tồn tại. Kết quả của chọn lọc tự nhiên là trong thành phần của sinh quần lạc sẽ chỉ tồn tại những loài có khả năng cùng tồn tại trong điều kiện môi trường xác định. Các mối quan hệ phức tạp sẽ được hình thành giữa các nhóm sinh vật tạo thành sinh quần lạc, chúng có khả năng cùng sinh sống. Sự hình thành các mối quan hệ tương hỗ giữa các sinh vật tự dưỡng (nhóm quang hợp) với nhau cũng như mối quan hệ giữa sinh vật tự dưỡng và dị dưỡng sẽ dẫn tới hình thành một kiểu tổ chức xác định của thực vật quần, trong đó mỗi loài thực vật sẽ chiếm cứ vùng xác định, tạo ra những quần xã thực vật đặc trưng bởi thành phần loài và cấu trúc xác định, có mức độ nhất định về khả năng tự điều chỉnh.

Sự chọn lọc các loài có khả năng cùng sinh sống trong điều kiện môi trường có biến đổi (ngày đêm, mùa, năm, nhiều năm) cũng như trong tình trạng luôn bị tác động, hoặc có chu kỳ hoặc bất ngờ của các yếu tố sinh thái (trên phạm vi không lớn hoặc toàn vùng mà quần xã đó chiếm cứ) như biến động lớn về khí hậu, đám cháy, tác động của động vật, sự chết của các cá thể thực vật... sẽ đưa đến sự biến động lớn hơn của các mối quan hệ tương hỗ giữa các cá thể trong sinh quần lạc, từ đó hình thành các loài thích nghi mới.

Sự xuất hiện của con người trên trái đất đã làm tăng lên sự tác động vào sinh quyển. những quần xã thực vật sẽ bị tác động nhiều hơn và vì thế nhiều kiểu thảm thực vật mới sinh ra do hoạt động của con người. Nhiều kiểu tác động phá hoại của con người đã và đang xảy ra trong tự nhiên (như đất lửa, chăn thả)... Vì thế, trong quá trình diễn ra sự biến đổi, thảm thực vật sẽ biểu hiện tính thích ứng của các loài như trong kết quả của quá trình chọn lọc tự nhiên, để có thể tồn tại được chúng phải thích nghi nhất

định với tình trạng đó. Đồng thời những tác động của con người trên quần xã thực vật hay quần xã sinh vật nói chung, sẽ dẫn tới việc thiết lập lại các mối quan hệ qua lại giữa các cá thể với nhau và với môi trường mà xưa kia chưa có. Ngoài ra, trên những diện tích rất lớn thảm thực vật tự nhiên sau khi bị con người tàn phá sẽ tạo ra các quần xã cây trồng mới, vì vậy đã làm mất đi khả năng tự phục hồi mặc dù nó vẫn có thể còn ở mức độ nhất định những điều kiện cần thiết để phục hồi.



## **Chương 2**

### **MỐI QUAN HỆ QUA LẠI GIỮA CÁC LOÀI TRONG QUẦN XÃ**

Trong thành phần của bất kỳ quần xã nào đều tồn tại nhiều nhóm cơ thể sinh vật khác nhau. Để tồn tại và phát triển, chúng phải thiết lập các mối quan hệ qua lại bền vững. Có thể xem xét các mối quan hệ này dưới nhiều góc độ khác nhau. Trong phần này chúng tôi tập trung nghiên cứu:

1) Thực vật tự dưỡng được coi là hạt nhân của các mối quan hệ với các nhóm sinh vật khác trong quần xã, là trung tâm của hệ dinh dưỡng.

2) Các mối quan hệ tác động qua lại với nhau giữa các loại thực vật khi cùng mọc trong một quần xã.

#### **2.1. CÁC DẠNG CƠ BẢN CỦA MỐI QUAN HỆ GIỮA THỰC VẬT VỚI CÁC NHÓM SINH VẬT TRONG QUẦN XÃ**

Như ta đã biết, các nhóm sinh vật tạo thành quần xã gồm có thực vật, vi sinh vật nấm, động vật. Trong quá trình tồn tại giữa chúng đã nảy sinh nhiều mối quan hệ qua lại với nhau, trong số đó quan hệ dinh dưỡng là mối quan hệ quan trọng nhất. Trong mỗi quan hệ này, thực vật tự dưỡng là trung tâm tạo ra sự liên kết các mối quan hệ giữa các cơ thể sống. Trên cơ sở quan hệ với thực vật tự dưỡng người ta chia nó ra thành ba loại:

1. Quan hệ biểu hiện có hại với thực vật nhưng có lợi với các loại khác (ăn thực vật ký sinh trên thực vật).

2. Mối quan hệ đôi bên cùng có lợi (cho cả thực vật và các loại khác - cộng sinh).

3. Quan hệ biểu thị có lợi cho các nhóm sinh vật nhưng với thực vật không biểu hiện có hại.

Trong mỗi quan hệ giữa các nhóm sinh vật đều có mang đặc điểm của ba loại trên. Sau đây ta xem xét quan hệ của nhóm thực vật tự dưỡng với các nhóm sinh vật đó.

##### **2.1.1. Quan hệ giữa thực vật và nấm**

Nấm phân bố rộng rãi trong quần xã và có quan hệ với thực vật trong các dạng: ký sinh, cộng sinh, hội sinh, hoại sinh. Đặc biệt là các loại nấm hiển vi đạt số lượng rất lớn, ở một quần xã cũng có thể gặp nhiều nấm cỡ lớn. Nấm có thể phát triển tốt ở nơi đất hơi chua và trung tính. Độ ẩm và độ thoáng khí của đất đóng vai trò quan trọng với sự phát triển của nấm.

##### ***Quan hệ thực vật và nấm ký sinh***

Nấm ký sinh trên thực vật có thể gặp ở tất cả các cơ quan của thực vật. Thông thường không phải tất cả các loài thực vật trong quần xã đều bị nấm ký sinh, tỷ lệ nấm thay đổi theo loài cây, theo quần xã và theo tuổi của cây. Cây có tuổi trung bình có khả

năng chống chịu nấm cao nhất. Nấm ký sinh cũng làm tăng khả năng chịu đựng và chịu hạn của cây gỗ.

Nấm ký sinh ảnh hưởng đến hoạt động sống và năng suất của thực vật, làm giảm bề mặt quang hợp, nó tiết ra một số chất trong mô thực vật, ảnh hưởng đến khả năng sinh sản bằng hạt, giảm lượng hạt/ làm tăng khả năng chết của cây mầm và cây con. Nấm ký sinh trên thực vật còn ảnh hưởng đến quan hệ tương hỗ giữa động vật và thực vật. Một số thực vật bị nấm ký sinh trở nên độc với động vật.

### ***Mối quan hệ cộng sinh của thực vật với nấm***

Thông thường thì nấm bắt đầu xâm nhập vào bộ phận nào đó của thực vật đều giống như bọt ký sinh, sau đó trong quá trình phát triển, nó chuyển hoá dần và một số chuyển sang trạng thái cộng sinh, đồng thời hình thành rễ nấm. Rễ nấm cộng sinh là dạng phổ biến của mối quan hệ cộng sinh giữa những cơ thể tự dưỡng và di dưỡng. Rễ nấm cộng sinh của thực vật gặp ở tất cả các đại thực bì và các quần xã.

Thực vật có rễ nấm cộng sinh gặp ở tất cả các nhóm phân loại, nhiều nhất là loài tử bì tử và sau cùng là bào tử có mạch. Theo Xelivanóp (1974), rễ nấm cộng sinh trong lãnh thổ của Liên Xô (trước kia) tăng dần từ đại thảo nguyên rừng (41%) trên rừng điển hình (69%), và đặc biệt gặp nhiều ở đại á hàn đới (82%) và hàn đới (79%).

Rễ nấm cộng sinh cũng gặp nhiều ở thực vật nhiệt đới. Đa số cây trồng, họ hoà thảo, cây ăn quả, cây họ đậu... có rễ nấm.

Rễ nấm gặp ít hơn ở nơi có nhiệt độ thấp, rễ nấm phát triển được trong điều kiện đất có độ pa từ 3,8 đến 8,0 (Bôker 1961). Rễ nấm còn gặp trong rễ cây mọc trên đất giàu chất hữu cơ, nhưng lại nghèo các nguyên tố muối khoáng như phốt pho, nơ. Nói chung, trên đất phì nhiêu thường ít gặp hiện tượng rễ nấm cộng sinh.

Trong các dạng rễ nấm có ở thực vật thì dạng rễ nấm nội chiếm đa số, rễ nấm ngoại chiếm tỷ lệ không lớn, nhưng có tác dụng rất tốt với thực vật, nó đảm nhiệm chức phận lông hút, đi xa hơn vào trong đất so với lông hút. Ở một số loài thực vật có thể có cả hai loại trên, cũng có khi lúc đầu là rễ nấm nội, về già lại hình thành rễ nấm ngoại.

Nói chung, rễ nấm lấy các chất hữu cơ từ thực vật để sống và giúp cây lấy các loại muối khoáng có trong đất (đặc biệt là nơ và phốt pho). Ví dụ, ở rễ cây không có rễ nấm cộng sinh thì việc lấy ion  $PO_4^{3-}$  chỉ đạt được trong phạm vi 1,0 - 1,5 mm, nhưng khi có rễ nấm cộng sinh nó có thể lấy  $PO_4^{3-}$  ở khoảng cách xa từ 20 - 30 mm, thậm chí tới 80 mm (Rabônôp - 1983).

Ngoài ra còn loại rễ nấm đặc trưng cho họ đỗ quyên, cho họ lan. Với họ lan, rễ nấm giúp cho cây mầm phát triển được thành cây.

### ***Quan hệ của thực vật với nấm hoại sinh***

Nấm hoại sinh phân bố rộng rãi trong các quần xã. Nấm cùng với vi khuẩn và các

loại động vật không xương sống phân giải các phân chất của thực vật, động vật và các loại chất bài tiết khác, kết quả của quá trình đó đã tạo ra chất vô cơ cung cấp cho cây. Quá trình phân giải này đặc biệt quan trọng đối với các quần xã rừng, vì hàng năm loại hình này tạo ra lượng hữu cơ chết rất lớn. Nấm tham gia phân giải vách tế bào và nghìn, cùng với vi khuẩn tham gia vào quá trình amôn hoá và nitrit hoá.

Nấm đã tham gia làm tăng lượng đạm và tăng độ phì cho đất, đồng thời còn góp phần hình thành cấu tượng đất.

### **2.1.2. Quan hệ giữa thực vật và vi sinh vật**

Vi sinh vật có mặt trong các quần xã là vi khuẩn, xạ khuẩn, tảo lam (vi khuẩn lam). Trong nhóm này có loại có khả năng cố định đạm.

#### ***Quan hệ của thực vật với vi khuẩn***

Vi khuẩn trong các quần xã có dạng cộng sinh, hoại sinh và ký sinh. Trong đó nhóm có khả năng cố định đạm là quan trọng nhất, sau đó là nhóm có khả năng phân giải làm khoáng hoá các chất hữu cơ.

#### ***Quan hệ cộng sinh của vi khuẩn với thực vật:***

Quan hệ cộng sinh ở đây có ba dạng: quan hệ cộng sinh của cây họ đậu với vi khuẩn dạng nốt sần, cộng sinh cây không phải họ đậu với vi khuẩn cùng dạng nốt sần và cộng sinh giữa thực vật và vi khuẩn bằng nốt (u) trên lá.

*Những cây họ đậu:* Mỗi quan hệ cộng sinh của vi khuẩn với cây họ đậu đã được ứng dụng rộng rãi trong nghề trồng trọt, trên đồng cỏ và trong trồng rừng. Người ta thấy rằng, không phải tất cả cây họ đậu đều có nốt sần trên rễ, theo nghiên cứu của E.Allen, O.Allen (1961) thì trong số 1285 loài họ đậu đã nghiên cứu có 166 loài không có nốt sần cộng sinh của vi khuẩn (13,0%), trong đó cây thuộc phân họ vang chiếm 77,4% số loài không có, phân họ trinh nữ - 13%, phân họ đậu chỉ chiếm 7%.

Sự vắng mặt hay có mặt nốt sần ở loài nào đó là không ổn định, nó có thể thay đổi theo vùng, nơi mọc cụ thể, cũng như sự có mặt của nốt sần không phải lúc nào cũng có tác dụng tích cực trong cố định đạm. Thông thường, người ta thấy nốt sần nhỏ, màu trắng trên rễ có khả năng cố định đạm kém hơn nốt sần to màu đỏ trên rễ cái. Ngoài ra, nếu bị che bóng, bị khô thì khả năng cố định đạm cũng giảm so với nơi nhiều ánh sáng, đất đủ ẩm và thoáng khí.

Trong quá trình chọn lọc tự nhiên và trong tiến hoá, rất nhiều chủng loại nốt sần có quan hệ cộng sinh trên những loài cây họ đậu xác định. Người ta cũng đã biết vận dụng nó trong trồng trọt để tạo ra các chủng thích hợp cho từng loại cây, đó là phân vi sinh.

Vi khuẩn nốt sần, trong quá trình cố định đạm đã sử dụng năng lượng rất ít so với vi khuẩn cố định đạm ngoài môi trường đất. Để tạo ra 1g đạm thì vi khuẩn nốt sần cần 3 - 4g hidrát cacbon, trong khi đó vi khuẩn tự do cần 50 - 100g hay hơn. Sở dĩ như vậy

là vì vi khuẩn tự do cố định đạm ngay trong quá trình tăng trưởng cơ thể của chúng, vì thế nó sử dụng năng lượng lớn hơn (Rabótnóp 1983).

Lượng đạm được vi khuẩn nốt sần cố định trong các quần xã tự nhiên cũng như cây trồng rất khác nhau, có thể dao động từ 30 - 550 kg/ha trong một năm. Ở một số đồng cỏ Tân Tây Lan (Newzealand) đạt trị số cao nhất là 450 - 550 kg/ha/năm, với cây cỏ ba lá (*Trifolium*), còn cây hoà thảo lẫn cây họ đậu thì dao động từ 85 - 340 kg/ha/năm. Ngoài thành phần cây thì điều kiện tự nhiên cũng có ảnh hưởng rất tích cực tới khả năng cố định đạm của vi khuẩn, tối ưu là khí hậu mát quanh năm, độ ẩm vừa phải, đất có độ thoáng khí tốt.

#### *Quan hệ của thực vật với vi khuẩn cố định đạm tự do:*

Vi khuẩn cố định đạm sống tự do sử dụng năng lượng cho hoạt động sống của mình và để cố định đạm từ rúm tự do trong khí quyển bởi các chất do hệ rễ thải ra hoặc là các chất hữu cơ trong đất. Người ta thấy trong hệ rễ cây thảo và cây gỗ, kể cả những cây lá kim đều có vi khuẩn cố định đạm. Khả năng có được về chủng loại và số lượng vi sinh vật cố định đạm thay đổi theo từng loài ngay trong một quần xã.

Tỷ lệ C: N (cacbon: nhơ hữu cơ) và hàm lượng các chất khoáng trong đất có quan hệ lớn đến khả năng cố định đạm của vi sinh vật. Khả năng cố định đạm cao ở những nơi mà các chất hữu cơ trong đất hoặc chất bài tiết có tỷ lệ C: N cao. Vi sinh vật hoại sinh có khả năng cố định đạm cũng có nhiều loại, trong đó có vi khuẩn cố định đạm có khả năng cố định đạm không lớn, nó tạo ra khoảng 5 - 10 kg đạm/ha.

Người ta cũng quan sát thấy hiện tượng vi sinh vật cố định đạm trên lá, phổ biến hơn ở thực vật rừng nhiệt đới. Sau này người ta còn thấy nốt sần tủa lá của một số cây cỏ và cả cây gỗ vùng ôn đới. Nốt sần cố định đạm trên lá có thể đạt năng suất từ 0,6 - 10 kg đạm/ha/năm, ví dụ các loài thuộc họ cà phê (*Rubiaceae*) và họ dâu tằm (*Moraceae*).

#### *- Quan hệ của thực vật với vi khuẩn hoại sinh:*

Nói chung, vi khuẩn hoại sinh trong đất chiếm số lượng loài và cá thể lớn nhất.

Vai trò của nó là cùng nấm và động vật nhỏ phân giải xác động, thực vật và các chất bài tiết của động vật, cuối cùng tạo ra các yếu tố dinh dưỡng mới cho cây. Vi khuẩn đóng vai trò quan trọng hơn nấm trong việc cung cấp cho cây các chất có đạm, nó không chỉ cung cấp cho cây đạm amôn mà còn cả nitrat nữa. Trong thiên nhiên chúng ta cũng biết có loại vi khuẩn phản nitrat hoá, hoạt động của nhóm này làm một phần nitrat biến thành dạng khí vô cơ ( $N_2$ , NO,  $N_2O$ ).

#### *Quan hệ cộng sinh của thực vật với xạ khuẩn cố định đạm*

Xạ khuẩn cố định đạm có khả năng tạo quan hệ cộng sinh với thực vật có mạch và hình thành nốt sần trên rễ cây. Hiện nay, người ta đã biết khoảng 150 loài thực vật cộng sinh với xạ khuẩn, người ta cho rằng có thể còn nhiều hơn số này. Những loài

thuộc nhóm này gặp ở mọi nơi, từ cận bắc cực tới vùng nhiệt đới Nhiều loài có khả năng mọc ở trên các loại đất cát, vách đá, trên đất mới khai phá (đất nghèo, khô). Một số loài có khả năng mọc trên nơi có nhiệt độ thấp, đất chua hơi lầy, nói chung vùng nghèo kiệt so với nơi họ đậu mọc.

Về số lượng loài, nhóm này ít hơn nhóm cộng sinh với họ đậu, nhưng về khối lượng nốt sần có lẽ không ít hơn nhóm cộng sinh với họ đậu. Điều kiện để xạ khuẩn cố định đạm hoạt động tốt cũng tương tự như vi khuẩn cố định đạm, trong đó chế độ chiếu sáng là hết sức quan trọng, bởi vì cố định đạm được nhiều hay ít phụ thuộc vào vật chất cung cấp cho nốt sần, vật chất này là sản phẩm của quá trình quang hợp. Vì vậy, mọi sự làm giảm cường độ chiếu sáng, thời gian chiếu sáng đều làm giảm khả năng cố định đạm của xạ khuẩn. Việc tăng cường bón đạm vào đất cũng làm giảm khả năng cố định đạm của nó.

Khả năng cố định đạm của xạ khuẩn cũng thay đổi theo độ tuổi của cây, lúc đầu tăng lên, sau đó lại giảm. Khả năng cố định đạm cũng thay đổi tùy theo giống cây. Ví dụ, vùng ôn đới cây *Myrica gale* là 10kg/ha trong 1 năm, *Alnus crispa* là 60 - 70, *Casuarina angus-tifolia* cũng tương tự, ở *Alnus rugosa* là 85 - 160, ở *Alnus crispa* và *A. gleotinoso* đạt tới 210 - 225kg/ha/năm. Người ta thấy những cây được cung cấp đạm bằng con đường này không những mọc nhanh mà còn kéo dài thời kỳ sinh dưỡng, cây ra lá nhanh hơn, rụng lá muộn hơn.

- *Quan hệ cộng sinh của vi khuẩn tạo thành nốt sần trên rễ của các cây không phải họ đậu:*

Từ năm 1883 Lawes, Gilbert, Masters đã nói đến hiện tượng nốt sần trên rễ một số cây cỏ trong đồng cỏ của Anh. Sau này, đến năm 1938 một số nhà nghiên cứu ở Nga đã xác định đó là nốt sần vi khuẩn, nó có khả năng cố định đạm. Người ta cũng đã phát hiện vi khuẩn cộng sinh trên nhiều loài cỏ và cây thảo khác, tuy nhiên khả năng cố định đạm của bọn này không lớn.

- *Quan hệ cộng sinh thực vật với vi khuẩn tạo thành những u trên lá:*

Trên lá một số cây của vùng nhiệt đới và á nhiệt đới có những u nhỏ, trong mỗi u nhỏ đó người ta thấy có từ 100 - 200 vi khuẩn (Bond, 1967), đó là những vi khuẩn cộng sinh có khả năng cố định đạm từ khí quyển. Người ta đã xác định hiện tượng cộng sinh này cũng có tác dụng tốt cho thực vật, thường gặp ở các họ Rubiaceae, Myrsinaceae, Dioscoreaceae.

### ***Quan hệ của thực vật với tảo lam***

Rất nhiều loài tảo lam có khả năng cố định đạm, chính vì vậy nó xác lập được mối quan hệ cộng sinh với các cơ thể khác. Ví dụ, quan hệ cộng sinh của *Anabaena azollae* với bèo hoa dâu *Azolla*. Thể cộng sinh này có khả năng cố định đạm, tảo cộng sinh nằm trong lá trôi trên mặt nước, bèo sẽ nhận được đạm từ tảo và có thể cả một số chất sinh trưởng. Ở Việt Nam, bèo được sử dụng làm phân xanh và khả năng cố định đạm

của nó là 40 - 80 kg/ha/năm, làm tăng năng suất lúa lên từ 14 - 40%.

Quan hệ cộng sinh tảo lam đầu tiên ở dương xỉ, sau đó sang khoảng từ cùng loài *Anabaena* và *Nostoc*, nó tạo thành nốt sần trên rễ. Ngày nay người ta cũng đã tìm thấy tảo lam cộng sinh với thực vật bí tử cũng cố định đạm từ khí quyển, hiện tượng này sinh ra trong quá trình tiến hoá của nó.

Những năm gần đây người ta đã nhận thấy tảo lam cộng sinh với rêu thủy đài (*Sphagnum*), khả năng cố định đạm loại này không lớn, từ 5 - 9 kg/ha/năm ( *Triurin* - 1956).

Tảo lam còn quan hệ cộng sinh với nấm tạo thành địa y. loại địa y này không nhiều, chiếm khoảng 8% số địa y (*Millbank* – 1974). Có thể cả tảo lam và tảo lục cùng cộng sinh với nấm tạo địa y. Khả năng cố định đạm của địa y thay đổi từ 01 - 10 kg/ha/năm, nó phụ thuộc vào loại địa y và điều kiện môi trường.

### **2.1.3. Quan hệ giữa thực vật tự dưỡng với thực vật có mạch khác**

Thực vật có mạch tự dưỡng trong các mối quan hệ của cộng đồng với các loại thực vật có hoa sống ký sinh, bì sinh.

#### ***Thực vật có hoa sống ký sinh***

Trong số thực vật có hoa sống ký sinh thì phần nhiều là bán ký sinh, chúng nhiều gấp 4 lần bọn ký sinh. Người ta đã ở 1904 loài bán ký sinh thuộc 83 chi và 8 họ. Nhiều nhất là họ tầm gửi (*Loranthaceae*) gần 1000 loài, họ hoa mõm chó (*Scrophulariaceae*) gần 500 loài, họ đàn hương (*Santalaceae*) gần 400 loài (*Ozenda* - 1968). Những loài bán ký sinh này có thể là cây thảo hay gỗ, nhóm cây gỗ ký sinh trên cây gỗ.

Trong số các loài cây thảo bán ký sinh, nhiều hơn cả là họ hoa mõm chó (*Scrophulariaceae*), các loài bán ký sinh họ hoa mõm chó gặp nhiều ở đồng cỏ, loại hình cây bụi, rừng cũng có, nó ký sinh chủ yếu trên cây thảo, một số ít trên cây gỗ.

Thực vật bán ký sinh nói chung có khả năng quang hợp, nhưng lấy nước, muối khoáng từ cây chủ, hệ rễ của nó phát triển rất yếu. Do ký sinh nên năng suất của cây chủ có thể bị giảm, một số đồng cỏ giảm từ 20 - 25% năng suất vì có thực vật ký sinh, nhiều trường hợp chúng đã sử dụng cả chất dinh dưỡng tạo thành do quang hợp.

Thực vật ký sinh hoàn toàn có 518 loài thuộc 52 chi, 9 họ. Chúng có thể ký sinh trên rễ, thân, trên cả cây thảo và thông thường không làm chết hàng loạt cây chủ, mặc dù có một số trường hợp có thể làm chết.

#### ***Bì sinh***

Bì sinh là những cơ thể sống trên thực vật khác hay trên những mô bên ngoài đã chết của nó, nhưng không hút nước và chất dinh dưỡng của cơ thể đó. Như vậy, bì sinh có quan hệ với cây chủ dưới dạng giá thể. Quan hệ dinh dưỡng giữa bì sinh và cây chủ

có biểu hiện ở sự đòi hỏi nước, vật chất và năng lượng ở phần mô chết của cây chủ. Bì sinh nếu không liên kết với vi khuẩn và nấm để tạo thành tập thể tự dưỡng thì sẽ quan hệ với nhóm di dưỡng trong cấu trúc này. Bì sinh sinh ra từ thực vật sống trên mặt đất, do sự chọn lọc trong cuộc đấu tranh giữa các loài, nó có khả năng trốn tránh các loài khác bằng cách chuyển sang tồn tại tách rời giá thể đất và trở thành bì sinh.-Đồng thời là quá trình tiến hoá của bì sinh và cây chủ, dẫn đến sự thích ứng với nhau, đáp ứng khả năng cùng tồn tại.

Thực vật bì sinh có thể là thực vật có hoa, dương xỉ, rêu, địa y và tảo. Bì sinh có mạch chủ yếu phân bố ở vùng ẩm và ẩm như vùng nhiệt đới và á nhiệt đới. Đặc biệt vùng nhiệt đới có nhiều bì sinh thuộc thực vật có mạch, rêu, địa y, tảo; chỉ gặp bì sinh trên cây gỗ hay cây bụi, không gặp trên đất. Vùng ôn đới không có loài thực vật có hoa và dương xỉ bì sinh, thường gặp bì sinh thuộc địa y, rêu và tảo

Bì sinh trên cây gỗ, cây bụi thường có là loại bì sinh bám trên vỏ (phần còn sống) và bì sinh trên những giao điểm có khả năng giữ mùn (bì sinh dạng ổ), loại bì sinh dạng ổ đặc trưng cho vùng nhiệt đới, tại đó có thể có nhiều loại động vật nhỏ, côn trùng sống rồi tạo ra chất khoáng. Bì sinh thuộc thực vật có mạch gặp nhiều ở vùng nhiệt đới và á nhiệt đới, nó tham gia tạo thành lớp phủ thực vật. Thường gặp ở đây các loài thuộc các họ: Araceae, Bromchaceae, Orchidaceae, Asclepiadaceae.. và rất nhiều loài dương xỉ. Hơn nữa ở đây có một số cây bụi bì sinh thuộc các họ Ericaceae, Melastomataceae.

Bì sinh thuộc thực vật có mạch rất đa dạng về dạng sống và đặc điểm hình thái, trong số đó có nhiều loài có rễ nấm, nhiều loài ăn côn trùng, có loài có vi khuẩn cộng sinh cố định đạm ở trong phần quang hợp. Những bì sinh mọc trên phần mục này có mùn thì hệ rễ phát triển bình thường, còn các loại khác thường rễ, thân, lá có sự thay đổi để thích hợp môi trường sống.

Đặc tính sinh thái của bì sinh được xác định bởi mức độ ngặt nghèo về chế độ cung cấp nước và các chất dinh dưỡng. Ví dụ, bì sinh trên cây rừng, nếu là ở trên tán lá (cành) khác với ở phần gốc thì mọi chế độ nước, ánh sáng, muối khoáng và cả chế độ khí sẽ khác, để tồn tại cây bì sinh phải thích ứng được, vì thế nó có các đặc tính sinh thái khác nhau.

Đặc biệt, chế độ lấy nước của bì sinh khá đặc biệt, một số có hiện tượng lá mọc sát lại tạo nơi chứa nước ở gốc, một số khác rễ có cấu tạo đặc biệt có thể lấy được nước dạng hơi trong không khí, hoặc có khả năng giữ nước trong mô... nói chung nó dùng nước rất hạn chế.

Nhìn chung thực vật bì sinh có áp suất dịch cơ thể rất cao, có loại địa y lên tới 1000 at, ở rêu đạt 20 - 90 at, điều đó giúp chúng lấy được nước trong không khí vỏ cây áp lực này thường tăng lên vào thời kỳ khô hay vào mùa đông.

Địa y bì sinh mọc rất chậm, khả năng quang hợp cũng rất kém, hô hấp lại mạnh,

đời sống của chúng có loại kéo dài tới 100 năm hay hơn.

Quan hệ giữa bì sinh và cây chủ là quan hệ hội sinh, ở đây một bên là nhờ làm giá thể để sống (với bì sinh) còn bên kia cây chủ không lợi gì nhưng cũng không mất gì. Tuy nhiên, quan hệ này cũng để lại những ảnh hưởng về sau, trong một số trường hợp nó gây hại ít nhiều cho cây chủ. Người ta thấy một số bì sinh có hiện tượng cộng sinh với nấm hay vi khuẩn, chúng sử dụng chất dinh dưỡng cây chủ trong quá trình hoạt động sống.

Người ta cũng thấy nhiều địa y gây khó khăn cho cây chủ trong quá trình quang hợp như khả năng nhận ánh sáng bị giảm, gây khó khăn trao đổi nước, khí Bì sinh quá nhiều trên lá, cành, thân làm thay đổi cả nhiệt độ, độ ẩm trên bề mặt cây chủ, cũng ảnh hưởng đến quá trình quang hợp, gây bệnh cho cây chủ, đồng thời làm giảm độ chiếu sáng ở các tầng dưới của rừng.

### ***Dây leo***

Dây leo là những thực vật có thân yếu, cần phải dựa vào cây hay vật gì đó để mọc lên cao. Dây leo vẫn có rễ mọc từ đất, sau đó dựa vào cây gỗ, bụi và cả thảm cỏ để mọc lên. Dây leo xét về mặt quan hệ có thể coi như thành viên của nhóm thực vật trong cấu trúc các yếu tố tạo thành quần xã, ngược lại có thể coi như nhóm cạnh tranh ác liệt với cây chủ mà nó leo. Thuộc vào dây leo có các loại cây gỗ cây thảo thuộc các nhóm dương xỉ, *Selaginella*, hạt trần, thực vật có hoa. Cũng có dây leo có vi khuẩn cộng sinh, cũng có loại ăn côn trùng và cũng có hoại sinh Dây leo được hình thành từ thực vật sống trên đất bình thường. Trong quá trình thích ứng dần với việc leo nhờ cây khác, nó giảm được chi phí để tạo mô nâng đỡ, giảm chi năng lượng mà vẫn đạt được độ cao cần thiết. Dần dần hình thành các hình thức bám leo thích ứng (căn cứ vào cách leo mà người ta chia nó ra thành 4 - 5 nhóm). Dây leo giai đoạn còn non đứng thẳng, sau đó tìm giá thể để leo, từ đó mọc rất nhanh.

Trong rừng nhiệt đới có rất nhiều dây leo, có tới 2000 loài, phân thành 2 nhóm sinh thái. Dây leo cỡ lớn - dây leo gỗ đạt độ cao của tầng trên. Dây leo nhỏ là dây leo thân thảo và thường chịu bóng. Trong điều kiện thiếu ánh sáng, dây leo không có hay ít lá ở phần gốc, lá chỉ có ít trên ngọn, nếu đầy đủ ánh sáng dây leo sẽ nhiều lá từ gốc đến ngọn.

Chế độ nhiệt đóng vai trò quan trọng trong việc hình thành dây leo gỗ sống nhiều năm. Vùng ôn đới dây leo gặp nhiều hơn ở các quần xã thông. nơi đất còn giàu đạm, đặc biệt là dạng nitrat. Dây leo thân thảo gặp nhiều ở các đồng cỏ, đa phần là họ đậu, những thực vật tự thoả mãn được đạm. Dây leo rất ít hay vắng mặt trong các quần xã có điều kiện khí hậu khắc nghiệt (đầm lầy, hoang mạc), trong thảo nguyên và rừng ôn đới.

