

ĐẠI HỌC BÁCH KHOA HÀ NỘI  
KHOA TOÁN TIN



MÔ HÌNH TƯƠNG TÁC GIỮA  
THỰC VẬT PHÙ DU - ĐỘNG VẬT PHÙ DU  
DƯỚI ĐIỀU KIỆN CỦA THỦY ĐỘNG LỰC HỌC  
VỚI MẢNG BA CHIỀU

MÔ HÌNH MÔ PHỎNG

Chuyên ngành: Toán tin

Giảng viên hướng dẫn: TS. Nguyễn Phương Thùy

Học viên thực hiện: Vũ Mạnh Tiền

MSHV: 20251084M

HÀ NỘI, 01/2026

# Mục lục

<b>Danh sách hình vẽ</b>	<b>2</b>
<b>Mở đầu</b>	<b>3</b>
<b>Chương 1 Giới thiệu chung</b>	<b>5</b>
1.1 Đặt vấn đề . . . . .	5
1.2 Ý nghĩa bài toán . . . . .	7
<b>Chương 2 Xây dựng mô hình</b>	<b>9</b>
<b>Chương 3 Phân tích mô hình</b>	<b>14</b>
3.1 Tính đặc trưng . . . . .	14
3.1.1 Tính dương . . . . .	14
3.1.2 Tính bị chặn . . . . .	15
3.1.3 Tính bền vững . . . . .	16
3.2 Sự tồn tại điểm cân bằng . . . . .	18
3.3 Phân tích tính ổn định . . . . .	19
3.3.1 Tính ổn định địa phương . . . . .	19
3.3.2 Tính ổn định toàn cục . . . . .	21
3.4 Phân tích phân nhánh . . . . .	23
3.4.1 Phân nhánh siêu tối hạn . . . . .	23
3.4.2 Phân nhánh Hopf . . . . .	25
<b>Chương 4 Mô phỏng số</b>	<b>28</b>
<b>Kết luận</b>	<b>40</b>
<b>Tài liệu tham khảo</b>	<b>42</b>

# Danh sách hình vẽ

2.1	Đồ thị hàm hiệu suất săn mồi theo vận tốc dòng chảy . . . . .	12
4.1	Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\beta_2$ và $v$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\beta_2$ và $v$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. . .	29
4.2	Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $u$ và $v$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $u$ và $v$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. . .	31
4.3	Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $N$ và $\beta_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $N$ và $\beta_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. . .	32
4.4	Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\nu_1$ và $\nu_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\nu_1$ và $\nu_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. . .	33
4.5	Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\rho$ và $\beta_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số $\rho$ và $\beta_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. . .	34
4.6	Hình (a) và (b) lần lượt là đồ thị biểu diễn mật độ động vật phù du và thực vật phù du theo thời gian và biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng trong với điều kiện ban đầu $(P_0, Z_0) = (2.5, 0.5)$ và tham số như Chương 2. . .	36

4.7 Đồ thị pha biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng trong với các điều kiện ban đầu khác nhau. . . . .	36
4.8 Hình (a) và (b) lần lượt là đồ thị biểu diễn mật độ động vật phù du và thực vật phù du theo thời gian và biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng biên với điều kiện ban đầu $(P_0, Z_0) = (2.5, 0.5)$ và thay đổi tham số $\beta_2 = 0.05$ . . . . .	37
4.9 Đồ thị biểu diễn sự biến thiên của nghiệm cân bằng thực vật phù du và động vật phù du theo tham số $\beta_2$ . . . . .	38
4.10 Hình (a) và (b) lần lượt là biểu diễn mật độ thực vật phù du và động vật phù du theo thời gian và quỹ đạo trên mặt phẳng pha với tham số $v = 1$ . Hình (c) và (d) với tham số $v = 2.5$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. Hình (e) là đồ thị biểu diễn sự biến thiên của nghiệm cân bằng thực vật phù du và động vật phù du theo tham số $v$ . . . . .	39

# Mở đầu

Sự sống dưới lòng đại dương là một hệ sinh thái phức tạp và đầy năng động, nơi mà các tương tác sinh học và vật lý diễn ra liên tục, định hình nên chuỗi thức ăn và chu trình chuyển hóa năng lượng. Trong đó, mối quan hệ săn mồi-con mồi giữa thực vật phù du và động vật phù du đóng vai trò nền tảng, tạo nên mắt xích đầu tiên và quan trọng nhất trong lưới thức ăn biển, ảnh hưởng trực tiếp đến năng suất sơ cấp và khả năng hấp thụ  $CO_2$  của đại dương. Hiểu rõ động lực học của tương tác này là chìa khóa để dự đoán sự thay đổi của hệ sinh thái biển trước những tác động của biến đổi khí hậu và ô nhiễm môi trường.

Mặc dù các mô hình sinh thái học truyền thống đã cung cấp những cái nhìn sâu sắc về tương tác thực vật phù du - động vật phù du, nhiều mô hình vẫn còn giản lược hóa các yếu tố vật lý phức tạp của môi trường biển. Trên thực tế, đại dương không phải là một môi trường tĩnh lặng mà là một hệ thống đầy biến động với các dòng chảy, xoáy nước, và hiện tượng xáo trộn liên tục. Những điều kiện thủy động lực học này ảnh hưởng sâu sắc đến sự phân bố không gian, tốc độ gấp gẽ, và khả năng tồn tại của các quần thể phù du, từ đó trực tiếp tác động đến hiệu quả săn mồi và tốc độ tăng trưởng của chúng. Sự bỏ qua yếu tố vật lý này có thể dẫn đến những dự đoán không chính xác về động lực quần thể và phản ứng của hệ sinh thái.

Với sự phát triển mạnh mẽ của khoa học tính toán và công nghệ mô phỏng, việc tích hợp các điều kiện thủy động lực học vào mô hình tương tác sinh học đã trở nên khả thi hơn. Đặc biệt, việc nghiên cứu trong một mảng ba chiều cho phép chúng ta mô phỏng một cách chân thực hơn sự phân bố không gian, sự di chuyển theo chiều sâu, và các hiện tượng vận chuyển ngang của các sinh vật phù du, điều mà các mô hình một hoặc hai chiều không thể nắm bắt đầy đủ. Việc này đòi hỏi sự kết hợp giữa các phương trình động lực học chất lỏng và các phương trình mô tả tương tác sinh học, tạo nên một hệ thống mô hình hóa phức tạp nhưng mang lại cái nhìn toàn diện và chính xác hơn.

Do đó, đề tài nghiên cứu này sẽ đi sâu vào việc xây dựng và phân tích mô hình tương tác giữa thực vật phù du và động vật phù du dưới điều kiện của thủy động lực học trong một mảng ba chiều. Thông qua việc tích hợp các yếu tố vật lý và sinh học, chúng tôi kỳ vọng sẽ làm sáng tỏ cơ chế mà dòng chảy và sự xáo trộn ảnh hưởng đến năng suất phù du, hiệu quả chuyển hóa năng lượng trong chuỗi thức ăn, và sự ổn định của hệ sinh thái biển. Các kết quả nghiên cứu không chỉ góp phần nâng cao hiểu biết khoa học về động lực học hệ sinh thái biển mà còn cung cấp công cụ dự đoán hữu ích cho công tác quản lý và bảo tồn tài nguyên biển.

Em xin gửi lời cảm ơn chân thành đến cô Nguyễn Phương Thùy, người đã tận tình hướng dẫn, truyền đạt kiến thức và động viên em trong suốt quá trình thực hiện đề tài này. Sự hỗ trợ và những góp ý quý báu của cô là nguồn động lực to lớn giúp em hoàn thành nghiên cứu.

# Chương 1

## Giới thiệu chung

### 1.1 Đặt vấn đề

Thực vật phù du là những sinh vật thực vật siêu nhỏ, sống ở các tầng nước bì mặt của đại dương, biển, hồ và các thủy vực khác. Với vai trò là sinh vật sản xuất sơ cấp, chúng là thành phần cốt lõi của chuỗi thức ăn thủy sinh, đóng vai trò nền tảng cho toàn bộ hệ sinh thái biển [1]. Thông qua quá trình quang hợp, thực vật phù du tạo ra một lượng lớn oxy trong khí quyển Trái Đất, giúp duy trì cân bằng thành phần không khí [2–4].

Trong mô hình chuỗi thức ăn thủy sinh, động vật phù du nằm ở bậc dinh dưỡng cao hơn, đóng vai trò là loài tiêu thụ các thực vật phù du [5]. Quá trình động vật phù du ăn thực vật phù du là mắt xích then chốt trong truyền năng lượng qua mạng lưới thức ăn biển [6].

Trong nhiều thập kỷ qua, nhiều nghiên cứu đã tập trung mô tả và phân tích đặc tính sinh học - sinh thái của các loài sinh vật phù du [7]. Một hiện tượng nổi bật trong lĩnh vực này là “sự nở hoa thực vật phù du”, tức là sự gia tăng quá mức của mật độ thực vật phù du trong môi trường nước, đã thu hút sự quan tâm đáng kể trong nhiều năm. Rất nhiều mô hình toán học đã được phát triển để mô tả động lực học của quá trình nở hoa và xác định những yếu tố ảnh hưởng đến hiện tượng này [8–13]. Các mô hình này đã xem xét nhiều khía cạnh khác nhau, bao gồm nguồn dinh dưỡng [14], loài tảo độc và không độc [15], khả năng trú ẩn của tảo [16], nguồn thức ăn phụ cho động vật phù du [17], và sự săn mồi của cá đối với cả hai nhóm thực vật và động vật phù du [18].

Về mặt lý thuyết, sự chênh lệch lớn về kích thước giữa thực vật phù du và các loài giáp xác ăn mồi trong đại dương cho thấy thực vật phù du sẽ rất dễ bị tổn thương và khó có thể sống sót trước những loài tiêu thụ lớn hơn chúng nhiều lần. Tuy nhiên, trong thực tế, bức tranh lại phức tạp hơn đáng kể. Thực vật phù du không phải là những “hạt thức ăn bị động” và dễ dàng bị khai thác; ngược lại, chúng đã tiến hóa nhiều chiến lược chống bị săn mồi để gia tăng khả năng sinh tồn. Một trong các chiến lược đó là tiết ra các hợp chất độc nhằm úc chế động vật phù du, nó có thể giải phóng các chất độc nhằm tự bảo vệ trước áp lực săn mồi [19, 20]. Khi phát hiện sự hiện diện của các loài có khả năng tiết độc này, động vật phù du sẽ chủ động tránh xa các khu vực đó trong hệ sinh thái thủy sinh [21]. Việc giải phóng độc tố không chỉ giúp giảm áp lực ăn mồi từ động vật phù du [22, 23], mà còn góp phần kiểm soát hiện tượng nở hoa tảo – giai đoạn mà quần thể thực vật phù du tăng trưởng nhanh chóng [24, 25]. Đồng thời, cơ chế phòng vệ hóa học này còn có thể góp phần ổn định hệ sinh thái phù du [26].

Bên cạnh đó, hình thành các cụm hoặc mảng lớn cũng là một chiến lược chống bị săn mồi hiệu quả khác. Khi liên kết lại thành từng nhóm, thực vật phù du tạo ra một cơ chế phòng thủ tập thể: hình thái tập trung thành cụm khiến động vật phù du khó tiếp cận các tế bào riêng lẻ, từ đó giảm tần suất đụng độ và hiệu suất tìm kiếm con mồi. Segel và Jackson [27] là những người đầu tiên sử dụng mô hình động lực học quần thể để phân tích chiến lược phòng vệ này thông qua quá trình hình thành cụm. Tác động của cơ chế này ở cấp quần thể cũng được tìm thấy trong nghiên cứu của Mayeli và cộng sự [28]. Việc nghiên cứu cơ chế phòng vệ - đặc biệt khi các cụm thực vật phù du có khả năng đồng thời tiết độc tố, như ở một số loài tảo giáp [29] - mang ý nghĩa sinh thái rất quan trọng. Cơ chế phòng vệ kép kết hợp giữa việc hình thành các cụm và tiết chất độc đóng vai trò thiết yếu trong sự hình thành nở hoa đơn loài, nở hoa lặp lại và sự cùng tồn tại giữa các loài trong các hệ sinh thái thủy sinh [30, 31].

Dòng chảy, sóng biển hoặc sự xáo trộn trong nước (do tàu, gió, nhiệt độ bề mặt biển, bức xạ mặt trời...) đều tạo nên nhiều động trong môi trường thủy sinh. Trong môi trường sống dưới nước, những yếu tố này có thể dẫn đến những thay đổi đáng kể trong mô hình săn mồi của các loài động vật phù du, gây tác động mạnh đến hiệu quả lọc, quá trình săn mồi và tương tác quần thể [34–36]. Động vật phù du thường biểu hiện hành vi ăn lơ lửng/ăn lọc khi ăn con mồi nhỏ, không lẩn tránh, không di chuyển, chủ yếu là phần lớn thực vật phù du [37]. Ví dụ, các loài như *Acartia tonsa*, *Aglaontha*

digitale, Oikopleura dioeca, Dolioium denticulatum, và Daphnia magna,... đều ăn thực vật phù du bằng cơ chế lọc này [34, 37]. Trong hành vi lọc thức ăn, động vật phù du tạo ra dòng chảy ăn đủ mạnh với một bán kính tiếp nhận con mồi. Bán kính này được xác định bởi cường độ dòng chảy mà chúng tạo ra và đặc tính của dòng nước xung quanh [35]. Nghiên cứu [34] cho thấy khả năng lọc của Daphnia magna tăng lên khi tốc độ dòng chảy tăng, đạt cực đại tại một giá trị trung bình, sau đó giảm mạnh nếu dòng chảy tăng quá mức. Tương tự, nghiên cứu [36] chỉ ra rằng mức nhiễu động trung bình làm tăng tốc độ lọc của D. magna, trong khi nhiễu động mạnh lại làm giảm hiệu suất lọc. Do đó, có thể thấy rằng chế độ dòng chảy thấp - trung bình - cao ảnh hưởng rất khác nhau đến hành vi kiếm ăn của động vật phù du [34]: Dòng chảy thấp khiến chúng khó tìm và bắt thực vật phù du do nước ít chuyển động; dòng chảy trung bình làm tăng hiệu quả bắt mồi do giúp phân tán và vận chuyển vật chất lơ lửng; dòng chảy cao lại gây nhiễu mạnh, làm rối loạn cơ chế ăn và giảm hiệu quả lọc.

Tính mùa vụ là một đặc trưng then chốt của các hệ sinh thái, phản ánh những thay đổi lặp lại và có thể dự đoán theo chu kỳ hàng năm, chủ yếu do biến thiên của các yếu tố khí hậu như nhiệt độ, lượng mưa, thời gian chiếu sáng,... Việc hiểu rõ vai trò của mùa vụ giúp ta giải mã quá trình tương tác giữa các loài, động lực quần thể và chức năng hệ sinh thái. Do đó, việc đưa yếu tố mùa vụ vào các tham số mô hình là cực kỳ quan trọng để mô tả đúng hơn động lực hệ sinh thái. Gần đây, ngày càng nhiều nhà nghiên cứu quan tâm đến vấn đề này [16, 17, 39–41]. Mondal et al. [16] và Tiwari et al. [17] đã nghiên cứu động lực thực vật phù du - động vật phù du và dinh dưỡng - sinh vật phù du bằng cách xem xét sự biến thiên theo mùa của mức dinh dưỡng, tham số nơi trú ẩn và mức độ độc tố. Các nghiên cứu khác cũng đưa biến thiên theo mùa của độc chất môi trường vào mô hình [39]. Taylor et al. [40] và Ren et al. [41] phân tích hệ con mồi – kẻ săn mồi bằng cách xét tác động mùa vụ lên tỷ lệ tử vong của kẻ săn mồi và tốc độ tăng trưởng của con mồi.

## 1.2 Ý nghĩa bài toán

Nghiên cứu về mô hình tương tác giữa thực vật phù du và động vật phù du dưới tác động của điều kiện thủy động lực học và sự hình thành mảng ba chiều mang lại nhiều ý nghĩa quan trọng trong khoa học và thực tiễn. Trước hết, nghiên cứu góp phần làm sáng tỏ các cơ chế sinh thái phức tạp trong hệ thống phù du - một thành phần cốt

lõi của chuỗi thức ăn trong môi trường nước. Việc tích hợp đồng thời các yếu tố như sự hình thành cụm 3D, cơ chế tiết độc tố của thực vật phù du, và tác động của dòng chảy vào một mô hình toán học hoàn chỉnh giúp nâng cao hiểu biết về sự tiến hóa của các chiến lược phòng vệ tự nhiên của thực vật phù du và cách những chiến lược này ảnh hưởng đến khả năng săn mồi của động vật phù du. Đây là một đóng góp khoa học quan trọng vì các mô hình truyền thống thường xem xét từng yếu tố riêng lẻ, trong khi nghiên cứu này tiếp cận vấn đề theo hướng tổng thể và thực tế hơn.

