

Моделі росту чисельності ізолюваних популяцій

Популяція – це довільна група організмів одного виду, що займає певний простір, функціонує як частина біологічної спільноти, може розмножуватися й розвиватися за певних умов навколишнього середовища.

Популяції характерна низка ознак (носієм ознак є група загалом, а не окрема особина в цій групі): густина (кількість, щільність, біомаса), народжуваність, смертність, вікова структура тощо. Всі популяції дуже мінливі. Екологів найбільше цікавить характер зміни чисельності. Чисельність популяції в часі може змінюватися по-різному: зростати, спадати, здійснювати коливання. Розглянемо основні моделі росту популяцій.

7.1. Модель Мальтуса

Нехай маємо деякий біологічний вид, для якого існує необмежений запас використовуваних ресурсів. Позначимо чисельність популяції в момент часу t через $N(t)$, тоді швидкість її зміни може бути подана як

$$\dot{N} = \text{народжуваність} - \text{смертність} + \text{міграція}.$$

У простішому випадку розглядається відсутність міграції та припускається, що народжуваність і смертність відбувається пропорційно загальній чисельності, тоді

$$\dot{N} = bN - dN \quad \text{або} \quad \dot{N} = aN, \quad a = b - d, \quad (7.1.1)$$

де b – коефіцієнт народжуваності, d – коефіцієнт смертності, a – коефіцієнт швидкості розмноження популяції.

Модель (7.1.1) уперше була запропонована в 1798 р. англійським економістом Томасом Мальтусом (Malthus, 1766–1834).

Розв'язком рівняння (7.1.1) при $a = \text{const}$ є експоненціальна функція

$$N(t) = N_0 e^{a(t-t_0)},$$

де $N_0 = N(t_0)$ – чисельність популяції в початковий момент часу $t = t_0$.

Якщо $a > 0$, то популяція росте з експоненціальним ростом ($N(t) \rightarrow \infty$ при $t \rightarrow \infty$); якщо $a < 0$, то популяція вимирає ($N(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$). Величину a ще називають біологічним потенціалом популяції або мальтузіанським параметром популяції.

Експоненціальний характер зростання чисельності популяції часто проявляється за природних умов у короткочасні періоди, коли є достатньо їжі, немає скупченості, відсутні хижаки-вороги. Учені підраховували, що за сприятливих неконтрольованих умов потомство однієї пари мух через кілька років важило би більше за земну кулю.

Крім цього, експоненціальний характер зміни деякої величини спостерігається для багатьох відомих процесів і явищ природи, таких як поглинання світла, мономолекулярні хімічні реакції, радіоактивний розпад речовини, остигання чи нагрів тіла, зростання складних відсотків тощо. Модель Мальтуса використовували також до опису розвитку науки в період приблизно з 1700 р. до 1950 р., що засвідчує кількість опублікованих статей.

Помилка Мальтуса полягає в тому, що він це рівняння, яке справедливе для певного класу популяцій, вважав універсальним законом не тільки для всієї природи, але й для суспільства людей. Інтерпретуючи розв'язки рівняння (7.1.1), Мальтус стверджував, що в суспільстві людей має місце закон безмежного розмноження населення і цей ріст відбувається в геометричній прогресії, а засоби існування збільшуються лише в арифметичній прогресії. Звідси Мальтус прогнозував різні катастрофи для неконтрольованого росту народонаселення. Але абсолютизуючи лише біологічні фактори у відтворенні населення, Мальтус не оцінив належно адекватності моделі до реальності. Наприклад, якщо припустити, що ріст народонаселення мав завжди таку ж швидкість, що й зараз (подвоєння кількості за 40 років), то отримаємо висновок, що людство існує лише 32 покоління (близько 1300 років).

Але в той же час модель Мальтуса може бути застосовна на певних етапах (на обмежених часових інтервалах) до широкого класу динамічних процесів, які, насамперед, спостерігаються у лабораторних умовах: ріст мікробів, дріжджів, бактерій при наявності достатньої кількості поживних ресурсів у середовищі.

