

АСИМПТОТИКА СТАЦИОНАРНЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ В СИСТЕМАХ ДИФФУЗИИ—РЕАКЦИИ ДЛЯ ДВУХ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ВИДОВ

П. А. ЗЕЛЕНЧУК

*Научно-технологический университет «Сириус», Федеральная территория «Сириус», Россия
Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия*

Аннотация. Для двух классов систем диффузии—реакции, описывающих взаимодействие биологических видов (конкуренция и хищник—жертва) в неоднородной среде обитания, построены асимптотические приближения к стационарным решениям. Исходные модели дополнены условиями периодичности на одномерном ареале; коэффициенты диффузии предполагаются малыми и, вообще говоря, разномасштабными. В предположении, что вырожденная система допускает решение в виде идеального свободного распределения (ИСР), методами теории сингулярных возмущений получены явные аналитические формулы для главных членов асимптотики. Установлено, что диффузионные поправки к ИСР пропорциональны локальной кривизне ресурсного профиля $p''(x)/p(x)$ и определяются как параметрами межвидового взаимодействия, так и отношением коэффициентов диффузии. Для системы хищник—жертва показано, что неоднородность ресурса существенно влияет на распределение хищника, в то время как распределение жертвы остается близким к ИСР даже при относительно больших значениях диффузии. Сформулирован количественный критерий применимости асимптотики, позволяющий априори оценить ее точность для произвольного профиля ресурса. Достоверность аналитических результатов подтверждена численными расчетами.

Ключевые слова: асимптотика решения, стационарное распределение, уравнения диффузии—реакции, конкуренция, хищник—жертва, идеальное свободное распределение.

Заявление о конфликте интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности и финансирование. Автор выражает благодарность за интерес к своей работе всем участникам Крымской осенней математической школы-симпозиума Н. Д. Копачевского КРОМШ-2025 а также лично Галине Алексеевне Куриной за полезные замечания. Автор благодарен анонимному рецензенту, чьи обстоятельные замечания способствовали глубокой переработке материала и более точной расстановке акцентов в работе. Исследование выполнено в Научно-технологическом университете «Сириус» при финансовой поддержке РФФ, грант № 25-21-00419.

Для цитирования: Зеленчук П. А. Асимптотика стационарных распределений в системах диффузии—реакции для двух взаимодействующих биологических видов // Современная математика. Фундаментальные направления. 2026. Т. 72, № 2. С. 282–296. DOI: [10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296](https://doi.org/10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296) EDN: [BACWVC](https://www.edn.ru/BACWVC)

1. ВВЕДЕНИЕ

Уравнения диффузии—реакции (УДР) — один из основных и фундаментальных классов уравнений, используемых в математическом моделировании для описания различных процессов [9, 12, 34]. УДР находят свое применение в физике, химии, биологии, экономике и других науках,

а также на их стыке, в междисциплинарных исследованиях. Особое значение УДР имеют в математической биологии и экологии, позволяя описывать, как локальные взаимодействия (реакции) и пространственное перемешивание (диффузия) порождают глобальные пространственно-временные структуры [11, 16, 25]. Решения УДР могут носить как стационарный, так и нестационарный характер. Нестационарные решения охватывают богатейший спектр динамических явлений, от бегущих волн [24, 25] до сложного пространственно-временного хаоса [5]. В биологии и экологии они описывают функциональную динамику систем: распространение сигналов [21], инвазию видов [2, 29], эпидемические процессы [20] и популяционные волны и циклы [15, 33]. Обзор новейших тенденций и разработок в изучении волн на основе уравнений диффузии-реакции для различных биологических контекстов — динамики популяций, экологии и биомедицинских приложений — представлен в работе [35]. В отличие от нестационарных, для которых ключевыми факторами являются время и движение, стационарные решения описывают устойчивые структуры — пространственные распределения [19] и морфогенез [27]. Неустойчивость Тьюринга (диффузионная неустойчивость) — пожалуй, наиболее яркий классический пример [32], иллюстрирующий, как стационарное однородное решение уравнений диффузии-реакции теряет устойчивость, и на его месте возникают стационарные пространственно-неоднородные решения [28]. Современный обзор, прослеживающий путь идей Тьюринга от математической абстракции до их признания в биологии развития, приведен в работе [23]. Для большинства задач нелинейность УДР не позволяет получить аналитическое решение в замкнутой форме [7]. Численное же моделирование в двумерных и трехмерных [14] областях требует значительных вычислительных ресурсов [13]. В качестве альтернативы прямому численному моделированию УДР, эффективным подходом является построение асимптотических решений. Методы теории сингулярных возмущений [3] позволяют получить приближенные аналитические представления, которые дают качественное понимание поведения системы и выявляют основные механизмы управления ее параметрами [26]. Цель данного исследования состоит в построении асимптотик стационарных распределений в УДР для систем хищник—жертва и двух конкурирующих популяций. Особый интерес представляют случаи с идеальным свободным распределением (ИСР) [17, 31, 36, 40], позволяющим реализовать эволюционно стабильную стратегию (ЭСС) выбранной популяции или всей системы [18, 22, 37, 41].

Отметим, что в отличие от предыдущих работ, где основное внимание уделялось рассмотрению концепции ИСР и условиям его реализации в двумерных областях [31, 40], а асимптотический анализ использовался лишь как вспомогательный инструмент для качественных оценок, в данной статье приближение стационарных распределений с использованием метода сингулярных возмущений для систем взаимодействующих на неоднородном ареале видов является самостоятельным предметом исследования. Акцент переносится на построение явных аналитических формул решений подходящих для анализа отклонений от ИСР, вызванных малой разномасштабной диффузией. Это позволяет выявлять степень влияния различных факторов на структуру асимптотических поправок. Предложенный подход применяется одновременно к различным системам — двум конкурирующим популяциям одного вида и хищник—жертва.

2. ОБЩАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ФОРМУЛИРОВКА

Рассмотрим два биологических вида $u(x, t)$ и $v(x, t)$, взаимодействующих на одномерном ареале $\Omega = [0, 1]$, неоднородность которого задается неравномерным распределением обобщенной функции ресурса $p(x)$. Пространственно-временная динамика видов может быть описана классической системой УДР

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + F_1(u, v, p(x)), \quad \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + F_2(u, v, p(x)), \quad (2.1)$$

где F_1, F_2 — нелинейные функции локального взаимодействия, а d_1, d_2 — не зависящие от координаты малые коэффициенты диффузии, подчиняющиеся условию

$$d_1 = \varepsilon, \quad 0 < \varepsilon \ll 1, \quad d_2 = \gamma \varepsilon, \quad \gamma > 0. \quad (2.2)$$

Такая ситуация с биологической точки зрения соответствует малоподвижным видам, причем, если $\gamma > 1$, то второй вид подвижнее первого, в противном случае, когда $0 < \gamma < 1$, наоборот.

Заметим, что в силу малой диффузии основной вклад в неравномерное распределение видов по пространству будет определяться функциями F_1, F_2 . Чтобы не усложнять исследуемую модель

взаимодействия популяций, целесообразно использовать обобщенный ресурс в виде усредненной функции пространственных координат $p(x)$, которая аккумулирует в себе все разнородные факторы [36]. Однако подобное упрощение применимо не всегда: в ряде случаев отдельные параметры приходится трактовать как уникальные, поскольку они оказывают специфическое воздействие на развитие вида. Отметим, что функция $p(x)$ непрерывна, строго положительна и как минимум дважды дифференцируема на Ω .

Система (2.1) дополняется начальными условиями

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad v(x, 0) = v_0(x)$$

и условиями периодичности

$$u(0, t) = u(1, t), \quad v(0, t) = v(1, t), \quad \frac{\partial}{\partial x} u(0, t) = \frac{\partial}{\partial x} u(1, t), \quad \frac{\partial}{\partial x} v(0, t) = \frac{\partial}{\partial x} v(1, t).$$

Для одномерного случая условия периодичности приводят к кольцевому ареалу, нередко встречающемуся в природе. Часто выделяют ленточные ареалы, отличающиеся значительной протяженностью при крайне малой ширине. Такие ареалы характерны для речных долин и литоральной зоны морских побережий. Например, поселения усоногих ракообразных и других супралиторальных организмов, обрастающих скалистыми атлантическими берегами Скандинавии, могут простирались на сотни и тысячи километров при ширине всего в несколько метров [10].

Предельно узкие ленточные ареалы называют линейными и описывают с помощью одномерных математических моделей, что существенно упрощает анализ протекающих в них процессов. Некоторые ленточные ареалы замкнуты в кольцо или почти замкнуты — их края соединяются напрямую либо разделяются небольшим препятствием. Кольцевые ареалы формируются вдоль узкой береговой линии озер и прудов, на постоянных высотных уровнях в горах [1], а в меньшем масштабе — вокруг древесных стволов, крупных валунов и на поверхности искусственных медицинских трубок. В качестве примера можно привести усоногих раков (*Cirripedia*, *Thoracica*), обитающих в литорали островов прибрежных вод Южного Вьетнама, а также брюхоногих и двусторчатых моллюсков (*Mollusca: Gastropoda*, *Bivalvia*), населяющих омываемые водой скалы в заливе Петра Великого [8, 10].