Trong rừng nhiệt đới, dây leo tham gia vào tạo cấu trúc quần xã. Quan hệ giữa dây leo và cây chủ có thể coi như là quan hệ hội sinh, trong quan hệ này dây leo có lợi, cây



chủ không có hại, tuy nhiên, ảnh hưởng của nó đến cây chủ tương tự như đã nói ở phần bì sinh. Ngoài ra, một số dây leo gây hại cho cây chủ như làm cho cây chủ chết do bị che bóng, do bóp cổ (dây leo bóp cổ)...

#### **2.1.4. Quan hệ giữa động vật và thực vật**

Động vật có mặt trong bất cứ quần xã nào, là thành phần quan trọng tạo thành quần xã/ đạt tới hàng trăm loài trong một quần xã. Người ta chia chúng thành 3 nhóm cơ bản: 2 nhóm sinh vật hỗn dưỡng - ăn thực vật và ký sinh thực vật, ăn động vật và ký sinh động vật; nhóm hoại sinh. Ngoài ra còn gặp thêm một nhóm nữa là động vật sống cộng sinh, đó là động vật bậc thấp, sống trong đường tiêu hoá của nhóm ăn thực vật. Tất cả động vật trực tiếp hay gián tiếp đều phụ thuộc vào thực vật, thông qua các cơ thể khác nó nhận được năng lượng và các chất cần thiết cho chúng. Cũng như vậy động vật đã tác động đến thực vật một cách trực tiếp hay gián tiếp. Gián tiếp sẽ làm thay đổi môi trường đồng thời tác động đến những mối quan hệ giữa các loài thực vật trong quần xã.

Thông thường trong quần xã số loài động vật nhiều hơn số loài của thực vật. Mỗi quần xã được đặc trưng bởi số loài và số lượng cá thể động vật xác định, vùng các đặc điểm tác động trên thực vật của nó. Hoạt động của con người có ảnh hưởng lớn đến tác động của động vật trên thực vật, con người có thể làm ảnh hưởng đến điều kiện sống của từng loài động vật khác nhau, có thể có lợi cho bọn này và có hại cho bọn khác. Con người cũng tác động trực tiếp lên động vật - săn bắt làm thịt, nếu làm giảm động vật ăn thịt thì ngược lại có thể làm tăng số lượng động vật ăn thực vật.

Động vật tác động đến thực vật bằng nhiều con đường: Con đường trực tiếp đó là ăn, ký sinh, làm tổ và tác động cơ học khác, ăn thực vật là yếu tố hết sức quan trọng trong tổ chức quần xã, cơ quan nào của thực vật sẽ bị động vật ăn, ăn phần sống hay phần đã chết - liên quan đến vấn đề này người ta chia ra động vật ăn thực vật hay hoại sinh. Thực vật trong mối quan hệ này như là con mồi và động vật ăn nó như kẻ bắt mồi. Song thực vật không có khả năng lẩn trốn, vì vậy trong quá trình tiến hoá nó có những hình thức thích nghi, đó là khả năng sống được và bảo tồn nòi giống trong điều kiện động vật vẫn ăn, nhiều thực vật đã lợi dụng động vật để truyền phấn, phát tán quả và hạt, thậm chí nhiều loài đã thích nghi tới mức chỉ trong điều kiện phải qua hệ thống tiêu hoá động vật mới nảy mầm tốt. Cũng có loại thích nghi bằng cách hình thành cơ quan bảo vệ hoặc tạo ra chất độc đối với động vật.

Ngoài ra cũng có nhiều thực vật ăn thịt, có khoảng 367 loài thực vật ăn thịt, thuộc 5 họ, đó là Utriculariaceae có 195 loài, Droseraceae 97 loài...

Có nhiều loài thực vật ăn côn trùng nhưng vẫn có khả năng quang hợp, chúng dùng động vật, cụ thể là côn trùng làm nguồn cung cấp các loại muối khoáng, trước tiên là đạm. Thực vật ăn côn trùng sinh ra là do quá trình thích nghi của thực vật với điều kiện mọc nơi rất nghèo các yếu tố dinh dưỡng khoáng, đặc biệt là đạm. Vì vậy, thực

vật ăn côn trùng thường gặp ở các quần xã vùng đầm lầy và nơi đất chua, nghèo dinh dưỡng, vai trò của nó trong quần xã là không lớn.

Động vật ký sinh trên thực vật bao gồm cả động vật ký sinh trong cơ thể thực vật, chúng không chỉ nhận năng lượng vật chất từ cây chủ mà còn bài tiết ra các sản phẩm tiêu thụ trong cơ thể thực vật.

Quan hệ có phần hẹp hơn giữa động vật và thực vật là sự làm tổ trên cây của động vật, sử dụng các hốc cây và sử dụng thực vật làm nơi nghỉ. Đó cũng là biểu hiện mối quan hệ hội sinh trong cấu trúc của quần xã.

Ý nghĩa lớn nhất của tác động qua lại giữa động, thực vật là cải tạo môi trường. Thực vật khi tạo ra quần xã thì đồng thời cũng tạo ra các điều kiện vi khí hậu, thổ nhưỡng cùng điều kiện sống cho động vật. Ngược lại, động vật cũng ảnh hưởng rất mạnh đến môi trường, có khi nó làm thay đổi môi trường sống của thực vật. Rõ ràng động vật đã tham gia vào việc hình thành quan hệ tương hỗ của các loài trong quần xã. Thông qua truyền phấn, quả, hạt..., động vật đã tham gia vào quá trình phân bố lại năng lượng và các nguyên tố khoáng.

#### ***\* Ảnh hưởng của động vật ăn thực vật***

Trong số những động vật ăn thực vật có loài ăn cỏ, có loài ăn cây gỗ và cũng có loài ăn địa y, song rất ít loài động vật ăn rêu. Có một số ít loại động vật ăn 1 năm. Đối với nhóm thực vật có mạch, động vật ăn phần cơ quan sinh sản (như 1 hoa, quả, hạt), hoặc ăn cơ quan dinh dưỡng (phần trên hay phần dưới đám có 1 loại chỉ ăn vỏ cây gỗ. Một số động vật chỉ ăn những loài thực vật nhất định, cũng 1 có loại ăn nhiều loài và nhiều phần khác nhau.

#### ***- Động vật ăn cơ quan sinh dưỡng:***

Những động vật ăn lá, rễ, ảnh hưởng lớn đến diện tích quang hợp và diện tích hút nước cùng muối khoáng của thực vật, do đó có thể dẫn đến hiện tượng chết từng cơ quan hay chết cả cá thể. Như chúng ta đã biết, động vật ăn thực vật trong một quần xã luôn luôn ăn chọn, do đó một số loài thực vật bị giảm sút năng suất rất nhanh, một số loài khác vì thế mà phát triển tốt hơn. Vậy là tổng năng suất quần xã hầu như không thay đổi, nhưng quan hệ trọng lượng của các loài có biến đổi.

Đôi khi việc ăn thực vật lại gây kích thích sinh sản sinh dưỡng của thực vật, ví dụ có một số loài cỏ do dẫm đạp của gia súc mà bị tách đoạn và tạo ra nhiều cơ thể mới từ các đoạn đó. Ngoài ra việc ăn thực vật còn có tác dụng kích thích gián tiếp đến một số nhóm thực vật, ví dụ việc ăn lá một số loài đã làm giảm khả năng tiếp nhận ánh sáng (đặc biệt là tầng trên), do đó làm tăng khả năng tiếp nhận ánh sáng của các tầng dưới, qua đó làm tăng năng suất của các tầng này.

#### ***- Động vật ăn cơ quan sinh sản của thực vật:***

Cơ quan sinh sản của thực vật là thức ăn của nhiều loại động vật, trong đó có động

vật có vú, chim và động vật không xương sống. Động vật móng guốc ăn toàn bộ phần hoa, côn trùng ăn một phần của hoa, một số động vật khác ăn quả, hạt. Động vật ăn từng phần của hoa, quả và hạt non có thể làm giảm năng suất hạt. Cũng có khi động vật ăn từng phần này làm tăng ít nhiều năng suất quả hay hạt, vì số lượng không lớn của động vật sẽ ăn một lượng cũng không lớn, do đó những hoa khác lại được kích thích, được thụ phấn tốt hơn, tập trung chất dinh dưỡng đáp ứng sự phát triển của nó, làm tăng ít nhiều năng suất.

### ***\* Ảnh hưởng đến sự thụ phấn***

Những động vật thụ phấn cho thực vật cũng có thể coi là ăn thực vật (ăn mật, hạt phấn...). Chúng ta biết rằng, có nhiều động vật, đặc biệt là côn trùng đã tác động đến sự xuất hiện và hình thành của thực vật hạt kín. Sau này, sự tiến hoá của nhiều loài thực vật hạt kín đã đi lên cùng với một số loài động vật, đó là thụ phấn. Thụ phấn nhờ gió ở thực vật hạt kín theo Takhtaian, xuất hiện muộn hơn. Trong quá trình đó hình thành mối quan hệ thích ứng của một số loài động vật với một số loài thực vật xác định.

Đối với thực vật thụ phấn nhờ động vật, đó là sự hình thành mối quan hệ giữa thực vật và vật truyền phấn, nó có ý nghĩa rất lớn, vì năng suất hạt phụ thuộc vào sự thụ phấn của hoa và khả năng nảy mầm sau này cũng phụ thuộc vào đó, đặc biệt quan trọng đối với những cây chuyên cho hạt, năng suất hạt vì thế phụ thuộc vào số loài thụ phấn, số lượng con và khả năng hoạt động chúng trong thời kỳ hoa nở.

Thực vật có hoa thụ phấn nhờ côn trùng phân bố rất rộng rãi, đặc biệt là các loài có hoa lưỡng tính. Những loài thụ phấn nhờ côn trùng thường gặp nhiều ở bọn hai lá mầm. Ví dụ, ở Tiệp nghiên cứu một số giống thụ phấn nhờ côn trùng thì thấy có 87% số loài hai lá mầm thụ phấn nhờ côn trùng, còn một lá mầm có 58,8%. Nếu tính tổng số loài thực vật có hoa thì có 74,3% thụ phấn nhờ côn trùng (Daumann 1972). Theo những số liệu của Tiệp thì côn trùng cánh màng chiếm 39% côn trùng thụ phấn, bọn hai cánh chiếm 28,5%, bướm chiếm 15%, và cánh cứng chiếm 15,5%, các côn trùng còn lại đóng vai trò không lớn/ chiếm khoảng 2%.

### ***\* Sự phát tán mầm thực vật bằng động vật***

Nhiều loài động vật tham gia vào phát tán các mầm thực vật, bào tử của nấm, rêu được mang đi nhờ côn trùng. Nhiều động vật đất có khả năng đưa hạt từ trên mặt đất vào sâu trong đất. Ngoài ra, các loại giun cũng tham gia vào xáo trộn hạt, mang hạt trong phân động vật đi vào trong đất và xáo trộn nó. Kiến, chim, động vật có vú cũng tham gia vào phát tán hạt và quả.

Trong quá trình tiến hoá của các loài động vật và thực vật đã hình thành 3 kiểu thích nghi tạo điều kiện phát tán quả và hạt của động vật bằng thực vật: Phát tán nhờ động vật - động vật ăn quả, hạt và phân bố chúng ngẫu nhiên không qua đường tiêu hoá, thường gặp là kiến. Phát tán nội động vật - động vật mang hạt đi, ít khi là quả qua

con đường tiêu hoá của động vật rồi mới thải ra ngoài công với phân. Phát tán ngoại động vật - động vật mang hạt đi một cách bị động. chúng không ăn mà hạt dính hay bám trên cơ thể động vật rồi từ đó phát tán đi nơi khác.

#### ***\* Tác động cơ giới của động vật trên thực vật***

Động vật khi ăn thực vật, cũng như khi nó chuyển tải trên bề mặt và trong đất đã mang đến cho thực vật tác động cơ học, đôi khi cả trên thân gỗ (voi, gấu), đặc biệt là trên cỏ khi chăn thả gia súc. Động vật không xương sống trong đất cũng tác động mạnh đến phần dưới đất. Ngoài ra, động vật trong quá trình hoạt động sống còn tác động lên môi trường, qua đó làm thay đổi điều kiện mọc của thực vật. Tuy nhiên, động vật cũng có tác dụng có lợi đến thực vật như xáo trộn đất tạo các chất bài tiết, đầm đạp của động vật trên lớp phủ.

#### ***\* Vai trò của động vật không xương sống trong quá trình phân giải và khoáng hoá thực vật***

Có số lượng rất lớn các loài động vật không xương sống sống ở trong đất: giun tròn, giun đất, ve, các loại côn trùng và nhiều loài ấu trùng khác. Sinh khối bọn này ở trong đất vượt rất xa sinh khối của chúng ở trong phần trên mặt đất của các quần xã, ví dụ trong rừng lá rộng Châu Âu nó gấp 120 lần. Còn số lượng trong 1m<sup>2</sup> thì phải tính tới hàng triệu. Thông thường, bọn này có nhiều trong các loại hình rừng, vì ở đó điều kiện là tối ưu hơn cả. Trong tầng mùn hoá, sinh vật hoại dưỡng chiếm tới 80 - 90%, chúng ăn phân và phần chết của động, thực vật, rồi phân giải và khoáng hoá trực tiếp hay gián tiếp. đồng thời kích thích vi khuẩn và nấm tăng cường hoạt động hoại dưỡng. Khi hoạt động trong đất, động vật không xương sống cỡ lớn như giun đất tạo thành các đường đi, làm đất bị xáo trộn. tăng độ thấm nước, thoáng khí, phân của chúng để lại trong đất tạo cho đất có độ phì lớn hơn.

Người ta thấy trong quá trình phân huỷ thức ăn trong ống tiêu hoá của động vật không xương sống có một số trường hợp có hiện tượng vi sinh vật cộng sinh. Vì sinh vật làm tăng khả năng phân giải chất hữu cơ và tổng hợp các chất sinh trưởng có nhiều vitamin. Những chất này với động vật có tác động tốt trong ruột của nó cũng như trong phân, nó đẩy nhanh quá trình chuyển hoá mạnh mẽ, hình thành mùn và cố định đạm.

Giun đất đóng vai trò rất quan trọng trong nhóm hoại dưỡng của tầng tạo mùn và tạo điều kiện thuận lợi cho thực vật phát triển. Chúng phân bố rộng rãi trong các loại hình và các đới khí hậu, nhưng nhiều nhất vẫn là nơi đủ ẩm và ấm. Thông thường trong đất, khối lượng giun đất lớn hơn nhiều lần động vật không xương sống khác.

#### ***\* Quan hệ của động vật trong bảo vệ thực vật***

Thuộc vào nhóm quan hệ này giữa động vật và thực vật là sự truyền bởi động vật các bệnh nấm, vi khuẩn, vi rút và sự ngăn cản chúng trong các mô của thực vật, sự bảo vệ loài thực vật này nhờ loài động vật nào đó khỏi sự ăn hại của loài khác

Động vật ăn thịt và động vật ký sinh có thể làm giảm số lượng của bọn ăn thực vật, nhờ đó nó có tác dụng có lợi cho thực vật. Thực tế cũng có một số loài kiến có quan hệ như vậy với thực vật. Ví dụ: ở Mỹ người ta thấy loài keo (*Acacia cornigera*) mọc ở vùng Trung Mỹ và loài kiến *Pseudomyrmex ferruginea* sống trên những cái gai của cây này, nó ăn mật hoa và nhũ. Phần nhũ nằm trên lá và diệt côn trùng ăn lá cây. Nếu vắng mặt loài kiến này, lá của cây keo (*Acacia*) sẽ bị côn trùng ăn hại và có thể làm cây chết. Khả năng bảo vệ đó đã được hình thành trong quá trình tiến hoá của mối quan hệ qua lại giữa 2 loài (Janzen - 1967). Ở Việt Nam có ong mắt đỏ có khả năng tương tự.

**\* Ý nghĩa của sự tác động của động vật trên thực vật đối với tổ chức của quần xã**

Tất cả các khía cạnh của mối quan hệ giữa động vật và thực vật đều có vai trò trong tổ chức quần xã. Đặc biệt quan trọng là những động vật ăn các cơ quan của thực vật và làm thay đổi các điều kiện sống của nó. Rõ ràng là bằng hoạt động sống của động vật sẽ dẫn đến sự giảm sút độ khép tán của thảm thực vật ở từng phần hay toàn bộ quần xã. Tại vùng đó, hiện tượng cạnh tranh giữa các loài giảm đi, xuất hiện các mầm sống mới và phát triển lên cao thành thể khảm và quần xã có sự thay đổi cấu trúc.

Số lượng động vật cũng ảnh hưởng rất lớn đến thực vật, đặc biệt khi mà động vật đạt số lượng cực lớn trong một số năm nào đó, nó sẽ phá vỡ cấu trúc của quần xã. Sau đó là sự giảm bớt số lượng của động vật vì thiếu thức ăn, vì động vật ăn thịt hay ký sinh tăng. Số lượng sẽ giảm đi và thảm thực vật được phục hồi dần.

Tình trạng tự cân bằng như trên có thể bị con người phá hoại, con người có thể tác động đến số lượng của động vật ăn thịt và ăn thực vật, cũng có thể đem vào những loài động vật và thực vật mới. Các điều kiện tự nhiên cũng có thể bị con người tác động bằng nhiều con đường (loại trừ trường hợp phá hoại).

Con người, một cách có ý hay vô ý thức, đem vào vùng này vùng khác các loài động vật, điều đó có thể dẫn đến thay đổi cấu trúc quần xã.

Trong quá trình phát triển lịch sử và tiến hoá của sinh vật, ở thực vật đã xuất hiện những hình thức thích nghi, thích nghi với việc truyền phấn, phát tán quả, hạt và những thích nghi để chống lại sự ăn hại như có gai, có lông, mô cơ phát triển mạnh - hoá gỗ, hoặc có độc tố, hoặc khả năng tái sinh dinh dưỡng nhanh sau khi bị động vật ăn, khả năng chống chịu với đầm đạp, khả năng thích ứng với sự đào hang của động vật, hạt có khả năng nảy mầm sau khi qua đường tiêu của động vật...

## **2.2. MỐI QUAN HỆ TƯƠNG HỖ GIỮA CÁC LOÀI THỰC VẬT TRONG QUẦN XÃ**

Theo Sukhatrép (1956) có thể phân biệt 3 loại cơ bản về sự ảnh hưởng giữa các cơ thể thực vật với nhau khi chúng cùng mọc trên một vùng. Đó là sự va chạm, chuyển hoá và cạnh tranh vì môi trường sống.

### **2.2.1. Môi quan hệ thuộc về va chạm**

Sukhatrép đã phân biệt 2 dạng của quan hệ do va chạm: sự hợp sinh và không có hợp sinh của các cơ thể. Hai dạng quan hệ này thường gặp giữa các thành phần trong tập hợp các loài tự dưỡng tạo thành quần xã. Dạng hay gặp trong môi quan hệ này là sự hợp sinh trong hệ rễ, đặc biệt là ở các loài cây gỗ. Người ta đã gặp nhiều ở hệ rễ của các cây trong cùng loài. Hợp sinh của rễ các cây khác loài ít gặp hơn. Các chất dinh dưỡng có thể truyền từ cây này sang cây khác qua điểm hợp sinh. Tuy nhiên, người ta cũng chưa biết quan hệ qua lại giữa các loài qua điểm hợp sinh rễ, nhưng chắc chắn rằng nó có vai trò quan trọng trong cạnh tranh giữa các loài - hỗ trợ trong loài. Trong rừng ôn đới quan hệ đó thường gặp ở các loài thông, ở Việt Nam có gặp ở cây bọ mảy (*Clerodendron cyrtophyllum*).

Khi cùng mọc thì không ít trường hợp một số loài này lại trở thành chướng ngại cho hoạt động sống bình thường của loài khác. Hình thức tác động có thể rất khác nhau. Ví dụ, nếu lớp phủ thực vật trên mặt đất tạo thành các đai, nó sẽ gây khó khăn cho quá trình thụ phấn đối với các loài tru rền phấn nhờ gió khi loài đó còn lại số lượng cá thể không nhiều trong quần xã. Khi thảm cỏ dày đặc, đặc biệt khi có lớp rêu hay địa y, sẽ gây khó khăn cho hạt hay quả của nhiều loài rơi xuống đất, bởi lớp rêu dày đặc thường làm cho nhiều cây mầm bị chết khi lớp rêu đó bị khô đi. Ngoài ra cũng có trường hợp một số loài này gây khó khăn cho sự phân bố phần dưới đất của một số loài khác, hay gặp hơn cả ở nhóm thực vật thân rễ, vì thân rễ của chúng sẽ mọc tiếp ra với tốc độ lớn và khoẻ làm hệ rễ cây khác yếu hơn, bị co hẹp lại và mất dần đi.

Thực vật khi cùng mọc trong quần xã còn có tác động thuộc về cơ học của cây này trên cây khác. Đặc biệt khi có lực tác động từ bên ngoài đưa đến - gió. Kết quả là cành có thể bị gãy, một số cây có động vật làm tổ bên trong dễ dàng bị gãy.

### **2.2.2. Môi quan hệ qua lại của sự chuyển hoá.**

Bất kỳ cá thể thực vật nào trong quá trình hoạt động sống đều làm cho môi trường sống bị thay đổi. Sự thay đổi này thể hiện trong quá trình hút nước và các yếu tố dinh dưỡng khoáng cũng như hấp thụ ánh sáng. Nó sẽ đưa vào môi trường sống các chất bài tiết là sản phẩm của hoạt động sống. Sự phân huỷ ở trên bề mặt và trong đất các phần chết và cùng với các cơ thể khác, sẽ tạo ra môi trường mới (khí hậu và đất đặc thù). Vì vậy, Sukhatrép đã gọi môi quan hệ chuyển hoá đó là sự tác động của loài này trên loài khác thông qua "cạnh tranh vì môi trường sống"; các chất thải do hoạt động sống và các phần chết của thực vật đã tham gia vào kiến tạo môi trường mới.

Khi nghiên cứu sự chuyển hoá của các môi quan hệ, cần hiểu rằng giữa các loài tạo thành quần xã đã có quá trình thích ứng để cùng tồn tại từ lâu đời. Các loài đã tự đào thải nhau bằng chọn lọc tự nhiên. Đồng thời cũng xảy ra sự chọn lọc của các loài thực vật để cùng tồn tại được trong quần xã. Như vậy, các loài thực vật trong quần xã cùng một lúc phải tự thoả mãn năng lượng cho hoạt động sống của mình, đồng thời phải ổn

định được vị trí trong quần xã, thích ứng được với tác động của động vật. Quá trình cùng tồn tại và tiến hoá càng dài thì quần xã càng cổ và tinh đối kháng trong các mối quan hệ tác động qua lại giữa các loài càng tỏ ra không thật khốc liệt (càng yếu ớt).

Khả năng cùng tồn tại của nhiều loài trong một quần xã được xác định bởi sự đa dạng về đặc tính sinh thái và sinh học của nó, cùng với ảnh hưởng không đồng nhất về không gian và thời gian của sinh thái cảnh. Tính không đồng nhất của môi trường đã tác động khác nhau trên sinh thái cảnh của từng loài riêng biệt, vì vậy từng loài, đúng hơn là từng quần thể, sẽ có những đặc trưng riêng trong tạo ra môi trường sinh vật. Ta cũng biết rằng, không có một loài nào là dùng hết các yếu tố tài nguyên của môi trường.

Như chúng ta đã biết, mỗi loài sống trong quần xã đều được đặc trưng bởi hốc sinh thái (ổ, ổ sinh thái), nghĩa là mỗi loài có ổ sinh thái riêng. Vì vậy, trong một quần xã có nhiều loài, thì có nhiều ổ sinh thái riêng cho từng loài. Gauze đã làm thí nghiệm đơn giản với 2 loài sống cùng một môi trường đồng nhất (*Paramecium caudatum* và *P. aurelia*) và nhận thấy số lượng cá thể của một loài 1 nào đó tăng lên, còn loài thứ 2 mất dần đi. Điều này được giải thích bằng nguyên tắc cạnh tranh loại trừ lẫn nhau của các loài. Đến năm 1964, Kharper đã thí nghiệm với 2 loài thực vật khác và cũng thấy rằng, một loài trong đó sẽ hoàn thành chu kỳ sống và tàn lụi rất sớm, loài kia kéo dài hơn. Điều này cho thấy nếu cùng tồn tại trong một điều kiện thì sẽ có sự xen kẽ thời gian hoàn thành chu kỳ sống của loài. Đó cũng chính là sự thích ứng trong sinh thái học cá thể của từng loài trong cộng đồng. Tuy nhiên, chúng ta cũng biết là sự phân chia ranh giới rõ ràng về ổ sinh thái của từng loài trong quần xã là không có. nó thường đan xen vào nhau, thậm chí trùng lặp nhau ở mức độ nhất định.

Sự phân chia ổ sinh thái của thực vật là dựa trên sự phân tầng của các cơ quan trên và dưới đất của nó vào thời điểm mà nó sử dụng môi trường tối đa nhất về khoảng không và cường độ.

Người ta thấy ở một số tầng, vào thời điểm nào đó, có sự phân bố phần cơ quan hoạt động của nhiều loài hay hầu hết các loài trong quần xã đó. Như vậy là ổ sinh thái của một số loài trong một khoảng thời gian nào đó có thể là trùng nhau. Trong điều kiện này, mỗi loài khi đã sử dụng tài nguyên trong không gian và thời gian cho mình, sẽ có thể làm giảm sức cạnh tranh giữa các loài chứ không làm mất đi. Vì thế, có thể nói quần xã là một hệ thống của các mối quan hệ tác động và phân hoá theo các ổ sinh thái, đồng thời cũng với sự cạnh tranh giữa các loài trong quần xã đó. Kết quả là các loài này sẽ cùng tiến hoá và thích nghi theo hướng phân hoá các ổ sinh thái của chúng.

### **2.2.3. Cạnh tranh vì môi trường sống**

Mỗi cá thể thực vật trong quá trình sống cần nước, các nguyên tố như N, P, K... CO<sub>2</sub> và ánh sáng. Một tập thể nhiều cá thể sẽ làm cho các tài nguyên này bị giảm dần. Bởi vì trong thiên nhiên, các yếu tố cần thiết cho thực vật thường là có giới hạn, nên nó sẽ trở thành không thoả mãn khi tập thể thực vật đó phát triển mạnh, vì vậy sẽ xuất

hiện sự cạnh tranh. Do đó, có thể hiểu rằng cạnh tranh là một hiện tượng sinh ra khi có sự cùng mọc của nhiều cá thể thực vật trên một vùng nào đó (quần xã), sự vắng mặt hay thiếu hụt của một hay tất cả các yếu tố tài nguyên sẽ không thoả mãn cho hoạt động bình thường của các cá thể trong quần xã đó.

Hiện tượng này được Clements (1905) đề cập đến lần đầu tiên với quần xã thực vật. Sự cạnh tranh của thực vật có thể xảy ra ở phần trên mặt đất và phần dưới đất với các mức độ và quan hệ khác nhau giữa các loài, chúng cạnh tranh vì ánh sáng, nước, các yếu tố dinh dưỡng khoáng... Có ý kiến cho rằng thực vật trong quần xã có sự cạnh tranh về khoảng không của cả hai phần trên và dưới đất. Cũng có ý kiến khác cho rằng khối lượng của hai phần trên và dưới đất chiếm tỷ lệ không lớn trong khoảng không phân bố của nó, vì vậy trong quần xã thực vật sẽ không tồn tại sự cạnh tranh về khoảng không... Người ta phân biệt cạnh tranh trong loài và khác loài. Cho đến nay đã có rất nhiều tư liệu chứng minh cho hiện tượng cạnh tranh của các cá thể cùng loài, đó là các số liệu về thực nghiệm trồng trọt và cả trong ngành lâm nghiệp. Khi tăng số lượng hạt trên đơn vị diện tích thì tỷ lệ nảy mầm và cây con sẽ giảm đi. Cũng như khi tăng số lượng cá thể của loài nào đó trên đơn vị diện tích sẽ làm tăng tỷ lệ chết của cây con, làm giảm tăng trưởng về khối lượng của các cá thể, giảm năng suất.

Mức độ chết của các cá thể trong trường hợp quá rậm phụ thuộc từ đặc điểm sinh học của từng loài và điều kiện của nơi mọc. Thông thường, mật độ quá cao thì tỷ lệ chết sẽ cao. Khi điều kiện sống đạt mức tối ưu sẽ làm cho thực vật tăng về kích thước, do đó tác động của cá thể này trên cá thể khác sẽ tăng lên, vì thế nó đòi hỏi phải giảm mật độ. Trong thực tế với bất cứ loài nào cũng đều có ngưỡng mật độ tối ưu, ở mật độ đó tỷ lệ phần trăm chết sẽ giảm đi. nghĩa là nếu mật độ quá thấp thì tỷ lệ chết cũng cao, nguyên nhân chính là vì tỷ lệ bị chết ngẫu nhiên sẽ tăng lên.

Hiện tượng cùng mọc của các cá thể trong một loài có điểm tối ưu về mật độ, có lẽ có liên quan đến khả năng kiến tạo khí hậu thực vật quần đó (ở mật độ đó làm giảm tối đa tác động của gió, cũng như quá trình bay hơi, bốc hơi nước, biên độ nhiệt cũng tốt nhất). Thường trong quá trình sống, thực vật xảy ra cạnh tranh trước tiên ở phần dưới đất - cạnh tranh về nước, muối khoáng, sau đó mới đến cạnh tranh về ánh sáng.

Tóm lại, các cá thể của cùng một loài khi cùng mọc sẽ tác động đến nhau, sự tăng lên về số lượng cá thể trên đơn vị diện tích sẽ làm tăng tỷ lệ phần trăm cây bị chết, làm giảm độ lớn và sức sống của cá thể. Năng suất cao nhất sẽ đạt được ở trị số trung bình nào đó về mật độ, điều này có thể khác nhau, tùy theo từng loài và điều kiện cụ thể. Nếu sự cùng mọc không biểu hiện ảnh hưởng của cá thể này trên cá thể khác thì năng suất của nó sẽ tăng lên khi số lượng cá thể tăng lên. Ngược lại, nếu ảnh hưởng của cá thể này trên cá thể khác biểu hiện có lợi thì năng suất sẽ đạt được là một đường cong khi số lượng cá thể tăng. Vì vậy, việc xác định mật độ tối ưu trên đơn vị diện tích là vấn đề rất quan trọng trong sử dụng hợp lý tài nguyên môi trường và cũng là đạt tối đa



về năng suất.

Qua thí nghiệm và quan sát ngoài thiên nhiên, Sukhatrép (1953) đã đi đến kết luận: hiện tượng cùng mọc của 2 hay nhiều loài dẫn đến một loài nào đó sẽ trở nên tốt hơn, khi các loài kia bị xấu đi, một số trường hợp có thể có cả hai hay vài loài trở nên tốt hơn khi mọc đơn độc, và có thể có trường hợp cả hai loài cùng mọc đều trở nên xấu hơn so với mọc một mình, đây cũng là trường hợp ít gặp. Theo ông, trường hợp này có thể do tác động qua lại của các chất bài tiết, hoặc do truyền nhiễm các loài vi rút hay các tác động có hại khác.

Trong trường hợp cùng mọc của một loài nào đó, sức cạnh tranh của từng cá thể về môi trường sống là như nhau. Nếu cùng mọc với loài khác, do sức cạnh tranh khác nhau nên nếu loài nào đó bị xấu đi, nghĩa là loài đó đã cùng mọc với loài có sức cạnh tranh cao hơn khi nó cùng mọc trong loài. Nói cách khác, loài có sức cạnh tranh yếu đã tạo điều kiện cho các cá thể của loài có sức cạnh tranh mạnh phát triển tốt hơn trong điều kiện cùng mọc (so với mọc thuần loài).

Các loài thực vật có phản ứng khác nhau khi môi trường sống bị xấu đi trong điều kiện mọc thuần loài hay hỗn tạp. Khi môi trường sống xấu đi, có loài trong điều kiện cùng mọc lại tốt hơn mọc thuần loài, có loài thì ngược lại. Có một số loài ở nơi thuộc ranh giới khu phân bố có thể mọc tốt hơn khi hỗn giao với các loài khác. Và nó tạo ra các điều kiện vi khí hậu thuận lợi hơn. Khả năng cạnh tranh của từng loài sẽ biến động khác nhau khi môi trường sống có sự biến động theo các chiều hướng khác nhau. Vì vậy, trong cùng một điều kiện, mỗi loài sẽ biểu thị sức cạnh tranh khác nhau.