Цікаво, що точніший опис росту народонаселення дає не експоненціальна, а гіперболічна крива, якій відповідає квадратичний закон росту

$$\frac{dN}{dt} = \frac{N^2}{c}. \quad (7.1.2)$$

Цій моделі можна дати таке біологічне обґрунтування: якщо загальна чисельність популяції $N(t)$, то можна вважати, що $N/2$ – чисельність особин чоловічої статі, $N/2$ – чисельність особин жіночої статі. Припустимо, що швидкість розмноження популяції пропорційна кількості зустрічей осіб чоловічої та жіночої статей, яка, і собі, пропорційна добутку цих чисельностей, тобто $N^2/4$. Таке припущення називається "гіпотезою ефективних зустрічей", а сама модель описує ріст популяції з урахуванням статевого розмноження. Розв'язок рівняння (7.1.2) $N(t) = \frac{c}{T-t}$ при $c \approx 2 \cdot 10^{11}$, $T \approx 2026$, як показує статистика, з достатньо високою точністю описує ріст населення Землі протягом останніх 500 років. Але ця формула стає незастосовною при $t = 2026$. Сучасні прогнози базуються на точніших моделях, які містять у собі як складову модель гіперболічного росту. Вони показують, що чисельність населення Землі з часом стабілізується на рівні $N^* = 12 \cdot 10^9$ [50]. Зараз населення Землі наближається до 6 млрд. Сам факт гіперболічного росту вказує на те, що з ростом населення швидкість росту теж збільшується, а не зменшується, як це природно було б припустити. Дійсно, для більшості видів на Землі спостерігається від'ємна кореляція між чисельністю популяції та швидкістю росту. Номо *sapiens* – єдиний відомий вид, для якого до цього часу кореляція між швидкістю росту і чисельністю позитивна [50].

7.2. Логістичне рівняння

Модель Мальтуса розглядалася, коли для розмноження популяції створені найсприятливіші умови і відсутні лімітуючі фактори. Проте сприятливі для розмноження умови не можуть довго існувати через вплив навколишнього середовища, присутність ворогів та інших несприятливих факторів, що значно зменшує швидкість зростання її чисельності.

У моделі Мальтуса для чисельності особин в ізольованій популяції при нерівних коефіцієнтах народжуваності та смертності існують лише дві альтернативи: або нескінченний ріст, або виродження.

Якщо коефіцієнти розмноження b і смертності d однакові, тобто $a = 0$, то будь-яка точка $N^* \geq 0$ є станом рівноваги, причому нестійким по відношенню до зовнішніх збурень.

Оскільки в реальній дійсності спостерігається стабілізація чисельності популяції на деякому рівні, то необхідно розглядати математичні моделі, в яких густина популяції відіграє важливу роль, тобто коефіцієнт розмноження в такій моделі не постійний, а залежить від чисельності особин у популяції. Отже, точніша математична модель вигляду

$$\frac{dN}{dt} = F(N)N, \quad (7.2.1)$$

де $F(N)$ – коефіцієнт швидкості відтворення популяції.

Розкладаючи функцію $F(N)$ у ряд Тейлора в околі нуля та залишаючи тільки лінійні члени, прийдемо до рівняння

$$\frac{dN}{dt} = (a + bN)N,$$

де a і b – деякі сталі, причому природно припустити, що $a > 0$ і $b < 0$.

Бельгійський математик Ферхюльст (Verhulst, 1804–1849) в 1838 р. для опису чисельності різних популяцій застосував модель

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)N, \quad (7.2.2)$$

де r , K – додатні константи: r задає коефіцієнт природного відтворення – мальтузіанський параметр; K інтерпретується як потенціальна ємність екологічного середовища, яка визначається доступною кількістю ресурсів. Тобто ця модель уже враховує внутрішньовидову конкуренцію та дію лімітуючих факторів (нестача їжі, площі, світла). Це рівняння в літературі називають рівнянням Ферхюльста–Пірла (Pearl, 1879–1940). До такої моделі прийшов і Альфред Лотка (Alfred Lotka, 1880–1949) – американський математик, один із творців математичної біології.

Розв'язок рівняння (7.2.2) при початковій умові $N(0) = N_0$ має вигляд

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}}. \quad (7.2.3)$$

З (7.2.3) видно, що $N(t) \rightarrow K$ при $t \rightarrow \infty$ для будь-яких $N_0 > 0$, тобто критична точка $N = K$ автономного рівняння є асимптотично стійкою, тоді як критична точка $N = 0$ – нестійка. K визначає граничне значення чисельності популяції (чисельність не зростає безмежно, а обмежена зверху).