Кольцевые ареалы дают чисто математические преимущества, заключающиеся в устранении граничных эффектов, появляющихся при описании распределенных динамических систем. Так, в сингулярно возмущенных задачах УДР с условиями Неймана или Дирихле, вследствие несоответствия между граничными условиями и решением вырожденной задачи (при стремлении малого параметра к нулю), возникает пограничный слой. В случае периодических граничных условий такое несоответствие отсутствует, поскольку решение продолжается периодически и не требуется «подстраивать» его под фиксированные значения на границе.

Анализ системы (2.1) будем вести в предположении, что вырожденная задача

$$\frac{du}{dt} = F_1(u, v, p(x)), \quad \frac{dv}{dt} = F_2(u, v, p(x))$$

имеет стационарные решения, удовлетворяющие ИСР и существованию обоих видов. Находя интересные для нас стационарные решения, будем возвращать малую диффузию и строить асимптотические приближения. Полученные приближения будем сравнивать с численными решениями, реализуемыми с помощью комплекса программ SPECIES-25, защищенного свидетельством о государственной регистрации программ для ЭВМ [6]. Данный комплекс позволяет проводить вычислительные эксперименты для различных задач популяционной динамики (в том числе и на основе нелинейных систем диффузии—адвекции—реакции), в условиях неоднородного ареала.

3. ДВЕ КОНКУРИРУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИИ ОДНОГО ВИДА

Рассмотрим две конкурирующие за единый ресурс популяции одного вида, и для определенности будем полагать, что $u(x, t) = u_1(x, t)$ и $v(x, t) = u_2(x, t)$:

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + u_1 [p(x) - u_1 - \beta_1 u_2], \quad \frac{\partial u_2}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + u_2 [p(x) - \beta_2 u_1 - u_2],$$

где β_1 и β_2 — нормированные коэффициенты межпопуляционной конкуренции [1, 37].

Вырожденная стационарная задача

$$u_1 [p(x) - u_1 - \beta_1 u_2] = 0, \quad u_2 [p(x) - \beta_2 u_1 - u_2] = 0$$

будет иметь четыре решения: тривиальное $\{0, 0\}$, два решения $\{p(x), 0\}$ и $\{0, p(x)\}$ соответствующие полной победе одного из конкурентов, и решение

$$u_1 = \frac{(1 - \beta_1)}{(1 - \beta_1 \beta_2)} p(x), \quad u_2 = \frac{(1 - \beta_2)}{(1 - \beta_1 \beta_2)} p(x). \quad (3.1)$$

Это решение соответствует ИСР (обе популяции пропорциональны неравномерно распределенному ресурсу [31, 40]) и устойчиво при выполнении условия $\beta_1 < 1$, $\beta_2 < 1$.

Считая, что условие (2.2) выполнено, будем искать асимптотическое приближение к решению (3.1) в виде рядов [3]: $u_1 = u_{10} + \varepsilon u_{11} + \varepsilon^2 u_{12} + \dots$, $u_2 = u_{20} + \varepsilon u_{21} + \varepsilon^2 u_{22} + \dots$

Ограничиваясь первыми двумя членами разложения, получим

$$u_1 = \frac{(1 - \beta_1)}{(1 - \beta_1 \beta_2)} p(x) + \frac{p''(x)}{p(x)} \frac{(d_1 - \beta_1 d_2)}{(1 - \beta_1 \beta_2)}, \quad u_2 = \frac{(1 - \beta_2)}{(1 - \beta_1 \beta_2)} p(x) + \frac{p''(x)}{p(x)} \frac{(d_2 - \beta_2 d_1)}{(1 - \beta_1 \beta_2)}, \quad (3.2)$$

где $p''(x)$ означает вторую производную функции ресурса по координате.

Видно, что полученное приближенное решение уже не удовлетворяет ИСР, однако в силу малости вторых членов в (3.2) его можно назвать ИСР-подобным [40]. Этот факт хорошо проиллюстрирован на рис. 1(а), где изображено сравнение плотностей конкурирующих популяций $u_1(x)$ и $u_2(x)$ (красный и синий цвет соответственно) с функцией обобщенного ресурса (черный цвет) для двух стационарных решений: без диффузии — сплошные линии, и при ее наличии — пунктир. Расчеты проводились численно с использованием программы SPECIES-25 для функции ресурса $p(x) = 2 + \frac{1}{2} \sin(2\pi x) + \frac{1}{2} \cos(4\pi x)$, удовлетворяющей условиям периодичности и обладающей двумя одинаковыми по высоте максимумами и двумя минимумами, один из которых значительно глубже другого.

В соответствии с интуитивными ожиданиями, наличие небольшой одинаковой ($\gamma = 1$) диффузии слегка «сглаживает» исходное решение, уменьшая максимумы распределений и повышая значения плотностей популяций в окрестности минимумов.

Дело обстоит иначе, если диффузия является разномасштабной: здесь интуитивные ожидания могут оказаться ошибочными. На рис. 1(б) приведено сравнение двух случаев разномасштабной диффузии ($\gamma = 0,5$ — тонкие кривые, $\gamma = 1,5$ — пунктир) с решением без диффузии (жирные кривые). Вторая популяция, хотя и сосуществует на одном ареале с первой, уступает ей по численности в конкурентной борьбе ($\beta_2 > \beta_1$). Введение малой разномасштабной диффузии (при которой u_1 подвижнее u_2 в два раза) приводит к тому, что эффект «сглаживания» проявляется лишь у первой популяции, в то время как вторая демонстрирует обратную тенденцию: увеличивается в местах максимумов и сокращается в области минимума (тонкая синяя кривая). Если же сделать более подвижной вторую популяцию, то на первый взгляд ситуация возвращается к привычному поведению (пунктирные линии). Однако это справедливо лишь в области минимума. В точках максимума первая популяция благодаря конкурентному преимуществу возрастает быстрее, чем убывает вследствие диффузии. Наиболее отчетливо это проявится при $\gamma > 2$, в этом случае пунктирная линия в максимумах станет выше сплошной толстой линии и еще сильнее приблизится к ней в минимумах.

Сравнение приближенного решения с численным для двух различных значений диффузии представлено на рис. 2. Видно, что чем меньше параметр ε , тем точнее асимптотическое решение (3.2), рис. 2(а). Для значений выше $\varepsilon = 0,002$ ошибка начинает стремительно нарастать в местах локальных экстремумов рис. 2(б) и это особенно заметно на распределении популяции с большей численностью (в данном случае u_1).

Рассмотрим теперь вопрос о том, могут ли диффузионные отклонения при умеренных значениях ε приблизить систему к границе неустойчивости. Исследуем устойчивость стационарного решения (3.1) относительно пространственно-неоднородных возмущений при наличии неоднородного ресурса $p(x) \neq \text{const}$. Для этого воспользуемся методом замороженных коэффициентов, строго обоснованных для сингулярно возмущенных параболических систем [4]. В силу малости коэффициентов диффузии ($\varepsilon \ll 1$) характерный пространственный масштаб наиболее опасных

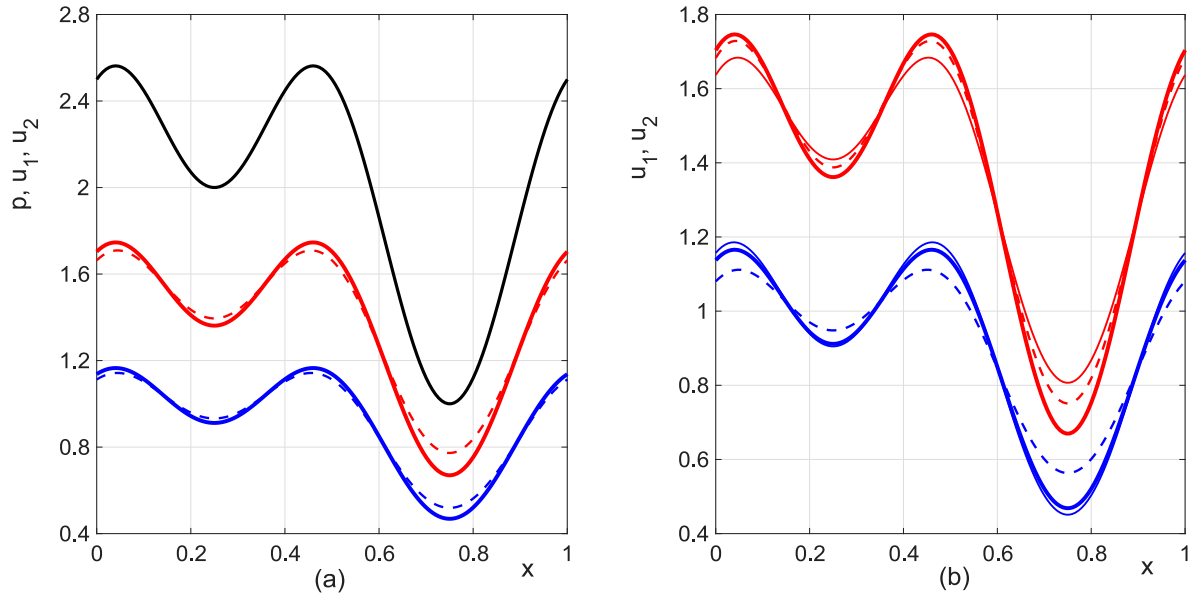


РИС. 1. Стационарные распределения популяций $u_1(x)$ — красная кривая, $u_2(x)$ — синяя кривая, и функции ресурса $p(x) = 2 + 0.5 \sin(2\pi x) + 0.5 \cos(4\pi x)$ — черная кривая, сплошные жирные линии — отсутствие диффузии ($\varepsilon = 0$, $\gamma = 1$, $\beta_1 = 0.7$, $\beta_2 = 0.8$).