Hiện tượng cạnh tranh giữa các cá thể khác loài xảy ra đầu tiên và mạnh hơn cả vẫn là trong môi trường đất, cạnh tranh về nước, các yếu tố thuộc dinh dưỡng khoáng (trước tiên là đạm), sau đó mới là phần trên mặt đất và thuộc yếu tố ánh sáng.

#### **2.2.4. Hiện tượng cảm nhiễm tương ứng**

Đã từ lâu người ta đề cập đến hiện tượng cảm nhiễm tương ứng của thực vật, đó là sự ảnh hưởng của cơ thể thực vật này tới cơ thể khác qua chất bài tiết (Đờ- can-đôn).

Đến 1937, Molish công bố công trình nghiên cứu của mình về sự tác động của êtylen ( $\text{CH}_2: \text{CH}_2$ ) tiết ra từ quả táo tác động trên thực vật khác cùng mọc trong nhà kính.

Ngày nay, người ta thấy rằng cảm nhiễm tương ứng không chỉ là chất được tiết ra từ hoạt động sống của cơ thể thực vật mà còn là chất tiết ra từ phân giải cơ thể hay cơ quan chết và có tác động trên cơ thể khác.

Trong một quần xã, hiện tượng cảm nhiễm tương ứng là ảnh hưởng của một số cơ thể này đến một số cơ thể khác trong quần xã trực tiếp hay thông qua môi trường bằng các chất bài tiết, đó là các chất của quá trình chuyển hoá. Thực vật trong quá trình sống thải vào môi trường các thành phần hoá học khác nhau và được tích lũy dần. Số

lượng và thành phần của chất bài tiết thay đổi không chỉ theo loài, cơ quan. mà còn phụ thuộc vào trạng thái sống và điều kiện sống cụ thể.

Có thể chia các nhóm chất thải vào môi trường từ phần trên mặt đất của thực vật và tạo ra hiện tượng cảm nhiễm tương ứng như sau:

- 1) Nhóm chất chuyển hoá dạng khí;
- 2) Nhóm chất bài tiết từ bề mặt lá và các cơ quan trên mặt đất dưới dạng lỏng;
- 3) Các chất sinh ra từ phần chết trên mặt đất;
- 4) Các sản phẩm chuyển hoá sinh ra trong quá trình phân giải phần chết của sinh vật dị dưỡng.

#### **2.2.5. Quan hệ tác động thông qua trung gian**

Người ta thấy có hiện tượng cơ thể thực vật này tác động đến cơ thể thực vật khác tăng lên hay bị giảm đi là do một kẻ trung gian chi phối. Ví dụ, cây có rễ cộng sinh với vi khuẩn cố định đạm sẽ có sức cạnh tranh cao hơn do có nốt sần, ngược lại, một số cây sẽ bị yếu đi trong cạnh tranh do có vật ký sinh hay bị động vật ăn. Tùy thuộc vào quan hệ của từng nhóm trong hệ dinh dưỡng mà quan hệ của các loài có thể bị thay đổi. Ví dụ, trên đồng cỏ chăn thả, những loài gia súc không ăn sẽ có sức cạnh tranh cao hơn loài bị gia súc ăn. Nếu đồng cỏ được khai thác bằng cách cắt thì mối quan hệ giữa các loài sẽ biểu hiện khác đi.

Thông thường, trong quần xã đồng thời có thể xảy ra nhiều dạng quan hệ khác nhau giữa các cá thể và các loài, có thể có lợi với cá thể hoặc loài này thì có lợi nhưng có hại với cá thể hoặc loài khác.

#### **2.2.6. Tác động tổng hợp của thực vật trên sinh thái cảnh để hình thành sinh vật cảnh**

Bất kỳ cơ thể thực vật nào trong quá trình hoạt động sống đều có tác động đến môi trường nơi mà nó mọc. Mỗi loài làm thay đổi môi trường song tùy theo khả năng của mình. Với các cá thể của một loài nào đó, tác động này sẽ bị thay đổi tùy theo tuổi, trạng thái và sức sống của nó. Uranóp (1964) đề nghị gọi khoảng không mà thực vật gây tác động làm thay đổi môi trường (của một quần xã) là "trường thực vật quần phát sinh". Theo Rabôtnóp (1975) nên gọi là "vùng tác động môi trường của thực vật hay của các quần thể", như thế đúng nghĩa hơn. Vì rằng, sự thay đổi môi trường không chỉ do sự tác động của nhóm thực vật tự dưỡng mà còn của tất cả các quần thể khác trong hệ thống dinh dưỡng của quần xã. Trong đó, sự tác động của nhóm cơ thể này đã kéo theo sự tác động của các cơ thể khác, tổng hợp tất cả sự tác động của các nhóm sinh vật trong sinh địa quần lạc đã làm sinh thái cảnh biến thành sinh vật cảnh.

Do khả năng tác động của từng cá thể và từng loài đến môi trường rất khác nhau (như đã nêu ở trên), nên trong quần xã từng loài cũng hình thành môi trường đặc trưng cho mình, trong đó có cả khí hậu thực vật quần và môi trường đất. Hoạt động sống của

thực vật sẽ dẫn đến những biến đổi tạm thời (như nhận ánh sáng, hút nước, các yếu tố dinh dưỡng khoáng...), sẽ bị mất đi bởi tác động của thực vật, hoặc sẽ tồn tại, được tích lũy lại và lớn dần lên dẫn đến biến đổi môi trường sống.

Ví dụ: Trong quá trình hoạt động sống, sinh vật phân giải xác chết đã phân giải tất cả các sinh vật, các cơ quan để tạo ra mùn làm cho đất tăng dần độ phì, như vậy rõ ràng các sinh vật phân giải này đã tham gia tích cực vào thay đổi môi trường đất. Tương tự như vậy, với một sinh thái cảnh ban đầu qua quá trình xâm chiếm, sống và phát triển của thực vật (cũng như sinh vật nói chung) đã làm thay đổi dần và tạo ra môi trường sống cho mình, môi trường mới đó là sinh vật cảnh (đã có sinh vật sống).

Trong quá trình hoại dưỡng, các cơ thể thực vật đóng vai trò quan trọng trong quá trình tích lũy những biến đổi môi trường, nó xảy ra trong đất do kết quả của quá trình tích lũy những phần bán phân huỷ hay chưa phân huỷ của cơ quan hay cơ thể thực vật chết. Sự nghèo kiệt của đất là do sự mất đi của các sản phẩm trong quá trình phân giải phần chết của thực vật (thảm mục). Quá trình tích lũy những ảnh hưởng làm biến đổi môi trường của các loài thực vật hoàn toàn phụ thuộc vào các yếu tố tác động trên sinh địa quần lạc, bị mất đi, hoặc tăng lên là hoàn toàn phụ thuộc điều kiện tồn tại của thực vật quần và mức độ tác động của con người.

Sự tạo thành môi trường thực vật quần, theo cả chiều thẳng đứng và nằm ngang, phụ thuộc rất lớn vào mối quan hệ tương hỗ giữa các loài thực vật trong quần xã, tiếp theo là thành phần và cấu trúc của quần xã đó, vì bất kỳ điều kiện nào được hình thành đều có thể tác động tốt với loài này nhưng không tốt với loài khác tùy theo mức độ quan hệ có thể dẫn tới biến đổi quần xã. Những tác động làm thay đổi môi trường của quần xã thực vật có thể dẫn đến làm thay đổi mức độ tác động trên sinh thái cảnh của các yếu tố thuộc vũ trụ và khí quyển, đồng thời trực tiếp tác động đến thủy quyển và địa quyển. Phần khí sinh của thực vật tự dưỡng tạo thành lớp phủ với độ cao thấp và đậm đặc khác nhau, ảnh hưởng đến chế độ chiếu sáng trên và trong thảm thực vật, đến mưa khí quyển, nhiệt độ gió... và cả độ thoáng khí của đất (cụ thể hiện xem trong chương 4).

#### **2.2.7. Khả năng cạnh tranh của các loại thực vật**

Người ta phân biệt khả năng cạnh tranh chung và khả năng cạnh tranh cục bộ của các loài thực vật. Khả năng cạnh tranh chung được đặc trưng bởi độ lớn khu phân bố của loài và khả năng bảo vệ hay phát tán nó. Khả năng này còn biểu hiện bởi kiểu thực vật quần, cụ thể là thành phần loài cũng như diện tích mà loài chiếm. Vai trò của loài trong thực vật quần cũng có ý nghĩa nhất định. Khả năng cạnh tranh cục bộ là vai trò của loài trong quần xã và sự thay đổi của nó diễn ra trong năm hay nhiều năm dưới sự tác động ngắn ngủi và nhanh của các yếu tố ngoài. Trong thực vật quần, loài nào có vai trò lớn hơn sẽ có khả năng cạnh tranh hơn. Như vậy, khả năng cạnh tranh của một loài nào đó phụ thuộc vào tuổi cá thể, vào khả năng của các loài cùng mọc với nó và từ điều kiện môi trường, cũng như tính bền vững hay không của loài đó qua năm và nhiều

năm. Sức cạnh tranh của loài được xác định bởi đặc điểm sinh thái và sinh học của loài cùng các yếu tố khác làm cho nó có thêm sức mạnh (cộng sinh) hay làm cho nó bị yếu đi (bị động vật ăn)...

Trong số các đặc tính sinh thái học có ý nghĩa lớn, khả năng mọc trong những điều kiện xác định của môi trường (như độ đảm bảo của nước, các yếu tố của dinh dưỡng khoáng, ánh sáng...) sẽ biểu hiện tính bền vững đối với sự biến đổi của các yếu tố, cũng như sự tác động của các yếu tố bất lợi khác. Đặc tính sinh học quan trọng là: tính kéo dài đời sống, khả năng mọc nhanh, kích thước và phạm vi chiếm của phần trên và dưới đất, thích nghi với sinh sản dinh dưỡng, hiệu quả sử dụng ánh sáng, nước, chất dinh dưỡng khác, khả năng điều chỉnh nhanh khi điều kiện thay đổi có lợi và khả năng bảo vệ tốt khi điều kiện trở lên bất lợi.

#### **2.2.8. Kết quả ảnh hưởng của các nhóm loài, quần thể khi cùng mọc trong thực vật quần**

Thực vật khi cùng mọc sẽ xuất hiện sự cạnh tranh và kiến tạo môi trường đặc thù cho mình, đồng thời tồn tại quan hệ tác động qua lại với nhau. Điều này biểu hiện trong sự biến đổi trạng thái và dạng sống, biểu thị ở sự chết nhiều của các cây mầm, sự phát triển rất chậm của cây con, cũng như sự phân hoá của các cá thể một thời. Thực vật trong quần xã thường có khả năng chịu bóng lớn hơn cây ngoài quần xã, có hình dạng khác với cây ngoài quần xã, số lượng hoa ít hơn và hạt ít hơn, cây gỗ thường có sự thay đổi hình dạng.

Bằng những thí nghiệm với cây thảo nhiều năm Rabótնóp (1950) đã xác định rằng, trong điều kiện cạnh tranh kém (trong vườn) thì cây ra hoa sau 2 năm, còn với điều kiện tự nhiên của đồng cỏ, do mật độ cao, độ khép tán lớn, lớp đất cho rễ đâm vào vẫn sâu thì nó chỉ ra hoa sau từ 3 - 5 năm. một số cá thể còn muộn hơn nữa.

Theo Rabótնóp, trong vườn thí nghiệm ở ngoại ô Matxcova với cây *Seseli libanotis*, trong điều kiện vườn thí nghiệm cây ra hoa sau 2 năm, ở ngoài đồng cỏ tự nhiên, điều kiện môi trường tương tự. nhưng một số cá thể ra hoa sau 5 năm, hơn một nửa cá thể ra hoa từ 10 năm trở ra. Thông thường cây mọc trong quần xã giảm sản lượng hạt và thường biểu hiện tính chu kỳ hong hình thành quả. Cây gỗ mọc ngoài chỗ trống thường ra hoa, kết quả hàng năm còn trong rừng bị kéo dài hơn. Các nhà lâm nghiệp Xô Viết đã cho biết rằng, trong rừng các cá thể cùng tuổi của một loài cây gỗ sẽ phân hoá khi tuổi của nó tăng lên: một số sẽ mọc vượt lên, tán của nó lấn át tán của cá thể khác. Căn cứ vào tình trạng đó người ta chia ra thành 5 bậc (lớp), được phân biệt theo tình trạng sức sống (*Mórodóp, 1925; Sukhatrép, 1928*).

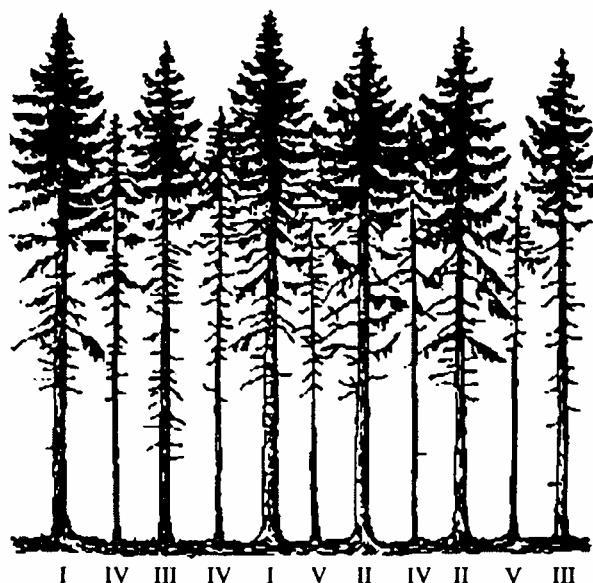
I - Nhóm cây gỗ phát triển mạnh, tán lá trùm lên trên các cá thể khác;

II- Những cây trong tầng tán rừng, tán phát triển kém hơn nhóm I;

III- Là những cá thể bổ sung cho độ rậm của tán rừng, nó không đạt được chiều cao như những cây thuộc nhóm II, nó thuộc nhóm bị chèn ép;

IV- Những cây gỗ. tán lá nhỏ, thấp hơn so với 3 tầng trên;

V- Nhóm cây bị chèn ép mạnh, bị chết dần.



Hình2. Sự phân bố cây gỗ rừng thông theo lớp (từ I-V) của Krapa  
(Theo Sukhatrép, 1928)

Những cây gỗ thuộc các lớp trạng thái sống khác nhau, tồn tại trong điều kiện được chiếu sáng khác nhau (bảng 1), cường độ ánh sáng sẽ giảm dần từ lớp I đến lớp V. Đặc biệt thiếu ánh sáng có lẽ từ lớp thứ III đến V. Điều này cũng dẫn đến những biến đổi trong cấu trúc của cơ thể thực vật. Ví dụ, trong rừng thông Bạch Nga, tán cây lớp I đạt được là: chiều dài 7 m, chiều rộng 5 m, hình chiếu tán lá đạt 8,5 m<sup>2</sup>; công trong rừng đó tán của cây lớp V đạt chiều dài 1,0 m, rộng 0,5 m, hình chiếu lá là 0,6 m<sup>2</sup> (Margailic, 1969).

**BẢNG 1. SỰ THAY ĐỔI CƯỜNG ĐỘ CHIẾU SÁNG (1000 LŨ) TRÊN TÁN CÂY GỖ THEO CÁC LỚP TRẠNG THÁI SỐNG (MARGAILIC, 1969): RỪNG THÔNG**

Phần tán của lá	Lớp trạng thái sống				
	I	II	III	IV	V
Trên tán	10 – 55	8 – 25	6 – 10	3 – 7	1 – 3
Trong tán	5 – 10	4 – 7	3 – 5	2 – 3	1
Dưới tán	2 – 5	2 – 3	1 – 2	1	0,5

Nguyên nhân của sự phân ly đó là hạt giống không đồng nhất nên cây mầm có sức sống khác nhau. Thêm vào đó, rất quan trọng là sự khác nhau về điều kiện nơi mọc của các cây con cũng như quan hệ của chúng trong hệ thống dinh dưỡng của quần xã đó.

Đối với thực vật mọc trong các quần xã tự nhiên, điểm đặc trưng là cây mầm có tỷ

lệ chết rất cao. Khi độ tuổi tăng lên thì tỷ lệ chết giảm dần. Với các loài sống một năm, quá trình chết xảy ra quanh năm, tỷ lệ bị chết thay đổi theo từng loài. Điều này hoàn toàn phụ thuộc vào đặc điểm sinh học của loài đó, đồng thời cũng phụ thuộc vào sự khác nhau của vùng sống, tức là những yêu cầu cần thiết cho sự phát triển đáp ứng được đến mức độ nào khi kích thước cá thể tăng dần cùng với tuổi của nó, do vậy chúng đòi hỏi phải giảm bớt số lượng cá thể trên đơn vị diện tích. Nếu điều kiện sống xấu đi, độ lớn của cá thể sẽ giảm, hoặc số lượng cá thể giảm.

Trong thực tế chúng ta thấy, những cây gỗ là cây có khả năng tạo môi trường mạnh nên nó có quyền lựa chọn những cây cũng mọc với chúng. Điều này đòi hỏi cây đi kèm phải có khả năng tận dụng ánh sáng có cường độ yếu, hoặc tận dụng theo thời gian (mang tính chu kỳ) cho phép.

Trên cơ sở những nghiên cứu về sự thích ứng này, người ta đã đưa ra các thuật ngữ “sinh thái tối ưu”, “vùng phân bố thực vật quần loét”, “ngoại mạo tối ưu”, những thuật ngữ này đặc trưng cho từng kiểu quan hệ của thực vật với môi trường, cũng từ đó hình thành nên thuật ngữ “sinh thái cá thể”, “sinh thái quần thể”, “khu phân bố tiềm năng”, “khu phân bố thực tế”.

### **Chương 3**

## **ĐẶC ĐIỂM CƠ BẢN CỦA TỔ CHỨC QUẦN XÃ**

Trải qua quá trình lịch sử hình thành rất dài của lớp phủ thực vật trên trái đất đã tạo ra hàng loạt các loài thực vật, các nhóm cơ thể sinh vật khác nhau cùng tồn tại trong một môi trường sinh thái xác định. Do vậy, đã dẫn tới việc hình thành các quần xã thực vật có tổ hợp thành phần loài xác định, có mối quan hệ xác định giữa các loài thực vật với nhau, giữa các loài thực vật với các nhóm sinh vật khác, giữa thực vật với môi trường. Trong những quần xã thực vật được con người sử dụng sẽ có hiện tượng chọn lọc các loài đang cùng tồn tại và mức độ tùy thuộc vào sự tác động của con người. Như vậy, quần xã thực vật được hình thành qua quá trình chọn lọc lâu dài của các loài cùng tồn tại và thích nghi trong điều kiện môi trường sinh thái xác định và nhiều hường hợp chịu sự tác động đa dạng của con người.

Nhờ có quá trình chọn lọc lâu dài của các loài đã hình thành ra quần xã với một số cơ cấu tổ chức xác định, điều này được thể hiện trong cả quá trình và trên phạm vi rộng của quần xã, đó là sự giống nhau về thành phần, cấu trúc và khả năng tự phục hồi sau khi bị tác động phá hoại. Theo nhiều người, việc dùng thuật ngữ tổ chức ở đây đúng nghĩa hơn là dùng từ cấu trúc. Vì từ cấu trúc đôi lúc người ta hiểu với ý rất hẹp - đó là cấu trúc quần xã. Trong khi đó, khái niệm tổ chức quần xã bao gồm tổ hợp thành phần, cấu trúc và động thái của quần xã.

### **3.1. TỔ HỢP THÀNH PHẦN (LOÀI, DẠNG SỐNG, QUẦN THỂ) TRONG QUẦN XÃ THỰC VẬT**

Những đặc điểm đặc trưng của tổ hợp thành phần trong quần xã là: thành phần loài; thành phần dạng sống; thành phần loài theo nguồn gốc quần lạc; số lượng và thành phần của các quần thể tạo thành quần xã.

#### **3.1.1. Thành phần loài của quần xã**

Thành phần loài là một dấu hiệu quan trọng của quần xã thực vật. Tuy nhiên, để biết đầy đủ thành phần loài trong một quần xã là việc rất khó. Trong nhiều trường hợp, khi nghiên cứu thành phần loài của quần xã thực vật người ta ít đề cập đến thành phần loài tảo, trong khi đó số lượng loài tảo trong đất của quần xã có thể rất lớn. Nói chung, thành phần loài của tảo tăng lên rất nhiều ở loại hình thuộc thảo đặc biệt trong rừng nhiệt đới có rất nhiều loài tảo. nấm và vi sinh vật sống trong đất. Số lượng loài có thể gấp nhiều lần so với thực vật bậc cao. Thành phần loài của một quần xã thực vật được xác định bởi những mầm sống đã nhập vào của thực vật và khả năng mọc của chúng trong điều kiện môi trường này, đôi khi người ta gọi chúng là các mầm phát tán của thực vật.

Ở thực vật trong quá trình tiến hoá đã hình thành rất nhiều khả năng thích ứng như cách phát tán quả, hạt... Nhiều dạng có thể phát tán như bào tử, quả, hạt và phát tán

nhờ gió, nhờ động vật, nhờ nước và cả con người. Sự nhập vào của các mầm sống này phụ thuộc trước hết từ thành phần thực vật của nơi ở gần đó từ khả năng mang chúng đi bởi các tác nhân, mức độ hoạt động của các tác nhân truyền tải và các chương ngại từ lúc truyền đi và nhập vào.

Hoạt động của con người đóng vai trò rất lớn trong sự hình thành thành phần thực vật của các quần xã, nó thể hiện:

1) Tạo ra các quần xã mới bằng gieo hạt hay trồng, đại đa số là thuộc thành phần nơi khác mang vào.

2) Đưa vào trong quần xã những loài mới - trồng thêm vào.

3) Một cách ngẫu nhiên chuyên trở những mầm sống vào trồng trong vườn, công viên... từ đó phát tán vào quần xã bản địa.

4) Sự nhập vào trong cánh đồng từ quần xã tự nhiên các mầm sống cỏ dại.

Những yếu tố thuộc chương ngại có vai trò lớn đối với khả năng nhập vào quần xã của các mầm sống như núi cao, biển, hồ... trong đó có cả thảm thực vật. Thảm thực vật có giá trị ngăn cản sự truyền đi của nước, gió ở mức độ nhất định. Con người cũng có tác dụng làm ngăn cản sự nhập vào của các mầm sống bằng cách làm khoảng cách của nó bị kéo xa ra, khoảng cách càng xa thì rõ ràng càng khó đi đến. Thời gian tồn tại của quần xã cũng có vai trò lớn trong quá trình tiếp nhận. càng dài thì khả năng và lượng tiếp nhận càng cao.

Không phải tất cả các mầm sống nhập vào quần xã đều có thể trở thành thành viên của quần xã. Ở đây sẽ xảy ra quá trình chọn lọc, trước hết là sự chọn lọc thuộc sinh thái cảnh, tức là nó có thể phát triển trong điều kiện sinh thái này không, sau đó là chọn lọc thuộc quần xã, ở đó nó có thể cùng tồn tại với các loài đã có không, cuối cùng là sự chọn lọc của con người, tác động của con người là rất lớn, có thể sớm hay muộn. Bất cứ cá thể nào khi nhập vào quần xã đều biến đổi hoạt động sống của mình cho phù hợp với đặc điểm sinh thái nơi đó và sinh thái cảnh của quần xã cũng sẽ biến đổi thành sinh vật cảnh. Rất khó xác định giới hạn biến đổi của sinh thái cảnh, vì thế tính chọn lọc của sinh vật cảnh càng trở nên phức tạp hơn.

Sự chọn lọc của sinh thái cảnh có vai trò lớn trong giai đoạn đầu hình thành quần xã trên một vùng nào đó. Mỗi loài có nhu cầu và giới hạn sinh thái riêng, nó sẽ phát triển khi đạt được những yếu tố sinh thái cần thiết trong vùng cho phép đó. Vì vậy có thể nói mỗi sinh thái cảnh sẽ cho phép các loài có nhu cầu các yếu tố nằm trong giới hạn của nó có, mà trước tiên là các yếu tố thuộc về khí hậu. Trong quá trình hình thành quần xã cùng với sự chọn lọc thuộc sinh thái cảnh thì chọn lọc thuộc quần xã thực vật ngày càng tăng lên. Nhiều loài có thể phù hợp về nhu cầu sinh thái với sinh thái cảnh nhưng không phù hợp với mối quan hệ các loài trong quần xã cũng sẽ bị đào thải, hoặc không phù hợp trong quá trình biến đổi về sau của sinh vật cảnh nên cũng mất đi.



Sức chứa của sinh thái cảnh bao giờ cũng lớn hơn rất nhiều so với số loài và cá thể có trong quần xã đó. Vì thế, cần phân biệt giới hạn sinh thái cảnh và tối ưu sinh thái của các loài.

Thực tế chúng ta thấy, khi các loài cùng mọc, có thể do một nguyên nhân nào đó như động vật ăn, ký sinh... làm khả năng cạnh tranh của loài giảm đi, người ta gọi đó là sự cạnh tranh thuộc quần xã, từ đó làm giảm số lượng cá thể và loài trong quần xã đó. Sự giảm số lượng loài trong quần xã còn có thể do con người gây ra, người ta có thể loại bỏ những loài mà hiện họ không cần, từ đó làm cho một số loài phát triển mạnh lên, làm một số loài khác trở nên yếu đi trong cạnh tranh rồi bị mất. Những hình thức tưới tiêu, bón phân, chăn thả gia súc... của con người làm cho mối quan hệ của các loài trong quần xã thay đổi nhiều và người ta gọi đó là sự chọn lọc thuộc nhân chủng và động vật phát sinh.

Sự khác nhau về mức độ phong phú thành phần loài của các quần xã có điều kiện sinh thái ban đầu giống nhau là do: Thứ nhất, điều kiện mọc mà sinh thái cảnh tạo ra. Thứ hai, các nhóm sinh vật cụ thể đi vào trong thành phần của quần xã đó. Trong đó hai yếu tố quan trọng có giá trị quyết định là sự không đồng nhất của môi trường và mức độ khác nhau về ngưỡng tối ưu của loài. Tính không đồng đều về môi trường càng cao càng tạo điều kiện cho nhiều loài cùng mọc, do đó số lượng sẽ tăng. Thường số lượng loài sẽ cao nhất ở nơi mà không có loài nào đạt ưu thế tuyệt đối. Kiểu như vậy hay gặp ở rừng mưa nhiệt đới và trong thảo nguyên, đồng cỏ, nơi có khí hậu hơi khô và lạnh nhưng đất màu mỡ được gọi là vùng tối đa về thành phần loài.

Càng xa vùng tối đa thành phần loài thì số lượng loài trong quần xã càng giảm. Những vùng như vậy số lượng loài giảm do khả năng chọn lọc của sinh thái sinh thái quần xã quyết định, đôi khi có thể do con người và động vật gây ra.

Khả năng làm tăng độ phong phú loài có thể do động vật gây ra, ví dụ, động vật trong đất đào hang, tạo ra sự không đồng nhất về môi trường, làm hạn chế khả năng cạnh tranh của các loài, đặc biệt là cây một năm. Từ đó làm xuất hiện những vết, trên đó tạo ra các giai đoạn và tình trạng phục hồi không đồng nhất làm cho thành phần loài trong quần xã tăng lên.

#### *Đầy và không đầy về loài trong quần xã*

Ramenski (1924) đã đưa ra khái niệm đầy và không đầy thành phần loài trong quần xã. Theo ông, quần xã chưa đầy về thành phần loài là trong thành phần của quần xã đó chưa có được tất cả các loài có khả năng sống được ở trong đó ông cũng đưa ra các khái niệm quần xã đầy tuyệt đối, đầy bản xứ (địa phương), đầy thực tế, không đầy. Quần xã đầy hay chưa đầy chỉ có thể xác định bằng thực nghiệm là gieo hạt các loài vào trong quần xã đó. Chúng ta biết đầy tuyệt đối rõ ràng là không có, vì thực nghiệm vấn đề này cũng không làm nổi, nghĩa là không thể gieo được tất cả các loại hạt có khả năng mọc được vào một quần xã nào đó.

Nhiều quần xã có lịch sử hình thành lâu có thể coi là đầy cục bộ, nghĩa là trong thành phần loài của nó có tất cả các loài của địa phương. Để xác định là quần xã chưa đầy về loài đòi hỏi phải có thời gian nghiên cứu khá dài, vì có thể một số cá thể loài nào đó do ngẫu nhiên hay có ý thức mang vào tồn tại 1 - 2 năm, sau đó chết vì môi trường không thích hợp. Ngược lại, một số loài trong điều kiện nào đó có thể đang tồn tại ở trạng thái nghỉ (hạt hay phần dưới đất). Xác định độ đầy vì thế trong nhiều trường hợp cũng rất khó, vì độ đầy có tính thời gian, cũng có trường hợp loài nào đó tồn tại ở trạng thái nghỉ rất lâu đến khi có điều kiện thích hợp (do mất đi cá thể hay do tác động phá hoại của động vật) mới phát triển.

Trong nhiều trường hợp, sự tác động của con người làm xuất hiện những quần xã không đầy về thành phần loài, đồng thời nhiều loài bị loại bỏ một cách có ý thức một số khác do bị thay đổi quan hệ giữa các loài trong quần xã nên cũng bị mất theo. Tính không đầy về thành phần loài của quần xã có giá trị tồn tại thực tế. Sự vắng mặt những loài có khả năng đi vào trong quần xã hay có khả năng nâng cao năng suất, chất lượng của quần xã nói lên khả năng xâm nhập của các loài đó vào trong quần xã.

### **3.1.2. Thành phần sinh thái dạng sống của các quần xã thực vật**

Rất ít quần xã thực vật được hình thành từ một loài hay một số ít loài thực vật có hoa thuộc vào một kiểu dạng sống. Ví dụ, những kiểu rừng xa xưa không có loài nào khác ngoài loài cây gỗ tạo rừng, cũng tương tự như vậy, chúng ta gặp ở loại hình rừng mới trồng (dạng cây con). Những quần xã "lơ lửng loài" hay "ít loài" được hình thành trong điều kiện đặc biệt, ở đó kết quả chọn lọc thuộc sinh thái cảnh chỉ cho phép mọc được một hay một ít loài như các khóm cây ưa mặn vùng đất mặn. Nhiều nhà khoa học cho rằng, những khóm cây dạng như trên không thể gọi là quần xã thực vật được, vì nó không thể hiện đầy đủ mối quan hệ giữa các loài với nhau, và với môi trường của quần xã. Đa số dạng như vậy tồn tại không lâu, nó chỉ là một giai đoạn nào đó của quá trình phát triển của lớp phủ thực vật. Ví dụ dạng rừng non của rừng xa xưa mang đặc tính trạng thái mùa.

Trong nhiều trường hợp nghiên cứu, các quần xã thực vật được gọi là đơn loài nhưng thực chất vẫn có các loài thực vật có mạch khác cùng mọc, tuy nhiên, có số lượng cá thể không nhiều và khó nhận ra. Ngoài ra, trong quần xã thực vật còn có rất nhiều loài tảo, rêu, địa y, nấm. Trong thực tế, quần xã "đơn loài" hay "ít loài" dù chỉ là của thực vật có mạch cũng rất ít gặp, hoặc nếu có thì diện tích nó chiếm cũng không lớn.