Ngoài ra, mô hình giúp mở rộng nền tảng lý thuyết về động lực học hệ sinh thái thủy sinh. Thông qua phân tích điểm cân bằng, tính ổn định và hiện tượng phân nhánh, nghiên cứu làm rõ các cơ chế dẫn đến sự xuất hiện của hiện tượng tảo nở hoa, dao động định kỳ hoặc sự sụt giảm của quần thể động vật phù du. Các kết quả này đóng góp vào lý thuyết hệ động lực phi tuyến trong môi trường sinh thái và giúp giải thích tại sao các hệ phù du có thể chuyển đột ngột từ trạng thái ổn định sang trạng thái bùng phát hoặc sụp đổ khi các tham số môi trường nhỏ thay đổi. Bên cạnh đó, việc đưa yếu tố thời vụ vào mô hình giúp mô tả sát hơn chu kỳ sinh thái tự nhiên và tạo ra những hiểu biết mới về tính bền vững của nghiệm tuần hoàn trong hệ sinh thái biển.

Về mặt thực tiễn, nghiên cứu mang lại những giá trị thiết thực trong việc dự báo và kiểm soát tảo nở hoa - một hiện tượng thường gây thiệt hại lớn cho thủy sản, chất lượng nước và hệ sinh thái ven biển. Mô hình cho thấy rằng điều kiện thủy động lực học, đặc biệt là vận tốc dòng chảy và cường độ, có thể thúc đẩy hoặc ức chế hiệu quả săn mồi của động vật phù du, từ đó ảnh hưởng trực tiếp đến nguy cơ bùng phát tảo. Những hiểu biết này có thể được ứng dụng trong quản lý hồ chứa, ao nuôi thủy sản hoặc vùng ven biển bằng cách điều chỉnh dòng tuần hoàn nước nhằm tối ưu hóa sự cân bằng sinh thái và giảm nguy cơ nở hoa độc hại.

Cuối cùng, mô hình cũng hữu ích cho các nghiên cứu mô phỏng đại dương và khí hậu, vì hệ phù du đóng vai trò quan trọng trong năng suất sơ cấp và chu trình carbon của Trái đất. Những cải tiến trong việc mô hình hóa sự tương tác thực vật - động vật phù du, đặc biệt với sự tham gia của cơ chế phòng vệ và tác động thủy động lực học, giúp tăng độ chính xác cho các mô hình dự báo sinh thái và môi trường trong tương lai. Nhờ đó, nghiên cứu không chỉ mang giá trị học thuật mà còn đóng góp vào công tác quản lý và bảo tồn môi trường biển.

## Chương 2

### Xây dựng mô hình

Để mô tả định lượng các quá trình trên và làm cơ sở cho phân tích ổn định, phân nhánh và mô phỏng số, chúng ta sẽ xây dựng một mô hình toán học dạng hệ phương trình vi phân biểu diễn động lực quần thể giữa thực vật phù du và động vật phù du. Tại mọi thời điểm  $t > 0$ , ký hiệu  $P$  và  $Z$  lần lượt biểu diễn quần thể thực vật phù du có khả năng sinh độc tố và quần thể động vật phù du. Mô hình được xây dựng về mặt toán học dựa trên các giả thiết chính sau:

- Sự tăng trưởng của thực vật phù du được giả định là chỉ phụ thuộc vào mức dinh dưỡng không đổi  $N$  trong môi trường thủy sinh và tuân theo quy luật tăng trưởng logistic với sự giới hạn dinh dưỡng dạng Monic, tức là:  $f_1(N) = \frac{N}{\alpha_1 + N}$ . Thực vật phù du không ảnh hưởng đến sự suy giảm của chất dinh dưỡng và sức chứa môi trường phụ thuộc vào mức dinh dưỡng.
- Mật độ thực vật phù du giảm do bị động vật phù du ăn, đồng thời làm gia tăng quần thể động vật phù du. Dựa trên ý tưởng được thảo luận bởi Chattopadhyay và cộng sự [30], một phần quần thể thực vật phù du có thể kết tụ lại thành các mảng không gian ba chiều và tiết ra các chất độc nhằm tránh bị động vật phù du ăn. Giả sử một tỷ lệ không đổi  $u \in (0, 1]$  của thực vật phù du kết tụ thành các mảng, trong khi phần còn lại  $(1 - u)P$  là thực vật phù du không được bảo vệ và có thể bị động vật phù du ăn. Quá trình động vật phù du ăn thực vật phù du săn có được mô hình hóa bằng hàm phản ứng chức năng Holling loại II

(Michaelis–Menten), cụ thể:

$$f_2(P) = \frac{(1-u)P}{\alpha_2 + h(1-u)P}$$

- Theo Chattopadhyay và cộng sự [30], giả sử tỷ lệ  $u \in (0, 1]$  của thực vật phù du kết tụ thành  $m$  mảng hình cầu. Số lượng thực vật phù du trong mỗi mảng là  $\frac{uP}{m}$ , tương ứng với thể tích của mảng. Do đó, bán kính của mỗi mảng tỷ lệ với  $(\frac{uP}{m})^{1/3}$ . Suy ra diện tích bề mặt của mỗi mảng tỉ lệ với  $(\frac{uP}{m})^{2/3} = \rho P^{2/3}$ . Khi thực vật phù du cảm nhận được sự hiện diện của động vật phù du xung quanh, chúng sẽ kết tụ thành các mảng và tiết độc tố, khuếch tán vào môi trường nước thông qua bề mặt của các mảng. Do đó, quần thể động vật phù du phải chịu một mức tử vong bổ sung do độc tố của thực vật phù du, ngoài mức tử vong tự nhiên.
- Quần thể thực vật phù du và động vật phù du chịu tác động của các mức độ độc tố khác nhau xâm nhập vào môi trường thủy sinh từ môi trường xung quanh. Giả sử các hợp chất độc này tác động trực tiếp lên thực vật phù du, trong khi động vật phù du bị ảnh hưởng thông qua việc ăn phải thực vật phù du bị nhiễm độc. Ký hiệu  $\nu_1, \nu_2$  ( $0 < \nu_2 < \nu_1 < 1$ ) lần lượt là hệ số hiệu quả độc tính đối với quần thể thực vật phù du và động vật phù du [16]. Những phân tích chi tiết hơn về mô hình hóa tác động của độc tố ngoại sinh có thể tham khảo trong [43, 44].
- Quần thể động vật phù du suy giảm do tử vong tự nhiên, được giả định tỉ lệ thuận với kích thước quần thể tại thời điểm  $t$ .
- Người ta đã quan sát thấy rằng các lực thủy động học như vận tốc dòng chảy và nhiễu loạn có thể ảnh hưởng đáng kể đến quá trình săn mồi, hành vi ăn và hiệu suất lọc của động vật phù du (xem [34–36]). Động vật phù du thường thể hiện hành vi ăn lơ lửng/ lọc khi tiêu thụ các con mồi nhỏ, không né tránh, không di động, chủ yếu là thực vật phù du [37]. Bài báo [34] cho thấy khả năng lọc của *D. magna* tăng theo vận tốc dòng chảy đến một giá trị cực đại, sau đó giảm mạnh. Tương tự, bài báo [36] chỉ ra rằng mức nhiễu loạn vừa phải làm tăng tốc độ lọc của *D. magna*, trong khi nhiễu loạn mạnh lại làm giảm hiệu quả này. Toth và cộng sự [38] phát hiện rằng động vật phù du tại hồ Balaton thể hiện phản ứng ăn dạng vòm đối với tốc độ tiêu tán nhiễu loạn trong thời kỳ hạn hán. Một quá

trình ăn theo phân phối đơn đỉnh tương tự cũng được quan sát khi biểu diễn hành vi ăn của động vật phù du theo số Reynolds và độ xoáy trong nghiên cứu của L. Goulet [35]. Cần lưu ý rằng vận tốc dòng chảy, tốc độ tiêu tán nhiễu loạn, độ xoáy và số Reynolds là các tham số khác nhau được sử dụng để đặc trưng cho nhiễu động thủy động học. Rõ ràng, hiệu suất săn mồi của động vật phù du tuân theo một quy luật tương tự đối với từng tham số này. Trong nghiên cứu này, chúng ta sẽ lựa chọn vận tốc dòng chảy để mô tả các nhiễu động thủy động học. Dựa trên các nghiên cứu [34–36], có thể thấy rằng trong điều kiện dòng chảy yếu (tức là mức nhiễu động thủy động học thấp), động vật phù du gặp khó khăn trong việc xác định vị trí và bắt giữ các thực vật phù du lơ lửng do sự chuyển động của nước bị hạn chế. Ngược lại, dòng chảy trung bình (mức nhiễu động thủy động học trung bình) giúp tăng hiệu quả ăn, nhờ thúc đẩy sự lơ lửng và vận chuyển các hạt vật chất, từ đó cung cấp cho động vật phù du nguồn thức ăn dễ tiếp cận và phong phú hơn. Trong khi đó, dòng chảy mạnh (mức nhiễu động thủy động học cao) lại cản trở hiệu quả ăn, do nhiễu loạn và chuyển động nước quá lớn làm phá vỡ các cấu trúc ăn mồi tinh vi của động vật phù du, khiến chúng khó bắt được con mồi và ăn một cách hiệu quả. Do đó, xét đến các quan sát trên, một hàm toán học có đặc tính dạng hình bướu là dạng hàm phù hợp nhất để mô hình hóa hiệu suất săn mồi của động vật phù du phụ thuộc vào vận tốc dòng chảy  $v$ . Dạng hàm này đã được sử dụng trong một nghiên cứu rất gần đây [42].

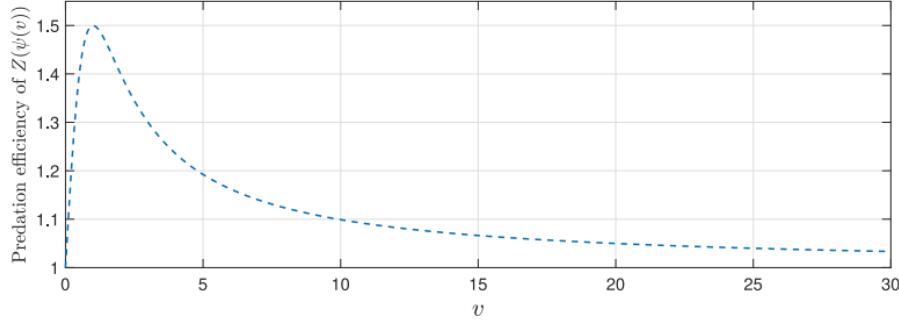
Hàm toán học có đặc tính dạng hình bướu để mô hình hóa hiệu suất săn mồi phụ thuộc vào vận tốc dòng chảy  $v$  của động vật phù du được cho bởi:

$$\psi(v) = 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \quad (2.1)$$

với các tính chất sau:

- $\psi(0) = 1$ : khả năng săn mồi của động vật phù du không thay đổi so với trước đây khi không có dòng chảy.
- $\psi'(v) = \frac{a(a^2 - v^2)}{(a^2 + v^2)^2}$ : thể hiện tốc độ săn mồi của động vật phù du tăng lên đến một giá trị vận tốc nhất định, sau đó giảm dần khi vận tốc dòng chảy tiếp tục tăng. Tham số  $a$  biểu thị giá trị của  $v$  tại đó hàm  $\psi(v)$  đạt giá trị cực đại.

Để trực quan hóa dạng hàm bướu nêu trên, dưới đây là biểu diễn đồ thị hàm hiệu suất săn mồi  $\psi(v) = (1 + \frac{av}{a^2 + v^2})$  theo vận tốc dòng chảy  $v$  (Hình 2.1), trong đó khoảng giá trị của  $v$  từ 0 đến 30 cm/s được xem là khả thi về mặt sinh thái (xem [34, 45]).



Hình 2.1: Đồ thị hàm hiệu suất săn mồi theo vận tốc dòng chảy

Dựa trên các giả thiết nêu trên, mô hình đề xuất được viết dưới dạng:

$$\frac{dP}{dt} = \frac{\mu NP}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)PZ}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \delta_1 P^2 - \nu_1 P^3, \quad (2.2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)PZ}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \beta_2 \rho P^{2/3} Z - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2. \quad (2.3)$$

với các điều kiện ban đầu:

$$P(t_0) = P_0 > 0, Z(t_0) = Z_0 > 0, \text{ với } t_0 > 0$$

Trong đó:

- $N$ : Mức dinh dưỡng trong hệ thống từ các nguồn khác nhau ( $N = 5$ ),
- $\mu$ : Tốc độ tăng trưởng của thực vật phù du do dinh dưỡng trong hệ thống ( $\mu = 0.4$ ),
- $\alpha_1$ : Hằng số bán bão hòa của tăng trưởng thực vật phù du do dinh dưỡng ( $\alpha_1 = 2.5$ ),
- $\beta_1$ : Tốc độ tiêu thụ thực vật phù du của động vật phù du ( $\beta_1 = 0.3$ ),
- $v$ : Vận tốc dòng chảy ( $v = 0.1$ ),
- $a$ : Tham số trong hàm hiệu suất săn mồi của động vật phù du phụ thuộc vào dòng chảy ( $a = 1$ ),

- $u$ : Tỷ lệ thực vật phù du kết tụ thành các mảng ( $u = 0.75$ ),
- $\alpha_2$ : Hằng số bán bão hòa của thực vật phù du trong quá trình săn mồi ( $\alpha_2 = 0.1$ ),
- $h$ : Tham số trong hàm phản ứng chức năng của quá trình săn mồi ( $h = 0.4$ ),
- $\beta_2$ : Tỷ lệ chuyển đổi mật độ thực vật phù du thành mật độ động vật phù du ( $\beta_2 = 0.09$ ),
- $\rho$ : Tốc độ sản sinh độc tố ( $\rho = 0.2823$ ),
- $\delta_1$ : Hệ số tử vong của thực vật phù du ( $\delta_1 = 0.1$ ),
- $\delta_2$ : Hệ số tử vong tự nhiên của động vật phù du ( $\delta_2 = 0.1$ ),
- $\nu_1$ : Hệ số tác động của độc tố lên thực vật phù du ( $\nu_1 = 0.02$ ),
- $\nu_2$ : Hệ số tác động của độc tố lên động vật phù du ( $\nu_2 = 0.01$ ),
- $m$ : Số lượng các mảng ( $m = 5$ ).

# Chương 3

## Phân tích mô hình

### 3.1 Tính đặc trưng

#### 3.1.1 Tính dương

Trong các hệ sinh học, mật độ quần thể không thể mang giá trị âm tại bất kỳ thời điểm nào. Do đó, việc thiết lập tính dương cho nghiệm của hệ là cần thiết.

**Định lý 3.1** Mọi nghiệm của hệ (2.2)–(2.3) với điều kiện ban đầu  $P(t_0) > 0, Z(t_0) > 0$  đều luôn dương với mọi  $t \geq t_0$ .

**Chứng minh.** Lấy tích phân của hệ (2.2)–(2.3), ta có:

$$\begin{aligned} \int_{P_0}^P \frac{d_P}{P} &= \int_{t_0}^t \left\{ \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)Z(s)}{\alpha_2 + h(1-u)P(s)} - \delta_1 P(s) - \nu_1 P^2(s) \right\} ds, \\ \int_{Z_0}^Z \frac{d_Z}{Z} &= \int_{t_0}^t \left\{ \beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)P(s)}{\alpha_2 + h(1-u)P(s)} - \beta_2 \rho P^{2/3}(s) - \delta_2 - \nu_2 Z(s) \right\} ds. \end{aligned}$$

Sau khi rút gọn, chúng ta được:

$$\begin{aligned} P(t) &= P(t_0) \exp \left[ \int_{t_0}^t \left\{ \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)Z(s)}{\alpha_2 + h(1-u)P(s)} - \delta_1 P(s) - \nu_1 P^2(s) \right\} ds \right], \\ Z(t) &= Z(t_0) \exp \left[ \int_{t_0}^t \left\{ \beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)P(s)}{\alpha_2 + h(1-u)P(s)} - \beta_2 \rho P^{2/3}(s) - \delta_2 - \nu_2 Z(s) \right\} ds \right]. \end{aligned}$$

Vì các điều kiện ban đầu  $P(t_0) = P_0$  và  $Z(t_0) = Z_0$  đều dương, nên suy ra  $P(t)$  và  $Z(t)$  luôn dương với mọi  $t \geq t_0$ . Do đó, mọi nghiệm của hệ bắt đầu trong góc phần tư thứ nhất của  $\mathbb{R}^2$  sẽ luôn nằm trong góc phần tư thứ nhất. Vì vậy,  $S = \{(P, Z) : P \geq 0, Z \geq 0\}$  là một tập bất biến của hệ.