(a) Сравнение с решением при диффузии $\varepsilon = 0.002$, $\gamma = 1$ (пунктирные кривые),

(b) Сравнение с двумя решениями при $\gamma = 0.5$ (тонкие линии) и $\gamma = 1.5$ (пунктир)

FIG. 1. Stationary population distributions $u_1(x)$ — red curve, $u_2(x)$ — blue curve, and resource functions $p(x) = 2 + 0.5 \sin(2\pi x) + 0.5 \cos(4\pi x)$ — black curve, solid bold lines — no diffusion ($\varepsilon = 0$, $\gamma = 1$, $\beta_1 = 0.7$, $\beta_2 = 0.8$).

(a) Comparison with the solution with diffusion $\varepsilon = 0.002$, $\gamma = 1$ (dashed curves),

(b) Comparison with two solutions with $\gamma = 0.5$ (thin lines) and $\gamma = 1.5$ (dashed line)

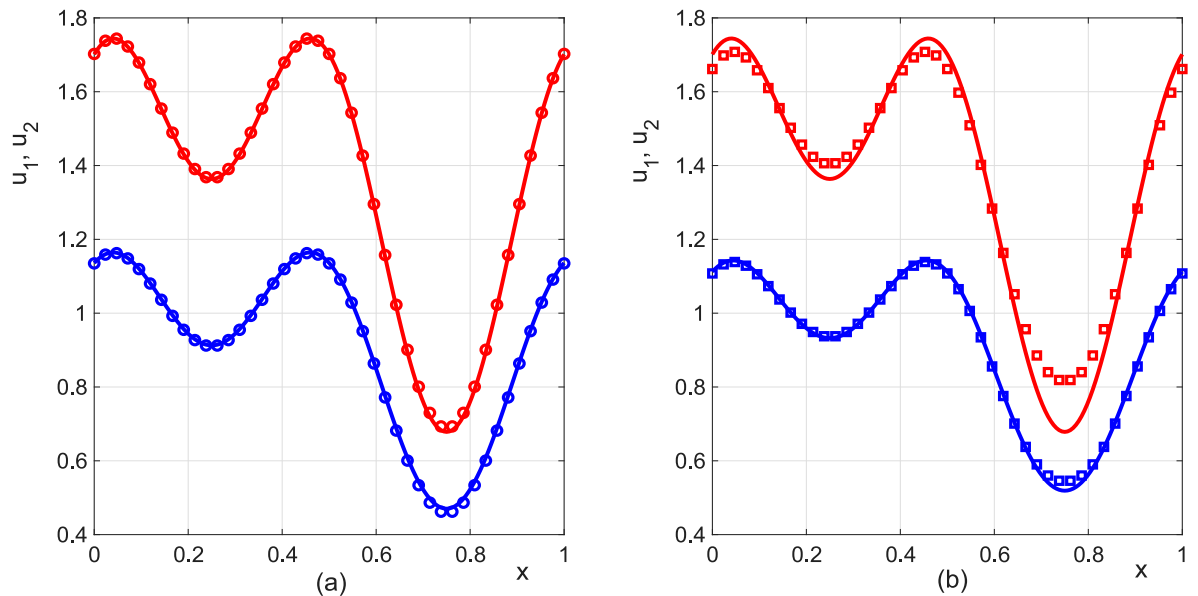


РИС. 2. Численное решение (сплошные жирные линии), $\gamma = 1$, $\beta_1 = 0.7$, $\beta_2 = 0.8$, в сравнении с асимптотическими приближениями (3.2) при

(a) диффузии $\varepsilon = 0.0001$ (кружочки),

(b) диффузии $\varepsilon = 0.002$ (квадратики)

FIG. 2. Numerical solution (solid bold lines), $\gamma = 1$, $\beta_1 = 0.7$, $\beta_2 = 0.8$, compared to asymptotic approximations (3.2) for

(a) diffusion $\varepsilon = 0.0001$ (circles),

(b) diffusion $\varepsilon = 0.002$ (squares)

возмущений имеет порядок $\sim \sqrt{\varepsilon}$, что много меньше масштаба изменения макроскопического профиля $p(x)$. Это позволяет исследовать устойчивость локально, зафиксировав ресурс $p(x) \approx p(x_0)$ в окрестности произвольной точки $x_0 \in [0, 1]$.

Подстановка локальной спектральной моды возмущения $\sim e^{ikx}$ приводит к анализу модифицированной матрицы Якоби в точке x_0 :

$$J_{\text{diff}}(x_0) = J(x_0) - \varepsilon k^2 \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -u_1(x_0) - \varepsilon k^2 & -\beta_1 u_1(x_0) \\ -\beta_2 u_2(x_0) & -u_2(x_0) - \gamma \varepsilon k^2 \end{pmatrix},$$

где элементы реакционной матрицы $J(x_0)$ зафиксированы в точке x_0 . Согласно критерию Рауса—Гурвица, локальная устойчивость гарантируется при $\text{Tr}(J_{\text{diff}}) < 0$ и $\det(J_{\text{diff}}) > 0$ для всех $k \geq 0$. След матрицы $\text{Tr}(J_{\text{diff}}) = -(u_1(x_0) + u_2(x_0)) - \varepsilon k^2(1 + \gamma)$ строго отрицателен во всей области определения.

Рассмотрим локальный детерминант как функцию волнового параметра $M = \varepsilon k^2 \geq 0$:

$$\det(J_{\text{diff}}(M; x_0)) = \gamma M^2 + (\gamma u_1(x_0) + u_2(x_0))M + u_1(x_0)u_2(x_0)(1 - \beta_1\beta_2). \quad (3.3)$$

График данной функции представляет собой параболу с ветвями, направленными вверх ($\gamma > 0$), локальная вершина которой $M_v(x_0) = -(\gamma u_1(x_0) + u_2(x_0))/(2\gamma)$ всегда строго отрицательна в силу положительности стационарных плотностей популяций $u_1, u_2 > 0$. Следовательно, на интервале $M \geq 0$ функция детерминанта является монотонно возрастающей, и ее глобальный минимум по M достигается в длинноволновом пределе $M = 0$. В пределе $M = 0$ задача сводится к исследованию бездиффузионной матрицы $J(x_0)$, которая является гурвицевой в каждой точке при выполнении условий $\beta_1 < 1$, $\beta_2 < 1$.

Таким образом, $\det(J_{\text{diff}}) > 0$ выполнено при всех $k \geq 0$ и в любой точке x_0 . Пространственная неоднородность ресурса $p(x)$ не индуцирует диффузионную неустойчивость (эффект Тьюринга невозможен ни при каком $\gamma > 0$), а условия локального сосуществования полностью сохраняют свою силу для описания устойчивости полной системы УДР.

4. СИСТЕМА ХИЩНИК—ЖЕРТВА

Пусть теперь два биологических вида взаимодействуют по принципу «хищник—жертва» [38]

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u \left[\mu_1 \left(1 - \frac{u}{p(x)} \right) - \lambda_1 \frac{v}{p(x)} \right], \quad \frac{\partial v}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + v \left[\mu_2 \frac{u}{p(x)} - \lambda_2 \right],$$

где $u(x)$ — популяция жертвы, а $v(x)$ — популяция хищника, μ_j и λ_j (где $j = 1, 2$) — положительные коэффициенты роста и убыли двух видов соответственно. Заметим, что функция роста жертвы, стоящая в круглых скобках в первом уравнении после μ_1 , соответствует логистическому закону роста [11, 25], где роль емкости среды играет обобщенная, неравномерная по ареалу функция ресурса жертвы $p(x)$ (см. [30]), требования к которой остаются прежними (см. раздел 3). В качестве функционального отклика хищника использована модернизированная функция Лотки—Вольтерры [39] обеспечивающая формирование ИСР.