Зауважимо, що асимптотичну стійкість стаціонарного стану рівняння (7.2.2) можна показати ще й за допомогою функції Ляпунова $V(N) = \left(1 - \frac{N}{K}\right)^2$.

Дійсно, $V(N) \geq 0$, $V(K) = 0$. Похідна функції $V(N)$ унаслідок рівняння (3.2.2)

$$\frac{dV}{dt} = -\frac{2r}{K}N\left(1 - \frac{N}{K}\right)^2 \leq 0, \quad \frac{dV(K)}{dt} = 0.$$

Розв'язок (7.2.3) при $0 < N_0 < K$ має вигляд S -подібної кривої (рис. 7.1), яку часто називають логістичною кривою, саме рівняння (7.2.2) в літературі іменують ще логістичним рівнянням.

Аналіз розв'язку (7.2.3) показує, що при $N_0 \ll K$ і малих значеннях t (підстановка $N_0 = 0$ в знаменник) справедливе наближене співвідношення $N(t) = N_0 e^{rt}$, яке свідчить, що за вказаних умов на початковій стадії процес має експоненціальний характер.

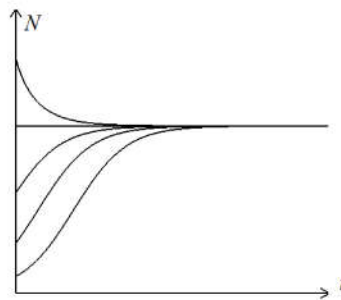


Рис. 7.1. Поведінка логістичних кривих

Американський біолог Раймонд Пірл вважав, що логістична крива не просто добре описує ріст багатьох популяцій, а є деяким фундаментальним біологічним законом росту, подібно до законів термодинаміки у фізиці. Багато різних процесів не тільки в біології, але й в економіці, соціології описуються логістичним рівнянням.

Але цілком очевидно, що логістичне рівняння (7.2.2), як і модель Мальтуса (7.1.1), не варто сприймати як рівняння, яке точно описує популяційну динаміку реальних систем. Найточніше логістичне рівняння описує динаміку лабораторних популяцій, чисельність яких прямує до деякого фіксованого значення.

Логістичне рівняння можна розглядати як перше наближення для описання динаміки чисельності популяцій, у яких регуляторні механізми є функціями самої чисельності.

Іноді зручно в рівнянні (7.2.2) перейти до безрозмірної величини $x = \frac{N(t)}{K}$ та зміненого часу $\tau = rt$. Тоді логістичне рівняння (7.2.2) набуде вигляду

$$\frac{dx}{d\tau} = x(1 - x),$$

розв'язком якого буде $x(\tau) = \frac{1}{1 - Ce^{-\tau}}$, $x(0) = x_0$. При $\tau \rightarrow \infty$ маємо, що $x \rightarrow 1$. Такий вигляд рівнянь та їх розв'язків має переваги, оскільки в нього не входять параметри. До того ж безрозмірне рівняння зберігає всі властивості та особливості вихідного рівняння.

7.3. Узагальнення логістичного рівняння

У логістичного рівняння (7.2.2) багато недоліків. Зокрема, точка перегину кривої $N(t)$, що задається формулою (7.2.3), завжди має координату $\frac{K}{2}$, що не відповідає натурним спостереженням, тому існують різні узагальнення моделі Ферхюльста-Пірла.

У деяких випадках для опису динаміки чисельності популяцій використовують рівняння

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\alpha \right) N, \quad N(0) = N_0 > 0, \alpha > 0, \quad (7.3.1)$$

або загальніше

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\alpha \right)^\gamma N^\beta, \quad (7.3.2)$$

де всі параметри невід'ємні.

Для моделювання процесів різкого збільшення чисельності (властиве комахам), яке називається спалахом, використовують рівняння вигляду

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - p(N), \quad (7.3.3)$$

де член $p(N)$ описує винищення комах птахами. Очевидно, із загальних міркувань, що функція $p(N)$ повинна мати характер насичення. Цю функцію в екології називають трофічною функцією. Зокрема, часто для аналітичного виразу $p(N)$ беруть функцію Хассела $p(N) = bN^2/(a^2 + N^2)$, де a і b – додатні константи.