### 3.1.2 Tính bị chặn

Trong bất kỳ hệ sinh học nào, mật độ quần thể của một loài không thể tăng trưởng theo hàm mũ hoặc vô hạn do các nguồn tài nguyên môi trường là hữu hạn. Do đó, việc thiết lập tính bị chặn cho hệ (2.2)–(2.3) là rất quan trọng.

**Định lý 3.2** Mọi nghiệm không âm của hệ (2.2)–(2.3) với điều kiện đầu nằm trong góc phần tư thứ nhất của  $\mathbb{R}^2$  đều bị chặn đều. Tập

$$\Omega = \left\{ (P, Z) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 \leq P + Z \leq M := \frac{B}{\zeta} + 1 \right\} \quad (3.1)$$

là tập compact và bất biến. Với  $\zeta (< \delta_2)$  đủ nhỏ và  $B = \frac{(\mu+\zeta)^2}{4\delta_1}$ . Hơn nữa, động lực học của hệ cuối cùng sẽ diễn ra trong  $\Omega$ .

**Chứng minh.** Cho một biến mới:  $W = P + Z$ .

Khi đó:

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} &= \frac{dP}{dt} + \frac{dZ}{dt} \\ &= \frac{\mu NP}{\alpha_1 + N} - (\beta_1 - \beta_2) \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)PZ}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \delta_1 P^2 - \nu_1 P^3 \\ &\quad - \beta_2 \rho P^{2/3} Z - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2 \\ &\leq \mu P - \delta_1 P^2 - \delta_2 Z \quad \text{do } \beta_1 > \beta_2. \end{aligned}$$

Thêm một hằng số dương  $\zeta$  vào bất đẳng thức trên, ta viết lại chúng dưới dạng sau:

$$\frac{dW}{dt} + \zeta W \leq (\mu + \zeta)P - \delta_1 P^2 - (\delta_2 - \zeta)Z.$$

Đặt hàm  $f(P) = (\mu + \zeta)P - \delta_1 P^2$ . Khi đó:

$$\frac{df}{dP} = (\mu + \zeta) - 2\delta_1 P.$$

Giải phương trình  $\frac{df}{dP} = 0$ , ta được:  $P = \frac{\mu + \zeta}{2\delta_1}$  và  $\frac{d^2f}{dP^2} \Big|_{P=\frac{\mu + \zeta}{2\delta_1}} = -2\delta_1 < 0$ . Dó đó, hàm  $f(P)$  đạt giá trị lớn nhất tại  $P = \frac{\mu + \zeta}{2\delta_1}$ . Thay vào bất đẳng thức trên, suy ra:

$$\frac{dW}{dt} + \zeta W \leq \frac{(\mu + \zeta)^2}{4\delta_1} - (\delta_2 - \zeta)Z.$$

Chọn  $\zeta$  đủ nhỏ sao cho  $\zeta < \delta_2$ , ta thu được:

$$\frac{d_W}{dt} + \zeta W \leq \frac{(\mu + \zeta)^2}{4\delta_1} := B.$$

Sử dụng một kết quả chuẩn về bất đẳng thức vi phân (xem [52]), ta có:

$$\begin{aligned} W(t) &\leq e^{-\zeta(t-t_0)} \left( W(t_0) - \frac{B}{\zeta} \right) + \frac{B}{\zeta} \\ &\Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} W(t) \leq \frac{B}{\zeta}, \quad t \geq t_0. \end{aligned}$$

Do đó, tồn tại một hằng số dương  $M := \frac{B}{\zeta} + 1$  phụ thuộc vào các tham số của mô hình (2.2)–(2.3), sao cho  $0 \leq W(t) \leq M$  với  $t$  đủ lớn. Vì vậy, mọi nghiệm của hệ, hay nói cách khác, tất cả các mật độ quần thể trong mô hình đều bị chặn trên.

### 3.1.3 Tính bền vững

Xét theo góc độ sinh học, một hệ được gọi là bền vững nếu tất cả các quần thể của nó đều tồn tại trong thời gian dài, không phụ thuộc vào các giá trị ban đầu của quần thể. Trong phần này, chúng ta sẽ khảo sát tính bền vững của hệ (2.2)–(2.3).

**Bố đề 3.1** ([48]) Giả sử  $\xi, \chi, Y(0)$  đều dương.

- Nếu  $\frac{dy}{dt} \leq Y(t)(\xi - \chi Y(t))$ , thì  $\limsup_{t \rightarrow \infty} Y(t) \leq \frac{\xi}{\chi}$ .
- Nếu  $\frac{dy}{dt} \geq Y(t)(\xi - \chi Y(t))$ , thì  $\liminf_{t \rightarrow \infty} Y(t) \geq \frac{\xi}{\chi}$ .

**Định lý 3.3** Đặt  $Z_M := \frac{\beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2+h(1-u)P_M} - \beta_2 \rho P_M^{2/3} - \delta_2}{\nu_2}$ . Hệ (2.2)–(2.3) là bền vững

nếu các bất đẳng thức sau được thỏa mãn:

1.  $\beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2+h(1-u)P_M} > \delta_2$ , trong đó  $P_M := \frac{\mu}{\delta_1} + 1$ ,
2.  $\frac{\mu N}{\alpha_1+N} > \beta_1 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)Z_M}{\alpha_2}$ , trong đó  $Z_M := \frac{\beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2+h(1-u)P_M} - \delta_2}{\nu_2} + 1$ ,
3.  $\beta_2 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)P_m}{\alpha_2+h(1-u)P_m} > \beta_2 \rho P_M^{2/3} + \delta_2$ , trong đó  $P_m := \frac{\frac{\mu N}{\alpha_1+N} - \beta_1 \left( 1 + \frac{av}{a^2+v^2} \right) \frac{(1-u)Z_M}{\alpha_2}}{2(\delta_1+\nu_1 P_M)}$ .

**Chứng minh.** Xét theo (2.2), ta có:

$$\frac{d_P}{dt} \leq \mu P - \delta_1 P^2 = P(\mu - \delta_1 P), \quad t \geq t_0.$$

Áp dụng Bô đê 3.1, suy ra:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} P(t) \leq \frac{\mu}{\delta_1} \Rightarrow P(t) \leq \frac{\mu}{\delta_1} + 1, \text{ với } t \text{ đủ lớn.}$$

Xét lại theo (2.3), ta có:

$$\begin{aligned} \frac{dZ}{dt} &\leq \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_M Z}{\alpha_2 + h(1-u)P_M} - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2 \\ &= Z \left[ \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2 + h(1-u)P_M} - \delta_2 - \nu_2 Z \right]. \end{aligned}$$

Với  $t$  đủ lớn, từ Bô đê 3.1 suy ra:

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} Z(t) \leq \frac{\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2 + h(1-u)P_M} - \delta_2}{\nu_2} \Rightarrow Z(t) \leq Z_M \text{ với } t \text{ đủ lớn.}$$

Sử dụng (2.2), ta có:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &\geq \frac{\mu NP}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)PZ_M}{\alpha_2} - (\delta_1 + \nu_1 P_M)P^2 \\ &= P \left[ \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)Z_M}{\alpha_2} - (\delta_1 + \nu_1 P_M)P \right]. \end{aligned}$$

Với  $t$  đủ lớn, từ Bô đê 3.1 suy ra:

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} P(t) \geq \frac{\frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)Z_M}{\alpha_2}}{\delta_1 + \nu_1 P_M} \Rightarrow P(t) \geq P_m \text{ với } t \text{ đủ lớn.}$$

Từ (2.3), suy ra:

$$\begin{aligned} \frac{dZ}{dt} &\geq \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_m Z}{\alpha_2 + h(1-u)P_m} - \beta_2 \rho P_M^{2/3} Z - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2 \\ &= Z \left[ \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_m}{\alpha_2 + h(1-u)P_m} - \beta_2 \rho P_M^{2/3} - \delta_2 - \nu_2 Z \right]. \end{aligned}$$

Với  $t$  đủ lớn, áp dụng Bô đê 3.1 ta được:

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} Z(t) \geq \frac{\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_m}{\alpha_2 + h(1-u)P_m} - \beta_2 \rho P_M^{2/3} - \delta_2}{\nu_2} \Rightarrow Z(t) \geq Z_m \text{ với } t \text{ đủ lớn.}$$

Để  $Z_M$ ,  $P_m$  và  $Z_m$  là các đại lượng dương, ta cần các điều kiện sau được thỏa mãn:

1.  $\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P_M}{\alpha_2+h(1-u)P_M} > \delta_2,$
2.  $\frac{\mu N}{\alpha_1+N} > \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)Z_M}{\alpha_2},$
3.  $\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P_m}{\alpha_2+h(1-u)P_m} > \beta_2 \rho P_M^{2/3} + \delta_2.$

Do đó, định lý được chứng minh.

### 3.2 Sự tồn tại điểm cân bằng

Các phép tính trực tiếp cho thấy rằng hệ (2.2)–(2.3) có ba loại trạng thái cân bằng như sau:

- Trạng thái cân bằng không có sinh vật phù du  $E_0 = (0, 0)$  luôn luôn tồn tại.
- Trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1 = (P_1, 0) = \left(\frac{-\delta_1 + \sqrt{\delta_1^2 + 4\frac{\mu N \nu_1}{\alpha_1 + N}}}{2\nu_1}, 0\right)$  cũng luôn tồn tại.
- Trạng thái cân bằng cùng tồn tại  $E^* = (P^*, Z^*)$ . Trong đó:

$$Z^* = \frac{\alpha_2 + h(1-u)P^*}{\beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) (1-u)} \left[ \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \delta_1 P^* - \nu_1 P^{*2} \right] = U_1(P^*) \text{, (giả sử)} \quad (3.2)$$

và  $P^*$  là một nghiệm dương của phương trình:

$$U(P) = \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P}{a_2 + h(1-u)P} - \beta_2 \rho P^{2/3} - \delta_2 - \nu_2 U_1(P) = 0. \quad (3.3)$$

Việc rút gọn phương trình (3.3) dẫn đến một đa thức bậc 12 theo biến  $P$ . Hệ số của hạng tử bậc cao nhất và hằng số được cho bởi  $h^6(1-u)^6(\alpha_1 + N)^3\nu_1^3\nu_2^3 > 0$  và  $-\alpha_2^3 \left\{ \delta_2 \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) (1-u)(\alpha_1 + N) + \mu N \nu_2 \alpha_2 \right\}^3 < 0$ . Do đó, theo quy tắc dấu của Descartes, ta nhận thấy rằng tồn tại ít nhất một nghiệm dương cho phương trình (3.3). Hơn nữa, nếu các nghiệm này nhỏ hơn  $P_1$  thì tồn tại ít nhất một trạng thái cân bằng cùng tồn tại dương  $E^* = (P^*, Z^*)$ .

### 3.3 Phân tích tính ổn định

#### 3.3.1 Tính ổn định địa phương

Một bước quan trọng trong việc phân tích mô hình động lực học quần thể (2.2)–(2.3) là nghiên cứu tính ổn định của các điểm cân bằng. Phân tích ổn định địa phương cho phép xác định xem hệ thống có xu hướng quay trở lại trạng thái cân bằng sau một nhiễu loạn nhỏ hay không, qua đó đánh giá được sự bền vững của các trạng thái sinh thái. Bằng cách tuyến tính hóa hệ thống quanh các điểm cân bằng và xét dấu các giá trị riêng của ma trận Jacobian, chúng ta có thể kết luận về tính ổn định của chúng. Các điều kiện cho tính ổn định địa phương của từng điểm cân bằng được trình bày trong định lý sau.

#### Định lý 3.4

- (1) Trạng thái cân bằng không có sinh vật phù du  $E_0 = (0, 0)$  luôn không ổn định.
- (2) Trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1 = (P_1, 0)$  là ổn định nếu:

$$\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} < \beta_2 \rho P_1^{2/3} + \delta_2. \quad (3.4)$$

- (3) Trạng thái cân bằng cùng tồn tại  $E^* = (P^*, Z^*)$  (nếu tồn tại) là ổn định tiệm cận địa phương khi và chỉ khi:

$$B_1 < 0, \quad B_2 > 0 \quad (3.5)$$

Với  $B_1 = \text{trace}(J|_{E^*})$ ,  $B_2 = \det(J|_{E^*})$ , trong đó  $J|_{E^*}$  là ma trận Jacobi của hệ (2.2)–(2.3) được tính tại trạng thái cân bằng cùng tồn tại  $E^* = (P^*, Z^*)$ .

**Chứng minh.** Ma trận Jacobi của hệ (2.2)-(2.3) được cho bởi  $J = [J_{ij}]_{2 \times 2}$ , trong đó:

$$\begin{aligned} J_{11} &= \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - 2\delta_1 P - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u) \left\{ \frac{\alpha_2 Z}{(\alpha_2 + h(1-u)P)^2} \right\} - 3\nu_1 P^2, \\ J_{12} &= -\beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P}{\alpha_2 + h(1-u)P}, \\ J_{21} &= \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u) \left\{ \frac{\alpha_2 Z}{(\alpha_2 + h(1-u)P)^2} \right\} - \frac{2\beta_2 \rho}{3} P^{-1/3} Z, \\ J_{22} &= \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \beta_2 \rho P^{2/3} - \delta_2 - 2\nu_2 Z. \end{aligned}$$

(1) Ma trận Jacobi của hệ (2.2)-(2.3) có điểm kỳ dị tại  $P = 0$ . Do đó, để khắc phục khó khăn này và nghiên cứu tính ổn định của trạng thái cân bằng không có sinh vật phù du  $E_0 = (0, 0)$ , ta biến đổi hệ (2.2)-(2.3) thành

$$\frac{d\hat{P}}{dt} = \frac{1}{3} \frac{\mu N \hat{P}}{\alpha_1 + N} - \frac{\beta_1}{3} \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)\hat{P}Z}{\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3} - \frac{\delta_1}{3} \hat{P}^4 - \frac{\nu_1}{3} \hat{P}^7, \quad (3.6)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)\hat{P}^3 Z}{\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3} - \beta_2 \rho \hat{P}^2 Z - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2, \quad (3.7)$$

với phép biến đổi  $P = \hat{P}^3$  như trong Jia et al. [49]. Ma trận Jacobi của hệ (3.6)-(3.7) là  $\hat{J} = [\hat{J}_{ij}]_{2 \times 2}$ , trong đó:

$$\begin{aligned} \hat{J}_{11} &= \frac{1}{3} \frac{\mu N}{\alpha_1 + N} - \frac{4\delta_1}{3} \hat{P}^3 - \frac{\beta_1}{3} \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \left\{ \frac{(1-u)Z(\alpha_2 - 2h(1-u)\hat{P}^3)}{(\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3)^2} \right\} - \frac{7\nu_1}{3} \hat{P}^6, \\ \hat{J}_{12} &= -\frac{\beta_1}{3} \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)\hat{P}}{\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3}, \\ \hat{J}_{21} &= \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \left\{ \frac{3\alpha_2(1-u)\hat{P}^2 Z}{(\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3)^2} \right\} - 2\beta_2 \rho \hat{P} Z, \\ \hat{J}_{22} &= \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)\hat{P}^3}{\alpha_2 + h(1-u)\hat{P}^3} - \beta_2 \rho \hat{P}^2 - \delta_2 - 2\nu_2 Z. \end{aligned}$$

Ta dễ dàng thấy rằng các trị riêng của ma trận Jacobi  $\hat{J}$  tại trạng thái cân bằng không có sinh vật phù du  $(0, 0)$  được cho bởi  $\frac{1}{3} \frac{\mu N}{\alpha_1 + N}$  và  $-\delta_2$ . Rõ ràng, hai trị riêng này trái dấu nhau. Do đó, trạng thái cân bằng không có sinh vật phù du  $E_0 = (0, 0)$  là một

điểm yên ngựa (saddle). Hình 3 minh họa trường hướng xung quanh điểm cân bằng  $E_0 = (0, 0)$ .

(2) Các trị riêng của ma trận Jacobi  $J$  tại trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1 = (P_1, 0)$  được cho bởi  $-(2\nu_1 P_1^2 + \delta_1 P_1)$  và  $\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} - \beta_2 \rho P_1^{2/3} - \delta_2$ . Rõ ràng, một trị riêng luôn âm và trị riêng còn lại cũng âm khi điều kiện (3.4) được thỏa mãn.