Стационарная задача для вырожденной системы

$$u \left[\mu_1 \left(1 - \frac{u}{p(x)} \right) - \lambda_1 \frac{v}{p(x)} \right] = 0, \quad v \left[\mu_2 \frac{u}{p(x)} - \lambda_2 \right] = 0$$

будет иметь три решения [38]: тривиальное $\{u = 0, v = 0\}$, решение без хищника $\{u = p(x), v = 0\}$ и решение для двух сосуществующих видов

$$u = \frac{\lambda_2}{\mu_2} p(x), \quad v = \frac{\mu_1}{\lambda_1} \left(1 - \frac{\lambda_2}{\mu_2} \right) p(x), \quad (4.1)$$

которое удовлетворяет ИСР и будет сохранять устойчивость при выполнении условия

$$\lambda_2 < \mu_2. \quad (4.2)$$

Предполагая, как и прежде, что имеет место соотношение (2.2), построим асимптотическое приближение к (4.1) в виде рядов [3, 26]: $u = u_0 + \varepsilon u_1 + \varepsilon^2 u_2 + \dots$, $v = v_0 + \varepsilon v_1 + \varepsilon^2 v_2 + \dots$

В результате, ограничиваясь первыми двумя членами разложения, будем иметь

$$u = \frac{\lambda_2}{\mu_2} p(x) - \frac{d_2}{\mu_2} p''(x), \quad v = \frac{\mu_1}{\lambda_1} \left(1 - \frac{\lambda_2}{\mu_2} \right) p(x) + \frac{1}{\lambda_1} \left(d_1 + \frac{\mu_1}{\mu_2} d_2 \right) p''(x). \quad (4.3)$$

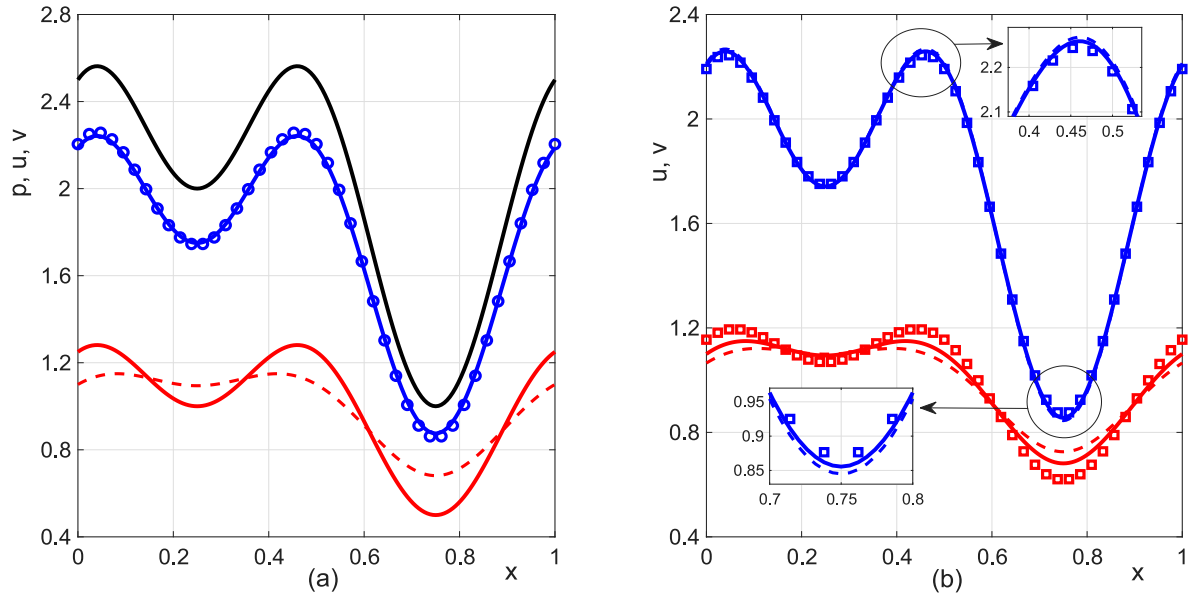


РИС. 3. Стационарные распределения популяции жертвы — синяя кривая, хищника — красная кривая, и ресурса $p(x) = 2 + 0.5 \sin(2\pi x) + 0.5 \cos(4\pi x)$ — черная кривая, сплошные линии — без диффузии ($\varepsilon = 0$, $\gamma = 1$, $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 1.75$).

(a) Сравнение с решением при диффузии $\varepsilon = 0.001$, $\gamma = 1$ (пунктир и кружочки);
 (b) Сравнение с двумя решениями при $\gamma = 0.5$ (квадратики) и $\gamma = 1.5$ (пунктир)

FIG. 3. Stationary population distributions of prey — blue curve, predator — red curve, and resource $p(x) = 2 + 0.5 \sin(2\pi x) + 0.5 \cos(4\pi x)$ — black curve, solid lines — without diffusion ($\varepsilon = 0$, $\gamma = 1$, $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 1.75$).

(a) Comparison with the solution with diffusion $\varepsilon = 0.001$, $\gamma = 1$ (dashed line and circles);
 (b) Comparison with two solutions with $\gamma = 0.5$ (squares) and $\gamma = 1.5$ (dashed line)

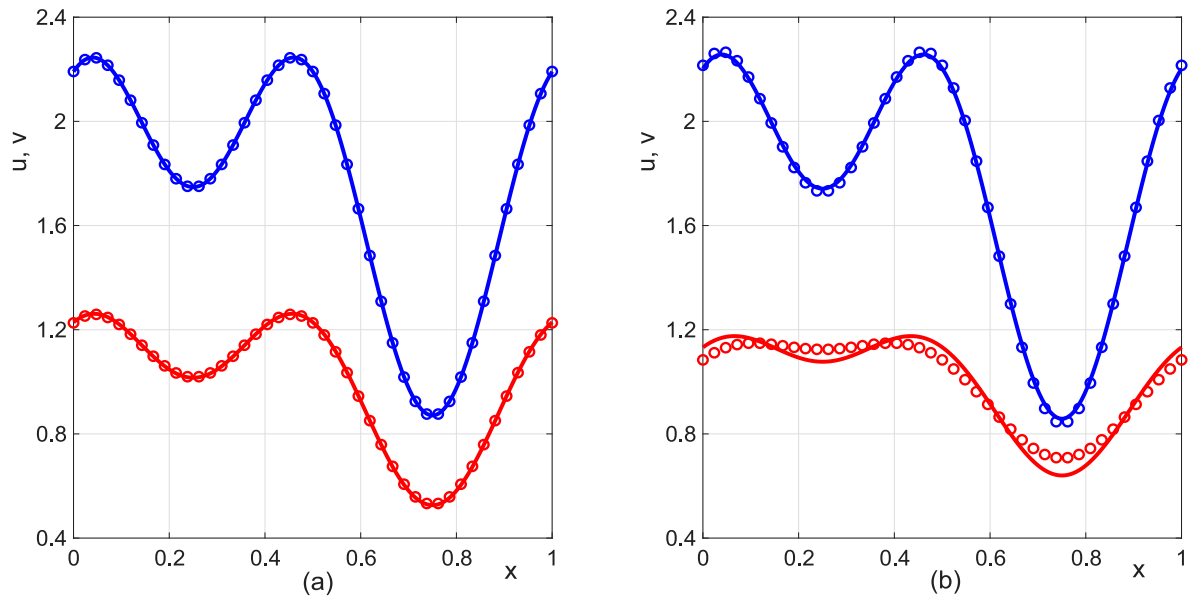


РИС. 4. Численный расчет (сплошные линии), $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 1.75$, $\gamma = 1$ в сравнении с асимптотическими приближениями (кружочки)

(a) диффузии $\varepsilon = 0.0001$, (b) диффузии $\varepsilon = 0.007$

FIG. 4. Numerical calculation (solid lines), $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 1.75$, $\gamma = 1$ in comparison with asymptotic approximations (circles)

(a) diffusion $\varepsilon = 0.0001$, (b) diffusion $\varepsilon = 0.007$

Отметим, что как следует из (4.2), для того, чтобы v_0 было больше нуля, необходимо выполнение неравенства $\lambda_2/\mu_2 < 1$.

Приближенное решение (4.3) уже не обладает ИСР, причем поправка, делающая его ИСР-подобным, в случае жертвы зависит только от d_2 (диффузии хищника), а в случае хищника — от обеих диффузий (d_1 и d_2). На рис. 3(а) приведено сравнение плотностей популяций $u(x)$ и $v(x)$ (синий и красный цвет соответственно) с функцией ресурса жертвы (черный цвет) для двух стационарных решений: без диффузии — сплошные линии, и при ее наличии — пунктир. Хорошо видно, что распределение хищника сильно «сглаживается», в то время как распределение жертвы практически не изменяется даже при разномасштабной диффузии (пришлось значительно увеличить параметр ε , чтобы это увидеть на графике), лишь немного увеличиваясь в максимуме и немного убывая в окрестности минимума.

Сравнение приближенного решения с численным для двух различных значений диффузии представлено на рис. 4. Асимптотическое решение (4.3) для жертвы остается достаточно «точным» даже при больших значениях ε , чего нельзя сказать об асимптотике для хищника, которая начинает отклоняться от точного решения при возрастании диффузии рис. 4(б). Ошибка становится существенной уже при $\varepsilon = 0,0008$.

Рассмотрим причину более быстрой потери точности асимптотического приближения у хищника. Исследуем величину относительного вклада (поправку) вторых членов в асимптотическом разложении для каждого вида:

$$\Delta u = \frac{u_2}{u_0} = -\frac{d_2}{\lambda_2} \frac{p''(x)}{p(x)}, \quad \Delta v = \frac{v_2}{v_0} = \frac{d_1 + \frac{\mu_1}{\mu_2} d_2}{\mu_1 \left(1 - \frac{\lambda_2}{\mu_2}\right)} \frac{p''(x)}{p(x)}. \quad (4.4)$$

Из выражения для Δv видно, что ключевым элементом является множитель $(1 - \lambda_2/\mu_2)$. Если λ_2 близко к μ_2 , этот множитель становится малым, кроме того, числитель содержит сумму d_1 и $(\mu_1/\mu_2)d_2$, что также увеличивает абсолютную величину поправки. Так, при выбранных параметрах модели ($\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 1,75$, $\gamma = 1$ и $\varepsilon = 0,0008$) относительная поправка для жертвы будет $\approx 0,00046 p''(x)/p(x)$, а для хищника $= 0,0048 p''(x)/p(x)$, что на порядок больше. Именно это мы и наблюдаем на рисунках: профиль жертвы визуально почти не меняется, а профиль хищника сильно «сглаживается». Следовательно, «узость» диапазона применимости асимптотического приближения для хищника вызвана не пороком модели, а конкретными значениями параметров, взятыми для иллюстрации. Если взять $\lambda_2 \ll \mu_2$, то точность асимптотики для хищника сохранялась бы вплоть до заметно больших ε .