Đa số các quần xã thực vật là đa loài, vì mỗi loài đều có khả năng chiếm cứ không chỉ một vùng nào đó mà nhiều vùng khác nhau, làm cho các quần xã trở lên phức tạp về thành phần loài. Do vậy, quần xã là một hệ thống được tạo thành bởi nhiều loài có đặc điểm sinh thái và sinh vật học khác nhau. Quần xã thực vật gồm nhiều loài và thuộc nhiều kiểu sinh thái dạng sống khác nhau, đó là một đặc điểm quan trọng của tổ chức quần xã. Ví dụ, quần xã rừng không chỉ có một kiểu sinh thái dạng sống mà gồm

nhiều dạng như cây gỗ, cây bụi, nửa bụi, cây thảo, bì sinh, dây leo, rêu, địa y... và ngay trong một dạng sống có thể có nhiều kiểu sinh thái dạng sống như cây gỗ thường xanh lá kim, lá rộng, rụng lá....

Các kiểu thảm thuộc thảo thường có thành phần sinh thái dạng sống phức tạp nhất (đồng cỏ, thảo nguyên). Chúng khác nhau về cách mọc độ sâu đi vào của hệ rễ, khác về sinh sản sinh dưỡng, khác về hình thức và khả năng cộng sinh, về nhịp điệu biến động mùa, về khả năng nghỉ qua đông... Từ thành phần khác nhau trong quần xã sẽ có phản ứng khác nhau với điều kiện môi trường như với ánh sáng, nước, dinh dưỡng khoáng...

Tổ hợp thành phần sinh thái dạng sống của quần xã là kết quả của quá trình chọn lọc lâu dài của các loài, đó là khả năng có thể cùng mọc trong điều kiện môi trường sống không đồng nhất và luôn bị biến động, mỗi loài sẽ có hốc sinh thái riêng.

Nhiều trường hợp trong thành phần của quần xã gồm nhiều loài có nguồn gốc từ nhiều kiểu thảm khác nhau, ví dụ trong đồng cỏ có nhiều loài có nguồn gốc từ rừng, từ thảo nguyên, từ bờ sông hay bờ hồ... đều không chỉ liên quan đến khả năng của loài có thể tồn tại trong nhiều kiểu môi trường mà còn có thể do nguồn gốc tồn tại của nó.

### **3.1.3. Sự khác biệt về giá trị quần rạc của các loài trong quần xã**

Theo thành phần loài, trong quần xã tồn tại mối quan hệ về số lượng. Chúng ta biết không quần xã đa loài nào lại tồn tại tình trạng có số lượng cá thể như nhau. Thường thì một hay một số loài nào đó đóng vai trò quan trọng trong quần xã và có số lượng lớn, còn lại các loài khác có số lượng cá thể và vai trò không lớn, ngoài ra có một số loài được xếp vào dạng trung gian. Sự đánh giá về vai trò của loài trong quần xã có thể bằng sinh khối hoặc bằng tác động của chúng đến môi trường. Với cách đánh giá qua sinh khối, người ta thường dùng phần trên mặt đất, cũng có thể dùng cách đánh giá bằng mắt.

Độ lớn về khối lượng của một loài trong quần xã được coi là dấu hiệu của tổ chức quần xã đó. Người ta cũng có thể đánh giá nó qua số lượng cá thể (hay chồi) qua độ phủ hay những đặc điểm khác, nhưng bằng sinh khối được xem là chính xác hơn.

Trong nhiều quần xã (đặc biệt là vùng nhiệt đới) rất khó xác định loài nào ưu thế, còn lại đại đa số đều có thể nhận ra loài ưu thế một cách rõ ràng.

Những loài chiếm số lượng lớn trong quần xã được gọi là loài ưu thế, theo số lượng của loài ưu thế trong quần xã mà có khái niệm đơn ưu thế và đa ưu thế. Khái niệm đa ưu thế biểu thị rõ ở các quần xã đa loài, các loài này thuộc nhiều kiểu dạng sống khác nhau, nằm ở nhiều tầng khác nhau, thường hay gặp ở các quần xã rừng. Cũng có trường hợp ngay trong một tầng cũng có thể có tới 2 - 3 loài ưu thế

Những loài ưu thế có phần trên mặt đất sống lâu năm là loài ưu thế bền vững. Những loài thuộc thảo thường không phải như vậy, nó có thể có ưu thế mùa và ưu thế

năm. Loại ưu thế mùa có thể xuất hiện ở một thời điểm nào đó và tàn lụi sớm nên còn gọi là ưu thế đoản mệnh. Ví dụ, đầu xuân rừng ôn đới có xuất hiện thảm cỏ - cỏ là loài ưu thế nhưng tàn lụi ngay trong hè. Cũng tương tự ở đồng cỏ có thể có sự thay thế về vai trò ưu thế trong cả mùa sinh dưỡng, và cũng có cả thay thế theo năm.

Nhiều quần xã, đặc biệt là quần xã cỏ rất khó phân biệt loài ưu thế, vì mức độ sai khác của chúng không lớn. Vì vậy, có khái niệm ưu thế tuyệt đối và tương đối ưu thế tuyệt đối là loài có khối lượng thực vật chiếm 90%, nếu khối lượng chỉ đạt khoảng 50% hay hơn thì gọi là ưu thế tương đối.

Trong quần xã đa ưu thế, những loài đóng vai trò ưu thế gọi là loài cùng ưu thế. Trong số những loài ưu thế không tuyệt đối cũng có thể chia ưu thế bền vững và không bền vững. ưu thế bền vững là năm nào cũng giữ vai trò ưu thế, ưu thế không bền vững là có năm ưu thế, năm không. ưu thế không bền vững có thể bị chi phối bởi điều kiện sinh thái, cũng có thể do chu kỳ sống của loài đó chi phối.

Mỗi loài đều có khả năng làm biến đổi môi trường theo thực trạng của nó, điều này phụ thuộc vào số lượng và vị trí của loài trong hệ dinh dưỡng của quần xã vì từ đó tác động của loài tới các loài khác và tới đất. khí hậu sẽ khác nhau. Việc phân chia ra các nhóm loài theo vai trò trong quần xã đã được đề cập từ lâu Lorenz (1858) đã chia thành 2 nhóm: nhóm gốc rễ và nhóm ngẫu nhiên. Trên cơ sở nghiên cứu loại hình thảo nguyên, Vursotski (1915) và Patrotski (1917) cùng chia chúng thành hai nhóm là:

a) Nhóm cơ bản (những loài bền vững): là những loài xác định đặc tính của quần xã này - loài ưu thế ( *Theo Vursotski*) và loài chỉ đạo ( *Theo Patroski*);

b) Loài thành phần - loài tạm thời, những loài này xuất hiện theo thời kỳ, đa số là loài một năm, nó bổ sung vào khoảng trống của nhóm trên.

Ở Tây Âu, trong bảng phân loại các quần xã thực vật được Braun - Blanquet và Pavillard (1922, 1925, 1928) xây dựng, gồm 5 kiểu: nhóm loài lập quần, loài bền vững (bảo thủ), loài củng cố, loài trung bình. loài biến tấu. Đồng thời các tác giả đã liệt kê ra các nhóm quần xã thực vật theo nhóm loài đó, song đã không mô tả và cũng không có ví dụ cụ thể. Trong thời kỳ đó, ở Liên Xô (cũ) cũng xuất hiện nhiều bảng phân loại các kiểu quần xã thực vật. Poplápski (1924), Sukhatrep (1928) đã chia ra 2 nhóm loài cơ bản của các kiểu thực vật quần: loài lập quần - kẻ thành lập, kiến tạo quần xã; loài tùy tùng - loài cùng tham gia để tạo thành 1 quần xã, vai trò trong kiến tạo môi trường thực vật quần là rất kém. Trong nhóm lập quần, Sukhatrép còn chia ra loài bản địa - loài kiến tạo quần xã mà không chịu sự ảnh hưởng của người và động vật; loài thoái hoá - kiến tạo quần xã trong điều kiện có sự tác động của người và động vật. Nhóm loài tùy tùng được tác giả chia ra loài bản địa và loài bất định - loài xuất hiện ngẫu nhiên trong 1 quần xã.

Ramenski khi nghiên cứu các kiểu quần xã (1935, 1938) đã chia ra 3 kiểu thực vật trong quần xã: những loài khoẻ, loài chống chịu và loài chiếm đoạt (loài có giá trị bổ

sung). Loài khoẻ là loài có sức cạnh tranh lớn, phát triển mạnh, sử dụng triệt để môi trường sống. Loài chống chịu, theo Ramenski, trong cuộc đấu tranh sinh tồn, nó biết tìm cho mình những nơi khắc nghiệt để tồn tại tạm thời hay thường xuyên. Loài chiếm đoạt - sức cạnh tranh rất thấp nhưng lại có khả năng chiếm đoạt rất nhanh những nơi được giải phóng, bổ sung vào khoảng không giữa các loài 1 khoẻ và nhanh chóng lấp đầy. Bảng phân loại của Ramenski đặt cơ sở trên việc phân chia khả năng của các loài để cùng tồn tại trong một quần xã. Quan điểm nhóm kiểu trong quần xã của Ramenski hàm chứa nội dung động thái, theo cách nhìn của ông thì một số loài thực vật nào đó trong quần xã thực vật có thể lại là loài chống chịu. Ý nghĩa quần xã của thực vật có thể bị thay đổi từ quần xã này sang quần xã khác phụ thuộc vào điều kiện nơi nó sống. Sukhatrép (1928) đã viết, các loài thực vật phụ thuộc vào điều kiện nơi mọc có thể biểu thị khác nhau, nó có thể là loài lập quần thoái hoá, có thể là loài tùy lũng hoặc thậm chí loài lập quần bản địa, sự thể hiện như thế nào hoàn toàn phụ thuộc vào quần xã cụ thể.

Giữa 3 nhóm loài khoẻ, chống chịu và chiếm đoạt tồn tại nhiều dạng trung gian. Vai trò quần lạc của các loài trong các quần xã còn bị thay đổi do đặc điểm thuộc chu kỳ sống của nó. Tất cả những vấn đề này có thể dùng làm cơ sở cho việc sơ đồ hoá một cách chi tiết các kiểu quần xã. Hiện nay vẫn sử dụng hai cách phân chia các kiểu quần xã thực vật. Thứ nhất và cũng là cách vẫn dùng đó là dựa trên vai trò của loài trong quần xã, thực chất nó không phải là vai trò của loài đó mà là quần thể của loài trong quần xã đó. Cách thứ hai là dựa trên cơ sở khả năng tạo thành quần xã của các loài (loài tron vẹn).

Như vậy, thuật ngữ kiểu quần xã có thể hiểu đó là các nhóm loài thực vật, có những biến đổi tương ứng về mặt giá trị quần lạc do điều kiện nơi sống chi phối

hoặc do đặc điểm chu kỳ sống chi phối (Rabótnóp 1966). Những kiểu quần xã như vậy có thể hiểu như là "các thang bậc của sự sống". Ở đây, thang bậc của sự sống được tạo ra là do tổng hợp những thích nghi làm cho loài có khả năng cùng tồn tại với các cá thể khác và chiếm cứ vùng xác định trong quần xã đó (Rabótnóp 1975).

Thuộc vào nhóm loài khoẻ, ví dụ như các loài cây gỗ trong loại hình rừng trồng cây sậy trong bãi lầy... một số trong bọn này rất bền vững trong điều kiện môi trường khắc nghiệt (nghèo chất dinh dưỡng, độ chua cao). Sự cạnh tranh giữa chúng với các loài cũng mọc có thể theo nhiều hướng hay một lĩnh vực nào đó. Trong mối quan hệ với điều kiện môi trường bọn này có thể chia ra thành nhiều nhóm sinh thái quần lạc.

Những loài chống chịu được hình thành trong quá trình thích nghi với nơi sống mà ở đó không cung cấp đủ nước, chất khoáng, ánh sáng, nhiệt độ và có thể thiếu cả một tổ hợp các yếu tố, do đó làm giảm sự tăng trưởng của nó. Nếu như không phải cạnh tranh với các loài khác có thể nó sẽ làm môi trường sống tốt dần lên. Vì vậy, xu hướng tối ưu của nó thường là không trùng với tối ưu thực tế. Người ta thấy (bằng thực nghiệm) rất nhiều loài "ưa khô", "ưa mặn", "ưa bóng" sẽ mọc tốt hơn khi cung cấp đủ

nước, đủ ánh sáng và đất không bị mặn. Ví dụ, cây gọi là hạn sinh nhưng nó sẽ mọc tốt nơi đất ẩm hơn là mọc nơi đất khô. Vậy thực chất đó là cây chịu được hạn. Cây chịu bóng cũng sẽ mọc tốt hơn nơi có đủ ánh sáng.

Nếu ta làm môi trường sống tốt lên, sẽ có tác dụng làm tăng năng suất của cây nhưng thường là làm tốt với nhóm khoẻ hơn là với nhóm chống chịu. Đồng thời trong nhóm chống chịu nó biểu hiện rất khác nhau khả năng của mình trong mối quan hệ khi môi trường tốt dần lên.

Những loài chiếm đoạt có thể xuất hiện ở nơi các quần xã cũ bị phá bỏ như phá và đất rừng do con người tạo ra... Những loài chiếm đoạt điển hình là những loài tham gia vào quá trình hình thành quần xã thực vật ở giai đoạn đầu sau khi quần xã cũ bị phá bỏ. Rõ ràng là bọn này có khả năng chiếm đoạt rất nhanh những vùng trống hay nơi mới bị phá tạo ra khoảng trống, chúng có vai trò lớn trong việc lấp nhanh chỗ trống và từ đó tạo điều kiện phục hồi dần các loài của quần xã cũ

Khả năng chiếm đoạt nhanh của các loài này liên quan đến đặc tính sinh học của chúng. Đó là hạt của chúng có khả năng bảo tồn sự sống lâu trong đất, hoặc khả năng bám rất tốt của hạt vào những nơi khác, và khả năng sinh sản sinh dưỡng nhanh. Chúng còn có khả năng làm giảm sức cạnh tranh của các loài cũ đã tồn tại mà nay bị phá hoại, đồng thời có khả năng nhanh chóng chiếm đoạt các yếu tố dinh dưỡng mới được hình thành do các cá thể đã chết bị khoáng hoá trong quần xã. Trong thực tế, chúng sử dụng môi trường đang có và xu thế cải tạo môi trường tốt hơn. Vì vậy sự đi tới tối ưu hoá trong thực tế cũng như trong xu thế của quần thể hay cá thể, có thể xảy ra ở nhóm loài khoẻ là do khả năng có được trong cạnh tranh rất mạnh của nó, với bọn chiếm đoạt là do quần xã bị phá bỏ, còn ở bọn chống chịu là vì những đặc điểm của quá trình trao đổi chất của chúng cho phép chúng tồn tại được trong điều kiện đó.

Có thể chia ra các kiểu của nhóm chiếm đoạt:

1) Chiếm đoạt theo mùa, biết tận dụng sức cạnh tranh yếu của bọn đoàn mệnh mọc trong mùa xuân.

2) Chiếm đoạt theo chu kỳ một vài năm, đó là những loại có khả năng tận dụng khả năng cạnh tranh yếu của nhóm nào đó trong chu kỳ vài năm liên tiếp. Thường gặp trong loại hình thuộc thảo.

3) Chiếm đoạt đột biến - đó là loài phát triển mạnh ở những chỗ hay mảnh quần xã bị tàn phá.

Vị trí và vai trò từng nhóm này khác nhau theo thời gian và quần xã. Ví dụ, nhóm chiếm đoạt theo mùa xuất hiện vào mùa xuân trong rừng. Thời gian tồn tại rất ngắn và có chu kỳ thường xuyên, nhưng có vai trò về sinh khối và với môi trường quần xã là không lớn. Loài chiếm đoạt chu kỳ vài năm chỉ tồn tại từ một đến vài năm, sự xuất hiện của nó không mang tính chu kỳ, phụ thuộc từ nguyên nhân tàn phá quần xã, vai trò của nó về sinh khối và với môi trường bao giờ cũng kém nhóm khoẻ và nhóm

chống chịu. Chiếm đoạt đột biến có thể tồn tại vài năm, thậm chí vài chục năm, khoảng cách mà chúng đạt được ưu thế giữa hai thời kỳ trong rừng có thể kéo dài tới 100 - 200 năm hay hơn. Khi tồn tại nó tạo năng suất cao và tác động đến môi trường quần xã cũng rất lớn.

Nhiều loài thực vật tồn tại trong giai đoạn đầu của quá trình phục hồi thảm thực vật cũ bị tàn phá được gọi là loài tiên phong, điều đó hoàn toàn không chuẩn: gọi là cây tiên phong chỉ là những loài tiên xâm chiếm vùng giá thể hoàn toàn mới như bãi bồi... hình thành kiểu quần xã đặc thù. Chúng phần nào giống nhóm chiếm đoạt, nhanh chóng trở thành ưu thế tại đó, khi mà không có hay sự cạnh tranh ở đó còn rất yếu. Thời gian tồn tại và tạo thành quần xã của nó không dài. Loài tiên phong khác với bọn chiếm đoạt ở chỗ là xuất hiện trên vùng giá thể mới mà trước kia chưa có thực vật tồn tại và trong quá trình sống nó tham gia vào quá trình hình thành đất, quần xã tiên phong thường chiếm những vùng có diện tích không lớn.

Vai trò ưu thế của các loài trong quần xã được thể hiện trong việc tạo ra lớp phủ thực vật trên trái đất, chúng thuộc nhóm loài khoẻ nên có khả năng sử dụng tốt các điều kiện môi trường nơi nó tồn tại, chúng cũng có thể thuộc nhóm chống chịu vì rất kiên cường với điều kiện môi trường xấu, hoặc chúng thuộc nhóm chiếm đoạt vì có khả năng nhanh chóng chiếm lĩnh những vùng mà ở đó sức cạnh tranh giữa các loài bị suy giảm.

Loài khoẻ, loài chống chịu, loài chiếm đoạt - đó chỉ là dấu hiệu tồn tại của các loài thực vật trong quần xã. Mỗi loài đều có biểu thị ở mức độ khác nhau cả 3 đặc tính đó. Đối với loài khoẻ, nó sẽ thể hiện ở vai trò ưu thế với thời gian dài. Khả năng này được thể hiện trong quá trình hình thành các quần xã đơn ưu thế cũng như đa ưu thế, thậm chí ngay cả việc hình thành các nhóm nhỏ trong các quần xã khác. Trong rừng nhiệt đới thì tính đa ưu thế thể hiện rất rõ là các loài cây gỗ, thuộc nhóm loài khoẻ.

#### **3.1.4. Các quần thể trong quần xã**

Bất kỳ loài thực vật nào trong quần xã đều có một số lượng lớn cá thể, chúng khác nhau về tuổi và trạng thái sống. Tổ hợp các cá thể của một loài trong một quần xã được gọi là quần thể trong quần xã. Các quần xã có thể được xem như là một hệ thống các quần thể của các loài. Nghiên cứu các quần thể trong quần xã có vai trò quan trọng trong việc làm sáng tỏ về tổ chức và động thái của quần xã. Nhưng đặc trưng của các quần thể trong quần xã được xác định bởi số lượng, thành phần tuổi và trạng thái sống của các cá thể trong thành phần của nó. Trong thực tế rất khó xác định chính xác tuổi của các cá thể. Quần thể được đặc trưng bởi sự khác biệt về nhóm tuổi, đúng hơn gọi là thang bậc tuổi. Những loài thực vật sống lâu năm, stvth sản từ hạt được chia ra thành 4 nhóm tuổi - có thể gọi 4 thời kỳ: thời kỳ nghỉ (ẩn), thời kỳ con gái (từ lúc mọc từ hạt đến lúc sinh sản), thời kỳ sinh sản, thời kỳ già. Sự phân chia nhóm như vậy cũng có thể dùng cho thực vật sinh sản sinh dưỡng và sinh sản bằng bào tử.

### ***Nhóm cá thể thuộc trạng thái nghỉ ban đầu***

Hạt và quả cũng như mầm sống sinh sản khác kể cả của sinh sản sinh dưỡng rơi xuống đất có thể chưa nảy mầm ngay, một số có thể tồn tại rất dài trong đất và dần dần tích lũy khá lớn trong đất. Số lượng và khả năng bảo tồn sức nảy mầm là dấu hiệu rất quan trọng của các quần thể trong quần xã. Người ta đã biết được vai trò của hạt trong đất của các quần xã tự nhiên là tham gia vào làm 1 biến đổi thực bì từ thế kỷ 19 (Dureau de la Malle 1825). Sau này Đác Uyn (1939) trong cuốn nguồn gốc các loài cũng đề cập tới. Số lượng hạt tàng trữ trong đất là rất lớn từ vài trăm tới hàng chục nghìn hạt t trên m<sup>2</sup> đất. Thông thường thì các loại hình thuộc thảo có số lượng hạt tàng trữ trong đất lớn hơn rừng (hoang mạc tại 100 hạt/m<sup>2</sup>, thảo nguyên 10 - 20 nghìn, 1 đồng cỏ còn cao hơn). Dự trữ hạt trong đất của các quần xã rừng thường thấp 1 hơn, vì rõ ràng cây gỗ ra hoa kết quả hàng năm ít hơn, hoa quả của nó lại dễ bị 1 động vật ăn, phạm vi phát tán thường rộng hơn, số còn lại rơi xuống đất nảy 1 mầm nhanh. Cây bụi và cây thảo dưới tán rừng cũng ít kết quả, khả năng sinh sản sinh dưỡng thường mạnh hơn, tuy vậy nó vẫn có thể đạt được từ vài trăm cho tới 1000 - 2000 hạt/m<sup>2</sup> (Karpob, 1969).

Hạt trong đất có thể có nguồn gốc từ các quần xã trước kia và hiện nay, kể cả của quần xã bên ngoài đưa vào. Tỷ lệ từng phần trong quần xã rất khác nhau. Vì thế nghiên cứu về hạt trong đất còn giúp ta biết được quần xã đã tồn tại trước kia. Trong nhiều trường hợp thì tỷ lệ hạt của những loài đã tồn tại tàng trữ trong đất sẽ là nhiều nhất so với từ nơi khác nhập vào.

Phương thức truyền các mầm sống và được tàng trữ trong đất có giá trị nhất là nước và động vật. Gió cũng tham gia và truyền với lượng lớn, nhưng hạt được gió truyền đi thường không có khả năng bảo tồn lâu dài sức nảy mầm.

Lượng hạt được tàng trữ nhiều nhất ở lớp đất mặt, với đồng cỏ sâu tới 5 cm, rừng thường trong tầng A<sub>0</sub> và A<sub>1</sub>. Theo số liệu của Rabotnốp (1956), đồng cỏ ngoại ô Matxcova trên 1m<sup>2</sup> diện tích, ở lớp đất sâu từ 0 - 10 cm có 5860 hạt, tương tự ở độ sâu 10 - 20 cm là 2960. Trong đồng cỏ khô số liệu tương ứng là 4640 và 1560 và có thể tìm thấy hạt ở độ sâu tới 50 cm. Sự phân bố hạt có khả năng sống theo phần diện đất thay đổi tùy thuộc vào từng quần xã, trong các vùng đất trồng trọt thường phân bố sâu hơn, vì thường có sự xáo trộn đất bởi con người. Động vật đất cũng tham gia vào việc phân bố hạt giống trong đất bằng con đường đào hang hoặc ăn, tha vào trong hang.

Trong một quần xã, số lượng hạt rơi vào trong đất cũng thay đổi theo từng năm, chi phối điều này có nhiều nguyên nhân, do bản thân quần xã và do các yếu tố bên ngoài đem đến. Vì vậy, các quần xã khác nhau có sự khác nhau lớn về số lượng hạt trong đất, thành phần hạt, phân bố nằm ngang và thẳng đứng trong đất. Chúng ta cũng biết khả năng bảo tồn sức sống của hạt dài hay ngắn tùy theo từng loài, nên tổ hợp thành phần hạt trong đất không phản ánh đầy đủ thành phần loài đã tồn tại trong các quần xã trước kia cũng như hiện nay. Rất nhiều loài nhất là những cây thảo sống 1



năm, hạt của nó có thể đồng loạt nảy mầm khi gặp điều kiện thuận lợi và sẽ trở thành ưu thế vào thời điểm tương ứng của tuổi trưởng thành, dẫn đến sự tích lũy ô ạt hạt trong đất của năm đó. Phản ứng với điều kiện để nảy mầm của từng loài khác nhau cũng khác nhau. Đó cũng là một đặc tính thích nghi trong quá trình cạnh tranh của các loài, ở cây ngắn ngày thường có ưu thế hơn.

Sức sống của hạt tồn tại trong đất dài hay ngắn cũng biến đổi theo loài, quần xã có loài có thể kéo dài vài năm hay vài chục năm, có loài rất dài tới hàng trăm hay hàng nghìn năm như rau muối (*Chenopodium album*) tới 1700 năm (Odum 1974). Quy luật chung là càng nằm sâu trong đất càng có khả năng bảo tồn cao sức sống của hạt. Nguyên nhân dẫn đến khả năng bảo tồn sức sống lâu của hạt trong đất đó là do đặc tính sinh vật học của hạt và điều kiện môi trường sống đó quyết định. Về đặc tính sinh học có:

1) Hạt có vỏ bọc không cho nước và không khí đi qua được, do đó trong hạt chứa lượng CO<sub>2</sub> cao. Những hạt này muốn nảy mầm phải có tác động làm vỡ vỏ, có loài phải qua lửa.

2) Phôi trong hạt chưa đạt được tuổi thành thực, cần có thời gian để hoàn thiện.

3) Trong hạt có vách ngăn không cho mầm phát triển, hạt muốn nảy mầm phải phá bỏ được vách ngăn đó.

4) Trong hạt có tồn tại chất có tác dụng ức chế nảy mầm, hạt có thể phải qua hệ tiêu hoá của động vật mới thực hiện được khả năng nảy mầm.

Khả năng thực vật thích ứng nhanh khi có điều kiện thuận lợi là do:

1) Sự thay đổi điều kiện chiếu sáng, do thảm thực vật bị tác động, do hạt được mang lên bề mặt bất động vật hay tác động khác.

2) Các nhân tố ngăn cản sự nảy mầm của hạt bị mất, ví dụ mưa với lượng lớn, đủ để cho phôi hoàn thiện chu kỳ sống nảy mầm.

3) Sự làm mất các chất cảm ứng khi phá bỏ lớp thảm chết bằng lửa.

4) Tác động của nitrát trong mối quan hệ với quá trình nitrát hoá trong điều kiện nào đó (đón chặt rừng).

### **Nhóm cá thể thời kỳ tiền sinh sản:**

#### **- Đặc điểm chung:**

Tiền sinh sản là một thời kỳ trong đời sống thực vật, bắt đầu từ lúc hạt mọc mầm đến trạng thái thành thực. Trong các tài liệu, thời kỳ này được gọi với nhiều tên khác nhau. Tuy nhiên, dùng từ tiền sinh sản để chỉ từ khi hạt nảy mầm đến thành thực cũng không thật chuẩn. Các cá thể của một loài trong một quần xã đạt đến trạng thái trưởng thành với độ tuổi khác nhau. Đồng thời, cũng có cây còn non nhưng đã ra hoa kết quả như cây già tuy vẫn chưa đạt tuổi trưởng thành. Trong thực tế, từ hạt mọc ra sẽ cho cây

mầm, sau đó thành cây con, tức là từ khi lá mới được hình thành (khác với lá mầm). Sau đó đến giai đoạn cây trưởng thành. Tuy nhiên có rất nhiều trường hợp đặc biệt nhưng nói chung thời kỳ tiền sinh sản có 3 giai đoạn: cây mầm, cây con, cây trưởng thành. Sự khác biệt về hình thái là không lớn. Về mặt sinh lý, người ta coi giai đoạn mầm là từ khi nảy mầm đến khi dùng hết chất dinh dưỡng dự trữ trong hạt. Tuy nhiên, như cây sồi 12 tuổi, lá và thân đã trưởng thành, mà dưới đất hạt vẫn còn và chất dự trữ chưa hết. Còn cây thuốc lá từ khi có 2 lá mầm với rễ cái rất nhỏ đã phải sống tự lập. Vì vậy gọi là cây mầm nên phân biệt bằng dấu hiệu phần trên mặt đất với những hình thái hoàn toàn khác cây trưởng thành về thân, lá.

Khi nghiên cứu thành phần quần thể, nhóm cây mầm thường ít được phân chia, vì nó khó nhận biết loài, đặc biệt là cây hoà thảo. Vì thế, người ta thường để chung nhóm cây mầm. Một số trường hợp để chung trong nhóm cây con.

Ranh giới giữa cây con và cây trưởng thành ở nhiều loài cũng rất khó phân biệt.

*\* Điều kiện xuất hiện cây mầm:*

Chỉ một số lượng rất ít hạt là thành cây mầm, số lượng này khác nhau tùy theo loài. Nó phụ thuộc vào khả năng tạo cây mầm của hạt; vào sự phá hoại hạt bởi động vật và điều kiện nơi mọc.

- Trong đồng cỏ, hạt muốn thành cây mầm cần có nhiệt độ, độ ẩm và một số điều kiện khác thích hợp. Điều này không dễ dàng đạt được đầy đủ trong quần xã ngay cả trong điều kiện hạt được gieo trồng. Cây mầm sau khi mọc tồn tại trong điều kiện khác nhau, không giống như cây trưởng thành. Điều này được xác định bởi sự phân bố của phần gần mặt đất, và điều kiện của hệ rễ ở lớp đất mặt. Từ đó dẫn tới sự khác nhau về ánh sáng, nhiệt độ, độ ẩm, các loại khí, tác động của cây trưởng thành... Đa phần cây mầm là cây trung sinh, nhiều loài giai đoạn cây mầm có hiện tượng cộng sinh, bán ký sinh hay nhờ cây khác cung cấp chất dinh dưỡng. Nhiều cây mầm có khả năng chống chịu rất cao, tới toạc không chết.

- Số phận cây mầm: nhiều công trình nghiên cứu đã khẳng định cây mầm bị chết với số lượng lớn ở năm đầu, tùy theo từng vùng và điều kiện cụ thể mà số lượng chết nhiều xảy ra ở thời điểm khác nhau. Nói chung, cây mầm xuất hiện vào mùa xuân hoặc đầu mùa mưa, sẽ bị chết nhiều trong mùa hè thu của năm đó. Một số ít chết vào mùa xuân năm sau.

Nguyên nhân gây chết cây mầm chủ yếu là do các yếu tố thuộc vật lý, do động vật, do tác động vật lý của cây trưởng thành cùng hay khác loài... Cây mầm các loài khác nhau chết với tỷ lệ khác nhau trong từng quần xã do khác nhau về đặc điểm sinh thái và sinh vật học.

*\* Trạng thái cây con:*

Cây mầm trong quần xã không chỉ bị chết nhiều mà còn phát triển rất chậm, trong

khi đó tại các vườn ươm lại mọc rất nhanh, chỉ trong 1 năm đã trở thành cây trưởng thành. Rất nhiều năm cây non mọc dưới bóng lá của loài nên phát triển yếu, thậm chí hình thái lá khác xa với cây trưởng thành, vì thế dạng cây non tồn tại rất dài. Do cạnh tranh yếu ớt với cây trưởng thành nên cây non tăng trưởng chậm. Cũng có một số cây gặp điều kiện thuận lợi nên phát triển nhanh. Nhìn chung, chúng tồn tại ở trạng thái cây con rất lâu.

*\* Sự dao động số lượng cây mầm cây con:*

Sự thay đổi hàng năm các điều kiện thuộc khí hậu, sự tác động của con người, động vật, sự mang đến các mầm sống mới... dẫn tới sự biến động số lượng cây mầm và sự sống sót trong năm của từng loài trong quần xã. Vì thế có hiện tượng có năm có loài, cây trưởng thành có thể nhiều hơn cây mầm và ngược lại cũng có năm không có cây mầm của một hay một số loài nào đó. Cây con theo thời gian cũng bị chết dần...

Khi nghiên cứu sự biến động số lượng của chúng người ta thấy, cây mầm và cây con có chung ổ sinh thái, nên một sự biến động nào đó của nhóm này dù chỉ là một loài nào đó đều ảnh hưởng đến cây mầm, cây con của loài khác. Sự biến đổi ấy có thể thay đổi theo quần xã và quần hệ.