Тоді динаміка чисельності визначається рівнянням

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{bN^2}{a^2 + N^2}. \quad (7.3.4)$$

Якщо виконати заміну змінних

$$x = \frac{N}{a}, \quad r' = \frac{ar}{b}, \quad K' = \frac{K}{a}, \quad \tau = \frac{bt}{a},$$

то в нових безрозмірних змінних рівняння (7.3.4) набуде вигляду

$$\dot{x} = r'x \left(1 - \frac{x}{K'} \right) - \frac{x^2}{1 + x^2}. \quad (7.3.5)$$

7.4. Логістичне рівняння з фактором запізнення.

Модель Хатчинсона

Недоліком логістичної моделі є використання миттєвих значень народжуваності та смертності, що визначаються станом популяції в певний момент часу. Насправді народжуваність залежить від чисельності популяції в попередні моменти часу, тому що, наприклад, існує проміжок часу τ між моментами зачаття і народжування. Час статевого дозрівання теж зумовлює фактор запізнення. Смертність більшою мірою залежить від стану популяції в

певний момент часу. Тоді логістичне рівняння переходить у рівняння із запізнюючим аргументом вигляду

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) N(t), \quad t \geq 0, \quad (7.4.1)$$

яке називається рівнянням Хатчинсона (Hutchinson, 1948). Тут $r > 0$ – коефіцієнт лінійного росту, $K > 0$ – середня чисельність у популяції, $\tau > 0$ – запізнення.

Рівняння (7.4.1) можна одержати ще й із таких міркувань. У реальній екосистемі ресурси самовідновлюються. Тому реальний рівень ресурсів, доступних у момент часу t , залежатиме від щільності виду в момент $t - \tau$, де τ – час розвитку виду, який служить ресурсом. Для замикання рівняння (7.4.1) необхідно задати початкову умову

$$N(t) = \varphi(t), \quad t \in [-\tau, 0], \quad (7.4.2)$$

де $\varphi(t) \geq 0$ – неперервна функція.

Розв'язок такої задачі існує, причому єдиний [73].

Запровадимо в (7.4.1) заміну змінних

$$s = \frac{t}{\tau}, \quad N(t) = \frac{K}{r\tau} x(s),$$

тоді отримаємо

$$\frac{dx}{ds} = (a_1 - x(s - 1))x(s), \quad (7.4.3)$$

де $a_1 = r\tau$. Нетривіальний стаціонарний розв'язок рівняння (7.4.3) має вигляд $x^* = a_1$. Для дослідження стійкості вважаємо, що $x(s) - a_1 = z(s)$.

Відносно $z(s)$ одержуємо рівняння

$$\frac{dz}{ds} = -z(s - 1)(z(s) + a_1).$$

Лінеаризуючи останнє рівняння, отримаємо

$$\frac{dz}{ds} + a_1 z(s - 1) = 0. \quad (7.4.4)$$

Розв'язок цього рівняння шукаємо у вигляді

$$z(s) = e^{\gamma s}, \quad \gamma = \alpha + i\beta, \quad i = \sqrt{-1}.$$

Для показника γ маємо характеристичне рівняння

$$\gamma e^\gamma + a_1 = 0. \quad (7.4.5)$$

Це рівняння досить повно досліджене в [88]. При цьому показано, що рівновага x^* буде стійкою (асимптотично) тоді й тільки тоді, коли корені характеристичного рівняння мають від'ємні дійсні частини.

При $0 < a_1 < \frac{\pi}{2}$ нетривіальна рівновага в рівнянні із запізненням стійка (як і без запізнення).

Якщо $a_1 > \frac{\pi}{2}$, то існують розв'язки, які не прямують до x^* при $t \rightarrow \infty$. Але вони залишаються обмеженими й коливаються навколо значення $x = x^*$.