Однако с биологической точки зрения уменьшение параметра λ_2 ведет к снижению смертности хищника и, следовательно, к росту его численности (в то время как популяция жертвы уменьшается). На рис. 5 изображено сравнение асимптотических приближений с численными решениями для двух разных значений $\lambda_2 = 1,7$ и $\lambda_2 = 1,4$ в одинаковом масштабе. Видно, что при меньшем λ_2 отклонение асимптотики от численного решения существенно меньше.

Рассмотрим устойчивость пространственно-неоднородного стационарного решения (4.1), существующего при условии положительных $\lambda_2 < \mu_2$. Как и в случае двух конкурирующих популяций, воспользуемся для анализа методом замороженных коэффициентов. Линеаризуя систему на решении (u, v) и замораживая коэффициенты, получаем локальную реакционную матрицу $\mathcal{J}(x_0) = p(x_0)M$, где постоянная матрица M имеет вид

$$M = \begin{pmatrix} -\mu_1 \alpha & -\lambda_1 \alpha \\ \mu_2 \beta & 0 \end{pmatrix}, \quad \alpha = \frac{\lambda_2}{\mu_2}, \quad \beta = \frac{\mu_1}{\lambda_1} (1 - \alpha).$$

При $\lambda_2 < \mu_2$ выполнено $\alpha > 0$, $\beta > 0$. След и определитель M :

$$\text{Tr } M = -\mu_1 \alpha < 0, \quad \det M = \lambda_1 \alpha \mu_2 \beta > 0,$$

что гарантирует локальную устойчивость бездиффузионной системы в каждой точке.

После подстановки пространственной моды $\sim e^{ikx}$ и учета диффузии возникает модифицированная матрица Якоби

$$J_{\text{diff}}(x_0) = p(x_0)M - \varepsilon k^2 \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

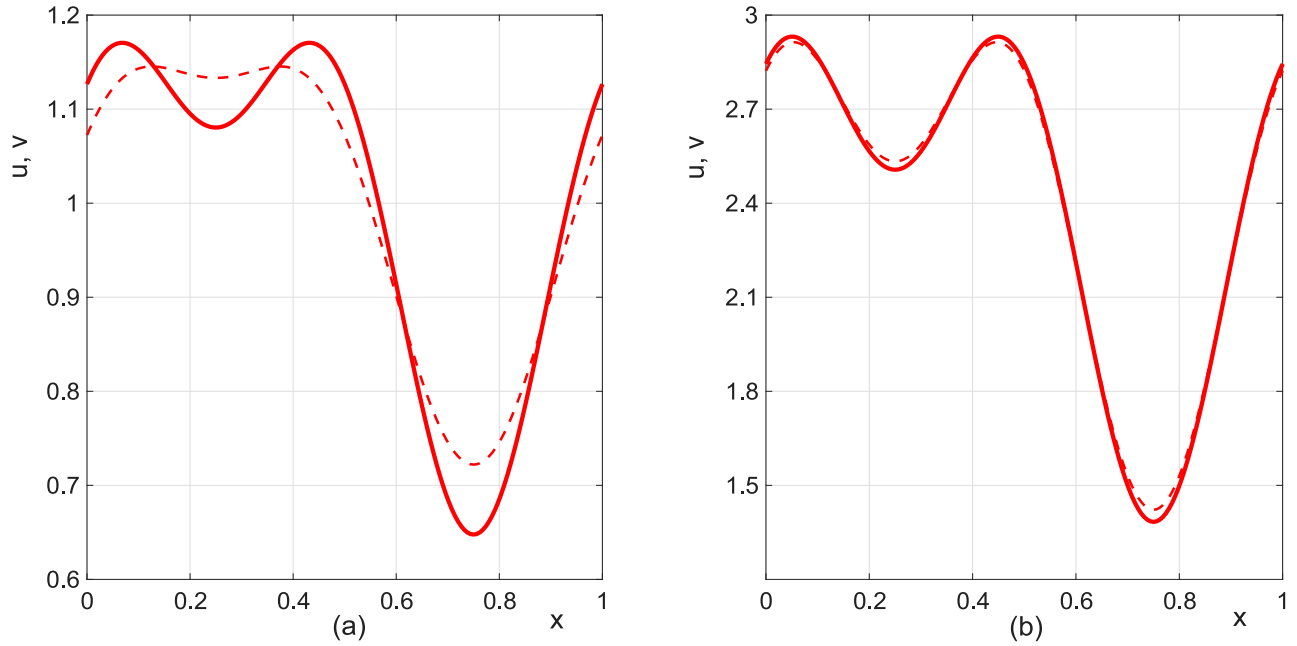


РИС. 5. Сравнение асимптотических приближений (пунктирные линии) с численным расчетом (сплошные) при $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\varepsilon = 0,00075$, $\gamma = 1$ для случаев: (a) $\lambda_2 = 1,75$ и (b) $\lambda_2 = 1,4$.

FIG. 5. Comparison of asymptotic approximations (dashed lines) with numerical calculation (solid lines) for $\mu_1 = 4$, $\mu_2 = 2$, $\lambda_1 = 1$, $\varepsilon = 0.00075$, $\gamma = 1$ for the cases: (a) $\lambda_2 = 1.75$ and (b) $\lambda_2 = 1.4$.

Ее след

$$\text{Tr } J_{\text{diff}} = -p(x_0)\mu_1\alpha - \varepsilon k^2(1 + \gamma) < 0$$

всегда отрицателен. Рассмотрим определитель как функцию $M = \varepsilon k^2 \geq 0$:

$$\det J_{\text{diff}}(M; x_0) = \gamma M^2 + \gamma p(x_0)\mu_1\alpha M + p^2(x_0) \det M.$$

Как и ранее, это парабола с ветвями вверх, вершина которой $M_v = -\frac{1}{2}p(x_0)\mu_1\alpha < 0$. Следовательно, на интервале $M \geq 0$ определитель монотонно возрастает, а его минимум достигается в длинноволновом пределе $M = 0$:

$$\det J_{\text{diff}}(0; x_0) = p^2(x_0) \det M > 0.$$

Таким образом, $\det J_{\text{diff}} > 0$ для всех $k \geq 0$ и любых x_0 . Диффузионная неустойчивость (эффект Тьюринга) невозможна ни при каком $\gamma > 0$, а условие $\lambda_2 < \mu_2$ является достаточным для устойчивости полной системы диффузии–реакции с неоднородным ресурсом.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В силу большой вычислительной сложности многие задачи для систем популяционной динамики, описываемые уравнениями диффузии–реакции (УДР), требуют значительных вычислительных затрат. Вместе с тем системы такого рода встречаются в природе достаточно часто, а сами УДР являются универсальной математической моделью для описания разнообразных процессов, где есть перенос вещества и его химическое (или биологическое) превращение. Одной из альтернатив прямому численному моделированию является использование приближенных асимптотических решений УДР.

В работе развит подход асимптотических приближений к стационарным решениям для двух классов систем диффузии–реакции: пары конкурирующих видов и системы «хищник–жертва», в которых реализуется идеальное свободное распределение (ИСП). Показано, что введение малой

и разномасштабной диффузии приводит к отклонению распределений от ИСР, причем характер поправок определяется как параметрами межвидового взаимодействия, так и отношением коэффициентов диффузии.

Полученные асимптотические формулы (3.2) и (4.3) содержат ключевое слагаемое, пропорциональное отношению $p''(x)/p(x)$. Данному отношению можно дать ясную геометрическую интерпретацию: оно характеризует локальную относительную кривизну профиля функции ресурса, являясь нормированной на значение самого ресурса мерой его выпуклости или вогнутости. В экологическом контексте эта величина велика в окрестности узких пиков и мала на пологих участках ареала. С физической точки зрения, появление $p''(x)$ в решении отражает фундаментальный баланс между диффузионным потоком и локальным воспроизводством: в точках, где профиль ресурса имеет положительную кривизну (впадины), диффузия «наполняет» популяцию, увеличивая ее плотность относительно пропорционального ресурсу распределения; напротив, в областях отрицательной кривизны (пики) диффузия «растаскивает» особей, уменьшая плотность.

Для того чтобы асимптотическое разложение сохраняло количественную точность, диффузионные поправки должны оставаться малыми по сравнению с главным членом $O(p(x))$. Это приводит к естественному условию

$$\varepsilon \cdot \max_{x \in [0,1]} \left| \frac{p''(x)}{p(x)} \right| \ll 1. \quad (5.1)$$

Если характерная величина $|p''/p|$ имеет порядок единицы, малость ε автоматически гарантирует выполнение (5.1). Однако для функций ресурса с резкими пиками, например, $p(x) \sim \exp(-x^2/\sigma^2)$ при $\sigma \ll 1$, значение $|p''/p|$ может достигать $O(\sigma^{-2})$, и для сохранения точности требуется дополнительное ограничение $\varepsilon \ll \sigma^2$.