*\* Sự phụ thuộc của thành phần cây dưới tuổi trưởng thành tới cây đã trưởng thành trong quần xã:*

Các nhà nghiên cứu đã khẳng định, thành phần loài cây mầm trong quần xã có sự khác biệt với cây trưởng thành, thường ít loài hơn. Sở dĩ như vậy vì: trong quần xã có những loài không có cây mầm, có loài có cây mầm, không có do cây trưởng thành chưa có điều kiện nên không hình thành hạt...

*\* Sự phân bố thuộc lãnh thổ của cây mầm và cây con:*

Cây mầm và cây con phân bố trong quần xã không đồng đều vì môi trường trong quần xã không đồng nhất, phát tán ngẫu nhiên và do ảnh hưởng của cây trưởng thành đến cây mầm của từng loài khác nhau, nên đa phần cây mầm tập trung gần cây mẹ.

*\* Ảnh hưởng của con người trong thời kỳ tiền sinh sản và cả đời sống của thực vật:*

Con người sử dụng các quần xã với nhiều mục đích và phương thức khác nhau; từ đó ảnh hưởng tới sự xuất hiện cây mầm trong quần xã, với đồng cỏ có thể cắt chăn thả, bón, tưới, cày... có loại có lợi, có loại không có lợi, thậm chí cho đến từng hạt giống cũng có thể khác nhau. Thông thường, tác động đó làm thay đổi lớp phủ, thay đổi độ chiếu sáng, độ ẩm, nhiệt độ, thay đổi một số điều kiện của lớp đất mặt nên ảnh hưởng đến cây mầm, cây con.

***Sự kéo dài thời kỳ tiền sinh sản:***

Khả năng kéo dài thời kỳ tiền sinh sản ở các loài, thậm chí các cá thể của một loài cũng không giống nhau. Trước hết, nó phụ thuộc vào đặc tính sinh học của loài đó.

Một số loài có thể tiếp nhận sự chiếu sáng bình thường sau khi nảy mầm được vài tuần, một số khác có thể hàng chục năm mới tiếp nhận được.

Đồng thời tính kéo dài của thời kỳ con gái trong chừng mực nhất định cũng phụ thuộc vào đặc điểm môi trường sống. Nhiều loài thực vật chỉ thành thực trong điều kiện môi trường nhất định, thời gian có thể kéo dài vài chục năm khi trong môi trường sống thiếu một yếu tố nào đó (thậm chí chỉ một loại muối khoáng nào đó).

Điều kiện thay đổi có thể rút ngắn hay kéo dài thời kỳ tiền sinh sản, nói chung làm thay đổi tốc độ phát triển của các thời kỳ. Sukhatrép (1941) đã nêu: ở cây một năm, khi các điều kiện sống xấu đi sẽ làm ngắn thời kỳ tiền sinh sản, đồng thời ở nhiều loài nhiều năm khi môi trường sống xấu có thể làm nó trở thành cây một năm. Ví dụ, đậu ba lá (*Trifolium repens*) ở vùng Tây Nam Mỹ do điều kiện sống kém nên nó tồn tại như cây một năm (theo Albrecht - 1942). Ngược lại, theo Diels (1906) thì ở nhiều loài cây một năm, hai năm và cây nhiều năm khi không đạt được những yêu cầu cần thiết của nơi sống thì thường kéo dài thời kỳ tiền sinh sản, ví dụ mỏ hạc (*Geranium bohemium*) là cây một năm lại trở thành hai năm. Trong các quần xã tự nhiên, nhiều cá thể thuộc cây một năm nhưng do không đạt được điều kiện cần thiết để phát triển nên đã thành cây hai năm (sau 2 năm mới kết thúc vòng đời). Nhìn chung, thời kỳ con gái của các cá thể trong một loài cũng có thể không giống nhau trong một quần xã hay nhiều quần xã khác nhau. Qua nghiên cứu, Rabônóp (1950) nhận thấy:

1) Những cá thể của một loài cùng mọc trong một quần xã có thể có thời kỳ con gái dài ngắn khác nhau, có loài có thể chênh lệch vài chục năm. Điều này phụ thuộc vào đặc tính sinh học của quần thể đó và phụ thuộc vào đặc điểm của cây mầm mọc ra từ hạt đã tồn tại bao lâu trong quần xã đó cũng như phụ thuộc vào điều kiện cụ thể bao quanh cá thể.

2) Thời kỳ con gái kéo dài ở mức độ tối đa, tối thiểu hay trung bình có thể dao động từ quần xã này đến quần xã khác.

### ***Thời kỳ sinh sản:***

Cây nhiều năm có thời kỳ sinh sản kéo khá dài, ví dụ cây cỏ nhiều năm trong đồng cỏ hay thảo nguyên có thể kéo dài thời kỳ sinh sản 20 - 30 năm hay hơn. Còn với cây gỗ có thể kéo dài hàng trăm năm hay hơn. Trong cả thời kỳ đó, trạng thái sống của nó cũng có những biến đổi. Bởi vậy, người ta có thể chia thời kỳ này ra thành các giai đoạn: giai đoạn bắt đầu (tăng trưởng cả cơ quan sinh dưỡng và sinh sản) giai đoạn đỉnh điểm và giai đoạn già (giảm cả cơ quan sinh dưỡng và sinh sản). Quy luật biến động của các thời kỳ dễ dàng bị thay đổi do điều kiện môi trường thay đổi trong năm hay theo chu kỳ vài năm. Ví dụ ở trạng thái sinh sản, cây có thể không ra hoa một cách liên tục, thời gian dừng có thể 1 năm, 2 hay vài năm. Từ cây thảo đến cây gỗ đều có hiện tượng như vậy. Sở dĩ như vậy vì để ra hoa, kết quả nó phải chi phí một lượng lớn các chất dinh dưỡng, nên trong điều kiện môi trường không đáp ứng đủ nó phải dừng lại

để tích lũy. Tuỳ theo từng kiểu thảm mà sự đáp ứng đó có thể có nguyên nhân và điều kiện khác nhau. Tính chu kỳ trong thời kỳ sinh sản còn chịu sự chi phối của các loài động vật tồn tại trong quần xã (bị ăn, thụ phấn, phát tán...). Ngoài ra tỷ lệ đực - cái trong quần xã cũng có vai trò quan trọng.

Với thực vật sinh sản sinh dưỡng thì khả năng đó thay đổi theo tuổi, sau nữa là điều kiện nơi sống.

Khả năng các cá thể có thể chuyển sang trạng thái nghỉ từ trạng thái sống bình thường có vai trò quan trọng đối với việc chuyển trạng thái sống của nhiều loài. Vì vậy, trong quần thể của quần xã luôn luôn có những cá thể tồn tại ở trạng thái này. Nghiên cứu về ý nghĩa của nó còn rất ít nhưng người ta vẫn biết rằng thực vật chuyển vào trạng thái nghỉ thứ sinh là rất phổ biến. Nó có thể được hình thành do thực vật tác động với nhau, tác động của động vật hay do điều kiện sống thay đổi... đặc biệt thường gặp là do hạn hán gây ra, một số trường hợp do thiếu các chất khoáng và ánh sáng. Thời gian tồn tại ở trạng thái này không lâu, vài năm, có khi tới 7, 8 năm. Trong chu kỳ sống của cá thể nhiều loài có thể có vài lần như vậy.

#### *Những cá thể già yếu:*

Nghiên cứu về hiện tượng già yếu của thực vật được tiến hành ở cây gỗ nhiều hơn. Ở trạng thái này, quá trình sinh trưởng của cả 2 phần trên và dưới đất đều giảm rõ rệt, giảm khả năng sinh sản hạt và sinh sản sinh dưỡng, sức chống đỡ với tác động có hại của động vật, nấm, các loại ký sinh đều yếu, với sự biến động của các yếu tố khí hậu cũng vậy.

Cá thể già không phải đều có ở tất cả các quần thể của quần xã. Cây một năm không bao giờ có cá thể già, chúng đều chết sau ra hoa kết quả. Những cá thể già thường không đủ sức cạnh tranh với cá thể trẻ trong loài và khác loài, vì thế dễ dàng bị chết, đặc biệt vào những năm thời tiết khắc nghiệt hay động vật ăn hại phát triển ồ ạt, vì vậy vai trò của nhóm này trong quần xã là không lớn.

Nhiều thực vật được sinh ra bằng con đường sinh sản sinh dưỡng. Trong quần xã cần phân chia những cá thể sinh ra từ hạt và bằng con đường sinh dưỡng, bọn này được phân ra theo nhóm tuổi và thường dùng phần dưới đất để phân biệt, có một số có thể dùng phần trên mặt đất. Với phần trên mặt đất, xác định tuổi già bởi sự giảm khả năng tích lũy, giảm số chồi trong bụi.

#### ***\* Ý nghĩa của đa dạng về thành phần trong quần thể.***

Quần thể trong quần xã là hiện trạng tồn tại của loài trong quần xã đó, hình dạng và độ lớn của nó phụ thuộc vào điều kiện cụ thể của quần xã. Tình trạng của quần thể biểu thị các mức độ trong cuộc sống của chúng trong quần xã là:

1) Đặc tính của hạt, nghĩa là có khả năng tồn tại lâu dài trong đất mà không mất khả năng nảy mầm. Đặc điểm này rất quan trọng với nhóm cây một năm, ít năm và

nhóm chiếm đoạt.

2) Khả năng có thể tồn tại lâu dài trạng thái cây con và cây non khi không đạt được các yếu tố khoáng, nước và cả ánh sáng.

3) Khả năng của cây trưởng thành tồn tại dài trong trạng thái giảm tăng trưởng, giảm sinh sản hạt khi điều kiện không thuận lợi và thậm chí biết chuyển sang trạng thái nghỉ thứ sinh, ngừng phát triển phần trên mặt đất, bảo tồn khả năng sống của phần dưới đất. Khi điều kiện biến đổi theo hướng có lợi thì nhanh chóng phát triển bình thường.

Thành phần của quần thể trong quần xã thay đổi do sự thay đổi của điều kiện nơi sống và do các yếu tố tạo thành quần xã. Những loài càng nhanh chóng và càng đa dạng về mối quan hệ trong quần xã càng bền vững với môi trường so với loài đơn điệu về thành phần tuổi. Những loài đơn điệu về tuổi, trạng thái sống thường sinh khối không lớn và phân bố trong một tầng, phản ứng của nó với sự tác động của con người và các yếu tố khác là rất kém (dễ bị đào thải).

Các cá thể trẻ thường có khả năng chịu bóng hơn cây già, ở một số loài khi tuổi thọ tăng thường có hiện tượng chuyển đổi dạng sống, phản ứng với phân bón cũng khác nhau/ thường tuổi cao cần nhiều hơn. Nói chung, độ tuổi khác nhau thì có phản ứng khác nhau với sự thay đổi của môi trường, mỗi loài và mỗi độ tuổi đều có hốc sinh thái riêng. Với từng loài sự khác nhau này là có lợi cho nó.

### ***Kiểu và trạng thái của các quần thể trong quần xã:***

Những đặc tính của các quần thể trong quần xã của bất cứ loài nào được xác định không chỉ bởi đặc điểm sinh thái, sinh học, mà còn bởi tính chất thuộc nhóm quần lạc nào của nó. Điều đó có nghĩa là, trong quần xã thực vật (quần xã tiên phong, giai đoạn đầu hay giai đoạn thành thực trong quá trình biến đổi của quần xã) loài nào đó sau khi hình thành quần thể của mình và thích ứng với quần xã rồi sẽ tạo điều kiện để chiếm ưu thế (thuộc loài khỏe, loài chống chịu, loài chiếm đoạt) hay tồn tại bền vững trong quần xã, hoặc là chiếm vị trí thứ yếu trong đó.

Quần thể trong quần xã luôn biến động, đó là do có sự biến đổi các trạng thái của quần xã (trong năm hay qua các năm) mà trong đó các quần thể đang tồn tại. Vì vậy, trong giới hạn của từng kiểu riêng biệt của quần thể trong quần xã có thể chia các trạng thái theo tuổi, mùa, năm và diễn thế (thay thế quần xã này bằng quần xã khác). Quần thể có thể chia ra thành cây một tuổi hay cây nhiều năm tuổi. Quần thể một năm tuổi đặc trưng cho các loài sinh sản từ hạt, phát tán nhờ gió, không có khả năng tích lũy và bảo tồn những hạt có khả năng nảy mầm nằm trong đất, không có khả năng sinh sản hạt khi mọc dưới tán cây khác. Những loài như thế thuộc nhóm cây tiên phong, có trong các bãi bồi ven sông, trên đồi sau khi bị tàn phá, nó là giai đoạn đầu của quá trình phục hồi. Thuộc vào nhóm này là những cây một năm thường xuất hiện trên những vùng đất trống trọt (cả trên đất trồng rừng). Đa số các loài trong nhóm này tồn

tại không lâu, số lượng cá thể sẽ bị giảm dần, một số trường hợp giảm khá nhanh. Đối với nhiều loài tham gia tạo thành quần xã nguyên sinh cũng có khả năng xuất hiện sau những tác động phá hoại như đốt, chặt hạ... Các kiểu tác động này đã tồn tại từ lâu đời, vì thế vai trò của các nhóm loài (theo sinh thái quần xã - loài khỏe, chống chịu, chiếm đoạt) được thể hiện trong thành phần tuổi và sự biến động số lượng trong từng nhóm, đặc điểm này được sinh ra qua quá trình lâu dài. Với các quần thể này, còn có đặc điểm đặc trưng khác đó là số lượng cá thể, thành phần tuổi biến đổi một cách có quy luật từ khi hình thành đến khi kết thúc sự tồn tại. Bắt đầu là hạt xâm nhập từ bên ngoài vào, trải qua từ một đến vài năm sẽ xuất hiện cây non với số lượng lớn, nó có thể tạo nên sự khép tán của các cây cùng tuổi. Trải qua một khoảng thời gian nào đó những loài thuộc nhóm cây tiên phong cũng như những loài tồn tại ở giai đoạn đầu của quá trình phục hồi này sẽ bị chết dần và nếu như không có sự tác động nào khác hay sự bổ sung mới, quần thể sẽ bị suy thoái rồi sẽ mất hoàn toàn hay chuyển vào trạng thái nghỉ. Trong một số trường hợp, tác động của con người có thể kéo dài sự tồn tại của các quần thể này.

Cũng có trường hợp các quần thể tham gia vào tạo thành quần xã nguyên sinh khi bị phá sẽ không thể trở lại được hoặc phải kéo dài tới hàng trăm năm mới phục hồi. Trong trường hợp này, sau vài năm, quần thể tiên phong sẽ được hình thành, rồi nó cũng sẽ bị chết, các quần thể tiên phong có cùng tuổi này sẽ bị dồn lại và tồn tại dạng khóm, các loài cây gỗ sẽ mọc lên rồi dần dần đi đến thống trị bởi một loài nào đó, thường nó cũng tạo thành thể khảm với các quần thể có thành phần tuổi khác nhau.

Thông thường các cá thể tạo thành quần thể cùng bước vào thời kỳ sinh sản và hoàn thành chu kỳ sống, nó sẽ chết và sẽ dẫn đến sự thay thế của quần thể khác. Sự đa dạng về tuổi trong quần thể cho phép hàng năm hay chu kỳ vài năm có bổ sung cá thể mới vì thế quần thể được duy trì khá ổn định về số lượng cá thể trưởng thành trong quần thể. Sự chết của cá thể già vẫn xảy ra, nhưng đến giới hạn nào nó lại được bổ sung, tình trạng đạt tối đa hay tối thiểu xảy ra hoàn toàn mang tính chu kỳ. Sự đa dạng về tuổi trong quần thể thường gặp nhiều ở bọn có khả năng sinh sản sinh dưỡng.

Quần thể là thành phần tạo thành quần xã, nó luôn làm cho quần xã bị thay đổi trong đó có các dạng biến đổi theo mùa, theo năm gọi là diễn thế. Biến động mùa của quần thể biểu thị trong sự thay đổi về số lượng cá thể/ về tuổi và về trạng thái mùa. Nó thể hiện rõ ở cây một năm. Quần thể đó bao gồm trạng thái hạt (hạt chắc), cây mầm, cây con, cây non, cây sinh sản. Hạt không chỉ nằm trong biến động mùa mà còn trong biến động nhiều năm. Đa số các loài nhiều năm và ngay cả cây đoản mệnh đều biểu hiện sự biến đổi của hai trạng thái mùa của quần thể: đó là tất cả hay đa số cá thể phần trên mặt đất sẽ phát triển và sẽ đi vào trạng thái nghỉ ở phần dưới đất, còn đi vào trạng thái nghỉ bằng hạt cũng có ở đa số loài. Biến động mùa của quần thể cây gỗ thường xanh chỉ thể hiện vào năm nào không có cá thể mới xuất hiện.

Biến động hàng năm thể hiện ở các quần xã cây thảo tồn tại nơi có môi trường biến

động theo năm hay theo chu kỳ vài năm. Ví dụ điển hình và rõ nhất là ở bọn sống 1 năm, gặp điều kiện thuận lợi hạt nảy mầm cho cây chỉ trong một vài năm. Quần thể của chúng trong nhiều năm sẽ tồn tại dạng hạt. Ngay cả năm thuận lợi cũng không phải tất cả các hạt của nó đều nảy mầm mà còn rất nhiều hạt nằm ở dạng tiềm ẩn. Nhiều loài cây lâu năm cũng có dạng biến động như vậy nó có thể tồn tại trong quần thể ở dạng hạt hay phần dưới đất. Biến động chu kỳ nhiều năm ít thể hiện ở bọn sinh sản bằng cơ quan sinh dưỡng.

Nhiều loài trong thành phần của một số quần xã theo thời gian, có khả năng thay thế cho nhau. Giá trị quần thể trong quần xã của các loài như vậy sẽ xuất hiện tương ứng với giai đoạn mà loại đó tồn tại trong quần xã, nó tạo thành loạt diễn thế và đặc trưng cho từng kiểu sinh thái cảnh, tạo ra hàng loạt các giai đoạn của sự phát triển: giai đoạn nhập vào và hình thành các nhóm theo độ tuổi; giai đoạn sức sống bị suy giảm; giai đoạn thoái hoá. Mỗi giai đoạn đều có quan hệ tới một kiểu xác định của quần xã, hoặc tới một số kiểu, hoặc thay đổi lẫn nhau. Sự biến đổi vai trò của loài trong quần xã sẽ kéo theo sự thay đổi số lượng cá thể trong các nhóm tuổi, đặc biệt nhóm tuổi đang đóng vai trò quan trọng. Biến động thuộc về diễn thế thường gặp trong các quần xã cỏ được con người dùng làm bãi chăn thả hay cắt. Hiện nay, người ta thường chia ra 3 kiểu cơ bản của quần thể thực vật trong quần xã:

1) Những quần thể xâm nhập, đặc trưng cho giai đoạn đầu của các loài đi vào trong quần xã (trong thành phần quần thể đi vào trong quần xã gồm hạt giống còn khả năng nảy mầm, nhóm cá thể tuổi tiền sinh sản).

2) Các quần thể dạng bình thường - đó là dạng phổ biến nhất của các quần thể trong quần xã, bao gồm các loài cơ bản của quần xã, có khả năng thực hiện quá trình sinh sản hạt hay sinh dưỡng.

3) Những quần thể của kiểu thoái hoá, những loài trong nhóm này không có hiện tượng cá thể mới có thể xuất hiện từ hạt hay từ cơ quan sinh sản hữu tính. Trong các kiểu cơ bản của quần thể trong quần xã kể trên có thể chia ra nhiều kiểu phụ.

#### *Những kiểu sức sống của thực vật trong quần xã:*

Khi đánh giá đặc điểm sinh thái, sinh học của loài, ta thấy rằng, mỗi loài có kiểu đặc trưng riêng về trạng thái sức sống, có thể tóm tắt trong các dạng cơ bản sau. Ramenski (1935) đã chia ra các dạng cơ bản sau - 3 dạng sinh quần lạc của thực vật - loài khoẻ loài chống chịu, loài chiếm đoạt. Đây cũng có thể được xem là 3 hướng phát triển sức sống của thực vật trong quần xã, đó là:

1) Những loài có khả năng đặc biệt trong việc tận dụng tối đa tài nguyên môi trường, nó có sức cạnh tranh cao trong điều kiện cùng mọc với các loài khác - đó là các loài khoẻ

2) Những loài có khả năng trốn tránh khi cạnh tranh với các loài khoẻ nhờ khả năng có thể mọc được trong điều kiện không thuận lợi hay ít thuận lợi, chúng có thể



cùng mọc với các loài khoẻ, khai thác những phần tài nguyên có thể cho mình.

3) Những loài có khả năng trốn tránh sự cạnh tranh với các loài thuộc nhóm 1 và nhóm 2, nó có khả năng nhanh chóng chiếm các vùng hay các thời kỳ sức cạnh tranh ở đó tỏ ra rất yếu, trong số đó có vùng mà lớp phủ bị tàn phá gọi là loài chiếm đoạt.

Vấn đề xác định sức sống của thực vật trong những năm cuối thế kỷ 20 có rất nhiều công trình nghiên cứu. Grime (1974, 1979) cũng chia các nhóm tương tự như Ramenski, đó là nhóm “cạnh tranh” tương ứng nhóm khoẻ của Ramenski, nhóm “bền vững” - tương đương nhóm chống chịu và nhóm “ven đường”, tương đương nhóm chiếm đoạt của Ramenski. Nhìn chung, sự phân chia các nhóm của Grime có 2 nhóm là không thật thoả đáng, vì bất cứ loài nào đi vào trong quần xã cũng đều phải cạnh tranh với các loài khác, vì thế đều thuộc nhóm cạnh tranh. Còn loài ven đường (thực vật theo người) thì từ lâu các nhà thực vật học gọi nó là những "cây tạp" - đó là các loài đặc trưng cho vùng bị phá bởi con người. Về sau Whittaker (1975) cũng chia ra 3 kiểu tương tự như vậy, theo ông còn có các dạng trung gian.

Sau này "sự phân chia các kiểu sức sống của thực vật được dùng để đánh giá thành phần của quần thể trong quần xã, ví dụ sức sống của hạt, các cá thể trước trưởng thành, trạng thái sinh dưỡng. Cụ thể người ta chia sức sống của hạt ra 3 trạng thái:

- 1) Hạt không có khả năng bảo tồn sức sống khi tồn tại trong đất;
- 2) Hạt có khả năng bảo tồn sức sống khi tích lũy trong đất, nhưng mức độ không lớn;
- 3) Hạt có khả năng bảo tồn sức sống rất lâu trong đất.

Những loài thuộc nhóm 1 phân bố rất rộng, là những loài có sức sống khoẻ - thuộc bọn thường xanh, chiếm ưu thế trong nhiều quần xã. Đối với nhóm này, sự tích lũy hạt trong đất (bảo tồn sức sống) không có ý nghĩa lớn, vì nó là loài ưu thế nên năng suất hạt sẽ lớn, đáp ứng cho sự tái sinh từ hạt. Hạt của chúng thường nảy mầm ngay, vì vậy tái sinh từ hạt vẫn đảm bảo. Một bộ phận nữa của thực vật cũng thuộc nhóm không có khả năng bảo tồn sức sống hạt trong đất, đó là các loài có khả năng sinh sản sinh dưỡng rất cao.

Thuộc vào nhóm 2 là các loài thực vật một năm và nhiều cây trong nhóm chiếm đoạt mang tính chu kỳ. Đó là những loài tồn tại ở những nơi có sự thay đổi lớn về điều kiện nơi mọc theo chu kỳ vài năm. Ví dụ, các loài thủy sinh phát triển theo chu kỳ bị ngập.

### **3.2. NGOẠI MẠO, DẠNG SỐNG TÍNH CHU KỲ**

Mỗi quần xã thực vật đều được đặc trưng bởi ngoại mạo của mình hay bởi đặc tính sinh lý. Điều này được thể hiện trong thành phần, số lượng và sức sống của nó. Phân loại thực vật theo hình dạng bên ngoài đã được bắt đầu từ Aristốt, Theo Phrát và sau đó là hàng loạt các nhà khoa học khác. Humbon (1805) là người đầu tiên đặt cơ sở cho

môn địa lý thực vật, ông đề nghị phân loại thực vật theo hình dạng ngoài và đã xác định 19 dạng thực vật. Trong số đó có các kiểu như hoà thảo, dương xỉ, dây leo... Sau Humbon, kiểu phân loại như vậy đã được hàng loạt các nhà nghiên cứu tiến hành, cùng với thời gian người ta đã dùng không chỉ dấu hiệu bên ngoài mà cả tổ chức cơ thể của thực vật để phân loại. Từ đó đã hình thành nên khái niệm dạng sống thực vật. Người đầu tiên đề cập đến khái niệm này là Warming (1901).

Bảng phân loại dạng sống thực vật được nhiều người công nhận lại là của Raunkiaer (1934). Trong bảng phân loại này, ông đã dùng vị trí chồi so với mặt đất và đặc điểm của nó vào thời kỳ khó khăn nhất cho sự sinh trưởng của thực vật để làm cơ sở phân loại. Gồm các kiểu sau:

- Chồi trên mặt đất (*Phanerophytes*): Chồi được tạo thành trên một độ cao nào đó (25cm), thuộc nhóm này có cây gỗ, cây bụi.
- Chồi mặt đất (*Chamaetophytes*): Chồi hình thành ở độ cao cách mặt đất không lớn (dưới 25cm). Thuộc nhóm này có cây nửa bụi, cây bụi nhỏ, những cây dạng gối, rêu sống trên bề mặt đất.
- Cây chồi nửa ẩn (*Hemicryptophytes*): Chồi được tạo thành nằm sát mặt đất thuộc nhóm này là những cây thảo sống lâu năm.
- Cây chồi ẩn (*Cryptophytes*): Chồi được hình thành nằm dưới đất, đó là thực vật địa sinh (cây thân hành, thân củ, thân rễ) hoặc cây mọc từ đáy hồ ao.
- Cây một năm (*Therophytes*): Trong mùa bất lợi tồn tại dạng hạt, thuộc nhóm cây một năm.

Sự hình thành chồi rõ ràng bị chi phối bởi điều kiện khí hậu lạnh mùa đông vùng ôn đới hay khô nóng mùa hè vùng nhiệt đới.

Trên cơ sở 5 kiểu dạng sống cơ bản trên Raunkiaer còn chia ra các nhóm, gồm tất cả 30 nhóm dạng sống.

Trong chừng mực nào đó dạng sống có quan hệ với ngoại mao của quần xã. Một số dạng sống thực vật chỉ có thể phân biệt bằng cơ quan dưới đất, khi đó giá trị ngoại mao của chúng sẽ không có. Cũng có những dạng sống có sự khác nhau về ngoại mao nhưng lại giống nhau về hình dạng bên ngoài.

Phân chia dạng sống của Raunkiaer dựa trên những đặc điểm cơ bản của thực vật nghĩa là dựa trên đặc điểm cấu tạo, phương thức sống của thực vật, đó là kết quả tác động tổng hợp của các yếu tố môi trường tạo nên. Thuộc vào những đặc điểm này có hình dạng ngoài của thực vật, đặc điểm qua đông, sinh sản... trong đó có cả hệ thống phân loại sinh thái của dạng sống, hệ thống này được xây dựng trên cơ sở mối quan hệ của thực vật với những nhân tố rất khắt khe của môi trường. Ví dụ, phân chia cây hạn sinh, trung sinh, ẩm sinh, thủy sinh hoặc là chia ra thực vật nhiệt đới, thực vật ôn đới, thực vật hàn đới.

Bảng phân loại dạng sống của Xerebriacóp (1962, 1964) mang tính chất sinh thái học hiện của Raunkiaer. Trong bảng phân loại này, ông sử dụng cả những dấu hiệu như ra quả nhiều lần hay ra quả một lần trong cả đời sống của cá thể. Bảng phân loại của Xerebriacóp bao gồm cả dạng sống của thực vật có hoa, hạt trần, gồm các dạng sau:

**Ngành A:** Thực vật thân gỗ trên mặt đất và bì sinh.

I. Kiểu 1: Cây gỗ.

1. Lớp 1: Cây gỗ hình thành tán với các cành gỗ dài.

1) Lớp phụ 1: Cây gỗ hình thành tán trên mặt đất.

2) Lớp phụ 2: Cây gỗ hình thành tán bán bì sinh (nhiệt đới).

2. Lớp 2: Cây gỗ dạng hoa thị được hình thành trên những chồi rút ngắn với lá dạng hoa thị (nhiệt và á nhiệt đới hay gập).

3. Lớp 3: Cây gỗ thân mọng nước không có lá (Các loại xương rồng như *Cactaceae*)

II. Kiểu 2: Cây bụi

III. Kiểu 3: Cây bụi nhỏ

**Ngành B:** Cây nửa gỗ (cây bán mộc).

IV. Kiểu 4: Cây nửa bụi hay cây nửa bụi nhỏ

**Ngành C:** Cây thảo trên mặt đất.

V. Kiểu 5: Cây thuộc thảo nhiều trụ.

1) Lớp 1: Cây thảo nhiều trụ, lâu năm nhưng thân không mọng (là cây thảo sống lâu năm).

1) Lớp phụ 1: Hệ rễ cái phát triển

2) Lớp phụ 2: Hệ rễ chùm và thân rễ ngắn.

3) Lớp phụ 3: Cây thảo mọc bụi dày.

4) Lớp phụ 4: Cây thảo có thân leo hay bò.

5) Lớp phụ 5: Cây thảo thân củ.

6) Lớp phụ 6: Cây thảo thân hành.

7) Lớp phụ 7: Cây thảo có rễ có khả năng hình thành chồi mới.

2. Lớp 2: Cây thảo đa trụ với các cành khí sinh mọng nước.

1) Lớp phụ 1: Thân mọng nước.

2) Lớp phụ 2: Lá mọng nước.

3. Lớp 3: Cây thảo đa trục ký sinh hay hoại sinh.

4. Lớp 4: Cây thảo bì sinh đa trục.

5. Lớp 5: Cây leo thuộc thảo đa trục.

IV. Kiểu 6: Cây thảo đơn trục

Trong bảng phân loại này không bao gồm những cây thủy sinh.

Trong bảng phân loại của Xerebriacóp còn chia ra các đơn vị nhỏ hơn và gọi là nhóm, dưới nhóm, tổ và các dạng đặc thù.

Sử dụng bảng phân loại dạng sống để xem xét đặc điểm quần xã giúp chúng ta xác định được ngoại mạo của nó, đồng thời cũng cho ta hiểu được những đặc điểm môi trường mà quần xã đó tồn tại. Ngoại mạo của quần xã rõ ràng có quan hệ mật thiết với các yếu tố sinh thái của quần xã đó.

Dáng vẻ bên ngoài quần xã biến đổi qua các mùa trong năm, sự biến đổi này người ta gọi là tính chu kỳ mùa hay còn gọi là các trạng thái mùa, đó chính là ngoại mạo qua từng thời kỳ. Tập hợp tất cả các đặc điểm thuộc trạng thái mùa của một loài thường khác với ngoại mạo của các cá thể loài khác qua màu sắc, ngoài ra còn phân biệt qua trạng thái vật hậu của loài.

Biến động của các trạng thái có liên quan chặt chẽ với biến động mùa của cấu trúc và hoạt động sống của quần xã. Chu kỳ mùa trong sự sống của các quần xã được thể hiện qua sự biến động của các trạng thái, tức là các pha biến động mùa, mỗi pha đều có đặc điểm riêng về ngoại mạo. Để hiểu hơn về biến động mùa của quần xã không nên chỉ đánh giá bên ngoài mà cần nghiên cứu kỹ sự biến động mùa của hệ rễ dưới đất, vi sinh vật đất, sự biến động của các quá trình vật lý hoá học trong đất. Đặc biệt, nghiên cứu sự biến động theo mùa của các loài cây mầm, cây con trong quần xã có ý nghĩa rất lớn.