(3) Ma trận Jacobi tại trạng thái cân bằng cùng tồn tại  $E^* = (P^*, Z^*)$  được cho bởi  $J = [a_{ij}]_{2 \times 2}$ , trong đó:

$$\begin{aligned} a_{11} &= -(\delta_1 P^* + 2\nu_1 P^{*2}) + \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u)^2 \left\{ \frac{hP^* Z^*}{(\alpha_2 + h(1-u)P^*)^2} \right\}, \\ a_{12} &= -\beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P^*}{\alpha_2 + h(1-u)P^*}, \\ a_{21} &= \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u) \left\{ \frac{\alpha_2 Z^*}{(\alpha_2 + h(1-u)P^*)^2} \right\} - \frac{2\beta_2 \rho}{3} P^{*-1/3} Z^*, \\ a_{22} &= -\nu_2 Z^*. \end{aligned}$$

Phương trình đặc trưng của ma trận  $J|_{E^*}$  là

$$\lambda^2 - B_1 \lambda + B_2 = 0, \quad (3.8)$$

trong đó:

$$B_1 = \text{trace}(J|_{E^*}) = a_{11} + a_{22}, \quad B_2 = \det(J|_{E^*}) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}. \quad (3.9)$$

Theo tiêu chuẩn Routh–Hurwitz, cả hai nghiệm của (3.8) đều âm hoặc có phần thực âm khi và chỉ khi điều kiện (3.5) được thỏa mãn.

**Nhận xét 3.1** Trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du sẽ mất ổn định địa phương nếu hàm hiệu suất bắt mồi vượt quá một giá trị tối hạn nào đó.

### 3.3.2 Tính ổn định toàn cục

Khác với phân tích ổn định địa phương chỉ xét hành vi của hệ trong một lân cận nhỏ của điểm cân bằng, phân tích ổn định toàn cục cho phép đánh giá hành vi dài hạn

của hệ trên toàn miền pha. Mục tiêu là xác định liệu mọi nghiệm khởi đầu dương có hội tụ về  $E_1(P_1, 0)$  hay không, từ đó làm rõ vai trò chi phối của thực vật phù du trong hệ sinh thái khi động vật phù du không thể tồn tại bền vững. Các kết quả trong phần này cung cấp cơ sở lý thuyết quan trọng để hiểu rõ cơ chế dẫn đến sự độc chiếm sinh thái của thực vật phù du.

**Định lý 3.5** Trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1 = (P_1, 0)$  là ổn định tiệm cận toàn cục nếu điều kiện sau được thỏa mãn:

$$\left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2} < \frac{\delta_2}{\beta_2}. \quad (3.10)$$

**Chứng minh.** Xét hàm Lyapunov:

$$V(P, Z) = P - P_1 - P_1 \ln \frac{P}{P_1} + \frac{\beta_1}{\beta_2} Z. \quad (3.11)$$

Dễ thấy rằng  $V(P_1, 0) = 0$ ,  $V(P, Z) > 0$  với mọi  $(P, Z) \neq (P_1, 0)$ , và  $\|(P, Z)\| \rightarrow \infty$  kéo theo  $V(P, Z) \rightarrow \infty$ .

Đạo hàm theo thời gian của  $V$  dọc theo nghiệm của hệ (2.2)–(2.3) là:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{P - P_1}{P} \frac{dP}{dt} + \frac{\beta_1}{\beta_2} \frac{dZ}{dt} \\ &= (P - P_1) \left[ -\frac{\beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u)Z}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \delta_1(P - P_1) - \nu_1(P^2 - P_1^2) \right] \\ &\quad + \frac{\beta_1}{\beta_2} Z \left[ \frac{\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u)P}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \beta_2 \rho P^{2/3} - \delta_2 - \nu_2 Z \right] \\ &= -(P - P_1)^2 [\delta_1 + \nu_1(P + P_1)] + \beta_1 Z \left[ \frac{\left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P} - \rho P^{2/3} - \frac{\delta_2}{\beta_2} \right] - \frac{\beta_1}{\beta_2} \nu_2 Z^2 \\ &\leq -(P - P_1)^2 [\delta_1 + \nu_1(P + P_1)] + \beta_1 Z \left[ \frac{\left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) (1-u)P_1}{\alpha_2} - \frac{\delta_2}{\beta_2} \right] - \frac{\beta_1}{\beta_2} \nu_2 Z^2. \end{aligned}$$

Theo giả thiết (3.10), ta có  $\frac{dV}{dt} < 0$  với mọi  $(P, Z) \neq (P_1, 0)$ . Do đó, theo định lý Barbashin–Krasovskii [50], trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1(P_1, 0)$  là ổn định tiệm cận toàn cục khi điều kiện (3.10) được thỏa mãn.

### 3.4 Phân tích phân nhánh

Sau khi xác định các điểm cân bằng và điều kiện ổn định địa phương cũng như toàn cục của hệ, chúng ta sẽ tiến hành khảo sát hiện tượng phân nhánh của mô hình tương tác giữa thực vật phù du và động vật phù du dưới tác động của thủy động lực học ba chiều. Phân tích phân nhánh cho phép làm rõ cách mà sự thay đổi của các tham số sinh thái và môi trường, đặc biệt là hiệu suất bắt mồi, cường độ khuấy trộn và tốc độ vận chuyển, có thể làm mất ổn định các trạng thái cân bằng hiện tại và dẫn tới sự xuất hiện của dao động chu kỳ, đa ổn định hoặc các cấu trúc động lực mới trong hệ sinh thái phù du.

#### 3.4.1 Phân nhánh siêu tối hạn

Trong phần này, chúng ta sẽ khảo sát phân nhánh siêu tối hạn của hệ, một dạng phân nhánh quan trọng mô tả sự trao đổi tính ổn định giữa hai trạng thái cân bằng khi một tham số sinh thái vượt qua ngưỡng tối hạn. Trong bối cảnh sinh thái phù du, phân nhánh này phản ánh quá trình động vật phù du xâm nhập và thay thế trạng thái chỉ có thực vật phù du, khi hiệu suất chuyển hóa mật độ đạt tới một giá trị đủ lớn.

**Định lý 3.6** Hệ (2.2)–(2.3) xảy ra phân nhánh siêu tối hạn xung quanh trạng thái cân bằng  $E_1 = (P_1, 0)$  theo tham số  $\beta_2$  (tỷ lệ chuyển đổi mật độ thực vật phù du thành mật độ động vật phù du) tại  $\beta_2 = \beta_2^{TB} = \frac{\delta_2}{\left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} - \rho P_1^{2/3}}$ , nếu các điều kiện sau được thỏa mãn:

$$\left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} > \rho P_1^{2/3}, \quad (3.12)$$

$$\beta_2^{TB} \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)\alpha_2}{(\alpha_2 + h(1-u)P_1)^2} \neq \frac{2}{3} \beta_2^{TB} \rho P_1^{-1/3} - \frac{b_{11}\nu_2}{b_{12}}. \quad (3.13)$$

**Chứng minh.** Ma trận Jacobi  $J$  của hệ (2.2)–(2.3) tại trạng thái cân bằng chỉ có thực vật phù du  $E_1 = (P_1, 0)$  có một trị riêng bằng 0 khi  $\det(J|_{E_1}) = 0$ , tức là:

$$\beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2 + v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} - \beta_2 \rho P_1^{2/3} - \delta_2 = 0,$$

hay

$$\beta_2 = \frac{\delta_2}{\left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2+h(1-u)P_1} - \rho P_1^{2/3}} =: \beta_2^{TB}.$$

Với  $\beta_2^{TB}$  là giá trị tối hạn của tham số  $\beta_2$  ứng với phân nhánh siêu tối hạn. Để  $\beta_2^{TB}$  tồn tại và dương, cần có  $\left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2+h(1-u)P_1} > \rho P_1^{2/3}$ .

Ma trận Jacobi tại  $E_1$  ứng với  $\beta_2 = \beta_2^{TB}$  là

$$J|_{(E_1, \beta_2^{TB})} = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

trong đó:

$$b_{11} = -2\nu_1 P_1^2 - \delta_1 P_1, \quad b_{12} = -\beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2+h(1-u)P_1}.$$

Gọi  $\sigma = (\sigma_1, \sigma_2)^T$  và  $\pi = (\pi_1, \pi_2)^T$  lần lượt là các véc-tơ riêng phải và trái ứng với trị riêng 0 của  $J|_{(E_1, \beta_2^{TB})}$  và ma trận chuyển vị của nó. Khi đó:

$$\sigma = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{b_{11}}{b_{12}} \end{pmatrix}, \quad \pi = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Theo định lý Sotomayor [51], hệ (2.2)–(2.3) có phân nhánh siêu tối hạn theo tham số  $\beta_2$  nếu:

- (i)  $\pi^T G_{\beta_2}|_{(E_1, \beta_2^{TB})} = 0,$
- (ii)  $\pi^T [DG_{\beta_2}|_{(E_1, \beta_2^{TB})} \sigma] \neq 0,$
- (iii)  $\pi^T [D^2G|_{(E_1, \beta_2^{TB})}(\sigma, \sigma)] \neq 0,$

với

$$G(P, Z) = \begin{pmatrix} \frac{\mu NP}{\alpha_1+N} - \beta_1 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)PZ}{\alpha_2+h(1-u)P} - \delta_1 P^2 - \nu_1 P^3 \\ \beta_2 \left(1 + \frac{av}{a^2+v^2}\right) \frac{(1-u)PZ}{\alpha_2+h(1-u)P} - \beta_2 \rho P^{2/3} Z - \delta_2 Z - \nu_2 Z^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} G_1(P, Z) \\ G_2(P, Z) \end{pmatrix}.$$

Ta có:

$$\pi^T G_{\beta_2}|_{(E_1, \beta_2^{TB})} = \left( \pi_1 \frac{\partial G_1}{\partial \beta_2} + \pi_2 \frac{\partial G_2}{\partial \beta_2} \right) \Big|_{(E_1, \beta_2^{TB})} = 0,$$

và

$$\begin{aligned}\pi^T [DG_{\beta_2}|_{(E_1, \beta_2^{TB})} \sigma] &= \left( \pi_1 \sigma_1 \frac{\partial^2 G_1}{\partial P \partial \beta_2} + \pi_1 \sigma_2 \frac{\partial^2 G_1}{\partial Z \partial \beta_2} + \pi_2 \sigma_1 \frac{\partial^2 G_2}{\partial P \partial \beta_2} + \pi_2 \sigma_2 \frac{\partial^2 G_2}{\partial Z \partial \beta_2} \right) \Big|_{(E_1, \beta_2^{TB})} \\ &= -\frac{b_{11}}{b_{12}} \left[ \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)P_1}{\alpha_2 + h(1-u)P_1} - \rho P_1^{2/3} \right] \neq 0,\end{aligned}$$

do điều kiện (3.12).

Hơn nữa,

$$\begin{aligned}\pi^T [D^2 G|_{(E_1, \beta_2^{TB})} (\sigma, \sigma)] &= \left( \pi_1 \sigma_1^2 \frac{\partial^2 G_1}{\partial P^2} + 2\pi_1 \sigma_1 \sigma_2 \frac{\partial^2 G_1}{\partial P \partial Z} + \pi_1 \sigma_2^2 \frac{\partial^2 G_1}{\partial Z^2} \right) \Big|_{(E_1, \beta_2^{TB})} \\ &\quad + \left( \pi_2 \sigma_1^2 \frac{\partial^2 G_2}{\partial P^2} + 2\pi_2 \sigma_1 \sigma_2 \frac{\partial^2 G_2}{\partial P \partial Z} + \pi_2 \sigma_2^2 \frac{\partial^2 G_2}{\partial Z^2} \right) \Big|_{(E_1, \beta_2^{TB})} \\ &= -2 \frac{b_{11}}{b_{12}} \left[ \beta_2^{TB} \left( 1 + \frac{av}{a^2 + v^2} \right) \frac{(1-u)\alpha_2}{(\alpha_2 + h(1-u)P_1)^2} \right. \\ &\quad \left. + \frac{b_{11}\nu_2}{b_{12}} - \frac{2}{3} \beta_2^{TB} \rho P_1^{-1/3} \right] \neq 0,\end{aligned}$$

do điều kiện (3.13).

Vì vậy, hệ (2.2)–(2.3) xuất hiện hiện tượng phân nhánh siêu tối hạn tại trạng thái cân bằng  $E_1 = (P_1, 0)$  khi tham số  $\beta_2$  thay đổi.

### 3.4.2 Phân nhánh Hopf

Sau khi phân tích phân nhánh siêu tối hạn, chúng ta tiếp tục khảo sát khả năng xuất hiện phân nhánh Hopf trong hệ. Phân nhánh Hopf có ý nghĩa sinh thái đặc biệt quan trọng vì nó đánh dấu sự chuyển đổi từ trạng thái cân bằng ổn định sang dao động chu kỳ bền vững, phản ánh các hiện tượng bùng nổ – suy giảm tuần hoàn của quần thể thực vật và động vật phù du dưới tác động của thủy động lực học.

Tiếp theo, ta chọn vận tốc dòng chảy  $v$  làm tham số phân nhánh và khảo sát xem liệu phân nhánh Hopf có xảy ra xung quanh trạng thái cân bằng cùng tồn tại hay không. Đặt:

$$K = \frac{\delta_1 P^* + 2\nu_1 P^{*2} + \nu_2 Z^*}{\beta_1 h(1-u)^2 P^* Z^*} (\alpha_2 + h(1-u)P^*)^2 - 1$$

và

$$v^{HB} = \frac{a(1 \pm \sqrt{1 - 4K^2})}{2K}.$$

Các điều kiện cần và đủ để xảy ra hiện tượng phân nhánh Hopf được phát biểu trong định lý dưới đây.

**Định lý 3.7** Giả sử  $0 < K \leq \frac{1}{2}$ . Khi đó, các điều kiện cần và đủ để xảy ra phân nhánh Hopf tại  $v = v^{HB}$  xung quanh trạng thái cân bằng  $E^* = (P^*, Z^*)$  là:

$$(i) \quad B_2(P^*(v), Z^*(v)) > 0 \quad \text{tại } v = v^{HB}, \quad (3.14)$$

$$(ii) \quad \frac{d}{dv} [B_1(P^*(v), Z^*(v))] \neq 0 \quad \text{tại } v = v^{HB}. \quad (3.15)$$

với  $B_1, B_2$  định nghĩa trong (3.9).

**Chứng minh.** Để xảy ra phân nhánh Hopf, ma trận Jacobi  $J|_{E^*}$  tại trạng thái cân bằng cùng tồn tại phải có một cặp trị riêng thuần ảo. Điều kiện để phương trình đặc trưng (3.8) có hai trị riêng thuần ảo là  $B_1(P^*(v), Z^*(v)) = 0$ . Từ đó suy ra:

$$v = \frac{a(1 \pm \sqrt{1 - 4K^2})}{2K} =: v^{HB}.$$

Để  $v^{HB}$  tồn tại và dương, cần  $K > 0$  và  $1 - 4K^2 > 0$ . Khi đó, phương trình đặc trưng (3.8) có dạng:

$$\lambda^2 + B_2|_{v=v^{HB}} = 0.$$

Do đó, phương trình có hai nghiệm thuần ảo  $\lambda_{1,2} = \pm i\eta_0$ , trong đó  $\eta_0 = \sqrt{B_2|_{v=v^{HB}}}$ , nếu điều kiện (3.14) được thỏa mãn, tức là  $B_2(P^*(v), Z^*(v)) > 0$ .

Tiếp theo, chúng ta chứng minh điều kiện giao nhau. Điều kiện này đảm bảo rằng khi tham số  $v$  vượt qua giá trị tới hạn  $v^{HB}$ , cặp trị riêng  $\lambda_{1,2}$  sẽ cắt trực ảo với vận tốc khác 0. Giả sử, bất kỳ  $v$  nào trong vùng lân cận của  $v^{HB}$  và  $\lambda_{1,2} = \xi(v) \pm i\eta(v)$  là nghiệm của phương trình đặc trưng (3.8), thay vào (3.8) và tách phần thực và phần ảo, ta có:

$$\xi^2 - \eta^2 - B_1\xi + B_2 = 0, \quad 2\xi\eta - B_1\eta = 0.$$

Giải các phương trình trên để tìm  $\xi$  và  $\eta$ , ta được:

$$\xi(v) = \frac{1}{2}B_1(P^*(v), Z^*(v)), \quad \eta(v) = \sqrt{B_2(P^*(v), Z^*(v)) - \frac{1}{4}B_1^2(P^*(v), Z^*(v))}.$$

Suy ra:

$$\frac{d}{dv}\xi(v)\Big|_{v=v^{HB}} = \left[\frac{d}{dv}B_1(P^*(v), Z^*(v))\right]_{v=v^{HB}}.$$

Do đó, điều kiện giao nhau được thỏa mãn nếu  $\frac{d}{dv}\left[B_1(P^*(v), Z^*(v))\right] \neq 0$  tại  $v = v^{HB}$ . Vì vậy, hệ (2.2)–(2.3) xảy ra phân nhánh Hopf xung quanh trạng thái cân bằng cùng tồn tại khi  $v = v^{HB}$ .