В настоящей работе в качестве модельной использовалась гладкая периодическая функция ресурса

$$p(x) = 2 + \frac{1}{2} \sin(2\pi x) + \frac{1}{2} \cos(4\pi x).$$

Для нее вторая производная и искомое отношение принимают вид

$$p''(x) = -2\pi^2 (\sin(2\pi x) + 4 \cos(4\pi x)), \quad \frac{p''(x)}{p(x)} = \frac{-2\pi^2 (\sin(2\pi x) + 4 \cos(4\pi x))}{2 + 0,5 \sin(2\pi x) + 0,5 \cos(4\pi x)}.$$

Максимальное абсолютное значение этого отношения на отрезке $[0, 1]$ достигается в точках, где одновременно $\sin(2\pi x) = -1$ и $\cos(4\pi x) = -1$, и составляет

$$\max_{x \in [0,1]} \left| \frac{p''(x)}{p(x)} \right| = 10\pi^2 \approx 98,7.$$

При типичных значениях $\varepsilon = 0,001 \div 0,002$, использованных в расчетах, произведение $\varepsilon \max |p''/p|$ находится в диапазоне $0,099 \div 0,197$, что обеспечивает приемлемую точность асимптотики. Численные сравнения на рис. 2 полностью подтверждают этот вывод: для $\varepsilon \leq 0,002$ асимптотическое приближение хорошо согласуется с численным решением; заметные расхождения возникают лишь при $\varepsilon \geq 0,005$, когда указанное произведение приближается к 0,49.

Таким образом, условие (5.1) позволяет провести простую априорную оценку пригодности асимптотики для любого конкретного профиля ресурса, не прибегая к полномасштабному численному счету. Предложенный в работе подход и полученные аналитические формулы могут быть распространены на более сложные многомерные модели популяционной динамики с пространственно-неоднородными параметрами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.—Ижевск: Инст. комп. иссл., 2003.
2. Будянский А. В., Цибулин В. Г. Моделирование динамики популяций на неоднородном ареале: инвазия и мультистабильность // Биофизика. — 2022. — 67, № 1. — С. 174–182. — DOI: [10.31857/S0006302922010197](https://doi.org/10.31857/S0006302922010197).
3. Васильева А. Б., Бутузов В. Ф. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений. — М.: Высш. шк., 1990.

4. Генри Д. Геометрическая теория полулинейных параболических уравнений. — М.: Мир, 1985.
5. Зайцева М. Ф., Магницкий Н. А. Пространственно-временной хаос в одной системе уравнений типа реакция—диффузия // Дифф. уравн. — 2017. — 53, № 11. — С. 1550–1554. — DOI: [10.1134/S0374064117110152](https://doi.org/10.1134/S0374064117110152).
6. Зеленчук П. А., Нгуен Х. Б., Цибулин В. Г. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2025680157, Российская Федерация. Программа SPECIES-25 для анализа систем популяционной динамики: заявл. 27.06.2025; опубл. 04.08.2025. — заявитель федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Южный федеральный университет», 2025.
7. Косов А. А., Семенов Э. И., Турских В. В. О многомерных точных решениях одной нелинейной системы реакции—диффузии // Вестн. Удмурт. унив. Мат. Мех. Комп. науки. — 2023. — 33, № 2. — С. 225–239. — DOI: [10.35634/vm230203](https://doi.org/10.35634/vm230203).
8. Лебедев Е. Б., Левенец И. Р. Фауна и распространение брюхоногих и двустворчатых моллюсков (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) на литорали Дальневосточного морского биосферного заповедника (залив Петра Великого, Японское море) // Юг России: экол., разв. — 2019. — 14, № 1. — С. 26–41. — DOI: [10.18470/1992-1098-2019-1-26-41](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2019-1-26-41).
9. Марчук Г. И. Избранные труды. Т. 4. Математическое моделирование в иммунологии и медицине. — М.: РАН, 2018.
10. Полтапуха О. П. К фауне усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) прибрежных вод Южного Вьетнама // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. — 2013. — 118, № 1. — С. 21–32.
11. Ризниченко Г. Ю. Математическое моделирование биологических процессов. Модели в биофизике и экологии: учебное пособие для бакалавриата и магистратуры. — М.: Юрайт, 2019.
12. Самарский А. А., Галактионов В. А., Курдюмов С. П., Михайлов А. П. Нестационарные структуры и диффузионный хаос. — М.: Наука, 1992.
13. Arrarás A., Gaspar F. J., Jimenez-Ciga I., Portero L. Space-time parallel solvers for reaction-diffusion problems forming Turing patterns // Appl. Numer. Math. — 2025. — 218. — С. 91–108. — DOI: [10.1016/j.apnum.2025.07.012](https://doi.org/10.1016/j.apnum.2025.07.012).
14. Bánsági T., Vanag V. K., Epstein I. R. Tomography of reaction-diffusion microemulsions reveals three-dimensional Turing patterns // Science. — 2011. — 331. — С. 1309–1312. — DOI: [10.1126/science.1200815](https://doi.org/10.1126/science.1200815).
15. Bjørnstad O. N., Ims R. A., Lambin X. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony // Trends Ecol. Evol. — 1999. — 14, № 11. — С. 427–432. — DOI: [10.1016/S0169-5347\(99\)01677-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01677-8).
16. Cantrell R. S., Cosner C. Spatial ecology via reaction-diffusion equations. — Chichester: John Wiley & Sons, 2003. — DOI: [10.1002/0470871296](https://doi.org/10.1002/0470871296).
17. Cantrell R. S., Cosner C. Ideal free dispersal in a predator-prey system // Numer. Algebra Control Optim. — 2026. — 16, № 2. — С. 198–217. — DOI: [10.3934/naco.2025018](https://doi.org/10.3934/naco.2025018).
18. Cantrell R. S., Cosner C., DeAngelis D. L., Padron V. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // J. Biol. Dynam. — 2007. — 1, № 3. — С. 249–271. — DOI: [10.1080/17513750701450227](https://doi.org/10.1080/17513750701450227).
19. Ha T. D., Tsybulin V. G., Zelenchuk P. A. How to model the local interaction in the predator-prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment? // Ecol. Complex. — 2022. — 53. — 101026. — DOI: [10.1016/j.ecocom.2022.101026](https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2022.101026).
20. Keeling M. J., Rohani P. Modeling infectious diseases in humans and animals. — Princeton: Princeton Univ. Press, 2008. — DOI: [10.1515/9781400841035](https://doi.org/10.1515/9781400841035).
21. Keener J. P., Sneyd J. Mathematical physiology. — New York: Springer, 1998. — DOI: [10.1007/b98841](https://doi.org/10.1007/b98841).
22. Krivan V. The ideal free distribution in temporally varying environments // J. Theor. Biol. — 2026. — 629. — 112490. — DOI: [10.1016/j.jtbi.2026.112490](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2026.112490).
23. Lacalli T. C. Patterning, from confers to consciousness: Turing's theory and order from fluctuations // Front. Cell Develop. Biol. — 2022. — 10. — 871950. — DOI: [10.3389/fcell.2022.871950](https://doi.org/10.3389/fcell.2022.871950).
24. Lin J., Andreasen V., Casagrandi R., Levin S. A. Traveling waves in a model of influenza A drift // J. Theor. Biol. — 2003. — 222, № 4. — С. 437–445. — DOI: [10.1016/S0022-5193\(03\)00056-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00056-0).
25. Murray J. D. Mathematical biology II: Spatial models and biomedical applications. — New York: Springer, 2003. — DOI: [10.1007/b98869](https://doi.org/10.1007/b98869).
26. Nayfeh A. H. Perturbation methods. — New York: John Wiley & Sons., 2000. — DOI: [10.1002/9783527617609](https://doi.org/10.1002/9783527617609).
27. Ouchdiri M. A., Benjelloun S., Saoud A., Otero-Muras I. Turing patterns in a morphogenetic model with single regulatory function // Math. Biosci. — 2025. — 389. — 109536. — DOI: [10.1016/j.mbs.2025.109536](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2025.109536).
28. Revina S. V. Diffusion instability domains for systems of parabolic equations // Sib. Math. J. — 2024. — 65, № 2. — С. 487–494. — DOI: [10.1134/S0037446624020216](https://doi.org/10.1134/S0037446624020216).