### **3.3. CẤU TRÚC CỦA QUẦN XÃ**

Cấu trúc quần xã được hiểu là đặc điểm phân bố của các loài trong không gian và theo thời gian. Cấu trúc biểu thị khoảng không của môi trường được thực vật sử dụng và những đặc trưng cùng mức độ tác động của các thành phần thực vật tới môi trường. Cấu trúc được xác định bởi thành phần và mối quan hệ số lượng giữa các thành phần trong quần xã, cũng như bởi các điều kiện thuộc môi trường, sự tác động của động vật. Trong các quần xã được con người sử dụng cấu trúc còn phụ thuộc vào hình thức và mức độ tác động của con người. Cấu trúc quần xã rất phức tạp, vì nó được hình thành qua quá trình cạnh tranh lâu dài của các loài cùng tồn tại rồi đi đến thích ứng trong từng kiểu môi trường xác định trong nhiều trường hợp thích ứng cả với sự tác động của con người.

Cấu trúc của quần xã trên đất liền phụ thuộc vào đặc điểm phân bố của các cơ quan trên và dưới đất của tất cả các loài trong cả 2 môi trường đất và không khí. Các quần

xã trong môi trường nước sử dụng cả 3 loại môi trường (không khí, nước, đất). Đối với từng loài riêng biệt trong quần xã có thể phân bố các cơ quan của mình trong tất cả các môi trường hay chỉ trong một môi trường nào đó. Ví dụ, thực vật bì sinh chỉ sử dụng môi trường không khí trong quần xã, thực vật nổi có thể hai hay một môi trường...

Các yếu tố đóng vai trò quan trọng trong xác định cấu trúc quần xã là mạnh phần sinh thái dạng sống của các loài trong quần xã, số lượng và trạng thái sơn của các cá thể, đặc biệt là bọn thực vật có mạch (gỗ, bụi, thảo...), sau đó là rêu, địa y. Trong một số trường hợp cần lưu ý cả bọn bì sinh, dây leo... Trước tiên, cấu trúc phụ thuộc chiều cao và độ khép tán của phần trên mặt đất, sau đó là đặc điểm bộ lá của nó.

Dấu hiệu quan trọng của cấu trúc là độ khép tán của thực bì và đặc điểm phân bố theo chiều thẳng đứng của diện tích lá, sự phân chia thành các tầng, mức độ đồng nhất về phân bố nằm ngang (thể khảm). Cũng có người dùng khái niệm cấu trúc hình thái và cấu trúc không gian, điều này hoàn toàn không nên, vì không có cấu trúc hình thái nào mà lại không có không gian trong đó.

### **3.3.1. Sự phân bố theo chiều thẳng đứng các cơ quan của thực vật trong quần xã**

Để làm sáng tỏ đặc điểm của cấu trúc thẳng đứng của quần xã cần phải xác định khối lượng môi trường được các loài sử dụng là bao nhiêu, đặc điểm phân bố của các cơ quan theo từng tầng của môi trường (khối lượng, thể tích, bề mặt tiếp xúc với môi trường). Cấu trúc phần trên mặt đất của quần xã được nghiên cứu khá đầy đủ.

Khối lượng môi trường được sử dụng ở đây được xác định bởi chiều cao phân bố của phần trên mặt đất - đó là dấu hiệu đặc trưng trong cấu trúc của từng quần xã, dao động từ 1 cm của quần xã hoang mạc Trung Á, quần xã địa y đến 70 - 80 m trong rừng bờ biển Thái Bình Dương thuộc Mỹ. Nó có thể phân bố rất đồng đều trong phạm vi toàn quần xã hoặc phức tạp tạo thành nhiều đám khác nhau. Các quần xã thuộc thảo sử dụng môi trường có sự biến động theo thời gian, nó tăng dần lên từ đầu thời kỳ sinh dưỡng, đến đạt tối đa là trạng thái ra hoa, sau đó lại giảm dần xuống và thay đổi theo từng năm một. Nếu cắt hay chăn thả thì biến động mùa về khối lượng môi trường sử dụng của thảm cỏ còn phức tạp hơn nhiều. Phân bố thẳng đứng của khối lượng và diện tích bề mặt lá (một mặt) của thực vật trong đồng cỏ được biểu thị trong bảng 2.

**BẢNG 2. SỰ PHÂN BỐ THEO CHIỀU THẲNG ĐỨNG KHỐI LƯỢNG VÀ DIỆN TÍCH BỀ MẶT LÁ CỦA QUẦN HỢP CỎ TRONG ĐỒNG CỎ VÙNG NÚI PHÍA BẮC VIỆT NAM (Hoàng Chung, 2004)**

<div> <div>Quần hợp</div> <div>Tầng (cm)</div> </div>	Imperata cylindrica				I.cylindrica + A.nepalensis + I.indicum			
	Khối lượng		Diện tích bề mặt		Khối lượng		Diện tích bề mặt	
	g/m <sup>2</sup>	%	m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup>	%	g/m <sup>2</sup>	%	m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup>	%
0-10	374,6	28,0	1,48	14,7	326,0	23,0	1,4	14,8
10-20	347,0	27,0	2,80	27,8	222,0	15,0	1,36	14,4
20-30	257,0	20,0	2,72	27,0	248,8	17,0	2,00	21,2
30-40	172,0	13,2	1,94	19,2	123,2	8,8	0,80	8,5
40-50	88,6	6,7	0,86	8,5	109,2	8,0	0,68	7,2
50-60	22,8	1,7	0,12	1,2	87,6	6,3	0,56	5,9
60-70	10,2	0,7	0,04	-	100,0	7,1	1,04	11,0
70-80	7,0	0,5	0,02	-	74,4	5,6	0,80	0,1
80-90	12,4	0,9	0,012	-	32,8	2,3	0,28	3,0
90-100	12,0	0,9	0,06	-	29,2	2,0	0,28	3,0
100-110	10,4	0,7	0,04	-	14,4	1,0	0,04	-
110-120	9,6	0,6	0,04	-	10,0	0,7	0,028	-
120-130	-	-	-	-	13,2	0,9	0,028	-
130-140	-	-	-	-	11,2	0,8	0,04	-

Qua số liệu bảng 2 ta thấy, trong đồng cỏ, khối lượng phần trên mặt đất tập trung lớn ở các tầng sát mặt đất, càng lên cao càng giảm dần và đến độ cao 40 - 50 cm có sự giảm mạnh sau đó giảm dần lên đến đỉnh. Với các loại hình đồng cỏ cao, ở tầng 10 - 20 cm hay 20 - 30 cm có sự thất lại, sau đó lại phình ra rồi giảm dần như đã nói ở trên. Sự thất lại ở tầng 10 - 20 cm là do có nhiều loài cỏ thấp có hốc sinh thái chỉ đạt tới độ cao 10 - 20 cm, còn độ cao 30 - 50 cm là vùng phân bố lá và hoa của nhiều loài cỏ thấp trong sinh và chịu bóng (hình 3 A).

Trong đồng cỏ: tỷ lệ phần lá là lớn nhất (đạt trên 50%), thân đạt từ 40 - 47%, hoa, quả đạt tỷ lệ thấp từ 2,4 - 2,6%, có nơi có thể đạt tới 5%. Phần thân tập trung lớn ở tầng 1 và 2, sau đó giảm đột biến ở tầng tiếp theo, rồi giảm dần đều lên đến đỉnh đây là đặc điểm đặc trưng cho các quần xã cỏ vùng núi Việt Nam. Lá phân bố khá đồng đều ở vài tầng thấp, sau đó giảm dần đều đến đỉnh. Hoa và quả phân bố cách mặt đất một khoảng không lớn, rồi phân bố khá đồng đều theo chiều cao tăng dần. Với loại hình đồng cỏ cao trung bình, độ cao từ 1 m trở lên có độ đậm đặc cao hơn phần của hoa vào cuối mùa sinh dưỡng.

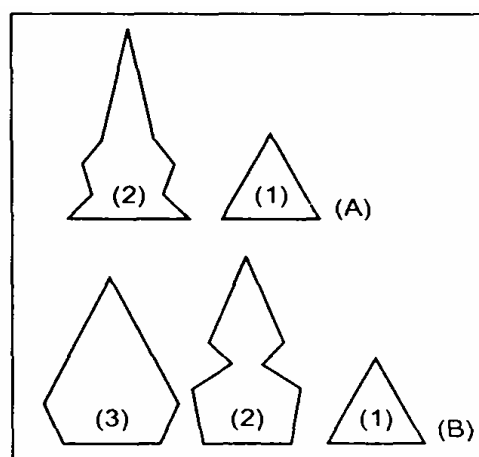
Chỉ số diện tích bề mặt lá của đồng cỏ vùng núi phía Bắc Việt Nam (m<sup>2</sup> diện tích

lá trên  $\text{m}^2$  mặt đất) ở điều kiện phát triển đầy đủ dao động từ 6 - 11  $\text{m}^2/\text{m}^2$  (Hoàng Chung, 2004). Sự thay đổi này phụ thuộc vào điều kiện nơi mọc và thành phần loài cỏ. Trong điều kiện đất chua, nghèo dinh dưỡng, thảm cỏ thấp nên diện tích lá giảm sút; đất có độ ẩm cao, thảm cỏ cao và thuộc nhóm trung sinh nên diện tích bề mặt có thể đạt tới 13  $\text{m}^2/\text{m}^2$ . Trong điều kiện chắn thả nặng nề/ diện tích bề mặt bị giảm sút nhiều, có nơi xuống dưới 1  $\text{m}^2/\text{m}^2$ , tỷ lệ phần thân trong trường hợp này tăng lên tới 60%, thảm cỏ cao không quá 10 cm. Diện tích bề mặt lá của đồng cỏ cũng biến động theo thời gian, tăng dần từ đầu mùa xuân hoặc mùa mưa đến hết mùa sinh dưỡng (tháng 10), sau đó giảm nhanh đến giữa đông (mùa khô) và sẽ tồn tại ở mức thấp nhất. Diện tích bề mặt lá cũng thay đổi từ năm này qua năm khác, phụ thuộc nhiều vào điều kiện thời tiết.

Đối với đồng cỏ Trung Châu Âu thuộc Nga, diện tích bề mặt lá thường dao động từ 4 - 6  $\text{m}^2/\text{m}^2$ , tối đa có thể đạt 12  $\text{m}^2/\text{m}^2$ . Với thảm cỏ cao trung bình (100 - 120cm) khối lượng phần trên mặt đất sẽ chiếm thể tích từ 1,0 - 4,5  $\text{dm}^3$  trên 1  $\text{m}^2$  diện tích đồng cỏ, nó chiếm khoảng 0,8- 1.0% khối lượng không khí theo độ cao phân bố của nó (theo Rabótnóp, 1950). Diện tích bề mặt lá rừng ôn đới dao động từ 5 - 10  $\text{m}^2/\text{m}^2$ , với loại hình rừng lá kim là 6,6 - 28  $\text{m}^2$ , nếu tính một nửa sẽ là 3,3 - 14  $\text{m}^2/\text{m}^2$  (Geygerl 1964). Nói chung, diện tích đồng cỏ Việt Nam, đồng cỏ và rừng ôn đới đều ở mức tương đương nhau.

Trong đồng cỏ vùng núi Bắc Việt Nam có 3 kiểu hình thể phân bố diện tích lá (hình 3B). Với loại hình đồng cỏ thấp, hình thể phân bố bề mặt lá theo kiểu tam giác, tức giảm dần đều theo chiều cao. Với loại hình đồng cỏ cao và trung bình thì có 2 kiểu hình thể. Kiểu thứ nhất tăng dần theo chiều cao, đến độ cao nào đó thì giảm dần lên đến đỉnh; Kiểu thứ 2 tăng dần đến độ cao nào đó lại giảm, sau đó lại tăng lên, rồi lại giảm dần lên đến đỉnh.

Phần khối lượng môi trường đất được sử dụng xác định theo độ sâu rễ đi tới trong từng quần xã. Phần này với loại hình thảo, rêu địa y là không đáng kể. Trong số trường hợp rễ đi sâu vào khoảng 1 - 3 m, một số trường hợp có thể sâu tới 10m hay hơn. Phần dưới đất của quần xã thực vật được tạo thành từ rễ, phần dưới cùng của chồi trên mặt đất, thân rễ, thân



Hình 3. Hình thể phân bố khối lượng và diện tích lá đồng cỏ vùng núi phía bắc Việt Nam

- A. Hình thể phân bố khối lượng thực vật
1. Loại hình đồng cỏ thấp
  2. Loại hình đồng cỏ cao và trung bình.
- B. Hình thể phân bố diện tích bề mặt của lá
1. Loại hình đồng cỏ thấp
  - 2 và 3. Loại hình đồng cỏ cao và trung bình

hành, những phần khác nằm trải ở trong hay trên lớp đất mặt. Ở những quần xã thủy sinh (như cây sậy) phần thân rễ có thể tập trung trong lỗ nước sát với mặt đất.

Sự phân bố của phần dưới đất trong quần xã tập trung lớn ở lớp đất mặt, điều này thể hiện rõ ở quần xã đồng cỏ, thảo nguyên, bán hoang mạc và cả rừng. Đi sâu vào trong lòng đất, khối lượng và cả diện tích bề mặt của phần dưới đất đều giảm. Điều này được thể hiện rõ trong quần xã đồng cỏ vùng núi Bắc Việt Nam (*Hoàng Chung, 2004*). Khối lượng phần dưới đất trong đồng cỏ vùng núi bắc Việt Nam tập trung chủ yếu ở lớp đất mặt, lớp 0 - 10 cm đạt 68 - 71 % khối lượng phần dưới đất trong lớp đất 0 - 100 cm. Trọng lượng rễ ở tầng 0 - 30 cm chỉ đạt 87% đến độ sâu 50 cm chỉ đạt tới 97%, lớp 50 - 100 cm chỉ chiếm 3% trọng lượng rễ, riêng tầng 90 - 100 cm chỉ chiếm 0,2 - 0,4%. Theo số liệu của Sang (1950), Rabótnóp (1974), trong lớp đất mặt, khối lượng phần dưới đất mới đạt từ 3 - 5% khối lượng của đất, diện tích bề mặt đạt từ 60 - 300 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>.

Trong các quần xã cỏ của vùng núi Bắc Việt Nam, khối lượng phần dưới đất thường nhỏ hơn phần trên mặt đất, đó là do trong mùa sinh trưởng đồng cỏ được đáp ứng khá đầy đủ về độ ẩm và các điều kiện khác. Điều kiện càng khắc nghiệt thì tỷ trọng phần dưới đất càng tăng lên (đặc biệt về độ ẩm). Có nơi gấp tới 10 lần hay hơn (quần xã thảo nguyên, sa van, hoang mạc). Với các loại hình rừng thì phần trên mặt đất thường vượt phần dưới đất vì có phần thân chiếm tỷ trọng lớn.

### **3.3.2. Sự hình thành cấu trúc bên trong của quần xã**

Chúng ta biết rằng, các quần xã thực vật bị giới hạn bởi không gian phân bố của mình (theo chiều thẳng đứng và nằm ngang), đôi khi cả theo thời gian bằng những yếu tố thuộc cấu trúc. Theo đề nghị của Tras (1930), gọi đó là những yếu tố của quần xã. Đa số các tác giả gọi đó là cấu trúc tầng và nhóm nhỏ của quần xã Tầng là đặc trưng cho cấu trúc theo chiều thẳng đứng, nhóm như là cấu trúc nằm ngang của quần xã.

#### **Tầng:**

Sự phân chia của các quần xã thực vật ở phần trên mặt đất theo chiều thẳng đứng thể hiện rõ thành các tầng - điều này thể hiện rõ nhất trong các quần xã rừng. Kerner (1863) là người đầu tiên đề cập đến và đã phân chia rừng thông ra thành 3 tầng - đó là tầng cây gỗ, tầng cây thảo, tầng rêu. Tiếp theo, Hun (1881) đã phân chia các quần xã rừng thông thành 7 tầng: 1 - tầng cây gỗ trên cùng - cao từ 6m trở lên; 2 - tầng cây gỗ thấp - dưới 6m; 3 - thảm cây dưới rừng - đến 2 m; 4- tầng cỏ cao - đến 80cm, 5 - tầng cỏ trung bình - đến 30 cm; 6 - tầng cỏ thấp - đến 10 cm, 7 - sát mặt đất - đến 3 cm. Sự phân chia các tầng nếu chỉ căn cứ theo chiều cao là không thỏa đáng. Chúng ta biết rằng, sự phân tầng của quần xã là kết quả của chọn lọc tự nhiên giữa các loài, nó có khả năng cùng tồn tại và sử dụng các đối khác nhau của môi trường, ở trong từng đội này chúng sẽ làm giảm cường độ chiếu sáng. Sự phân tầng các loài thực vật giúp tận dụng tốt hơn môi trường, đó cũng là hiện tượng hỗ trợ lẫn nhau giữa các loài về mặt



sinh thái.

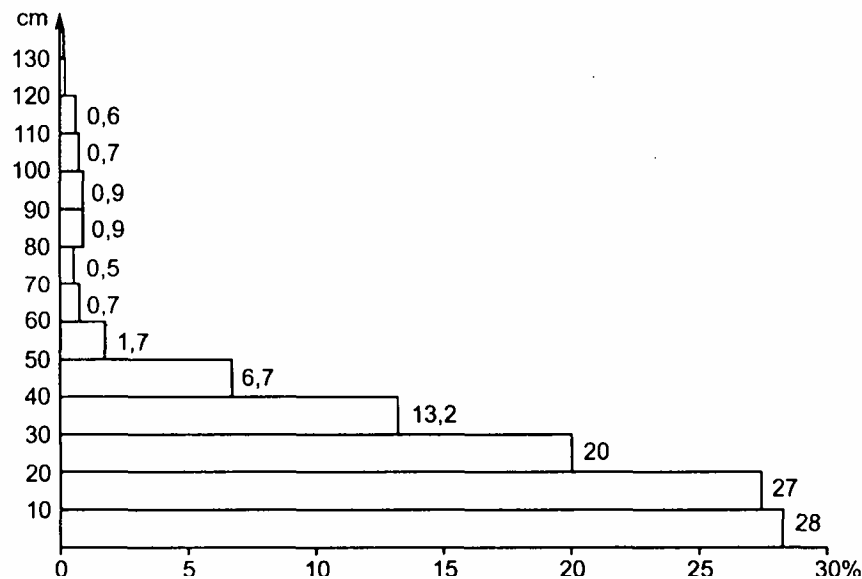
Tồn tại hai quan điểm về phân tầng, đó là căn cứ vào dạng sống của các loài trong quần xã để phân chia (như cây gỗ, cây bụi, cây thảo...) hay căn cứ vào sự phân bố phần cơ quan hoạt động của thực vật. Nếu theo quan điểm thứ nhất, có nghĩa là trong từng tầng sẽ gồm toàn bộ phần trên mặt đất của các loài trong tầng đó. Chúng ta biết rằng, tầng trong rừng không phải là tầng này đặt trên tầng khác, mà có sự lồng vào nhau giữa các tầng cụ thể là phần dưới của tầng cây gỗ nằm cả trong tầng cây bụi và tầng cây cỏ, tầng cây bụi có phần dưới nằm trong tầng cỏ. Theo quan điểm thứ hai thì tầng được hiểu như là lớp cách biệt nhau, trong lớp này có sự phân bố của cơ quan đồng hoá của các loài, và nó ảnh hưởng đến môi trường cũng trong khoảng không đó. Thực tế, chiều cao tối đa không phải là quan trọng nhất mà là mối quan hệ phân bố của chúng với nhau. Tầng được phân chia theo chiều cao và độ lớn của nó (đậm đặc), ví dụ trong rừng, độ lớn của tầng cây gỗ có thể đạt tới chiều cao 10 m hay hơn, còn lớp rêu chỉ đạt độ lớn vài cm. Các tầng được phân biệt về điều kiện môi trường. bởi đặc điểm của chế độ ánh sáng và nhiệt độ, độ ẩm không khí và hàm lượng CO<sub>2</sub> trong không khí.

Về vấn đề phân tầng hiện cũng còn nhiều điều chưa thống nhất, như bì sinh, dây leo, cây con dưới rừng thuộc vào tầng nào. Bì sinh và dây leo có thể chia thành nhóm đặc biệt gọi là thực vật giữa tầng (hay ngoại tầng). Nhóm cây dưới tán rừng gồm cây con cây non và các loại cây chưa trưởng thành khác, có thể có cả cây đã đạt tuổi trưởng thành, Sukhatrúp và một số tác giả cho nó thuộc vào tầng cây đã trưởng thành và đạt trạng thái phát triển bình thường trong cùng loài, và xem nó như là màn của tầng đó.

Theo quan điểm của Rabótnóp (1983), gọi như thêm không đúng. Vì, những cá thể này tồn tại trong điều kiện môi trường không giống cây trưởng thành tầng trên, nó sống trong môi trường của cây tầng thấp, chịu mọi sự tác động và chi phối của các cây tầng trên như những cây tầng thấp này. Ngoài ra, trong nhiều trường hợp có thể một số lượng rất lớn cây con này sẽ bị chết và không đạt được trạng thái trưởng thành, vì vậy không thể công nhận nó đã tham gia vào việc hình thành tầng đó (ở trạng thái cây trưởng thành). Chúng ta biết, nhiều cây thân thảo sống lâu năm đạt được trạng thái phát triển đầy đủ chỉ khi nó ra hoa, rất nhiều chồi tồn tại ở trạng thái sinh dưỡng. thậm chí kéo dài vài năm. Vì thế theo Rabótnóp, khi phân tầng, căn cứ vào cá thể để chia chứ không phải căn cứ vào loài, đúng hơn là căn cứ vào khoảng không mà cơ quan đồng hoá của cây đó phân bố ở đâu, như vậy một loài nào đó có thể tham gia trong nhiều tầng chứ không phải chỉ có ở một tầng.

Khi nghiên cứu về sự phân tầng, mức độ phân bố của quần xã thực vật trong các tầng, chúng ta thấy có nhiều quần xã rất khó nhận ra tầng, thậm chí không thành tầng như rừng mưa nhiệt đới, các loại thảm cỏ..., khi tiến hành xác định khối lượng phần trên mặt đất hay diện tích bề mặt của lá trong quần xã... vẫn thường thấy nó không thể hiện tầng rõ ràng. Trong trường hợp như vậy, khi nghiên cứu sinh khối người ta sẽ quy

định chiều cao cho từng tầng, ví dụ với thảm cỏ, độ cao chênh lệch cho từng tầng thường là 10 cm (cho cả bề mặt lá cũng vậy) và thể hiện điều này trên bản vẽ.



Hình 4. Phân bố khối lượng thực vật theo tầng của quần hợp cỏ tranh (*l.cylindnca*) đồng cỏ vùng núi Bắc Việt Nam

Tầng có thể được tạo thành từ 1 loài, hai hay khá nhiều loài, cũng có khi được tạo thành từ các loài có kiểu sinh thái dạng sống khác nhau (ví dụ cây thảo và cây bụi, hoặc cây có lá thường xanh cùng cây rụng lá...). Song quan trọng là lấy mức độ khép tán của tầng đó làm chuẩn. Vì tầng chỉ được hình thành khi các loài cây phải tạo ra được độ khép tán xác định, nếu không tạo được độ phủ và tạo ra hốc sinh thái riêng thì không gọi là tầng. Có nhiều yếu tố chi phối hình thành tầng của quần xã, trong số đó có sự đa dạng về tuổi của các cá thể của loài ưu thế, những cá thể của loài ưu thế chỉ phân bố ở một tầng sẽ khác với phân bố nhiều tầng và cả với hình dạng phân bố nằm ngang. Trong trường hợp như trên, quần xã sẽ có tính ổn định rất cao. Ngoài ra, con người và động vật cũng có khả năng tác động rất lớn vào sự phân tầng của quần xã.

Tầng được hình thành trong quá trình hình thành quần xã, sau đó có thể đi tới ổn định hoặc bị thay đổi qua mùa sinh dưỡng, qua năm hoặc từ năm này sang năm khác. Người ta có thể chia ra một số kiểu phân tầng:

- 1) Bền vững theo mùa và năm, ví dụ tầng cây gỗ lớn, cây bụi thường xanh, rêu, địa y;
- 2) Tồn tại quanh năm, nhưng biến đổi ít, nhiều theo mùa sinh dưỡng, ví dụ như tầng cây gỗ, cây bụi có lá rụng hàng năm.
- 3) Tầng cây thuộc thảo, có thể tồn tại trạng thái sinh hương cả năm hay gần hết thời kỳ sinh dưỡng.
- 4) Cây đoản mệnh, tồn tại không dài, thường chỉ một phần thời kỳ sinh dưỡng, nó được hình thành từ cây thảo, tảo, rêu;

5) Tầng được hình thành trong từng năm riêng biệt, ví dụ tầng của những cây thảo một năm, thường gặp ở vùng hoang mạc, năm nào điều kiện thuận lợi nó mọc, năm không thuận lợi thì không mọc,

6) Tầng được hình thành lặp đi lặp lại trong mùa sinh dưỡng do cắt hay chặn thả động vật.

Trong các thảm cỏ thuộc cây lâu năm, đặc biệt là trong quần xã đa ưu thế, do sự tăng chiều cao của các chồi trong thời kỳ sinh dưỡng làm thay đổi sự phân bố khối lượng và bề mặt lá theo chiều thẳng đứng của từng loài. Trong trường hợp này, nhiều nhà nghiên cứu cho là quần xã có tăng thêm tầng, có sự thay đổi một số loài ở tầng này sang tầng khác, thay đổi cả vai trò của tầng.

Đối với phần dưới đất, sự đi sâu vào trong đất của hệ rễ có biểu hiện phân bố theo tầng hay không? Nhiều nhà nghiên cứu đã tiến hành trên nhiều kiểu thảm thực vật khác nhau đều cho rằng rất hiếm có, nói chung khối lượng phần dưới đất phân bố theo quy luật là giảm dần theo độ sâu. Đặc biệt là rễ con phân bố với lượng lớn ở lớp đất mặt, sự tập trung lớn này là nhằm đạt được số lượng lớn các chất khoáng mà trước tiên là đạm, do quá trình phân huỷ xác chết tạo ra. Một lý do nữa là đa phần rễ càng đi sâu vào trong lòng đất thì càng kém thoáng khí.

Salút (1968), khi nghiên cứu sự phân bố khối lượng và một phần bề mặt phần dưới đất của các quần xã khác nhau (đồng cỏ, thảo nguyên, bán hoang mạc và hoang mạc), đã đi đến kết luận: phần dưới đất nói chung không có hiện tượng phân tầng, nó có thể có trong quần xã hoang mạc, một nhóm loài có hệ rễ nằm trải lớp đất mặt, nhóm khác có hệ rễ ăn rất sâu để tìm kiếm các chất khoáng, nước, nhưng nước là vai trò chi phối trong trường hợp này.

Giữa các loài trong các tầng khác nhau tồn tại các mối quan hệ khác nhau.

Nghiên cứu về vấn đề này được tiến hành nhiều hơn ở kiểu rừng vì ở đó ảnh hưởng của tầng trên với các tầng dưới là rất rõ nét.

### ***Những lớp thực vật quần lạc:***

Sự phân tầng trong các quần xã thực vật không phải lúc nào cũng thể hiện rõ ràng, trong nhiều trường hợp phân tầng mang tính công nhận. Người ta cần phân tầng để làm sáng tỏ cấu trúc quần xã. Tuy nhiên, nhiều quần xã được hình thành từ các loài có chiều cao không giống nhau của phần trên mặt đất cùng với các kiểu khác nhau của tán lá, với độ sâu đi vào phần dưới mặt đất là khác nhau - đó đều là những yếu tố tham gia tạo thành cấu trúc quần xã. Badanốp (1863) là người đầu tiên đã đề cập đến vấn đề này. Ông đã nhận thấy, trong thảm cỏ không có sự phân tầng, ông viết "nó có sự tăng dần đều trong phân bố của thực vật theo chiều cao". Patrotski (1921) khi nghiên cứu về thảo nguyên cũng đã viết: thực vật phân bố rất khác nhau theo chiều cao và độ lớn của nó, nó tạo thành lớp chứ không thành tầng. Hiểu khái niệm lớp sinh vật quần lạc là khoảng không phân bố của các loài đạt độ cao tối đa, các lớp khác biệt bằng chiều cao,

thành phần và khối lượng thực vật. Chúng ta biết, trong sinh địa quần lạc có quần xã sinh vật và sinh thái cảnh, còn trong quần xã sinh vật có quần xã thực vật và trong giới hạn lớp sinh vật quần lạc có thể phân ra các thành phần tương ứng. trong tổ đó có sự sắp xếp theo không gian của quần xã được gọi là lớp thực vật quần lạc. Kortragin (1976) đã viết: mỗi lớp thực vật quần lạc không chỉ được đặc trưng bởi những loài thực vật tự đường mà nó còn có sự tham gia của các cơ quan của những loài thực vật có trong đó. Ví dụ, trong quần xã rừng, về phần của lớp thực vật quần lạc, tận cùng là tán của các cây gỗ (một phần của thân cảnh, lá và cơ quan sinh sản), nó phân bố trong một phần sinh thái cảnh và có đặc điểm đặc trưng về môi trường cùng với mối quan hệ tương hỗ của cây gỗ với các thành phần khác trong hệ dinh dưỡng của nó (bón động vật ăn thực vật, các loại ký sinh. bì sinh...), trong trường hợp này lớp thực vật quần lạc được tạo thành từ tầng cây gỗ tương ứng.

Với loại hình rừng ôn đới, người ta thường chia ra 4 lớp thực vật quần lạc: 1 - Lớp tán cây gỗ; 2 - Lớp dưới tán cây gỗ gồm: phần thân của cây gỗ ở dưới tán, cây gỗ thấp, cây bụi và các thành phần trong hệ dinh dưỡng tương ứng của nó (bì sinh v.v.); 3 - Lớp cỏ và cây bụi nhỏ, trong lớp này còn có sự tham gia phần thân của cây gỗ lo, gỗ nhỏ và cây bụi của các lớp trên; 4 - Lớp cận mặt đất, bao gồm rêu, địa y và cả phần thân dưới của 3 lớp trên cùng với cây mầm, cây con. Như vậy, có một số loài tham gia cả trong 4 lớp thực vật quần lạc, có loài thì 3 lớp, có loài 2 lớp, còn rêu và địa y thì chỉ 1 lớp.

Khi chia lớp thực vật quần lạc nảy sinh vấn đề tranh cãi, giống như phân tầng, đó là dây leo, bì sinh, cây con thuộc vào đâu? Hiện nay, trong nhiều tài liệu chứng vẫn được xếp vào lớp cây bụi hay cây gỗ chúng leo bám. Còn cây con phụ thuộc vào chiều cao của nó mà chia như cây gỗ hay cây bụi.

Qua ví dụ về phân lớp của rừng ôn đới ta thấy, sự phân bố của tầng cây gỗ cũng như các tầng khác trên các lớp thực vật quần lạc là hoàn toàn trung khớp, mặc dù ranh giới giữa các lớp này đôi khi đạt được một cách rõ ràng. Vì vậy, sự phân chia và nghiên cứu các lớp thực vật quần lạc sẽ cho ta hiểu sâu hơn về cấu trúc của quần xã.

Trong đất cũng có thể phân chia ra một số lớp thực vật quần lạc. Trong rừng người ta có thể chia lớp thảm mục. Trong đó có phần rễ của các loài cây gỗ, bụi, thảo, rêu và sợi nấm. Tiếp theo là các lớp bên dưới.

### ***Tầng phiến:***

Một trong những dấu hiệu có tồn tại thật trong quần xã là tầng phiến, đó là dấu hiệu thuộc cấu trúc bên trong của quần xã. Thuật ngữ tầng phiến trong cấu trúc quần xã được Rubel dùng đầu tiên, sau này được Gams (1918) phát triển. Gams đã chia tầng phiến ra thành các mức độ khác nhau. Mức độ 1 - tầng phiến là tập hợp các cá thể của một loài đang tồn tại độc lập trong giới hạn vùng phân bố xác định - nó giống quan niệm quần thể trong quần xã của Laprenkô (1959). Mức độ 2 - tầng phiến là tập hợp

những loài đang độc lập tồn tại, chúng thuộc vào cùng một kiểu đang sống có nhịp điệu mùa rất giống nhau. Mức độ 3 - tầng phiến là tập hợp những loài đang độc lập tồn tại, thuộc vào các dạng sống khác nhau nhưng có quan hệ với nhau và cùng mọc trong một điều kiện môi trường xác định Quan niệm này tương đương khái niệm nhóm nhỏ trong quần xã của Laprenkô (1959).