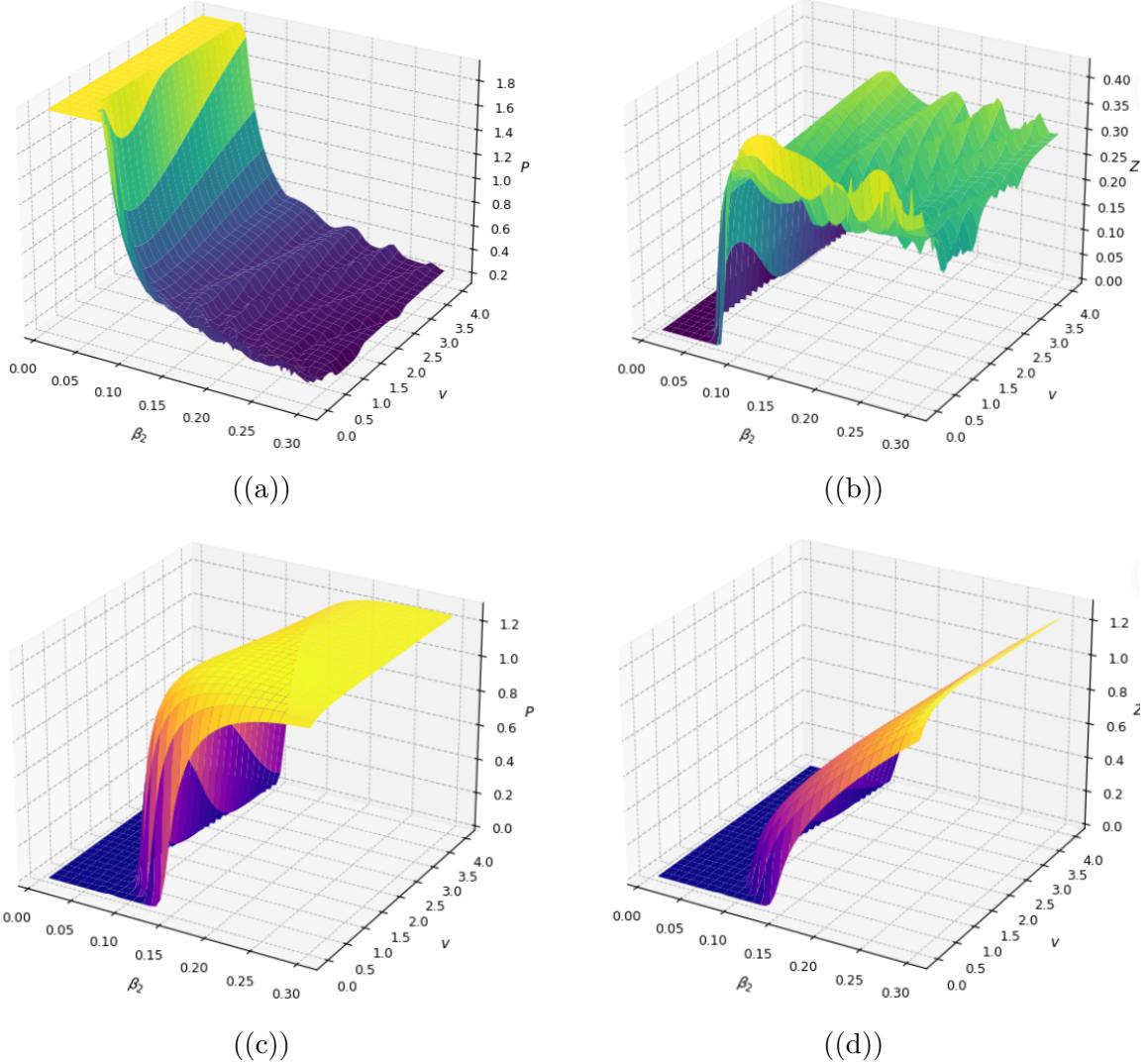
## Chương 4

### Mô phỏng số

Trong chương này, ta sẽ tiến hành mô phỏng số nhằm phân tích động lực học dài hạn của hệ sinh thái được mô tả bởi mô hình (2.2)–(2.3). Trọng tâm của nghiên cứu là khảo sát sự biến đổi của quần thể thực vật phù du và động vật phù du khi các tham số của hệ thay đổi, từ đó đánh giá mức độ ổn định sinh học cũng như khả năng xuất hiện các dao động chu kỳ trong hệ.

Để đặc trưng cho trạng thái động lực của hệ, ta sử dụng hai đại lượng chính: giá trị trung bình dài hạn và biên độ dao động của các biến trạng thái. Giá trị trung bình phản ánh mức độ duy trì quần thể theo thời gian, từ đó cho phép đánh giá sự tồn tại ổn định hay suy giảm của quần thể sinh vật. Trong khi đó, biên độ dao động đóng vai trò như một chỉ báo quan trọng để nhận diện sự xuất hiện của các chu kỳ giới hạn.

Cụ thể, khi biên độ dao động tiến về không, hệ được xem là hội tụ về trạng thái cân bằng ổn định, đặc trưng cho một cấu trúc sinh thái bền vững. Ngược lại, khi biên độ dao động khác không, hệ biểu hiện các dao động tuần hoàn kéo dài, phản ánh sự xuất hiện của các chu kỳ sinh học hoặc hiện tượng bùng phát quần thể. Thông qua việc biểu diễn đồng thời giá trị trung bình và biên độ dao động trên không gian tham số, có thể xác định rõ ràng các miền ổn định, miền dao động cũng như các ngưỡng chuyển pha động lực của hệ. Để minh họa rõ hơn những đặc điểm trên, dưới đây là một số đồ thị mô phỏng.



Hình 4.1: Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\beta_2$  và  $v$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\beta_2$  và  $v$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2.

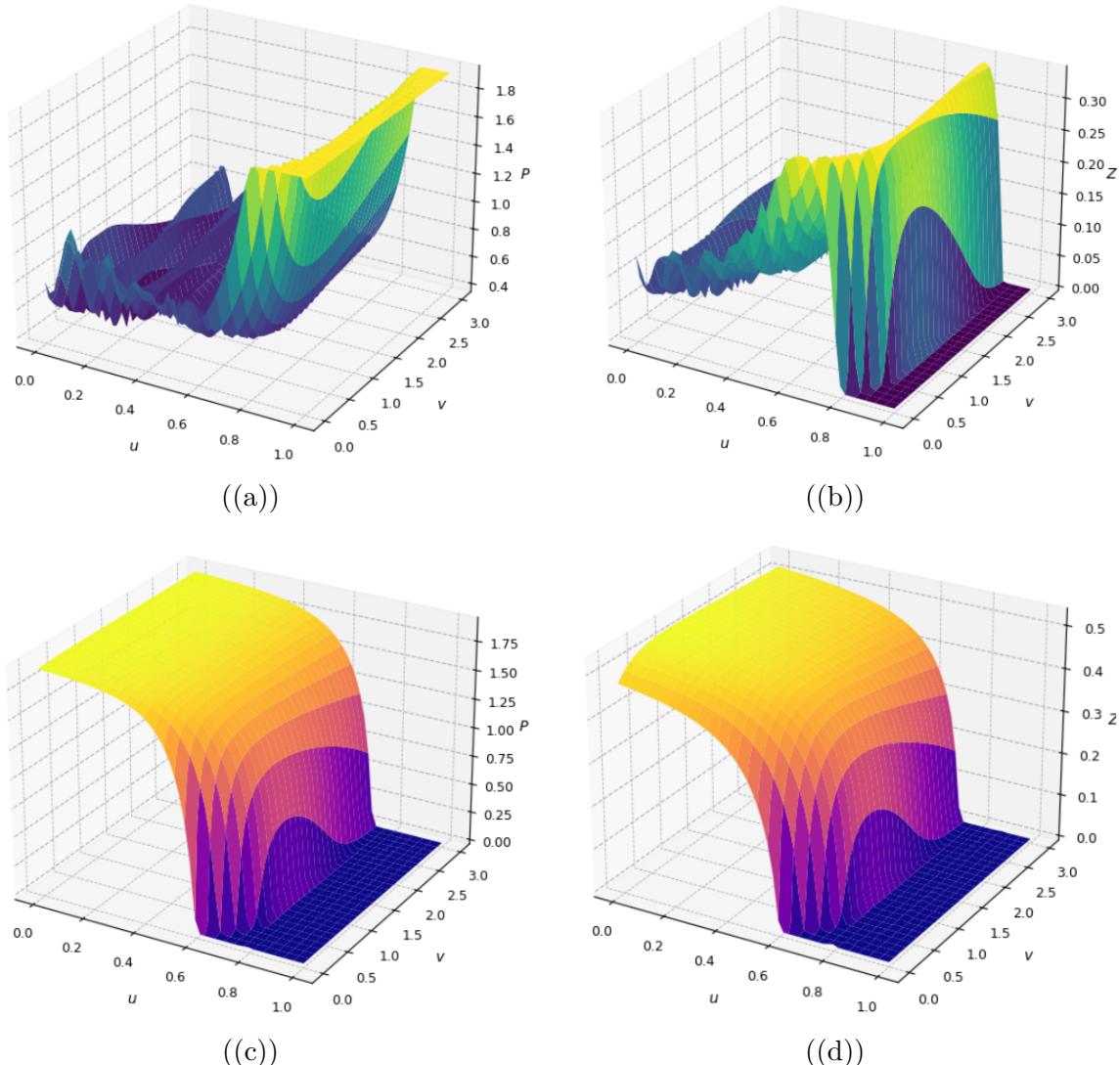
Trong Hình 4.1 minh họa sự phụ thuộc của quần thể thực vật phù du và động vật phù du vào hai tham số  $\beta_2$  (tỷ lệ chuyển đổi mật độ thực vật phù du thành mật độ động vật phù du) và  $v$  (vận tốc dòng chảy) thông qua các bề mặt biểu diễn giá trị trung bình và biên độ dao động. Các Hình 4.1(a) và 4.1(b) cho thấy sự biến thiên của giá trị trung bình dài hạn của hai quần thể theo các tham số khảo sát. Kết quả cho thấy khi  $\beta_2$  có giá trị nhỏ, quần thể thực vật phù du đạt giá trị trung bình cao, cho thấy sự phát triển mạnh của thực vật phù du trong khi quần thể động vật phù du gần như không tồn tại. Khi  $\beta_2$  tăng vượt qua một giá trị ngưỡng nhất định, mật độ động vật phù du bắt đầu xuất hiện và tăng dần, đồng thời mật độ thực vật phù du suy giảm

do quá trình chuyển hóa năng lượng gia tăng. Và tham số  $v$  ảnh hưởng đến mức độ phân bố nhưng không làm thay đổi bản chất xu hướng suy giảm của quần thể thực vật phù du khi  $\beta_2$  tăng. Điều này cho thấy sự tồn tại của một giá trị ngưỡng  $\beta_2$ , tại đó dòng năng lượng từ thực vật phù du đủ lớn để duy trì quần thể động vật phù du.

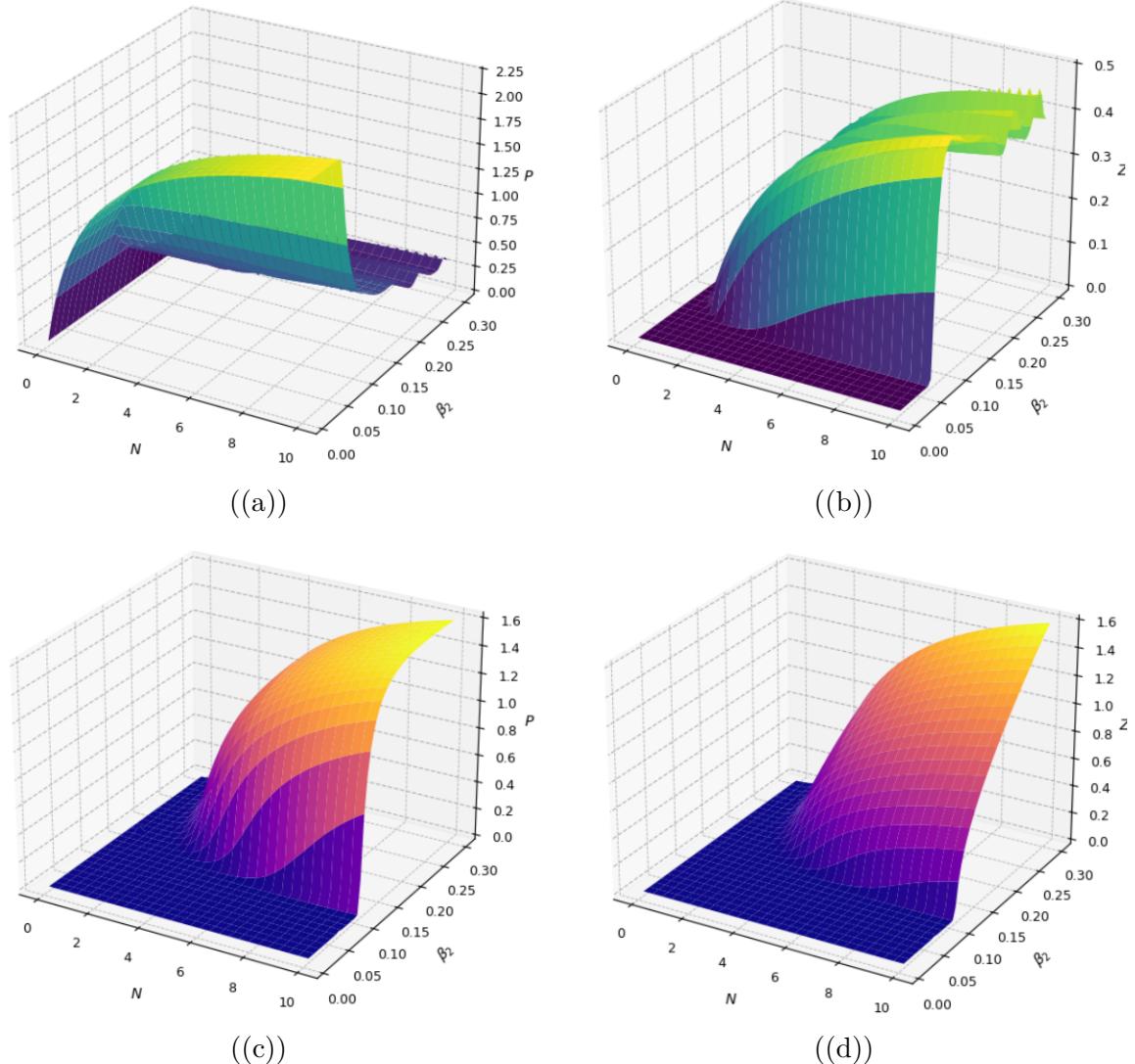
Mặt khác, các Hình 4.1(c) và 4.1(d) mô tả biên độ dao động của hai quần thể, phản ánh bản chất động lực học của hệ. Khi  $\beta_2$  nhỏ, biên độ dao động xấp xỉ bằng 0, cho thấy hệ tiến tới trạng thái cân bằng ổn định. Tuy nhiên, khi  $\beta_2$  tăng lên, biên độ dao động tăng đáng kể, biểu hiện sự xuất hiện của các chu kỳ giới hạn. Đặc biệt, trong một miền giá trị trung gian của  $\beta_2$ , khi tham số  $v$  lần lượt nhận các giá trị nhỏ, trung bình và lớn, hệ thống lần lượt thể hiện các trạng thái tắt dao động – bật dao động – rồi lại tắt dao động trong hành vi động lực học của nó, cho thấy sự tồn tại của cơ chế chuyển pha động lực học. Trong suốt quá trình chuyển đổi giữa các trạng thái bật-tắt này, cả hai quần thể vẫn duy trì sự tồn tại trong toàn bộ miền khảo sát, phản ánh tính bền vững của hệ sinh thái dưới tác động kết hợp của dòng chảy và quá trình chuyển hóa mật độ.