29. *Shigesada N., Kawasaki K.* Biological invasions: Theory and practice. — Oxford: Oxford Univ. Press, 1977.
30. *Tsybulin V. G., Ha T. D., Zelenchuk P. A.* Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species // *Izv. VUZ. Appl. Nonlin. Dynam.* — 2021. — 29, № 5. — С. 751–764. — DOI: [10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764).
31. *Tsybulin V., Zelenchuk P.* Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment // *Mathematics.* — 2024. — 12, № 2. — С. 275. — DOI: [10.3390/math12020275](https://doi.org/10.3390/math12020275).
32. *Turing A. M.* The chemical basis of morphogenesis // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* — 1952. — 237. — С. 37–72. — DOI: [10.1098/rstb.1952.0012](https://doi.org/10.1098/rstb.1952.0012).
33. *Tyutyunov Yu. V., Govorukhin V. N., Tsybulin V. G.* Modeling study of factors determining efficacy of biological control of adventive weeds // *Mathematics.* — 2024. — 12, № 1. — 160. — DOI: [10.3390/math12010160](https://doi.org/10.3390/math12010160).
34. *Volpert V.* Elliptic partial differential equations. Vol. 2: Reaction–diffusion equations. — Basel: Birkhäuser, 2014. — DOI: [10.1007/978-3-0348-0813-2](https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0813-2).
35. *Volpert V., Petrovskii S.* Reaction–diffusion waves in biology: new trends, recent developments // *Phys. Life Rev.* — 2025. — 52. — С. 1–20. — DOI: [10.1016/j.plrev.2024.11.007](https://doi.org/10.1016/j.plrev.2024.11.007).
36. *Zelenchuk P. A.* A Predator–prey system with ideal free distribution in a two-dimensional ring habitat // *Math. Biol. Bioinform.* — 2025. — 20, № 1. — С. 83–99. — DOI: [10.17537/2025.20.83](https://doi.org/10.17537/2025.20.83).
37. *Zelenchuk P.* Mathematical model of evolutionary stable strategy for population under conditions of competition in a heterogeneous habitat // *Russ. J. Biomech.* — 2025. — 29, № 2. — С. 27–38. — DOI: [10.15593/rjbiomech/2025.2.03](https://doi.org/10.15593/rjbiomech/2025.2.03).
38. *Zelenchuk P. A.* Ideal free distribution in the predator–prey model with the Allee effect // *Russ. J. Biomech.* — 2026. — 30, № 1. — С. 144–150. — DOI: [10.15593/RJBiomech/2026.1.14](https://doi.org/10.15593/RJBiomech/2026.1.14).
39. *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* The ideal free distribution in a predator–prey model with multifactor taxis // *Biophys.* — 2021. — 66, № 3. — С. 464–471. — DOI: [10.1134/S0006350921030246](https://doi.org/10.1134/S0006350921030246).
40. *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system // *J. Math. Sci. (N. Y.).* — 2024. — 285, № 3. — С. 328–338. — DOI: [10.1007/s10958-024-07445-x](https://doi.org/10.1007/s10958-024-07445-x).
41. *Zelenchuk P. A., Tsybulin V. G.* Modelling of evolutionary strategies of interacting populations in a heterogeneous habitat // *J. Math. Sci. (N. Y.).* — 2026. — 299, № 2. — С. 137–148. — DOI: [10.1007/s10958-026-08410-6](https://doi.org/10.1007/s10958-026-08410-6).

П. А. Зеленчук

Научно-технологический университет «Сириус», Федеральная территория «Сириус», Россия

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: zelenchuk@sfedu.ru, ПИНЦ SPIN-код: 4836-9453, ПИНЦ AuthorID: [1092911](https://orcid.org/1092911), ResearcherID: [HKF-7189-2023](https://orcid.org/HKF-7189-2023), Scopus: [57233847500](https://orcid.org/57233847500), ORCID: [0000-0001-6598-8521](https://orcid.org/0000-0001-6598-8521)

DOI: [10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296](https://doi.org/10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296)
 EDN: [BACWVC](#)

UDC 517.956.4:517.928
Research article

Asymptotics of stationary distributions in diffusion–reaction systems for two interacting biological species

P. A. Zelenchuk

Sirius University of Science and Technology, Sirius Federal Territory, Russia
Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

Abstract. Asymptotic approximations to stationary solutions are constructed for two classes of diffusion–reaction systems describing the interactions of biological species (competition and predator–prey) in a heterogeneous habitat. The initial models are supplemented with periodicity conditions on a one-dimensional area; the diffusion coefficients are assumed to be small and, generally speaking, multi-scale. Under the assumption that the degenerate system admits a solution in the form of an ideal free distribution (IFD), methods of singular perturbation theory are used to obtain explicit analytical formulas for the leading terms of the asymptotics. It is established that diffusion corrections to the IFD are proportional to the local curvature of the resource profile $p''(x)/p(x)$ and are determined by both the parameters of interspecies interaction and the ratio of the diffusion coefficients. For a predator–prey system, it is shown that resource heterogeneity significantly influences the predator distribution, while the prey distribution remains close to the IFD even at relatively high diffusion values. A quantitative criterion for the applicability of the asymptotic model is formulated, allowing for an a priori assessment of its accuracy for an arbitrary resource profile. The reliability of the analytical results is confirmed by numerical calculations.

Keywords: asymptotics of the solution, stationary distribution, diffusion–reaction equations, competition, predator–prey, ideal free distribution.

Conflict-of-interest. The author declares no conflict of interest.

Acknowledgments and funding. The author expresses his gratitude to all participants of the N. D. Kopachevsky Crimean Autumn Mathematical School-Symposium (KROMSH-2025) for their interest in this work, as well as to Galina Alekseevna Kurina for helpful comments. The author is grateful to an anonymous reviewer, whose detailed comments facilitated a thorough revision of the material and a more precise focus of the work. This research was conducted at the Sirius University of Science and Technology with financial support from the Russian Science Foundation, grant No. 25-21-00419.

For citation: P. A. Zelenchuk, “Asymptotics of stationary distributions in diffusion–reaction systems for two interacting biological species,” *Contemporary Mathematics. Fundamental Directions*, 2026, Vol. **72**, No. 2, 282–296. DOI: [10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296](https://doi.org/10.22363/2413-3639-2026-72-2-282-296) EDN: [BACWVC](#)

REFERENCES

1. A. D. Bazykin, *Nelineynaya Dinamika Vzaimodeystviyushchikh Populyatsiy* [Nonlinear Dynamics of Interacting Populations], Inst. Komp. Issl., Moscow–Izhevsk, 2003 (in Russian).
2. A. V. Budyanskii and V. G. Tsibulin, “Modelirovanie dinamiki populyatsiy na neodnorodnom areale: invaziya i mul'tistabil'nost'” [Modeling population dynamics in a heterogeneous habitat: invasion and multistability], *Biofizika* [Biophysics], 2022, **67**, No. 1, 174–182 (in Russian), DOI: [10.31857/S0006302922010197](https://doi.org/10.31857/S0006302922010197).
3. A. B. Vasil'eva and V. F. Butuzov, *Asimptoticheskie Metody v Teorii Singulyarnykh Vozmushcheniy* [Asymptotic Methods in Singular Perturbation Theory], Vyssh. Shk., Moscow, 1990 (in Russian).