Có nhiều cách hiểu và phân chia tầng phiến khác nhau, nhưng đa số các nhà nghiên cứu thống nhất với quan niệm thuộc mức 2 của Gams. Theo Sukhatrêp và Sennhicôp, tầng phiến là "những phần thuộc cấu trúc quần xã thực vật được giới hạn trong không gian và thời gian (nó chiếm một hốc sinh thái xác định), nó phân biệt với nhau bởi hình thái, thành phần, sinh thái và quan hệ thực vật quần". Như vậy, ta có thể mọi tầng phiến là sự tập hợp các loài thực vật có cùng dạng sống hoặc những dạng sống rất gần nhau. Vì vậy, tầng phiến cũng có thể là tầng (nếu nó bao gồm chỉ 1 dạng sống hay những dạng sống rất gần nhau) hoặc chỉ là một phần của tầng, hoặc một nhóm bì sinh ngoại tầng, dây leo trong quần xã. Cũng có thể chia tầng phiến ở bốn vị sinh vật trong đất. Ví dụ, tầng phiến là một phần của tầng, như tầng phiến các loài họ cói trong tầng cỏ dưới rừng chỉ là một phần trong thảm cỏ dưới rừng. Trong điều kiện này, ta thấy trong tầng cỏ dưới rừng còn có các tầng phiến khác, như tầng phiến nhóm cây dương xỉ, tầng phiến trung gian giữa bụi cói và bụi dương xỉ, tầng phiến này được đặc trưng bởi sự mọc rời rạc của nhóm cây 2 lá mầm có lẫn cỏ hoa thảo...

Vậy nhóm nhỏ khác gì tầng phiến? Nhóm nhỏ có thể trùng tầng phiến cũng có thể không, nó trùng khi quần xã chỉ có một tầng. Thường gặp là trong một nhóm nhỏ có thể có một vài hay nhiều tầng phiến. Luxencô (1968) đã nghiên cứu các nhóm nhỏ và tầng phiến trong các quần xã rừng vùng Voladimier, trong mỗi kiểu ông đều nghiên cứu tầng phiến của cây gỗ và tầng phiến của thảm trên mặt đất. Trong rừng "thông - địa y" (theo Voladimier), tầng cây gỗ có hai tầng phiến, đó là thông và bạch dương. còn tầng thảm trên mặt đất có 6 tầng phiến là tầng phiến thảm cây chết, địa y, cây họ đỗ quyên (*Ericaceae*)... Trong tầng phiến thảm cây chết, tác giả chia ra các đám, trong các đám này không có rêu, địa y và thực vật thượng đẳng, chỉ có vi sinh vật và nấm.

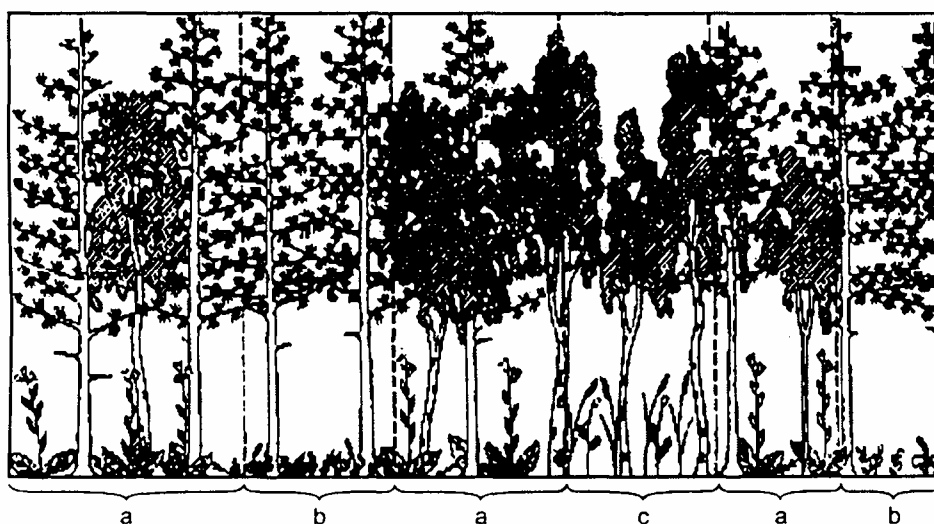
Thuộc tầng phiến còn có các nhóm bên trong của quần xã, những nhóm này có đặc điểm mùa rõ rệt và tạo ra các trạng thái khác nhau, ví dụ, tầng phiến cây đoản mệnh trong hoang mạc hay bán hoang mạc. Trong trường hợp này tầng phiến cũng là tầng đặc biệt (tầng theo mùa).

### ***Thế khảm và mối quan hệ với tính tập hợp:***

Khi quan sát một thảm cỏ, nếu trên đó chỉ có một loài, một mối quan hệ về số lượng và chất lượng giữa các loài, chỉ có một tầng và một kiểu ngoại mạo thì ta gọi thảm cỏ này là một quần xã. Nhưng nếu quan sát với nhiều góc độ và nhiều lần ta sẽ dễ dàng nhận thấy, đó thực sự là một quần xã. Bằng thực tế quan sát chúng tôi nhận thấy trên đồng cỏ gồm cỏ lông và cỏ xương, cả hai loài cỏ này không tự mình tạo thành thảm dày đặc mà tạo thành từng khóm cách nhau 30 - 40 cm, khoảng giữa của

nó có loài khác mọc lên, một số cá thể của bọn này đã cùng mọc trong bụi của hai loài trên. Có thể gọi những khóm cỏ lông và cỏ xương có cây khác cùng mọc là những phần nhỏ của quần xã. Vì ở đó nó hoàn toàn khác biệt với khoảng trung gian giữa các nhóm, khác về mối quan hệ số lượng và chất lượng giữa các loài và khác về ngoại mạo.

Rõ ràng, mặc dù chỉ là sự phối hợp rất nhỏ của thực vật đã tạo ra sự khác nhau về số lượng và chất lượng trong quần xã đó tại các nơi có phối hợp. Những phối hợp nhỏ này mang tính dấu hiệu về mặt hình thức của quần xã, những dấu hiệu khác biệt về mặt chất lượng cũng được thể hiện trong đó nhưng không bền vững về mặt thời gian. Những kiểu tập hợp nhỏ như vậy trong quần xã có thể gọi là các nhóm nhỏ hay các vi thực vật quần. các vi thực vật quần ở các mức độ khác nhau xuất hiện trong các quần xã khác nhau. Ví dụ trong rừng, nơi bị che bóng cao sẽ hình thành những nhóm nhỏ riêng biệt. nơi nhiều ánh sáng sẽ có những nhóm khác... Như vậy, trong các nhóm nhỏ khác nhau sẽ có sự khác nhau về bọn tảo, rêu, địa y và cả cây gỗ con, cây bụi, cây gỗ (hình 5).



Hình 5. Các mảnh (nhóm nhỏ) trong cấu trúc nằm ngang của rừng

a, b, c - là các mảnh hay các vi thực vật quần (*Theo Iarosenkô, 1969*)

Chúng ta biết, mỗi nhóm nhỏ mặc dù có diện tích không lớn trong quần xã, nhưng nó đều có nhiều tầng như quần xã.

Sự có mặt trong quần xã về phân bố nằm ngang những vi thực vật quần như vậy được gọi là thể khảm, đó là đặc trưng của nhiều quần xã và được coi là dấu hiệu của cấu trúc. Các nhà nghiên cứu khác nhau đặt tên khác nhau cho các nhóm nhỏ đó. Sennhicốp, Baratunskaja (1924) khi nghiên cứu về thảo nguyên đã gọi đó là nhóm nhỏ hay vi thực vật quần, một số tác giả khác như Iarosenkô (1931), Ramenski (1937, 1938) cũng gọi như vậy. Kharacốp (1950) gọi đó là các yếu tố thuộc quần xã, còn Đulit (1964) gọi đó là bộ phận...

Sự phân bố không đồng đều của các loài trong quần xã đã tạo ra thể khảm, nó được chi phối bởi hàng loạt nguyên nhân:

1) Do sự không đồng nhất về môi trường đất, đó là do sự khác biệt của vi địa hình (có nơi cao hơn, nơi thấp hơn), do độ sâu khác nhau của các lớp đất trong từng vùng, do đá mẹ, nước ngầm khác nhau ở bên dưới.

2) Sự nhập vào một cách ngẫu nhiên của các mầm sống và sự sống sót sau này của các cây mầm.

3) Do sự tác động qua lại của các loài khác nhau, đặc biệt là tác động làm biến đổi môi trường, trong đó có cả sự hình thành các vi địa hình.

4) Do tác động của tán lá, trong thời kỳ sinh dưỡng một số loài sẽ tạo tán lá và gây ảnh hưởng đến các loài khác sống gần nó.

5) Do tác động trực tiếp hay gián tiếp của động vật: có thể làm thay đổi môi trường, tạo vi địa hình, đặc biệt là động vật đất.

6) Tác động đa dạng do con người tạo ra.

7) Những tác động khác thuộc ngoại cảnh đưa đến như gió, mưa...

Các nhóm nhân tố 2, 3, 4 có thể gọi chung là thực vật phát sinh, vì trong bất cứ trường hợp nào nó đều làm thay đổi môi trường trong quá trình hoạt động sống của mình, một số trường hợp là tác động trực tiếp (ký sinh và bán ký sinh). Thể khảm có nguồn gốc thực vật phát sinh có ở tất cả các quần xã.

Sự khác biệt trong tạo thành môi trường rồi ảnh hưởng đến loài khác để đi đến hình thành thể khảm thể hiện rõ nhất trong kiểu rừng, nó làm biến đổi môi trường xung quanh mạnh hơn thậm chí vì cây gỗ sống lâu năm và có khối lượng phần trên và dưới đất đều lớn. Vai trò tạo thành môi trường của từng loài cây gỗ cũng khác nhau, thể khảm thể hiện rõ nhất trong rừng hỗn giao giữa lá rộng và lá kim. Ở đó có tổ hợp các loài cây gỗ khác nhau, kèm theo là cây bụi, cây thảo cũng sẽ khác nhau. Rừng cây gỗ đơn loài, đặc biệt là cây tròng thì thể khảm biểu thị kém nhất. Vì ảnh hưởng của nó trên môi trường lúc này là rất giống nhau, nó có thể giống nhau cả tầng cây bụi và cây thảo. Trong một số kiểu rừng khi mà độ khép tán của tầng cây gỗ không lớn thì thường số lượng các nhóm nhỏ không nhiều nhưng thể khảm thể hiện rất rõ.

Chúng ta cũng biết mức độ tác động của cá thể thực vật này trên cá thể khác cũng thay đổi theo chu kỳ sống của nó. Giai đoạn cây mầm, cây con sức tác động còn rất yếu nên phải chịu sự tác động của các cá thể khác nhiều hơn, cùng với thời gian khối lượng phần trên và dưới đất sẽ tăng lên, khả năng tác động đến cơ thể khác và đến môi trường tăng lên, đến tuổi già vai trò của nó lại giảm xuống. Sự hình thành thể khảm trong mối quan hệ với chu kỳ sống được nghiên cứu nhiều ở Anh ( *Watt 1947*). Watt đã chia ra 4 giai đoạn trong quá trình biến đổi tuổi của thực vật với tương ứng là sự biến đổi của các nhóm nhỏ:

- Giai đoạn 1 - đó là sự nhập vào của các mầm sống;
- Giai đoạn 2 - sự tăng dần số lượng của chúng trong thành phần của các nhóm nhỏ;
- Giai đoạn 3 - chúng đạt được mức độ tối đa trong thành phần của các nhóm nhỏ;
- Giai đoạn 4 - Sự chết dần của các cá thể, đưa đến giảm tỷ lệ tham gia trong nhóm và giảm khả năng tác động vào môi trường và trên các loài khác của chúng.

Như vậy, nghiên cứu các nhóm nhỏ trong quần xã cho phép ta hiểu được quá khứ và tương lai của quần xã, đồng thời qua đó chúng ta sẽ hiểu được một số quy luật ví dụ loài cây rừng nào sẽ có tập hợp các loài cây thảo, cây bụi đi kèm theo.

Tóm lại, thể khảm là hiện tượng phân bố nằm ngang trong một quần xã. Còn tính đồng bộ là hiện tượng xen kẽ của các mảnh nhỏ hay đám của các quần xã.

Theo Levin (1958), tính đồng bộ là hiện tượng phức tạp hơn thể khảm, thể khảm ám chỉ một nhóm nhỏ nào đó, còn tính đồng bộ là nhiều nhóm nhỏ khác nhau. Trong nhiều trường hợp thể khảm được hình thành cùng với quá trình hình thành quần xã, nhưng cũng có nhiều trường hợp nó được hình thành sau (do tác động của yếu tố nào đó về sau này).

Ở Mỹ và Anh, việc nghiên cứu thể khảm ít được chú ý, người ta quan tâm nhiều hơn là sự phân bố của từng loài trong quần xã.

Hình dáng và mức độ thể hiện thể khảm là dấu hiệu tồn tại của quần xã, ý nghĩa đặc biệt của thể khảm là sự hình thành môi trường bởi hoạt động của thực vật và động vật. Dấu hiệu đặc trưng của thể khảm trong nhiều kiểu quần xã thực vật là sự biến động, sự thay đổi những nhóm nhỏ này bằng những nhóm nhỏ khác theo thời gian. Trong các quần xã được hình thành từ cây thảo, cây nửa bụi hay loại cây nào đó thì thể khảm được tạo thành từ hoạt động của bọn gặm nhấm sẽ làm cho quần xã càng phức tạp hơn.

### **3.4. BIẾN ĐỘNG CỦA QUẦN XÃ**

Sự biến động của quần xã trong giới hạn ngày đêm, mùa, năm và năm này qua năm khác cùng thuộc vào những dấu hiệu biến động cấu trúc quần xã, sự tăng trưởng theo tuổi của cá thể, đặc biệt là loại lập quần cũng vào loại biến động quần xã. Như vậy, có thể nói rằng sự biến động là sự thay đổi không lớn có tính chu kỳ và được tích lũy lại.

#### **3.4.1. Biến động ngày, đêm**

Ở các quần xã thực vật biến động ngày đêm thể hiện rõ ở thời kỳ sinh dưỡng, đặc biệt rõ ở những nơi mà môi trường sống thay đổi theo ngày đêm như ánh sáng, nhiệt độ độ ẩm, gió (hướng và cường độ) và tác động của động vật. Qua ngày đêm, toàn bộ chức năng hoạt động sống của thực vật bị thay đổi; quang hợp, bay hơi, hút nước và các chất khoáng, thải ra các hợp chất, các chất thải này lại làm thay đổi tỷ lệ các yếu tố



cấu thành trong bản thân của quần xã (hàm lượng CO<sub>2</sub> các loại chất bài tiết khác...). Do sự dao động ngày đêm này dẫn tới sự biến động về khối lượng của các cơ quan trong cơ thể thực vật theo ngày đêm.

Rất nhiều loài thực vật nở hoa theo nhịp điệu ngày đêm. Ví dụ: nhiều cây họ cói họ bắc nở hoa vào buổi sáng, một số loài họ hoà thảo cũng nở hoa trong khoảng thời gian nào đó trong ngày. Những cây thụ phấn nhờ gió thường có khả năng thích nghi cao với việc bảo hoà về độ ẩm lớp không khí sát mặt đất và truyền phấn vào lúc đó thì tỷ lệ thụ phấn sẽ cao. Chu kỳ ngày đêm về nở hoa cũng nhận thấy ở những thực vật thụ phấn nhờ côn trùng. Ví dụ, sự thay đổi vị trí sắp xếp hoa và hoa tự ở một số cây trong khoảng thời gian của một ngày. Cuối cùng là các hình thức thích nghi với sử dụng ánh sáng trong một ngày của thực vật như tận dụng tối đa, giảm bớt tối đa cường độ chiếu sáng bề mặt lá.

### **3.4.2. Biến động mùa của quần xã**

Biến động mùa của quần xã là biến động trong năm của các điều kiện môi trường sống và bởi sự tham gia của các loài vào việc tạo ra quần xã đó, các loài này sẽ có biến động trong mùa sinh trưởng. Sự biến động này sẽ xảy ra theo chu kỳ từ năm này qua năm khác. Vì vậy, có thể dự báo được, ngoại trừ những năm mà các điều kiện tự nhiên biến đổi không bình thường. Chúng ta biết là mỗi quần xã tồn tại một tổ hợp môi trường sống xác định. Chúng phân biệt với nhau bởi nhịp điệu vật hậu của các loài, vì vậy mỗi quần xã sẽ có đặc điểm đặc trưng về biến động mùa.

Sự thay đổi về điều kiện sống trong năm có thể là biến đổi về khí hậu, chế độ thủy văn, khí hậu thực vật quần, tác động của động vật và con người. Trong khí hậu, biến động mùa có thể xảy ra là chế độ chiếu sáng, nhiệt độ và chế độ nước. Ngoại trừ một số vùng của nhiệt đới (ví dụ trong rừng mưa nhiệt đới), ở đó các điều kiện khí hậu ít thay đổi, còn đại bộ phận các vùng khác trên lục địa trong một năm đều thể hiện 2 mùa rõ rệt. Với thực vật gọi là mùa sinh dưỡng và mùa ngừng sinh trưởng (mùa ngừng này có thể tất cả cũng có thể là tuyệt đại đa số). Thời kỳ ngừng này có thể do nhiệt độ quá thấp gây ra hoặc do quá khô và nhiệt quá cao gây ra, khi đó thực vật không lấy được nước từ trong đất. Vùng nhiệt độ thấp không chỉ không đáp ứng được về nhiệt độ mà còn thiếu cả ánh sáng (bị tuyết phủ).

Tỷ lệ thời gian của 2 thời kỳ sinh dưỡng và ngừng này có vai trò rất lớn trong biến động mùa của quần xã. Sự kéo dài thời kỳ sinh dưỡng là dấu hiệu đặc trưng của biến động mùa của quần xã, nó có thể kéo dài vài tuần hay cả năm. Thời kỳ sinh dưỡng càng dài thì khả năng quang hợp của thực vật càng cao, hoạt động sống của các loài càng dài, ngoài ra quá trình chuyển từ sinh dưỡng sang ngừng diễn ra như thế nào (đột ngột hay dần dần) cũng tùy thuộc vào điều kiện nhiệt độ, độ ẩm, nó có thể không giống nhau giữa các vùng và trong năm.

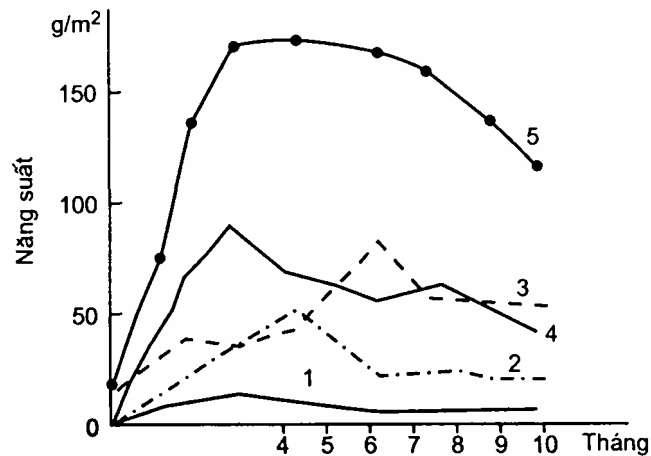
Sự biến động trạng thái mùa trong điều kiện khô hạn và nhiệt độ cao biểu thị rõ ở

loại hình sa van. Mùa xuân khi nhiệt độ và độ ẩm đáp ứng tốt, thảm cỏ phát triển tốt và khép tán vào cuối mùa, nhiều cây đoản mệnh đã đi vào trạng thái nghỉ, chỉ còn một số loài vẫn tồn tại và tiếp tục sinh trưởng yếu ớt trong thời kỳ khô nóng này. Biến động mùa còn thể hiện rõ ở những vùng ngập định kỳ hoặc bãi bồi, chi phối sự biến động này là chế độ thủy văn. Rừng rụng lá phương Bắc thể hiện rõ nhất về biến động mùa là do khí hậu chi phối, các tầng dưới rừng thể hiện càng rõ hơn, nó bị chi phối bởi cường độ chiếu sáng và biến đổi ngay trong mùa sinh dưỡng. Trong các loại hình rừng phương Bắc cũng có sự thay thế các dạng sống theo mùa. ví dụ thực vật đoản mệnh sẽ mọc lên sớm hơn vì chúng có khả năng lấy nước và muối khoáng trong điều kiện nhiệt độ còn thấp, khi các cây dài ngày tàn trên chưa có khả năng đó.

Tác động của con người và động vật cũng có ảnh hưởng lớn đến biến động mùa. Ví dụ: đồng cỏ cắt hay chăn thả, mức độ, thời điểm cắt, chăn thả ảnh hưởng lớn đến cấu trúc và tốc độ mọc của cỏ, từ đó làm thay đổi quan hệ các loài trong quần xã. Khi cắt, đồng cỏ sẽ bị mất gần hết khối lượng phần trên mặt đất, phá vỡ mọi hoạt động bình thường của nó. dẫn tới sự thay đổi cấu trúc quần xã và điều kiện sống của thực vật. Sau đó, cỏ sẽ mọc dần và tạo thành cấu trúc mới, có thể có diện mạo mới và thay đổi cả quan hệ số lượng giữa các loài (vì mỗi loài có phản ứng khác nhau với việc cắt). Nếu là đồng cỏ chăn thả, tác động của gia súc đến đồng cỏ sẽ khác, nó vừa bị mất phần trên mặt đất do ăn và ăn chọn lọc, lại bị dẫm đạp, bị tác động không đều của phân và nước tiểu, tất cả những tác động đó làm cho thảm cỏ bị thay đổi, mỗi loài vùng đều có phản ứng khác nhau, tác động này lặp đi lặp lại từ đầu mùa sinh dưỡng đến cuối mùa, ảnh hưởng trên thảm cỏ tăng dần theo thời gian. Tác động của các loài động vật khác trên quần xã thực vật còn ít được nghiên cứu, nhưng về cơ bản nó giữ ở trạng thái cân bằng, trừ những năm có sự biến động đột xuất của một loài nào đó.

Sự biến động mùa của quần xã xảy ra đối với cả hai phần trên và phần dưới đất. Nhưng những nghiên cứu chủ yếu tập trung ở phần trên mặt đất, phần dưới đất còn rất ít.

Trong quá trình hình thành quần xã, các loài tham gia trong thành phần của nó sẽ sử dụng tối đa các điều kiện tự nhiên trong đó về cả không gian lẫn thời gian, vì vậy nó tạo ra các trạng thái khác nhau của từng loài và cả quần xã - các trạng thái vật hậu. Số lượng loài tham gia tạo năng suất tối đa trong từng thời điểm cũng khác nhau, thời kỳ sinh dưỡng dài ngắn khác nhau, điểm bắt đầu và kết thúc cũng khác nhau - yếu tố quyết định cũng vẫn là nhiệt độ ánh sáng, độ ẩm (hình 6).



Hình 6. Biến động mùa năng suất cỏ của các loài trong đồng cỏ

1. Loài cỏ mặt;

2. Cỏ xả; 3. Cỏ xương; 4. Cỏ lông; 5. Cỏ tranh.

Biến động của quần xã có thể được đặc trưng bởi đường cong của sự ra hoa, kết quả, quang hợp... nó biểu thị sự biến động theo mùa của từng yếu tố, của từng loài tham gia tạo thành quần xã.

### ***Biến động mùa trong cấu trúc của quần xã***

Có thể phân ra thành 3 nhóm thực vật căn cứ vào khả năng bền vững theo mùa của cấu trúc trong quần xã:

1) Thực vật có các cơ quan trên mặt đất sống lâu năm, trong đó sự thay lá của chúng không thể hiện ra - gọi là cây gỗ thường xanh, cây bụi, nửa bụi cũng như rêu và cả địa y nữa. Cấu trúc tầng được tạo thành bởi bọn này là ổn định trong cả năm hoặc có thể có biến động nhưng không nhận ra, muốn nhận ra nó phải có phương pháp nghiên cứu xác định.

2) Thực vật có hệ thống trục bền vững với biến động mùa, rất ít biến đổi trong năm, biến động lớn ở tán lá - rụng lá hàng năm thường có thể là cây gỗ, bụi hay nửa bụi. Trong cả năm sự thay đổi cấu trúc xảy ra ở những tầng xác định của quần xã, tương ứng với trạng thái có lá hay không lá.

3) Những cây thân thảo, hàng năm có sự hình thành cơ quan trên mặt đất. Ở bọn này có sự khác biệt trong từng loài về sự kéo dài thời kỳ tham gia tạo thành tầng cỏ hay cỏ cùng cây bụi. Đây là nhóm thực vật có nhiều dạng biến động về vật hậu.

Biến động mùa trong cấu trúc của quần xã phụ thuộc vào việc hình thành và anh bền vững qua các mùa của phần trên mặt đất trong việc tham gia tạo thành các tầng. Với các loại hình rừng không rụng lá (thường xanh quanh năm thì cấu trúc của quần xã gần như không biến động trong cả năm. Với rừng rụng lá, quần xã có cấu trúc đặc trưng quanh năm, nhưng mùa đông và hè có khác nhau, đặc biệt trong thành phần tầng

cây thảo có thể rất khác nhau về tầng phiến (mùa xuân, mùa hè và cuối hè...) có thể vẫn có loài có lá trong mùa đông nên có biến động về cấu trúc.

Với các quần xã cỏ, biến động mùa trong cấu trúc thể hiện rất rõ. Những quần xã không bị sử dụng, từ đầu mùa sinh dưỡng đến giữa và cuối mùa có sự biến động lớn về số chồi, chiều cao, diện tích lá, sự phân bố khối lượng và diện tích lá theo chiều cao. Cuối cùng sẽ đạt mức tối đa về tầng trưởng và ra hoa kết quả, sau đó giảm dần đến cuối mùa. Những quần xã được con người sử dụng sẽ biến động lớn về cấu trúc. Ở thảm cỏ, sự biến động này tùy theo hình thức sử dụng là cắt hay chăn thả.

### ***Biến động về vật hậu:***

Biến động vật hậu được hiểu là sự thay đổi bên ngoài của quần xã trong năm hay mùa sinh dưỡng. Nó được xác định như biến động mùa trong cấu trúc của quần xã, cũng như biến động về trạng thái vật hậu của loài. Vì vậy, người ta đã phân ra biến động vật hậu, biến động tầng phiến hay biến động về ngoại mao, cấu trúc. Tuy nhiên, trạng thái vật hậu được xác định đồng thời cùng cấu trúc của quần xã. Cần phải xác định sự thay đổi trạng thái trong từng loài và cấu trúc của quần xã.

Tuy nhiên đối với quần xã, quan trọng nhất trong phân chia các trạng thái mùa sinh dưỡng là pha ra hoa của các loài, trong một số trường hợp bao gồm cả pha ra quả của nó.

Biểu thị sự biến động trạng thái nhiều hay ít là đặc điểm đặc trưng cho từng quần xã. Trong những quần xã nhiều tầng, nó có thể biểu hiện chỉ trong một tầng hay ở tất cả các tầng. Sự biến đổi trạng thái không phải lúc nào cũng xảy ra đồng thời, đôi khi nó bị kích thích bởi những tác động thuộc về động vật (ví dụ như bị ăn lá). Biến động trạng thái cũng có thể bị tác động mạnh bởi các loại ký sinh, khi bọn này phát triển ồ ạt.

Biến động trạng thái thể hiện qua biến động mùa của quần xã và của các thành phần tạo thành quần xã, tất cả đều phụ thuộc vào sự biến đổi của các điều kiện bên trong quần xã và cả bên ngoài quần xã.

### ***Biến động mùa của thành phần trong quần xã:***

Thành phần loài thực vật và sinh thái dạng sống của quần xã trong năm (hay mùa sinh dưỡng) sẽ không bị thay đổi, nhưng số lượng cá thể và thành phần quần thể trong quần xã thì có biến động. Vì vậy, nó tạo ra sự không đồng nhất trong cả năm hay trong mùa sinh dưỡng bởi xuất hiện và chết đi của các cá thể hay chuyển đổi trạng thái tuổi của chúng từ trạng thái hoạt động sang trạng thái nghỉ và ngược lại.

Sự thay đổi số lượng cá thể biểu hiện lớn nhất ở những loài có khả năng sinh sản bằng hạt. Hạt khi chín rụng xuống đất, nếu đạt được điều kiện sẽ mọc lên thành cây. Khi thành cây trưởng thành, có thể bị động vật ăn. Cũng có thể hạt rơi ra ngoài quần xã, hoặc trong đất ở trạng thái nghỉ.

Đa số loài thực vật, cây mầm xuất hiện nhiều vào thời kỳ xác định hoặc trong mùa sinh dưỡng. Thường vào đầu thời kỳ sinh dưỡng của năm sau, với các quần xã tự nhiên, đa số các cây mầm sẽ bị chết vào năm đầu mới mọc, và số lượng của chúng vì thế biến động nhiều trong mùa sinh dưỡng cây non và cây con cũng sẽ bị chết nhiều cho đến khi nó thành cây trưởng thành. Số lượng các cá thể trưởng thành thường ít biến đổi trong mùa sinh dưỡng, nếu như không có lực tác động quá mạnh làm cho nó chết. Bền vững hơn cả trong mùa sinh dưỡng là quần thể các loài cây gỗ vào những năm không có cây mới mọc từ hạt. Biến động mạnh nhất là cây một năm: từ hạt → cây mầm → cây trưởng thành, số lượng giảm rất nhiều.

### ***Biến động mùa trong quan hệ số lượng của các thành phần trong quần xã:***

Các quần xã được phân biệt với nhau bởi mức độ bền vững hay không bền vững của các mối quan hệ nội tại qua mùa sinh dưỡng. Căn cứ vào đó có thể chia các kiểu quần xã sau:

- 1) Những quần xã bền vững, không có hay hầu như không có sự thay đổi trong quan hệ số lượng của các thành phần tạo thành;
- 2) Quần xã có sự bền vững một tầng phiến, các tầng phiến khác có sự biến động về quan hệ số lượng giữa các thành phần;
- 3) Quần xã có sự biến động về quan hệ số lượng giữa các thành phần.

Những quần xã thuộc dạng thứ nhất, được tạo thành từ những loài có phần trên mặt đất là sống lâu năm (gỗ, bụi, nửa bụi, rêu, địa y). Thường gặp loại này là quần xã đơn loài, đơn ưu thế hay quần xã cỏ. Quần xã thuộc kiểu thứ hai được tạo thành từ những loài có phần trên mặt đất là sống lâu năm (cây gỗ, rêu, địa y) và cây thảo. Cây thảo tham gia trong tầng phiến có thể biến động khác nhau trong mùa sinh dưỡng, thay đổi các tầng phiến như tầng phiến cây đoản mệnh đầu mùa xuân. mùa hè là tầng phiến cây thảo (dưới rừng). Biến động quan hệ số lượng trong thời kỳ sinh dưỡng đặc biệt rõ trong các quần xã cỏ đa ưu thế và đa loài.

### ***Động thái mùa của năng suất:***

Các quần xã cỏ và các tầng phiến cỏ có hiện tượng biến động mùa về khối lượng phần trên mặt đất: Nó bắt đầu mọc từ đầu mùa sinh dưỡng, đạt đến tối đa vào thời điểm nào đó, sau đó giảm từ từ hay rất nhanh vào cuối mùa sinh dưỡng. Lúc đầu, năng suất bắt đầu tăng lên, sau đó lại giảm xuống, điều này có ý nghĩa lớn với các quần xã cỏ được con người sử dụng. Với cây gỗ, trải qua một năm như vậy thường có hiện tượng biến động ở khối lượng lá, phần thân có nhưng rất ít.