Якщо в рівнянні (7.4.1) врахувати конкуренцію, то це рівняння набуде вигляду

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N(t)}{K} - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) N(t), \quad N(t) = \varphi(t), t \in [-\tau, 0]. \quad (7.4.6)$$

Для розв'язання таких рівнянь при $t \geq 0$ застосовують метод кроків. На відрізку $t \in [0, \tau]$ величина $N(t-\tau) = \varphi(t-\tau)$ відома, тому вихідне рівняння є рівнянням Бернуллі. Його розв'язок може бути знайдений аналітично або чисельно.

Далі розглядається відрізок часу $t \in [\tau, 2\tau]$, для якого функція $N(t-\tau)$ також уже відома, і знову можна знайти його розв'язок. Продовжуючи цей процес, знайдемо розв'язок на відрізку $[0, T]$.

Часто виявляється, що поведінка системи в момент часу t залежить не лише від моменту $t-\tau$, а й від усіх станів, що мали місце упродовж деякого періоду часу. Щоб врахувати цей факт, В. Вольтерра запропонував модель динаміки популяцій у вигляді

$$\frac{dN}{dt} = r \left(K - N(t) - \int_0^t K(t-\xi) N(\xi) d\xi \right) N(t), \quad (7.4.7)$$

де інтегральний член описує зменшення швидкості росту популяції внаслідок забруднення середовища, тобто враховує передісторію розвитку популяції.

Отже, уведення запізнення в логістичне рівняння приводить до виникнення значно ширшої якісної картини динаміки чисельності популяції.

7.5. Інші моделі динаміки ізольованих популяцій

7.5.1. Модель росту Гомпертца

При виведенні логістичного рівняння ми виходили з припущення, що темп росту чисельності популяції визначається поживним ресурсом середовища, тобто коефіцієнтом приросту

$$a = r \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

Гомпертц (Gompertz, 1779–1865, англійський математик-самоучка, відомий передусім законом росту, який названий його іменем) виходив із припущення, що коефіцієнт приросту є величиною постійною для всіх N , але зменшується з часом, до того ж цей спад являє собою динаміку першого порядку, тобто має експоненціальний характер. Причиною спаду може бути деградація, старіння або ускладнення організму.

Формалізація наведених вище припущень призводить до рівняння

$$\frac{dN}{dt} = a(t)N, \quad (7.5.1)$$

причому коефіцієнт приросту вже не постійний, а змінюється за законом

$$\frac{da}{dt} = -\mu a, \quad (7.5.2)$$

де μ – додатковий додатний параметр, що характеризує зменшення $a(t)$.

Інтегруючи рівняння (7.5.2), одержуємо

$$a(t) = a_0 e^{-\mu t},$$

де a_0 – значення параметра a при $t = 0$.

Підставляючи $a(t)$ в (7.5.1), маємо

$$\frac{dN}{dt} = a_0 e^{-\mu t} N.$$

Відокремлюючи змінні та інтегруючи, дістанемо

$$N(t) = N_0 \exp[a_0(1 - e^{-\mu t})/\mu], \quad (7.5.3)$$

де $N_0 = N(0)$.

З (7.5.3) маємо $N(t) \rightarrow N_0 e^{a_0/\mu}$ при $t \rightarrow \infty$. При малих значеннях t вираз $e^{-\mu t} \approx 1 - \mu t$, тому $N(t) \approx N_0 \exp a_0 t$, тобто при малих t маємо експоненціальний закон росту.

Рівняння Гомпертца часто застосовують до моделювання росту ракових пухлин.

7.5.2. Популяції з ефектом Оллі

З рівняння (7.2.1) бачимо, що питомий темп приросту (коефіцієнт приросту) $F(N) = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ є функцією від N . Ця залежність може бути двоякою. На рис. 7.2 наведена залежність, яка є монотонно спадною при зростанні N : залежності 2 відповідають риби, равлики, жолудь дуба та інші; залежності 3 відповідають великі тварини; пряма 1 відповідає логістичній моделі.

Достовірна від'ємна кореляція між F і N , перевірена численними експериментами, завжди спостерігається в популяціях, що є компонентами стабільних екосистем.