4. D. Henry, *Geometricheskaya Teoriya Polulineynykh Parabolicheskikh Uravneniy* [Geometric Theory of Semilinear Parabolic Equations], Mir, Moscow, 1985 (Russian translation).
5. M. F. Zaytseva and N. A. Magnitskii, “Prostranstvenno-vremennoy khaos v odnoy sisteme uravneniy tipa reaktsiya–diffuziya” [Spatio-temporal chaos in a system of reaction–diffusion equations], *Diff. Uravn.* [Differ. Equ.], 2017, **53**, No. 11, 1550–1554 (in Russian), DOI: [10.1134/S0374064117110152](https://doi.org/10.1134/S0374064117110152).
6. P. A. Zelenchuk, Kh. B. Nguen, and V. G. Tsibulin, *Certificate of State Registration of Computer Software No. 2025680157*, Russian Federation, “SPECIES-25 program for the analysis of population dynamics systems,” appl. Jun. 27, 2025; publ. Aug. 04, 2025. Applicant: Fed. State Autonomous Edu. Inst. of Higher Edu. Southern Fed. Univ., 2025.
7. A. A. Kosov, E. I. Semenov, and V. V. Tirsikh, “O mnogomernykh tochnykh resheniyakh odnoy nelineynoy sistemy reaktsii–diffuzii” [On multidimensional exact solutions of a nonlinear reaction–diffusion system], *Vestn. Udmurt. Univ. Mat. Mekh. Komp. Nauki* [Bull. Udmurt. Univ. Math. Mech. Comp. Sci.], 2023, **33**, No. 2, 225–239 (in Russian), DOI: [10.35634/vm230203](https://doi.org/10.35634/vm230203).
8. E. B. Lebedev and I. R. Levenets, “Fauna i rasprostranenie bryukhonogikh i dvustvorchatykh mollyuskov (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) na litorali Dal’nevostochnogo morskogo biosfernogo zapovednika (zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more)” [Fauna and distribution of gastropods and bivalves (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) in the littoral zone of the Far Eastern Marine Biosphere Reserve (Peter the Great Bay, Sea of Japan)], *Yug Rossii: Ekol., Razv.* [Russ. South. Ecol. Develop.], 2019, **14**, No. 1, 26–41 (in Russian), DOI: [10.18470/1992-1098-2019-1-26-41](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2019-1-26-41).
9. G. I. Marchuk, *Izbrannyye Trudy. T. 4. Matematicheskoe Modelirovanie v Immunologii i Meditsine* [Selected Works. Vol. 4. Mathematical Modeling in Immunology and Medicine], Russ. Acad. Sci., Moscow, 2018 (in Russian).
10. O. P. Poltarukha, “K faune usonogikh rakov (Cirripedia, Thoracica) pribrezhnykh vod Yuzhnogo V’etnama” [On the fauna of barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the coastal waters of South Vietnam], *Byull. Mosk. Ob-va Ispyt. Prirody. Otd. Biol.* [Bull. Moscow Soc. Naturalists Dep. Biol.], 2013, **118**, No. 1, 21–32 (in Russian).
11. G. Yu. Riznichenko, *Matematicheskoe Modelirovanie Biologicheskikh Protsessov. Modeli v Biofizike i Ekologii: Uchebnoe Posobie dlya Bakalavriata i Magistratury* [Mathematical Modeling of Biological Processes. Models in Biophysics and Ecology: A Textbook for Undergraduate and Graduate Students], Yurayt, Moscow, 2019 (in Russian).
12. A. A. Samarskii, V. A. Galaktionov, S. P. Kurdyumov, and A. P. Mikhaylov, *Nestatsionarnyye Struktury i Diffuzionnyy Khaos* [Nonstationary Structures and Diffusion Chaos], Nauka, Moscow, 1992 (in Russian).
13. A. Arrarás, F. J. Gaspar, I. Jimenez-Ciga, and L. Portero, “Space-time parallel solvers for reaction-diffusion problems forming Turing patterns,” *Appl. Numer. Math.*, 2025, **218**, 91–108, DOI: [10.1016/j.apnum.2025.07.012](https://doi.org/10.1016/j.apnum.2025.07.012).
14. T. Bánsági, V. K. Vanag, and I. R. Epstein, “Tomography of reaction–diffusion microemulsions reveals three-dimensional Turing patterns,” *Science*, 2011, **331**, 1309–1312, DOI: [10.1126/science.1200815](https://doi.org/10.1126/science.1200815).
15. O. N. Bjørnstad, R. A. Ims, X. Lambin, “Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony,” *Trends Ecol. Evol.*, 1999, **14**, No. 11, 427–432, DOI: [10.1016/S0169-5347\(99\)01677-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01677-8).
16. R. S. Cantrell and C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction–Diffusion Equations*, John Wiley & Sons, Chichester, 2003, DOI: [10.1002/0470871296](https://doi.org/10.1002/0470871296).
17. R. S. Cantrell and C. Cosner, “Ideal free dispersal in a predator–prey system,” *Numer. Algebra Control Optim.*, 2026, **16**, No. 2, 198–217, DOI: [10.3934/naco.2025018](https://doi.org/10.3934/naco.2025018).
18. R. S. Cantrell, C. Cosner, D. L. DeAngelis, and V. Padron, “The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy,” *J. Biol. Dynam.*, 2007, **1**, No. 3, 249–271, DOI: [10.1080/17513750701450227](https://doi.org/10.1080/17513750701450227).
19. T. D. Ha, V. G. Tsybulin, and P. A. Zelenchuk, “How to model the local interaction in the predator–prey system at slow diffusion in a heterogeneous environment?,” *Ecol. Complex.*, 2022, **53**, 101026, DOI: [10.1016/j.ecocom.2022.101026](https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2022.101026).
20. M. J. Keeling and P. Rohani, *Modeling Infectious Diseases in Humans and Animals*, Princeton Univ. Press, Princeton, 2008, DOI: [10.1515/9781400841035](https://doi.org/10.1515/9781400841035).
21. J. P. Keener and J. Sneyd, *Mathematical physiology*, Springer, New York, 1998, DOI: [10.1007/b98841](https://doi.org/10.1007/b98841).
22. V. Křivan, “The ideal free distribution in temporally varying environments,” *J. Theor. Biol.*, 2026, **629**, 112490, DOI: [10.1016/j.jtbi.2026.112490](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2026.112490).
23. T. C. Lacalli, “Patterning, from conifers to consciousness: Turing’s theory and order from fluctuations,” *Front. Cell Develop. Biol.*, 2022, **10**, 871950, DOI: [10.3389/fcell.2022.871950](https://doi.org/10.3389/fcell.2022.871950).
24. J. Lin, V. Andreassen, R. Casagrandi, and S. A. Levin, “Traveling waves in a model of influenza A drift,” *J. Theor. Biol.*, 2003, **222**, No. 4, 437–445, DOI: [10.1016/S0022-5193\(03\)00056-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00056-0).

25. J. D. Murray, *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, New York, 2003, DOI: [10.1007/b98869](https://doi.org/10.1007/b98869).
26. A. H. Nayfeh, *Perturbation Methods*, John Wiley & Sons., New York, 2000, DOI: [10.1002/9783527617609](https://doi.org/10.1002/9783527617609).
27. M. Ouchdiri, A., S. Benjelloun, A. Saoud, I. Otero-Muras, “Turing patterns in a morphogenetic model with single regulatory function,” *Math. Biosci.*, 2025, **389**, 109536, DOI: [10.1016/j.mbs.2025.109536](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2025.109536).
28. S. V. Revina, “Diffusion instability domains for systems of parabolic equations,” *Sib. Math. J.*, 2024, **65**, No. 2, 487–494, DOI: [10.1134/S0037446624020216](https://doi.org/10.1134/S0037446624020216).
29. N. Shigesada and K. Kawasaki, *Biological invasions: Theory and practice*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1977.
30. V. G. Tsybulin, T. D. Ha, and P. A. Zelenchuk, “Nonlinear dynamics of the predator–prey system in a heterogeneous habitat and scenarios of local interaction of species,” *Izv. VUZ. Appl. Nonlin. Dynam.*, 2021, **29**, No. 5, 751–764, DOI: [10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2021-29-5-751-764).
31. V. Tsybulin and P. Zelenchuk, “Predator–prey dynamics and ideal free distribution in a heterogeneous environment,” *Mathematics*, 2024, **12**, No. 2, 275, DOI: [10.3390/math12020275](https://doi.org/10.3390/math12020275).
32. A. M. Turing, “The chemical basis of morphogenesis,” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, 1952, **237**, 37–72, DOI: [10.1098/rstb.1952.0012](https://doi.org/10.1098/rstb.1952.0012).
33. Yu. V. Tyutyunov, V. N. Govorukhin, and V. G. Tsybulin, “Modeling study of factors determining efficacy of biological control of adventive weeds,” *Mathematics*, 2024, **12**, No. 1, 160, DOI: [10.3390/math12010160](https://doi.org/10.3390/math12010160).
34. V. Volpert, *Elliptic Partial Differential Equations. Vol. 2: Reaction–Diffusion Equations*, Birkhäuser, Basel, 2014, DOI: [10.1007/978-3-0348-0813-2](https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0813-2).
35. V. Volpert and S. Petrovskii, “Reaction–diffusion waves in biology: new trends, recent developments,” *Phys. Life Rev.*, 2025, **52**, 1–20, DOI: [10.1016/j.plprev.2024.11.007](https://doi.org/10.1016/j.plprev.2024.11.007).
36. P. A. Zelenchuk, “A Predator–prey system with ideal free distribution in a two-dimensional ring habitat,” *Math. Biol. Bioinform.*, 2025, **20**, No. 1, 83–99, DOI: [10.17537/2025.20.83](https://doi.org/10.17537/2025.20.83).
37. P. Zelenchuk, “Mathematical model of evolutionary stable strategy for population under conditions of competition in a heterogeneous habitat,” *Russ. J. Biomech.*, 2025, **29**, No. 2, 27–38, DOI: [10.15593/rjbiomech/2025.2.03](https://doi.org/10.15593/rjbiomech/2025.2.03).
38. P. A. Zelenchuk, “Ideal free distribution in the predator–prey model with the Allee effect,” *Russ. J. Biomech.*, 2026, **30**, No. 1, 144–150, DOI: [10.15593/RJBiomech/2026.1.14](https://doi.org/10.15593/RJBiomech/2026.1.14).
39. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “The ideal free distribution in a predator–prey model with multifactor taxis,” *Biophys.*, 2021, **66**, No. 3, 464–471, DOI: [10.1134/S0006350921030246](https://doi.org/10.1134/S0006350921030246).
40. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Mathematical model of ideal free distribution in the predator–prey system,” *J. Math. Sci. (N. Y.)*, 2024, **285**, No. 3, 328–338, DOI: [10.1007/s10958-024-07445-x](https://doi.org/10.1007/s10958-024-07445-x).
41. P. A. Zelenchuk and V. G. Tsybulin, “Modelling of evolutionary strategies of interacting populations in a heterogeneous habitat,” *J. Math. Sci. (N. Y.)*, 2026, **299**, No. 2, 137–148, DOI: [10.1007/s10958-026-08410-6](https://doi.org/10.1007/s10958-026-08410-6).

P. A. Zelenchuk

Sirius University of Science and Technology, Sirius Federal Territory, Russia

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

E-mail: zelenchuk@sfedu.ru, eLIBRARY SPIN-code: 4836-9453, eLIBRARY AuthorID: [1092911](https://elibrary.ru/1092911),
ResearcherID: [HKF-7189-2023](https://orcid.org/0000-0001-6598-8521), Scopus: [57233847500](https://orcid.org/57233847500), ORCID: [0000-0001-6598-8521](https://orcid.org/0000-0001-6598-8521)