Sự biến động như vậy ở phần dưới đất được nghiên cứu nhiều ở các quần xã cỏ. Biến động khối lượng phần dưới đất có quan hệ mật thiết với thời kỳ hình thành và chết đi với đặc tính tích lũy vật chất của phần dưới đất. Ở các loài khác nhau đều có sự khác biệt về biến động mùa của phần dưới đất. Với các quần xã cỏ được con người sử

dụng - cắt hay chặn thả, sau các đợt sử dụng dự trữ phần dưới đất sẽ giảm vì nó phải tiêu phí cho quá trình hình thành phần trên mặt đất. Sự biến động mùa về khối lượng cũng có xảy ra với rêu, địa y, nó liên quan đến quá trình chết của cả hai phần trên và dưới đất cũng như quá trình phân giải và khoáng hoá.

Từ những kết quả trên cho phép ta đi đến nhận xét rằng: Trải qua một năm hay mùa sinh dưỡng luôn có hiện tượng biến động về hạng thái của các quần xã, đó là dấu hiệu đặc trưng cho từng quần xã. Biến động mùa của quần xã có ý nghĩa thực tiễn rất lớn, đặc biệt khi người ta sử dụng (bãi chặn thả) và giá trị phương pháp luận khi tiến hành nghiên cứu.

### **3.4.3. Biến động theo chu kỳ nhiều năm của quần xã**

Sự biến động xảy ra trong quần xã theo năm hay chu kỳ vài năm có quan hệ mật thiết với sự không đồng nhất về khí hậu, thủy văn của từng năm, cũng như quan hệ với chu kỳ sống của một số loài thực vật và với sự tác động khác nhau của động vật. Thường gặp các loại biến động này ở trong các quần xã hoang mạc, thảo nguyên và đồng cỏ. Trong quá trình nghiên cứu, các tác giả khác nhau gọi với cái tên khác nhau: Sukhatrép (1928) gọi là sự biến động thuộc nhịp điệu của các trạng thái; Seruthicóp (1941) gọi là biến động thuộc khí hậu, Rabótnóp (1955) - biến động nhiều năm v.v...

Nhìn chung, tất cả các cách gọi trên đều không thật hoàn hảo, gọi biến động thuộc nhịp điệu của các trạng thái theo Sukhatrép, đó là sự biến động các trạng thái xảy ra theo thời gian trong năm hay từ năm này qua năm khác nhưng trong thực tế các quần xã biến động không chỉ xảy ra ở các trạng thái của thực vật mà còn ở nhiều đặc điểm khác.

Biến động thuộc khí hậu theo Sennhicóp, cũng có điểm chưa chuẩn, vì khí hậu biến động trong năm và qua các năm thường không đồng nhất theo cùng một dạng. Biến động nhiều năm của Rabótnóp cũng có điểm không thật thoả đáng về mặt từ ngữ, người ta có thể hiểu nó tương tự như biến động trong năm.

#### ***Nguyên nhân làm xuất hiện biến động chu kỳ nhiều năm:***

Nguyên nhân cơ bản của dạng biến động này là do sự thay đổi từ năm này qua năm khác hay chu kỳ một số năm của các điều kiện thuộc khí hậu và thủy văn (ví dụ do chu kỳ bị ngập) và do tác động của con người. Những thay đổi này có thể trực tiếp hay gián tiếp làm biến đổi quần xã thực vật, ảnh hưởng đến thành phần động vật và những cơ thể sống ở trong đất trong quần xã, những sinh vật này giúp khoáng hoá những cơ quan chết của thực vật, từ đó gây ảnh hưởng lớn đến sự biến động về số lượng và hoạt tính của động vật ăn thực vật, nấm ký sinh và các loài khác, chính vì thế nó lại tác động đến biến động theo chu kỳ nhiều năm của quần xã. Biến động chu kỳ nhiều năm có thể được sinh ra do đặc điểm thuộc về chu kỳ sống của một số loài thực vật, chính kiểu biến động này cũng có quan hệ mật thiết với sự biến động theo năm của các yếu tố thuộc nơi sống.

Người ta phân biệt một số kiểu biến động theo chu kỳ nhiều năm trên cơ sở nguyên nhân dẫn đến, đó là:

a. Sinh thái phát sinh, kiểu này liên quan đến sự khác biệt theo chu kỳ vài năm của các yếu tố thuộc khí hậu, thủy văn và cả các yếu tố vệ sinh khác của sinh thái cảnh

b. Nhân chủng phát sinh, kiểu này liên quan đến hình thức và mức độ tác động của con người.

c. Động vật phát sinh, nó mang đến bởi sự tác động khác nhau của các loài động vật ăn thực vật, động vật sống trong đất (đặc biệt là gặm nhấm và côn trùng).

d. Thuộc chu kỳ thực vật phát sinh, liên quan với đặc điểm chu kỳ sống của một số loài thực vật, hoặc do sự không đồng nhất theo năm về khả năng sinh sản hạt hay sinh sản sinh dưỡng của loài.

e. Ký sinh phát sinh, liên quan đến thời kỳ sinh sản mạnh của các loài nấm ký sinh hoặc do bọn ký sinh khác, nó có thể từ bên ngoài đi vào.

### ***Biến động chu kỳ nhiều năm thuộc sinh thái phát sinh***

Các yếu tố thuộc khí hậu luôn thay đổi hàng năm, khác về lượng mưa, về phân bố mưa trong năm và cả ngay trong mùa sinh dưỡng, thậm chí trong tháng. Nhiệt độ cũng có sự biến động theo năm và trong mùa sinh dưỡng, sự phối hợp của cả hai yếu tố này cũng có sự khác biệt lớn trong các năm. Ở những vùng có tuyết rơi cũng có sự khác biệt lớn về lượng, thời gian có tuyết, bắt đầu và kết thúc... Thực vật cũng có khả năng tác động đến khí hậu.

Do sự khác biệt về nhiệt độ nên gió từng năm cũng có khác nhau, từ đó có ảnh hưởng khác nhau đến lượng nước bay hơi qua bề mặt lá và bốc hơi qua bề mặt nước hay giá thể. Với sự khác biệt về nhiệt độ thì lượng nước được thực vật sử dụng cũng có hiệu quả khác nhau. Những tác động của yếu tố khí hậu năm trước trên thực vật cũng ảnh hưởng lớn đến điều kiện của năm sau - nó có thể làm tốt hơn hay tồi hơn.

Chế độ thủy văn cũng ảnh hưởng lớn đến quần xã, đặc biệt vùng gần nước. Mức nước hàng năm có thể cao thấp khác nhau và thời gian tồn tại cũng khác nhau, từ đó ảnh hưởng đến cả mực nước ngầm.

Sự biến đổi theo năm môi trường sống của thực vật và hoạt động của vi sinh vật đất làm thay đổi nhịp điệu tích lũy chất hữu cơ trong các yếu tố dinh dưỡng khoáng cần thiết cho cây. Sự không đồng nhất về cung cấp nước và chất khoáng cho cây làm ảnh hưởng đến hình thành lá của cây gỗ, cây bụi, đến chiều cao và độ đậm đặc của thảm cỏ. Ngoài ra, chế độ chiếu sáng cũng thay đổi theo năm, và ngay cả trong mùa sinh dưỡng, nó phụ thuộc vào chế độ thời tiết và thảm thực vật. Như vậy, tất cả các yếu tố sinh thái - nước, các chất khoáng, nhiệt, ánh sáng, độ thoáng khí của đất... đều bị biến động từ năm này qua năm khác.

Sự thay đổi các điều kiện thuộc sinh thái cảnh sẽ ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp

đến số lượng và khả năng hoạt động của động vật, sự biến động của nhóm động vật ăn thực vật. Các loại nấm và vi khuẩn ký sinh sẽ ảnh hưởng đến năng suất của quần xã thực vật và cả trên quan hệ số lượng của nó.

Biến động theo chu kỳ nhiều năm thuộc sinh thái phát sinh là đặc trưng cho tất cả các quần xã thực vật, nhưng mức độ thì không giống nhau. Một số dạng biến động được tạo thành dựa trên nền của khí hậu phát sinh, ví dụ lượng mưa lớn làm nhiệt độ giảm, lượng mưa lớn làm rửa trôi mạnh lên... Quá khô lại làm nhiệt độ tăng cao, dẫn tới tích lũy muối trên bề mặt của đất...

Biến động thuộc khí hậu phát sinh còn thay đổi tùy theo từng vùng khác nhau và cả vị trí của quần xã. Ở những nơi khí hậu mang tính lục địa cao thì sự biến động kiểu này thể hiện rất mạnh so với vùng gần biển.

Biến động theo chu kỳ nhiều năm của quần xã xảy ra khi mà các yếu tố khí hậu và thủy văn biến đổi có mức độ ở các năm khác nhau thì khác nhau. Các quần xã rừng do khí hậu thực vật quần có tính ổn định cao nên ít bị ảnh hưởng hơn so với các quần xã cỏ phân bố cùng điều kiện sinh thái. Thực vật có phần trên mặt đất sống lâu năm ít bị ảnh hưởng bởi sự biến động theo chu kỳ nhiều năm thuộc khí hậu phát sinh, trong rừng biểu hiện ảnh hưởng tác động ít hơn trên đồng cỏ và thảo nguyên.

### ***Biến động nhiều năm thuộc thực vật phát sinh***

Một số loài thực vật thân thảo, do đặc điểm chu kỳ sống hoặc do quá trình hình thành hạt không liên tục, cây mầm phát triển mạnh vào những năm riêng biệt nên tạo ra dạng biến động nhiều năm, đặc biệt kiểu biến động này thể hiện rõ trên loại hình đồng cỏ.

Khi tiến hành nghiên cứu chu kỳ sống của một số loài trong đồng cỏ, Rabótnóp (1950) thấy rằng, cây đậu ba lá (*Trifolium repens*) gặp nhiều trên các đồng cỏ, nhưng thường là không đáng kể về mặt sinh khối; tuy vậy, có những năm khi điều kiện sống rất thuận lợi thì lại phát triển rất mạnh, hình thành rất nhiều chồi có hoa. Khi *Trifolium repens* trở thành loài ưa thế, sự phát triển ồ ạt này sẽ kết thúc bằng sự chết trong năm hay năm sau, vì tuổi thọ của chúng chỉ là 1 - 2 năm. Sau sự chết hàng loạt này làm cho quần thể của chúng trong quần xã còn lại rất ít. Dần dần từ hạt đã được tích lũy trong đất của năm trước lại mọc lên và lại đi tới năm phát triển ồ ạt như trước (tất nhiên cũng phải gặp năm có sự thuận lợi về điều kiện). Chu kỳ xuất hiện này được xác định bởi quan hệ cạnh tranh giữa các loài mà đặc biệt là giữa họ đậu với cây hoà thảo, trong đó nó liên quan chặt chẽ với hàm lượng của khu và photpho trong đất, cụ thể là phụ thuộc vào điều kiện khí hậu, thủy văn của từng năm, đó là dạng biến động nhiều năm của sinh thái cảnh. Chúng ta biết trong đa số trường hợp, muốn tỷ lệ cây họ đậu tăng trong đồng cỏ người ta bón nhiều lân và kém hơn, điều này chứng tỏ năm cây *Trifolium repens* phát triển ồ ạt, thì đất phải có hàm lượng cao của kali và photpho. Khi cây này phát triển mạnh làm đậm trong đất tăng lên, đồng thời cỏ và các loài khác phát triển



tốt, từ đó lại làm giảm hàm lượng các loại khoáng chất trong đất.

Biến động nhiều năm thuộc thực vật phát sinh xảy ra trong quần xã là do có những loài có chu kỳ biến động, những loài này có đặc tính thích nghi là đạt ưu thế trong từng khoảng thời gian xác định. Kiểu biến động này cũng có thể gặp ở trong từng phần của quần xã, ở nơi có sự mọc ồ ạt của cây mầm loài nào đó, thường là cây một năm hay ít năm.

### ***Biến động nhiều năm do động vật phát sinh***

Biến động nhiều năm do động vật phát sinh gặp ở những quần xã có số lượng lớn động vật ăn cỏ hay những động vật có khả năng làm biến đổi điều kiện nơi mọc, đặc biệt bọn đào hang có sự biến động mạnh theo năm hay chu kỳ vài năm. Thường dạng biến động này được sinh ra do biến động số lượng của côn trùng ăn thực vật hay gặm nhấm. Năm nào bọn này bột phát sẽ dẫn đến tàn phá quần xã, năm nào ít thì quần xã sẽ phục hồi dần trạng thái ban đầu. Hiện tượng bột phát châu chấu thường chỉ xảy ra ở tầng cây gỗ bên trên, nó có thể lại tạo điều kiện cho các tầng bên dưới phát triển tốt hơn.

Hiện tượng biến động do động vật gây ra thường có tính chu kỳ. Sự biến động số lượng của chúng quan hệ mật thiết với sự biến động của các yếu tố khí hậu và thủy văn, những yếu tố này sẽ ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp đến động vật. Đôi khi bọn ăn thực vật có thể lại bùng phát vào năm không thuận lợi cho đa số các loài khác. Ví dụ, châu chấu thường phát triển ồ ạt vào những năm khô hạn. Sự phối hợp tác động của điều kiện khí hậu và côn trùng đã làm cho quần xã thực vật bị tàn phá mạnh hơn.

### ***Biến động nhiều năm gây ra do ký sinh***

Biến động nhiều năm của cả quần xã hay tầng nào đó có thể xuất hiện do sự sinh sản đột xuất của một số loại ký sinh như nấm ký sinh. Trường hợp như vậy thường gặp ở các quần xã cỏ hay tầng cỏ trong rừng, ở đó thường hay gặp một số loài bị nấm ký sinh, khả năng cạnh tranh bị giảm và đưa đến tình trạng làm thay đổi quan hệ số lượng trong quần xã. Trong một số trường hợp nó làm giảm năng suất của quần xã hay của tầng đó. Dạng biến động này nói chung không phổ biến và có quan hệ mật thiết với sự thay đổi các điều kiện khí tượng và thủy văn của năm đó.

### ***Biến động thuộc về nhân chủng***

Hoạt động của con người sẽ dẫn đến biến động dạng nhiều năm nếu như tác động của họ thay đổi theo năm. Ngoài ra, con người còn có thể làm tăng lên hay yếu đi sự thể hiện của các kiểu biến động khác, trong số đó có loại thuộc sinh thái phát sinh. Sự thay đổi có thể là ngẫu nhiên, cũng nhiều trường hợp do biến động của các yếu tố thuộc khí hậu thủy văn từng năm gây ra (ví dụ do thời tiết và thời gian chăn thả bị thay đổi), hoặc quan hệ với những tác động từ bên ngoài đưa đến theo từng năm có khác nhau (liều lượng bón phân, chủng loại khác nhau v.v... Những tác động bón, tưới, sử dụng... của con người làm cho nó biến động có thể xảy ra thường xuyên hay có tính

chu kỳ hoặc không. Biến động thuộc nhân chủng phát sinh luôn kết hợp với sinh thái phát sinh hoặc với các dạng khác. Nhiều trường hợp tác động của con người có thể làm thay đổi cả những yếu tố thuộc khí hậu và các yếu tố khác trên quần xã thực vật.

### ***Các dạng biến động nhiều năm theo mức độ biểu hiện của chúng***

Biến động nhiều năm được nghiên cứu nhiều hơn cả là ở các quần xã cỏ, đặc biệt là đồng cỏ. Trên cơ sở những kết quả nghiên cứu, Rabôtinôp (1983) đã chia ra các dạng sau: dạng tiềm ẩn, dạng dao động, dao động có chu kỳ, phục hồi sau thoái hoá.

- Biến động dạng tiềm ẩn, đó là biến động trong quan hệ số lượng giữa các thành phần cơ bản của quần xã, nó biểu thị ra không thật rõ, muốn nhận ra được phải có nghiên cứu khá chi tiết. Dạng biến động này đặc trưng cho các quần xã có phần trên mặt đất sống lâu năm (cây gỗ, rêu, địa y). Nó có thể xảy ra ở các quần xã cỏ đơn ưu thế, đặc biệt trong thành phần của nó có số lượng loài không lớn, và loài ưu thế chiếm tuyệt đối về số cá thể.

- Biến động dạng dao động được mô tả cho các loại hình đồng cỏ có một nhóm loài chiếm ưu thế, nhưng các loài này lại có sự khác biệt nhau khá lớn về đặc điểm sinh thái, biến động của nó có thể dẫn đến thay đổi các loài ưu thế. Ví dụ năm có độ ẩm cao thì một vài loài nào đó sẽ chiếm ưu thế, còn năm bị khô hạn thì một nhóm khác chiếm ưu thế. Thuộc vào dạng biến động này có thể có dạng biến động theo chu kỳ năm của các loài ưu thế phụ. Trong các quần xã cỏ đa ưu thế, theo năm có thể xảy ra sự biến động của các loài ưu thế theo kiểu dao động, các loài ưu thế khác nhau thể hiện chu kỳ khác nhau. Dạng biến động này của quần xã có thể gọi là dao động có tính chu kỳ.

- Biến động nhiều năm kiểu phục hồi sau thoái hoá, kiểu này phổ biến trong các quần xã cỏ. Nó được đặc trưng bởi sự tàn phá mạnh quần xã rồi sau đó được phục hồi lại trạng thái gần như ban đầu, còn nguyên nhân gây ra sẽ biến thành lực tác động. Sự tàn phá có thể xảy ra do sự thay đổi không bình thường các yếu tố thuộc khí hậu thủy văn đối với quần xã sinh vật (quá khô hay quá ẩm kéo dài...) hoặc do sự bùng phát đột xuất của bọ động vật ăn thực vật, đặc biệt những tác động phá hoại này đồng thời cũng xảy ra và kéo dài vài năm liền sẽ làm chết hay tạo ra sự áp chế mạnh đối với các thành phần chủ yếu của quần xã thực vật

Ví dụ: Những bãi bồi ven sông, nếu năm nào đó bị ngập kéo dài sẽ làm cho các loài cỏ thấp thân bò bị chết, thay vào đó là các loài mọc thành bụi có thân cao, chịu được nước. Ngược lại, nếu bị hạn kéo dài sẽ không chỉ làm cho nhiều loài cỏ bị chết, mà còn làm giảm khả năng mọc của các loài chiếm đoạt, vì vậy làm cho thảm cỏ không hoàn toàn khép tán, kéo dài vài năm như vậy thảm cỏ sẽ bị tưa thưa (rất rời rạc). Sự tàn phá bởi động vật, điển hình là động vật đất, như chuột trong đồng cỏ có thể có năm đạt số lượng rất lớn. Laprenkô (1952) nghiên cứu thảo nguyên Mông Cổ, đã nhận thấy có năm chuột phát triển ồ ạt, làm chết các loài cỏ chủ yếu của thảo nguyên - cây

thảo sống lâu năm mọc thành bụi dày, thay vào đó là các loài có thân rễ phát triển mạnh, nhóm này khi thân bị đứt đoạn sẽ tạo ra nhiều cá thể mới, đất bị đào hang làm thoáng khí, độ ẩm tốt nên càng thích hợp cho sự phát triển của chúng.

Biến động phục hồi sau thoái hoá có thể xuất hiện ở mọi nơi, khi mà ở đó đã có thảm thực vật chiếm cứ, đôi khi cả trên những vùng rộng lớn. Nếu sự tàn phá dẫn tới hình thành các đám xen kẽ nó sẽ tạo ra thể khảm trong quần xã, trong các nhóm nhỏ này loại chiếm đoạt sẽ chiếm ưu thế, xen kẽ với các nhóm nhỏ của thảm gốc rễ.

### ***Ý nghĩa của việc nghiên cứu biến động nhiều năm***

Sự biến động của các quần xã cỏ thuộc loại biến động nhiều năm trong chừng mực nào đó có thể tạo thành quần xã mới. Tuy nhiên rất nhiều trường hợp chỉ xảy ra trong mối quan hệ giữa các loài, trong cấu trúc, trong năng suất của quần xã. Biến động nhiều năm khác với diễn theo những điểm sau:

1) Thành phần loài trong quần xã vẫn ổn định, sự nhập vào của loài mới là không có hay không liên tục và không đáng kể.

2) Sự biến đổi của quần xã không mang tính định hướng, thường xảy ra theo nhiều hướng khác nhau (ví dụ do năm này quá ẩm, năm sau quá khô sẽ biến đổi khác nhau).

3) Biến đổi có thể rất lớn trong mối quan hệ giữa các loài (thay đổi loài ưu thế) trong cấu trúc, trong năng suất nhưng không kéo dài, khi nguyên nhân gây ra ngừng tác động, sự biến đổi lại xảy ra theo hướng phục hồi trạng thái ban đầu hay gần ban đầu.

Rabótnóp (1972) đã viết: "Biến động nhiều năm là biến động không định hướng, xảy ra theo nhiều hướng và chu kỳ khác nhau, từ năm này qua năm khác hay trong khoảng thời gian ngắn của chu kỳ khí hậu hay chu kỳ nào đó, khi kết thúc nó lại phục hồi trạng thái ban đầu hay rất gần với dạng ban đầu".

Biến động nhiều năm có thể làm thay đổi cả quần xã hay chỉ một số tầng phiên nào đó. Khi biến động nhiều năm xảy ra ở một số tầng phiên nào đó của quần xã thì ta có thể phân chia quần xã theo mức độ ổn định hay thay đổi của các tầng phiên đó. Khi biến động nhiều năm của quần xã biểu hiện trong giới hạn của một quần hợp thì có thể chia ra các trạng thái của biến động nhiều năm.

Biến động nhiều năm dạng phục hồi xảy ra suốt thời kỳ tồn tại quần xã đó, nó chỉ xảy ra trong giới hạn của một quần hợp; có thể xảy ra sự biến đổi trạng thái tồn tại của chúng, đó là các trạng thái sau:

a) Trạng thái tương đối bền vững với sự biến động không lớn và chỉ nhận ra được bằng sự nghiên cứu chi tiết.

b) Sự phá huỷ, dẫn đến số lượng lớn cá thể, loài bị chết, thậm chí lâm vào trạng thái nghỉ, đồng thời loài mới đi vào không đáng kể.

#### c) Phục hồi trạng thái ban đầu.

Diễn thế khác với biến động nhiều năm là quần xã biến đổi theo hướng xác định, đồng thời có sự biến động thành phần loài do có sự nhập vào của loài mới, và nó không bao giờ phục hồi lại trạng thái ban đầu hay gần với dạng ban đầu. Ranh giới phân chia 2 loại này không thật dễ dàng. Ví dụ, ảnh hưởng của thời kỳ quá ẩm hay quá khô (thời kỳ ở đây có thể vài năm) là chu kỳ biến động của các yếu tố thuộc khí hậu, nó sẽ làm cho quần xã thay đổi, sau đó quần xã có thể phục hồi trở lại cũng có thể không, nghĩa là có thể đưa đến đẳng biến động nhiều năm, cũng có thể đưa đến trạng thái diễn thế; ngoài ra giữa hai dạng này còn có các dạng trung gian. Cũng tương tự như vậy, rừng sau khi bị phá sẽ có sự biến đổi của quần xã theo hướng phục hồi trạng thái ban đầu nếu như quá trình được phục hồi đó không kéo dài, đó là biến động nhiều năm, còn nếu thời kỳ đó kéo quá dài thì nó thuộc kiểu diễn thế phục hồi. Rabôt-nóp (1972) gọi thời gian kéo dài của quá trình biến động nhiều năm này là "chu kỳ biến động của cường độ ánh sáng", dài 11 năm. Tất nhiên, con số này mang nặng tính công nhận, vì không phải tất cả các dạng biến động chu kỳ nhiều năm đều liên quan đến chế độ chiếu sáng.

#### 3.4.4. Sự biến động theo tuổi của các quần xã

Sự biến động theo tuổi của quần xã, theo Sukhatrép (1942), đó là "sự biến đổi của quần xã trong mối quan hệ với cá thể phát sinh của loài lập quần". Biến động theo tuổi thể hiện rõ trong rừng, từ lâu đã được các nhà lâm học xem xét và chia ra thành một số giai đoạn của quá trình hình thành rừng trồng, đó là rừng mồi trồng, rừng non, thành thực, rừng thoái hoá phải trồng lại. Sự biến đổi này thường dẫn tới diễn thế thứ sinh, xảy ra trên những vùng rừng bị chặt hạ, tại đó sẽ có hiện tượng phục hồi của loài cây gỗ nào đó - loài có khả năng chiếm ưu thế thời gian dài và nó sẽ là loài lập quần. Trong trường hợp loài cây gỗ tồn tại lâu và có số lượng lớn, tán sẽ khép kín và hình thành rừng rậm. Sự khép tán cao tạo lớp thảm mục dày thường ngăn cản loài khác mọc lên, do đó dẫn đến rừng trồng lâm vào trạng thái chết (bắt đầu đi vào tình trạng này). Sau đó lại có cây gỗ mọc lên, làm tăng khả năng cạnh tranh lẫn nhau, tăng đòi hỏi về tài nguyên môi trường; vì tài nguyên môi trường là có giới hạn nên dẫn tới hiện tượng tự tỉa của cây gỗ, như vậy rừng non đã chuyển sang rừng thành thực. Rừng trồng ở giai đoạn thành thực thì loài cây gỗ chiếm ưu thế sẽ đóng vai trò chính trong tạo thành môi trường, lúc này dự trữ chất hữu cơ trong quần xã cũng đạt mức tối đa. Nếu rừng trồng không bị đốt hay chặt hạ, nó cũng sẽ lâm vào tình trạng phải được tái tạo. Hơn nữa, cây gỗ sẽ bị chết vì quá già, dễ bị nấm ký sinh hay côn trùng phá, nó không bền vững với gió, khô hạn hay biến động về nhiệt.

Trong thời kỳ cây gỗ tồn tại với sự hình thành khối lượng lớn hạt và sự sống sót của các cây mầm sẽ làm cho cấu trúc quần xã thay đổi (thay đổi mật độ, chiều cao cây gỗ, đường kính thân, tán lá, hệ rễ), từ đó làm thay đổi cả tác động của cây gỗ tầng trên với các loài ở tầng dưới. Kết quả là các tầng sẽ có sự thay đổi về thành phần loài, thay

đổi khả năng xuất hiện và sống sót của các cây non của loài ưu thế, đồng thời, nó làm biến đổi cả trạng thái tuổi và sự tạo thành môi trường của loài đó. Những biến đổi này trước tiên có quan hệ với sự tăng lên về tuổi và giảm dần về số lượng cá thể của loài ưu thế, nghĩa là quan hệ với trạng thái tuổi của quần thể đó. Tóm lại, đó là sự biến đổi xảy ra do sự tăng lên về tuổi của cây gỗ. Như vậy, trong mọi trường hợp đều cần có sự đa dạng về tuổi của quần thể loài lập quần, có như thế mới có hiện tượng biến động theo chu kỳ của các thế hệ và luôn tạo ra những điều kiện thuận lợi của môi trường giúp cho các cá thể non sống sót cao hơn.

### **3.4.5. Biến động cục bộ của quần xã, sự hoàn thiện chu kỳ sống và phá huỷ quần xã**

Bất kỳ quần xã thực vật nào trong quá trình hình thành cuối cùng đều đi đến sự huỷ hoại. Những quá trình này thường xảy ra theo từng vùng, có thể do tuổi già của các cá thể. Các cá thể đã hoàn thành chu kỳ sống, có thể chết do sinh bệnh, do gió hay do tác động của động vật, đôi khi động vật không chỉ tác động ở phần trên mặt đất mà cả phần dưới đất.

Sự phá huỷ quần xã có thể xảy ra dần dần, ví dụ như các cá thể già, thì tác động tạo môi trường của nó sẽ giảm đi dẫn đến giải phóng chỗ cho cá thể khác. Sự phá huỷ đó cũng có thể xảy ra rất nhanh do những va chạm, khi mà cá thể hay các cá thể của một vùng nào đó phải chịu tác động của các yếu tố bên ngoài (động vật, gió...). Tác động đó có thể làm hỏng đất hay không, nó có thể rất ngắn về thời gian và cũng có thể rất dài. Diện tích bị tàn phá có thể nhỏ cũng có thể khá to.

Sự phá huỷ ở mức độ nào cũng đều đưa đến sự thay đổi môi trường sống nơi đó, dẫn tới hình thành giá thể mới. Ở những nơi bị phá huỷ sẽ xảy ra biến đổi cục bộ của lớp phủ thực vật tồn tại dài, ngắn khác nhau và đều có tính chu kỳ.

Khi quần xã biến động hơn và phức tạp, sự phá huỷ cục bộ có thể chia thành 3 dạng biến động, các dạng này đều bắt nguồn từ chu kỳ sống, tức là sự già và sự chết của các cá thể thực vật, từ hoạt động của động vật đất, từ tác động của gió.

Ở những nơi cá thể bị chết có kích thước nhỏ (các loài cỏ, cây bụi hay nửa bụi) thì diện tích của nó sẽ bị các cá thể của các loài bên cạnh lấn át, đặc biệt là các loài có thân rễ. Quá trình này lúc nào cũng xảy ra trong quần xã nhưng nó không đồng nhất theo vùng và theo thời gian, hình thành nên thể khảm. Đây là quá trình giải phóng và chiếm lĩnh các hốc sinh thái cá thể, trong nhiều trường hợp xảy ra như vậy, nó không chỉ là giải phóng hốc sinh thái mà sự hình thành loài mới ở đây sẽ phải chịu sự chi phối của môi trường mà loài cũ đã tạo ra. Chu kỳ biến đổi phổ biến rộng rãi, quan hệ với nó là sự hình thành các kiểu môi trường của từng loài thực vật.

Hiện tượng thường gặp của kiểu tàn phá quần xã là trong quần xã sinh vật có bọn gặm nhấm đào hang. Do sự đào hang của chuột đã làm cho thảm cỏ bị tàn phá từng đám, cây vùng đó sẽ bị chết. rất lâu sau mới có thể phục hồi, những cái hang như vậy

xuất hiện hàng năm với số lượng lớn. Vì vậy, trong quần xã xuất hiện biến đổi cục bộ, đặc trưng cho từng giai đoạn khác nhau của quá trình phục hồi các mảnh bị phá của thảm thực vật.

Những biến động kiểu này có ý nghĩa lớn cho việc củng cố tính bền vững của quần xã, vì qua đó nó làm thay đổi tác động của từng loài trên môi trường, làm xuất hiện những điều kiện thuận lợi cho sinh sản hạt, nhờ đó phục hồi được thành phần quần thể ban đầu. Sự biến đổi dẫn tới sự phục hồi thảm thực vật trên những nơi bị phá hoại có thể coi như là diễn thế nội phát sinh. So với kiểu diễn thế điển hình thì kiểu này xảy ra trên diện tích hẹp và thảm thực vật bao quanh đó chưa bị tàn phá.

Đồng thời với quá trình tiến hoá của các cơ thể, chúng không ngừng tác động qua lại với nhau trong điều kiện môi trường biến đổi và các quần xã được hình thành với những đặc trưng riêng biệt về mặt tổ chức, những dấu hiệu đó là:

1. Các thành phần trong quần xã có đặc điểm riêng biệt về mặt sinh thái và sinh vật học, chiếm các hốc sinh thái khác nhau, đồng thời có sự hỗ trợ cho nhau về một sinh thái.
2. Tính bền vững, đó là khả năng bị thay đổi trong giới hạn nhất định, nó khác nhau với từng quần xã, những dấu hiệu cơ bản vẫn được giữ lại. Tính bền vững này được xem như là trạng thái cân bằng trong biến đổi, là khả năng bền vững theo thời gian khi nó biến đổi thành quần xã khác.
3. Sự phân bố các cơ quan trên và dưới đất của các thành phần trong quần xã giúp cho nó sử dụng tốt nhất các nguồn tài nguyên của môi trường.
4. Khả năng bù đắp, đó là sự biến đổi từng phần hay toàn bộ các loại bằng loài khác giúp cho quần xã tận dụng tối đa môi trường.
5. Tính đóng kín, đó là thành phần thường xuyên của quần xã tạo ra điều kiện để loại trừ ngoại nhập, cùng với nó là khả năng tồn tại trong thành phần thực vật ở trạng thái không đầy.