Tiếp theo, trong Hình 4.2 ta sẽ đồng thời thay đổi hai tham số  $u$  (tỷ lệ thực vật phù du tạo thành các cụm) và  $v$  (vận tốc dòng chảy) lên động lực quần thể của hệ sinh thái. Từ Hình 4.2(a) có thể thấy rằng khi giá trị  $u$  nhỏ, quần thể thực vật phù du duy trì ở mức thấp do chịu tác động tiêu thụ mạnh từ động vật phù du. Khi  $u$  tăng, tức là khi tỷ lệ thực vật phù du tập trung thành các cụm lớn hơn, mật độ thực vật tăng nhanh và đạt giá trị cân bằng cao. Điều này phản ánh vai trò bảo vệ của cấu trúc kết cụm đối với thực vật phù du trước áp lực săn mồi. Ngược lại, Hình 4.2(b) cho thấy rằng quần thể động vật phù du chỉ tồn tại trong một miền giá trị nhất định của  $u$ . Khi  $u$  lớn, do phần lớn thực vật phù du nằm trong các cụm khó tiếp cận, nguồn thức ăn của động vật phù du bị suy giảm, dẫn đến sự suy giảm mạnh hoặc tuyệt chủng của quần thể này. Điều này cho thấy mối quan hệ đối nghịch giữa mức độ kết cụm của thực vật phù du và khả năng tồn tại của động vật phù du. Còn các Hình 4.2(c) và 4.2(d), kết quả cho thấy khi  $u$  nhỏ, biên độ dao động gần bằng 0, hệ tiến tới trạng thái cân bằng ổn định. Khi  $u$  tăng đến một giá trị trung gian, biên độ dao động tăng lên rõ rệt, biểu hiện sự xuất hiện của chu kỳ giới hạn. Tương tự như trường hợp trước, với một số giá trị trung gian của  $u$ , khi tham số  $v$  lần lượt nhận các giá trị nhỏ, trung bình và lớn, hệ thống thể hiện hiện tượng tắt dao động – bắt dao động – rồi lai tắt dao động, phản ánh sự

thay đổi chế độ động lực học của hệ theo điều kiện môi trường.



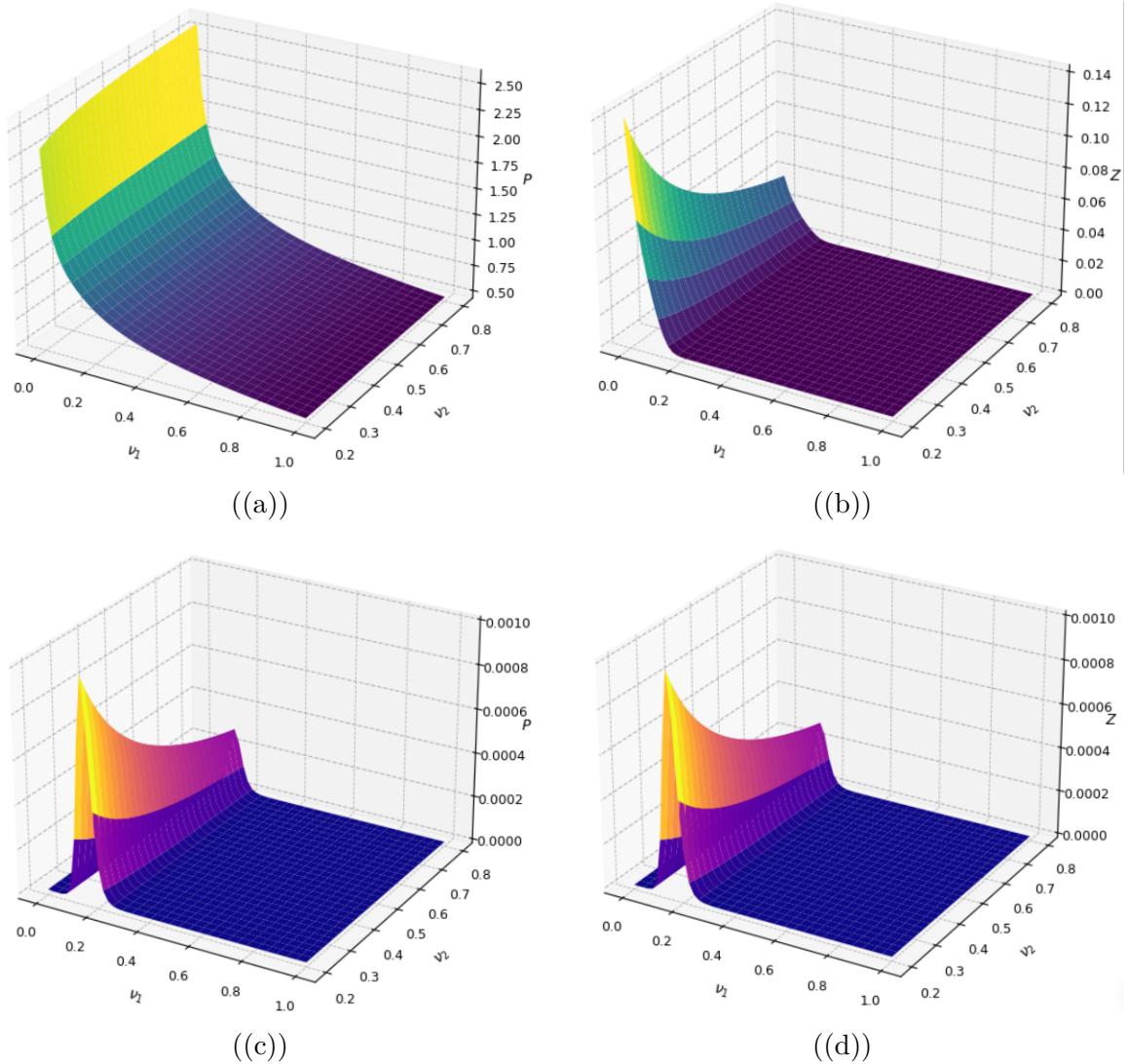
Hình 4.2: Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $u$  và  $v$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $u$  và  $v$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2.



Hình 4.3: Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $N$  và  $\beta_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $N$  và  $\beta_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2.

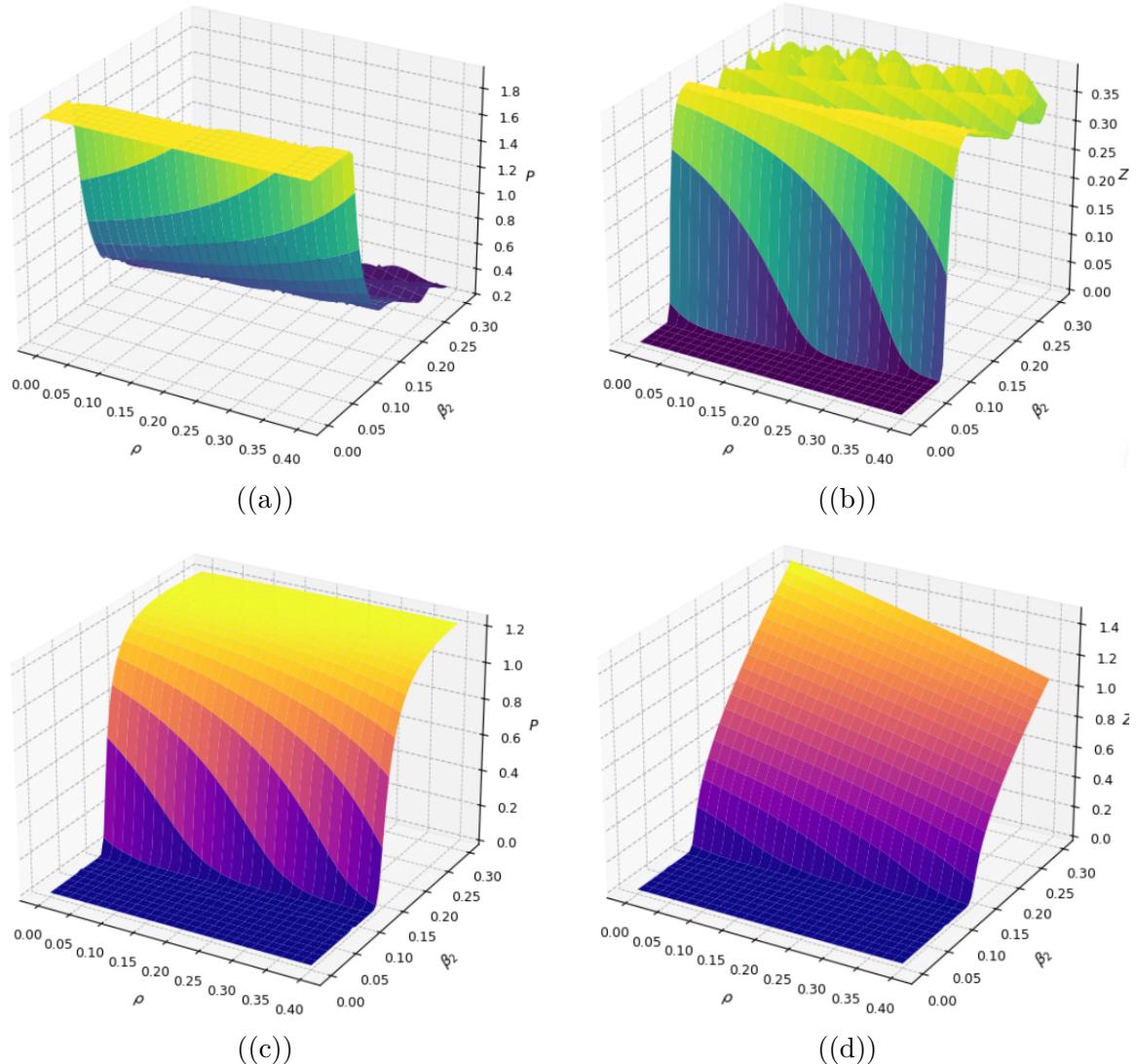
Hình 4.3 trình bày sự biến thiên đồng thời của hai tham số nồng độ dinh dưỡng  $N$  và tham số chuyển hóa  $\beta_2$  đến động lực của hệ sinh thái. Từ Hình 4.3(a) có thể quan sát thấy rằng khi nồng độ dinh dưỡng  $N$  tăng, quần thể thực vật phù du gia tăng nhanh chóng và đạt đến một mức bão hòa. Tuy nhiên, khi  $\beta_2$  tăng, mật độ trung bình của thực vật phù du giảm dần do cường độ chuyển hóa sang mật độ động vật phù du ngày càng mạnh. Điều này cho thấy  $\beta_2$  đóng vai trò quan trọng trong việc điều tiết mức độ tích lũy mật độ thực vật trong hệ. Trong khi đó, Hình 4.3(b) cho thấy quần thể động vật phù du chỉ có thể duy trì và phát triển khi cả  $N$  và  $\beta_2$  đủ lớn. Ở các giá trị nhỏ của  $\beta_2$ , mặc dù nguồn dinh dưỡng dồi dào, quần thể động vật phù du vẫn không

thể tồn tại do mật độ thực vật phù du có thể khai thác là không đủ. Khi  $\beta_2$  vượt qua một giá trị ngưỡng, mật độ động vật phù du tăng nhanh theo sự gia tăng của  $N$ , phản ánh mối quan hệ phụ thuộc chặt chẽ giữa hai quần thể. Các Hình 4.3(c) và 4.3(d) biểu diễn biên độ dao động của hai quần thể. Kết quả cho thấy tại các giá trị nhỏ của  $N$  và  $\beta_2$ , biên độ dao động gần bằng không, chứng tỏ hệ thống tới trạng thái cân bằng ổn định. Khi  $N$  tăng vượt một ngưỡng nhất định, biên độ dao động tăng rõ rệt, cho thấy sự xuất hiện của chu kỳ giới hạn. Đặc biệt, trong vùng  $\beta_2$  trung bình, sự gia tăng của  $N$  không chỉ làm tăng biên độ dao động của thực vật phù du mà còn kéo theo sự dao động mạnh của quần thể động vật phù du.



Hình 4.4: Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\nu_1$  và  $\nu_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\nu_1$  và  $\nu_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2.

Hình 4.4 cho thấy ảnh hưởng rõ rệt của các tham số  $\nu_1$  và  $\nu_2$  (tỷ lệ tử vong do độc tố môi trường). Các Hình 4.4(a) và 4.4(b) cho thấy khi  $\nu_1$  và  $\nu_2$  tăng, giá trị trung bình của quần thể thực vật phù du và động vật phù du giảm nhanh, phản ánh mức độ nhạy cảm cao của hệ sinh thái đối với tác động độc hại từ môi trường. Đặc biệt, ở các giá trị lớn của  $\nu_1$  và  $\nu_2$ , cả hai quần thể đều suy giảm mạnh và tiến gần đến trạng thái tuyệt chủng. Các Hình 4.4(c) và 4.4(d) cho thấy biên độ dao động của hai quần thể giảm dần khi các tham số tử vong tăng lên, cho thấy hệ dàn mất khả năng duy trì dao động sinh học. Điều này chứng tỏ rằng sự gia tăng độc tố không chỉ làm suy giảm mật độ mà còn triệt tiêu động lực dao động của hệ, đẩy hệ về trạng thái ổn định suy thoái.

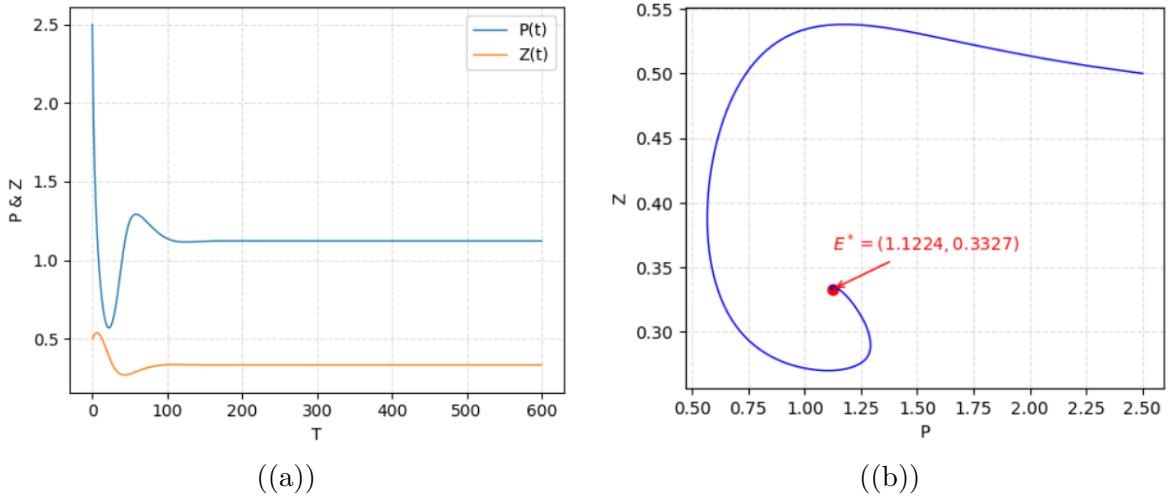


Hình 4.5: Hình (a) và (b) lần lượt là bề mặt biểu diễn giá trị trung bình thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\rho$  và  $\beta_2$ . Hình (c) và (d) lần lượt là bề mặt biên độ dao động thực vật phù du và động vật phù du quét theo tham số  $\rho$  và  $\beta_2$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2.

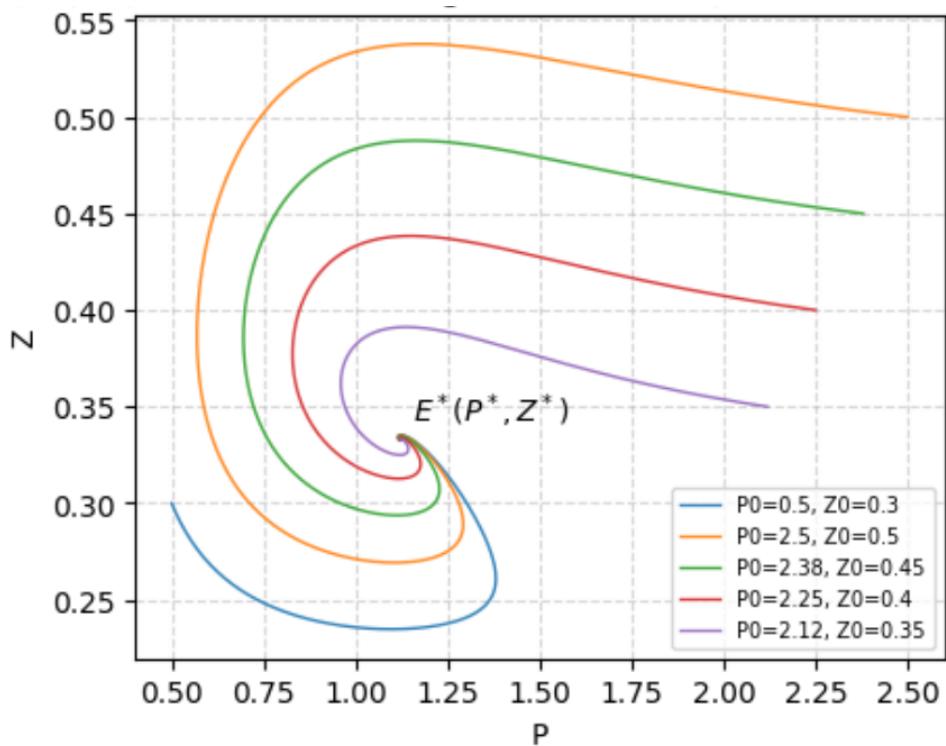
Cuối cùng, trong Hình 4.5, ta sẽ xem xét sự biến thiên đồng thời của hai tham số  $\beta_2$  và  $\rho$  (tốc độ sinh độc tố). Kết quả cho thấy rằng đối với giá trị nhỏ của  $\rho$ , cũng như giá trị lớn của  $\rho$  (không phụ thuộc vào giá trị của  $\beta_2$ ), quần thể động vật phù du có xu hướng giảm mạnh (có thể bị tuyệt chủng), trong khi quần thể thực vật phù du đạt đến mức cân bằng cao khi  $\rho$  tăng. Trong khi đó, đối với các giá trị lớn của  $\beta_2$ , khi mức độ độc tố  $\rho$  tăng lên, các dao động bền vững của cả hai quần thể dần biến mất, và hệ tiến tới trạng thái cân bằng không có động vật phù du. Điều này cho thấy sự gia tăng độc tính môi trường có thể làm suy giảm hoàn toàn khả năng duy trì động lực dao động của hệ sinh thái, ngay cả khi tốc độ chuyển hóa sinh khối ở mức cao.

Tiếp theo, để làm rõ hơn tính ổn định của hệ và kiểm chứng sự tồn tại của điểm cân bằng trong, trong phần này sẽ xét sự tiến hóa theo thời gian của quần thể thực vật phù du và động vật phù du ứng với một điều kiện ban đầu cụ thể. Hình 4.6 được xây dựng nhằm minh họa quá trình hệ động lực tiến dần về trạng thái cân bằng, cũng như hành vi của quỹ đạo trong mặt phẳng pha khi hệ đạt đến trạng thái ổn định lâu dài. Cụ thể, Hình 4.6(a) biểu diễn sự biến thiên theo thời gian của hai quần thể, cho thấy rằng sau một khoảng quá độ ban đầu, cả thực vật phù du và động vật phù du đều hội tụ về các giá trị không đổi. Điều này cho thấy hệ không xuất hiện dao động bền vững mà tiến dần đến một trạng thái cân bằng ổn định. Tương ứng, Hình 4.6(b) mô tả quỹ đạo pha của hệ, trong đó nghiệm hội tụ xoắn ốc về điểm cân bằng trong  $E^* = (P^*, Z^*)$ . Kết quả này khẳng định rằng, với tập tham số đã chọn, hệ sinh thái đạt được trạng thái ổn định trong đó cả hai quần thể cùng tồn tại lâu dài.

Hình 4.7 minh họa quỹ đạo pha của hệ ứng với nhiều điều kiện ban đầu khác nhau. Có thể quan sát thấy rằng, mặc dù xuất phát từ các trạng thái ban đầu khác nhau, tất cả các quỹ đạo đều hội tụ về cùng một điểm cân bằng  $E^* = (P^*, Z^*)$ . Điều này cho thấy điểm cân bằng cùng tồn tại là ổn định tiệm cận, không phụ thuộc vào điều kiện khởi đầu của hệ. Các quỹ đạo có dạng xoắn ốc tiến dần về điểm cân bằng, phản ánh quá trình suy giảm dao động theo thời gian trước khi hệ đạt trạng thái ổn định. Kết quả này khẳng định rằng, trong miền tham số đang xét, hệ sinh thái có khả năng tự điều chỉnh và phục hồi, đảm bảo sự cùng tồn tại lâu dài của cả quần thể thực vật phù du và động vật phù du.



Hình 4.6: Hình (a) và (b) lần lượt là đồ thị biểu diễn mật độ động vật phù du và thực vật phù du theo thời gian và biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng trong với điều kiện ban đầu  $(P_0, Z_0) = (2.5, 0.5)$  và tham số như Chương 2.



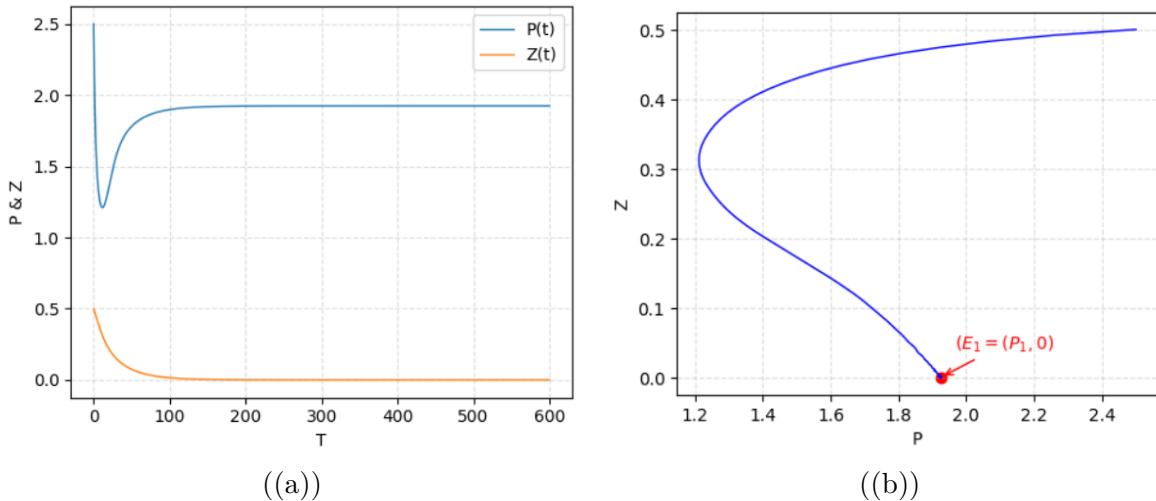
Hình 4.7: Đồ thị pha biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng trong với các điều kiện ban đầu khác nhau.

Hình 4.8 cho thấy rõ ảnh hưởng của tham số  $\beta_2$  đến sự hình thành điểm cân bằng biên của hệ. Với giá trị  $\beta_2 = 0.05$ , quần thể động vật phù du suy giảm nhanh theo thời gian và tiến dần về 0, trong khi quần thể thực vật phù du hội tụ về một giá trị dương xác định. Điều này cho thấy sự chuyển tiếp động lực của hệ khi thay đổi tham số  $\beta_2$ .

mang đặc trưng của phân nhánh siêu tối hạn. Cụ thể, khi  $\beta_2$  giảm xuống dưới một giá trị ngưỡng nhất định, điểm cân bằng trong măt ổn định và hệ chuyển dần sang điểm cân bằng biên  $E_1 = (P_1, 0)$ , trong đó quần thể động vật phù du bị triệt tiêu hoàn toàn.

Hình 4.8(a) minh họa rõ quá trình hội tụ theo thời gian: mật độ động vật phù du giảm dần và biến mất, trong khi mật độ thực vật phù du ổn định sau một giai đoạn quá độ ngắn. Tương ứng, Hình 4.8(b) cho thấy quỹ đạo trong mặt phẳng pha tiến dần về điểm cân bằng biên, khẳng định tính ổn định tiệm cận của trạng thái này.

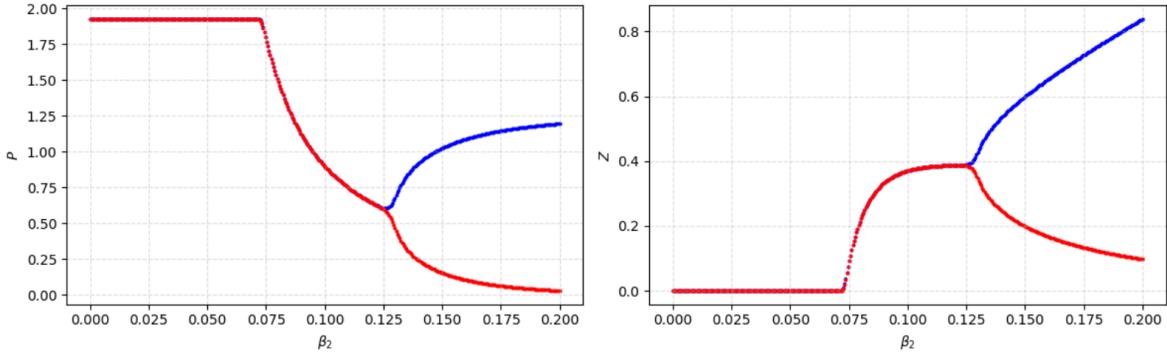
Kết quả này cho thấy khi  $\beta_2$  đủ nhỏ, khả năng chuyển hóa sinh khối từ thực vật phù du sang động vật phù du bị suy giảm, dẫn đến sự tuyệt chủng của động vật phù du và làm hệ chuyển sang trạng thái cân bằng biên. Điều này phản ánh vai trò then chốt của tham số  $\beta_2$  trong việc quyết định sự cùng tồn tại hay suy vong của quần thể động vật phù du.



Hình 4.8: Hình (a) và (b) lần lượt là đồ thị biểu diễn mật độ động vật phù du và thực vật phù du theo thời gian và biểu diễn sự hội tụ về điểm cân bằng biên với điều kiện ban đầu  $(P_0, Z_0) = (2.5, 0.5)$  và thay đổi tham số  $\beta_2 = 0.05$ .

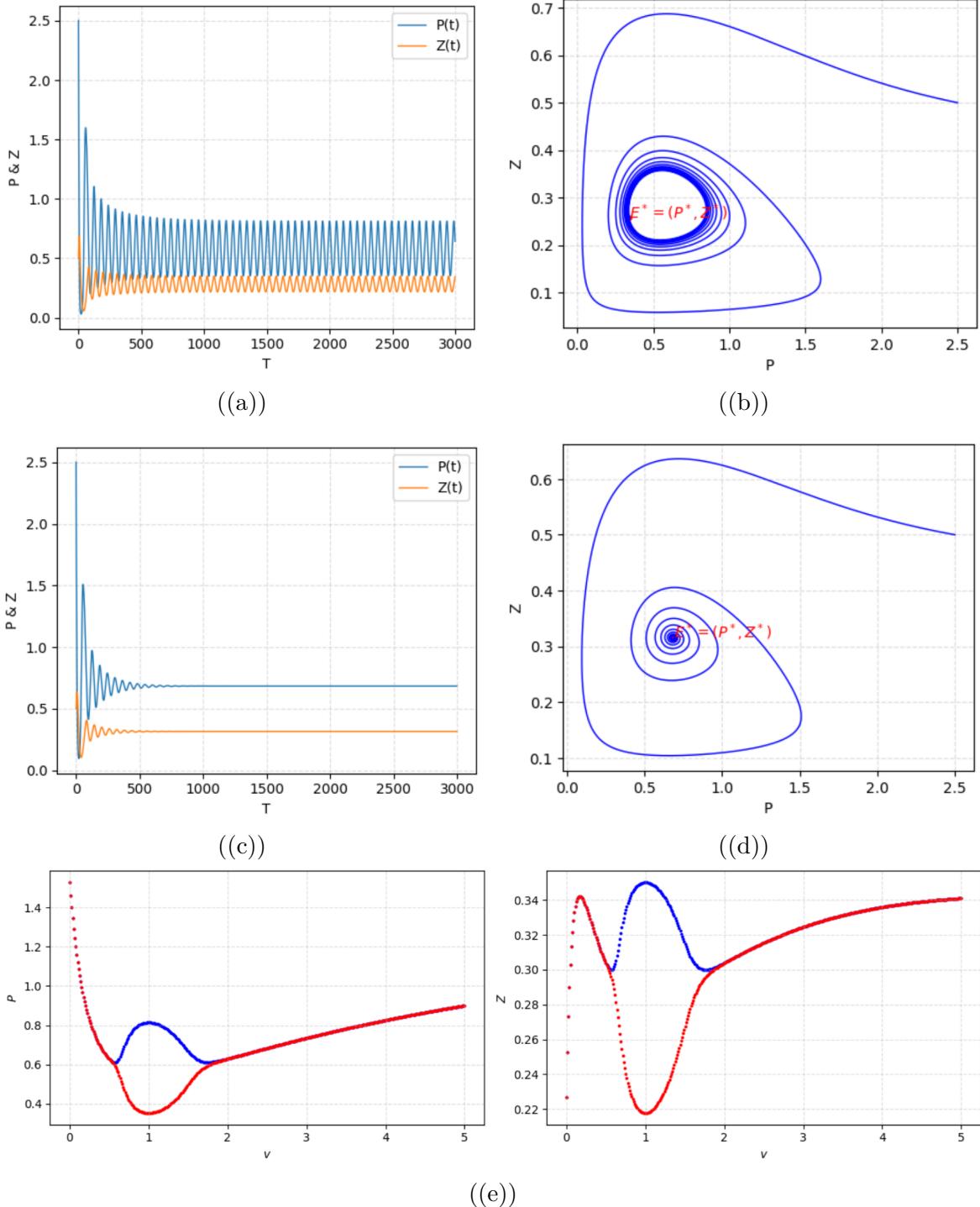
Bên cạnh đó, từ những phân tích ở trên, có thể thấy rằng tồn tại một giá trị ngưỡng tối hạn của  $\beta_2$ . Cụ thể, tại giá trị tối hạn đầu tiên  $\beta_2 \approx 0.0729$ , hệ thống xuất hiện một phân nhánh chuyển tiếp, trong đó điểm cân bằng biên  $E_1 = (P_1, 0)$  chỉ chứa thực vật phù du trở nên bất ổn định và một điểm cân bằng trong mới  $E^* = (P^*, Z^*)$  trở nên ổn định. Điều này phản ánh rằng động vật phù du chỉ có thể tồn tại khi hiệu suất chuyển hóa đạt đến mức đủ lớn. Khi  $\beta_2$  tiếp tục tăng và đạt đến giá trị tối hạn thứ hai  $\beta_2 \approx 0.1294$ , hệ thống trải qua một phân nhánh Hopf siêu tối hạn, tại đó điểm cân bằng trong măt ổn định và một chu kỳ giới hạn ổn định xuất hiện (xem Hình 4.9). Sự

xuất hiện dao động tuần hoàn này cho thấy quần thể thực vật và động vật phù du chuyển sang động lực dao động bền vững thay vì hội tụ về cân bằng. Như vậy, hai phân nhánh quan sát được cho thấy sự chuyển đổi định tính rõ rệt trong cấu trúc động lực học của hệ sinh thái khi tham số  $\beta_2$  thay đổi.



Hình 4.9: Đồ thị biểu diễn sự biến thiên của nghiệm cân bằng thực vật phù du và động vật phù du theo tham số  $\beta_2$ .

Tiếp tục trực quan hóa tính chất phân nhánh Hopf của hệ, ban đầu khi giá trị của tham số  $v = 0.1$ . Từ Hình 4.6, có thể thấy rõ ràng đường nghiệm tương ứng với cả hai quần thể thực vật phù du và động vật phù du không biểu hiện dao động theo thời gian, và quỹ đạo trong mặt phẳng pha hội tụ về điểm cân bằng trong, tức là hệ thể hiện động lực học ổn định. Tiếp theo, khi chọn giá trị  $v = 1$  - lớn hơn giá trị trước đó, từ Hình 4.10(a) và 4.10(b), có thể quan sát thấy một hiện tượng thú vị: hệ bắt đầu xuất hiện dao động ở cả hai quần thể và quỹ đạo trong mặt phẳng pha hội tụ về một chu kỳ giới hạn. Tuy nhiên, khi tiếp tục tăng vận tốc dòng chảy ( $v = 2.5$ ), các dao động ở cả hai quần thể bị triệt tiêu theo thời gian và quỹ đạo trong mặt phẳng pha bị buộc phải hội tụ về điểm cân bằng cùng tồn tại ổn định; nói cách khác, hệ lại trở nên ổn định (xem Hình 4.10(c) và 4.10(d)). Một sự điều chỉnh nhỏ trong giá trị của  $v$  có thể dẫn đến những thay đổi đáng kể trong hành vi của hệ, thể hiện qua sự chuyển đổi giữa động lực học dao động và trạng thái ổn định khi  $v$  thay đổi. Độ nhạy này gợi ý khả năng xuất hiện các phân nhánh Hopf liên tiếp theo tham số  $v$ . Minh họa trực quan hơn như Hình 4.10(e), cho thấy hệ ổn định quanh điểm cân bằng trong, tức là sự cùng tồn tại của cả hai loài diễn ra trong một khoảng giá trị nhất định của  $v$  cho đến khi đạt đến một ngưỡng tối hạn.



Hình 4.10: Hình (a) và (b) lần lượt là biểu diễn mật độ thực vật phù du và động vật phù du theo thời gian và quỹ đạo trên mặt phẳng pha với tham số  $v = 1$ . Hình (c) và (d) với tham số  $v = 2.5$ . Các tham số còn lại như ở Chương 2. Hình (e) là đồ thị biểu diễn sự biến thiên của nghiệm cân bằng thực vật phù du và động vật phù du theo tham số  $v$ .

# Kết luận

Nghiên cứu này đã thành công trong việc giải quyết một cách toàn diện động lực học tương tác giữa quần thể thực vật phù du và động vật phù du dưới ảnh hưởng của các điều kiện thủy động lực học phức tạp, được biểu diễn trong một mảng không gian ba chiều. Thông qua quá trình xây dựng mô hình, chứng minh các tính chất toán học, và thực hiện mô phỏng số, em đã đạt được những kết quả quan trọng, góp phần làm sâu sắc hơn hiểu biết về các hệ sinh thái phù du biển.

Cụ thể, nghiên cứu đã bắt đầu bằng việc xây dựng một mô hình toán học toàn diện, tích hợp chặt chẽ các phương trình sinh học mô tả động lực học quần thể thực vật phù du-động vật phù du kiểu Lotka-Volterra với các phương trình vận chuyển-khuếch tán của thủy động lực học trong miền ba chiều. Mô hình này cho phép biểu diễn chân thực sự phân bố không gian, di chuyển theo chiều sâu, và vận chuyển ngang của các sinh vật phù du, cung cấp một công cụ mạnh mẽ để nghiên cứu các tương tác sinh học trong môi trường vật lý biến động.

Thứ hai, nghiên cứu cũng đã xác định thành công sự tồn tại của các điểm cân bằng và tiến hành phân tích tính ổn định của chúng. Điều này cung cấp cái nhìn sâu sắc về các điều kiện mà dưới đó các quần thể có thể cùng tồn tại hoặc một loài thống trị. Hơn nữa, việc phân tích phân nhánh đã làm sáng tỏ các giá trị tham số tối hạn nơi mà hành vi định tính của hệ thống thay đổi, dẫn đến sự xuất hiện của các chu kỳ giới hạn hoặc sự thay đổi trong loại hình cân bằng, điều này rất quan trọng để hiểu động lực học phức tạp dưới sự biến đổi của các yếu tố môi trường.

Cuối cùng, việc mô phỏng số đã cung cấp bằng chứng thực nghiệm mạnh mẽ và trực quan hóa các dự đoán lý thuyết. Các mô phỏng trong miền ba chiều không chỉ xác nhận các kết quả lý thuyết về sự tồn tại và ổn định của các điểm cân bằng mà còn tiết lộ các hiện tượng động lực học không gian phức tạp như sự hình thành mảng của phù du, ảnh hưởng của gradient thủy động lực học đến sự phân bố theo chiều dọc và ngang,

và sự xuất hiện của dao động chu kỳ. Các mô phỏng này làm nổi bật vai trò then chốt của các yếu tố thủy động lực học trong việc điều tiết tương tác săn mồi, năng suất sơ cấp và ổn định hệ sinh thái, đồng thời cung cấp cái nhìn định lượng về cách các điều kiện môi trường có thể dẫn đến các phản ứng sinh thái khác nhau.

Qua đó, nghiên cứu này đã cung cấp cái hiểu biết của chúng ta về động lực học phức tạp của hệ sinh thái phù du thông qua một phương pháp tiếp cận đa diện, kết hợp chặt chẽ giữa lý thuyết và tính toán. Các đóng góp từ việc xây dựng mô hình, phân tích toán học và mô phỏng số không chỉ làm giàu thêm lý thuyết sinh thái biển mà còn cung cấp một công cụ dự đoán hữu ích cho việc đánh giá và quản lý tài nguyên biển trong bối cảnh biến đổi khí hậu toàn cầu.

## Tài liệu tham khảo

- [1] J.L. Sumich, J.F. Morrissey, *Introduction to the Biology of Marine Life*, Jones & Bartlett Learning, 2004.
- [2] P. Falkowski, *Ocean science: the power of plankton*, *Nature* 483 (7387) (2012) S17–S20, <http://dx.doi.org/10.1038/483S17a>.
- [3] M. Chen, M. Fan, R. Liu, X. Wang, X. Yuan, H. Zhu, *The dynamics of temperature and light on the growth of phytoplankton*, *J. Theoret. Biol.* 385 (2015) 8–19, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.07.039>.
- [4] Y. Sekerci, S. Petrovskii, *Mathematical modelling of plankton–oxygen dynamics under the climate change*, *Bull. Math. Biol.* 77 (2015) 2325–2353, <http://dx.doi.org/10.1007/s11538-015-0126-0>.
- [5] A.M. Edwards, J. Brindley, *Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model*, *Dyn. Stab. Syst.* 11 (4) (1996) 347–370, <http://dx.doi.org/10.1080/02681119608806231>.
- [6] A. Priyadarshi, R. Chandra, S.L. Smith, H. Yamazaki, *Environmental heterogeneity enhances transfer efficiency in a model of the food chain from plankton to fish*, *J. Mar. Syst.* 220 (2021) 103555, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103555>.
- [7] B.R. Moss, *Ecology of Fresh Waters: Man and Medium, Past to Future*, John Wiley & Sons, 2009.
- [8] A. Huppert, B. Blasius, R. Olinky, L. Stone, *A model for seasonal phytoplankton blooms*, *J. Theoret. Biol.* 236 (3) (2005) 276–290, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.03.012>.

- [9] S. Chakraborty, S. Roy, J. Chattopadhyay, *Nutrient-limited toxin production and the dynamics of two phytoplankton in culture media: a mathematical model*, *Ecol. Model.* 213 (2008) 191–201, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.12.008>.
- [10] K. Das, S. Ray, *Effect of delay on nutrient cycling in phytoplankton-zooplankton interactions in estuarine system*, *Ecol. Model.* 215 (1–3) (2008) 69–76, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.02.019>.
- [11] M. Mondal, T. Zhang, *Bloom dynamics under the effects of periodic driving forces*, *Math. Biosci.* (2024) 109202, <http://dx.doi.org/10.1016/j.mbs.2024.109202>.
- [12] S.-J. Jang, J. Baglama, J. Rick, *Nutrient-phytoplankton-zooplankton models with a toxin*, *Math. Comput. Modelling* 43 (1–2) (2006) 105–118, <http://dx.doi.org/10.1016/j.mcm.2005.09.030>.
- [13] P. Panja, S.K. Mondal, *Stability analysis of coexistence of three species prey-predator model*, *Nonlinear Dynam.* 81 (2015) 373–382, <http://dx.doi.org/10.1007/s11071-015-1997-1>.
- [14] B. Mukhopadhyay, R. Bhattacharyya, *Modelling phytoplankton allelopathy in a nutrient-plankton model with spatial heterogeneity*, *Ecol. Model.* 198 (1–2) (2006) 163–173, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.005>.
- [15] S. Roy, *The coevolution of two phytoplankton species on a single resource: allelopathy as a pseudo-mixotrophy*, *Theor. Popul. Biol.* 75 (1) (2009) 68–75, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tpb.2008.11.003>.
- [16] A. Mandal, P.K. Tiwari, S. Pal, *A nonautonomous model for the effects of refuge and additional food on the dynamics of phytoplankton-zooplankton system*, *Ecol. Complex.* 46 (2021) 100927, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2021.100927>.
- [17] P.K. Tiwari, S. Roy, A.K. Misra, R.K. Upadhyay, *Effect of seasonality on a nutrient-plankton system with toxicity in the presence of refuge and additional food*, *Eur. Phys. J. Plus* 137 (3) (2022) 368, <http://dx.doi.org/10.1140/epjp/s13360-022-02566-1>.

- [18] P. Panja, S.K. Mondal, D.K. Jana, *Effects of toxicants on Phytoplankton-Zooplankton-Fish dynamics and harvesting*, *Chaos Solitons Fractals* 104 (2017) 389–399, <http://dx.doi.org/10.1016/j.chaos.2017.08.036>.
- [19] J.H. Landsberg, *The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms*, *Rev. Fish. Sci.* 10 (2) (2002) 113–390, <http://dx.doi.org/10.1080/20026491051695>.
- [20] S. Gakkhar, K. Negi, *A mathematical model for viral infection in toxin producing phytoplankton and zooplankton system*, *Appl. Math. Comput.* 179 (1) (2006) 301–313, <http://dx.doi.org/10.1016/j.amc.2005.11.166>.
- [21] E.P. Odum, G.W. Barrett, *Fundamentals of Ecology*, vol. 3, Saunders Philadelphia, 1971.
- [22] K.L. Kirk, J.J. Gilbert, *Variation in herbivore response to chemical defenses: zooplankton foraging on toxic cyanobacteria*, *Ecology* 73 (6) (1992) 2208–2217, <http://dx.doi.org/10.2307/1941468>.
- [23] B. Kozlowsky-Suzuki, M. Karjalainen, M. Lehtiniemi, J. Engström-Öst, M. Koski, P. Carlsson, *Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* in the presence of the toxic cyanobacterium *Nodularia spumigena**, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 249 (2003) 237–249, <http://dx.doi.org/10.3354/meps249237>.
- [24] J. Chattopadhyay, Effect of toxic substances on a two-species competitive system, *Ecol. Model.* 84 (1–3) (1996) 287–289, [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)00134-0](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(94)00134-0).
- [25] J. Chattopadhyay, R.R. Sarkar, S. Mandal, *Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms—field study and mathematical modelling*, *J. Theoret. Biol.* 215 (3) (2002) 333–344, <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.2001.2510>.
- [26] R. Pal, D. Basu, M. Banerjee, *Modelling of phytoplankton allelopathy with Monod–Haldane-type functional response—A mathematical study*, *Biosystems* 95 (3) (2009) 243–253, <http://dx.doi.org/10.1016/j.biosystems.2008.11.002>.

- [27] L.A. Segel, J.L. Jackson, *Dissipative structure: an explanation and an ecological example*, *J. Theoret. Biol.* 37 (3) (1972) 545–559, [http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193\(72\)90090-2](http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193(72)90090-2).
- [28] S. Mayeli, S. Nandini, S. Sarma, *The efficacy of *scenedesmus* morphology as a defense mechanism against grazing by selected species of rotifers and cladocerans*, *Aquat. Ecol.* 38 (2005) 515–524, <http://dx.doi.org/10.1007/s10452-005-0329-9>.
- [29] T.J. Smayda, Y. Shimizu, *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea: Proceedings of the Fifth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, Newport, Rhode Island, USA, 28 October-1 November 1991, vol. 3*, Elsevier Publishing Company, 1993.
- [30] J. Chattopadhyay, S. Chatterjee, E. Venturino, *Patchy agglomeration as a transition from monospecies to recurrent plankton blooms*, *J. Theoret. Biol.* 253 (2) (2008) 289–295, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.03.008>.
- [31] J. Chattopadhyay, E. Venturino, S. Chatterjee, *Aggregation of toxin-producing phytoplankton acts as a defence mechanism—a model-based study*, *Math. Comput. Model. Dyn. Syst.* 19 (2) (2013) 159–174, <http://dx.doi.org/10.1080/13873954.2012.708876>.
- [32] M.J. Bishop, *Displacement of epifauna from seagrass blades by boat wake*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 354 (1) (2008) 111–118, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2007.10.013>.
- [33] F. Gabel, X.-F. Garcia, M. Brauns, A. Sukhodolov, M. Leszinski, M. Pusch, *Resistance to ship-induced waves of benthic invertebrates in various littoral habitats*, *Freshwater Biol.* 53 (8) (2008) 1567–1578, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01991.x>.
- [34] T. Serra, A. Barcelona, M. Soler, J. Colomer, *Daphnia magna filtration efficiency and mobility in laminar to turbulent flows*, *Sci. Total Environ.* 621 (2018) 626–633, <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.264>.

- [35] L. Goulet, *The effects of hydrodynamics on the feeding of a freshwater grazer (*Daphnia magna*): The influence of particle size and shape (Ph.D. thesis)*, University of Guelph, 2022, <https://hdl.handle.net/10214/26992>.
- [36] T. Serra, M.F. Müller, J. Colomer, *Functional responses of daphnia magna to zero-mean flow turbulence*, *Sci. Rep.* 9 (1) (2019) 3844, <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-40777-2>.
- [37] T. Kiørboe, *How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs*, *Biological Rev.* 86 (2) (2011) 311–339, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x>.
- [38] L. G.-Tóth, L. Parpala, C. Balogh, I. Tàtrai, E. Baranyai, *Zooplankton community response to enhanced turbulence generated by water-level decrease in lake balaton, the largest shallow lake in central Europe*, *Limnol. Oceanogr.* 56 (6) (2011) 2211–2222, <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2211>.
- [39] A. Mandal, P.K. Tiwari, S. Samanta, E. Venturino, S. Pal, *A nonautonomous model for the effect of environmental toxins on plankton dynamics*, *Nonlinear Dynam.* 99 (2020) 3373–3405, <http://dx.doi.org/10.1007/s11071-020-05480-2>.
- [40] R.A. Taylor, J.A. Sherratt, A. White, *Seasonal forcing and multi-year cycles in interacting populations: lessons from a predator-prey model*, *J. Math. Biol.* 67 (2013) 1741–1764, <http://dx.doi.org/10.1007/s00285-012-0612-z>.
- [41] J. Ren, X. Li, *Bifurcations in a seasonally forced predator-prey model with generalized holling type IV functional response*, *Int. J. Bifurc. Chaos* 26 (12) (2016) 1650203, <http://dx.doi.org/10.1142/S0218127416502035>.
- [42] D. Barman, S. Naskar, A. Mandal, S. Alam, *Impact of seasonal variability of sea waves on the dynamics of a predator-prey system*, *Eur. Phys. J. Plus* 138 (7) (2023) 641, <http://dx.doi.org/10.1140/epjp/s13360-023-04295-5>.
- [43] K. Chakraborty, K. Das, *Modeling and analysis of a two-zooplankton one-phytoplankton system in the presence of toxicity*, *Appl. Math. Model.* 39 (3–4) (2015) 1241–1265, <http://dx.doi.org/10.1016/j.apm.2014.08.004>.

- [44] S. Raw, B. Tiwari, P. Mishra, *Analysis of a plankton–fish model with external toxicity and nonlinear harvesting*, *Ric. Mat.* 69 (2020) 653–681, <http://dx.doi.org/10.1007/s11587-019-00478-4>.
- [45] D.L. Smee, M.C. Ferner, M.J. Weissburg, *Hydrodynamic sensory stressors produce nonlinear predation patterns*, *Ecology* 91 (5) (2010) 1391–1400.
- [46] Y. Wang, M. Zhao, C. Dai, X. Pan, et al., *Nonlinear dynamics of a nutrient-plankton model*, in: *Abstract and Applied Analysis*, vol. 2014, Hindawi, 2014, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/451757>.
- [47] S. Zhao, S. Yuan, T. Zhang, *The impact of environmental fluctuations on a plankton model with toxin-producing phytoplankton and patchy agglomeration*, *Chaos Solitons Fractals* 162 (2022) 112426, <http://dx.doi.org/10.1016/j.chaos.2022.112426>.
- [48] F. Chen, *On a nonlinear nonautonomous predator–prey model with diffusion and distributed delay*, *J. Comput. Appl. Math.* 180 (1) (2005) 33–49, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cam.2004.10.001>.
- [49] D. Jia, T. Zhang, S. Yuan, *Pattern dynamics of a diffusive toxin producing phytoplankton–zooplankton model with three-dimensional patch*, *Int. J. Bifurc. Chaos* 29 (04) (2019) 1930011.
- [50] H.K. Khalil, *Nonlinear Systems*, third ed., Prentice Hall, 2002.
- [51] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, vol. 7, Springer Science & Business Media, 2013.
- [52] V. Lakshmikantham, S. Leela, A.A. Martynyuk, *Stability Analysis of Nonlinear Systems*, Springer, 1989.