На рис. 7.3 наведені немонотонні залежності, які зустрічаються в популяціях з яскраво вираженою груповою поведінкою і взаємодопомогою, наприклад, у колоніях птахів і тварин, у яких існують групові форми захисту від нападів хижаків, сумісне вирощування потомства тощо. Тут при деяких значеннях N (коли починає виявлятися ефект групи) починає зростати $F(N)$, а далі через недостатність ресурсів величина $F(N)$ спадає. Такий тип залежностей називається кривими Оллі (Allee, 1885–1955).

Найпростішу залежність Оллі можна задати кубічною параболою

$$F(N) = N^3 + pN^2 + qN + r,$$

де p, q, r – сталі, які можна визначити за трьома значеннями F у довільних точках.

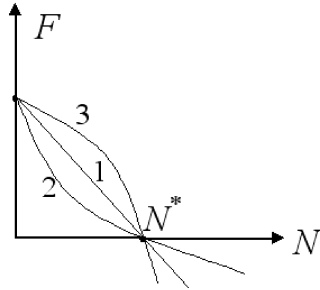


Рис. 7.2. Монотонна залежність

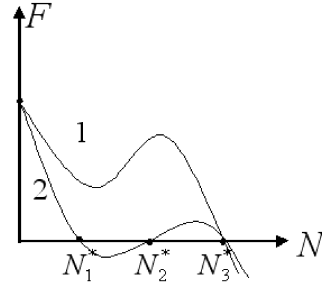


Рис. 7.3. Немонотонна залежність типу Оллі

У разі монотонної залежності, крім нульової стаціонарної точки рівняння (7.2.1), існує ще одна нетривіальна стаціонарна точка $N = N^*$ (рис. 3.2), причому нетривіальний стаціонарний розв'язок стійкий, оскільки $\frac{dN}{dt} > 0$ при $N < N^*$ і $\frac{dN}{dt} < 0$ при $N > N^*$.

У разі залежності типу Оллі можливе існування декількох стаціонарних станів. Для кривої Оллі 2 з рис. 7.3 існує три нетривіальних стаціонарних стани, причому N_1^* , N_3^* (із найменшою і найбільшою чисельністю) стійкі, а N_2^* (із проміжним значенням чисельності) – нестійкий. Нульова стаціонарна точка у цих двох випадках нестійка.

Тобто залежність типу Оллі призводить до виникнення нового ефекту, наприклад, до виникнення декількох стійких стаціонарних станів, що може бути інтерпретовано як виникнення деякої нової форми адаптації до навколишнього середовища.

Для аналізу стійкості стаціонарних розв'язків користуються ще методом фазових діаграм – графіками залежності $\frac{dN}{dt}$ від N .

На рис. 7.4 побудовані фазові діаграми для монотонних і немонотонних залежностей із декількома стаціонарними точками. Як бачимо, стійкість пов'язана зі знаком похідної $\frac{d}{dN}(F(N)N)$ у стаціонарній точці.

Оскільки

$$\frac{d}{dN}(F(N)N) = \frac{dF}{dN}N + F(N) = \frac{dF}{dN}N + \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$$

і $\frac{dN}{dt} = 0$ в стаціонарній точці N^* , то стаціонарна точка N^* асимптотично стійка, якщо в ній $\frac{dF(N^*)}{dN} < 0$, і нестійка, якщо $\frac{dF(N^*)}{dN} > 0$.

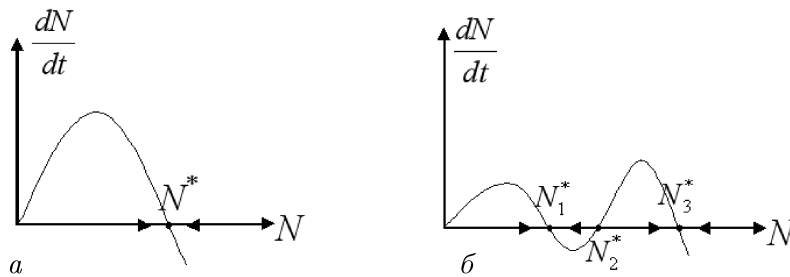


Рис. 7.4. Фазові діаграми: *a* – монотонних; *б* – немонотонних залежностей

Зауважимо, що в екології розрізняють слабкий та сильний ефекти Оллі. У разі слабого ефекту Оллі $F(N) > 0$ при $0 < N < N_1^*$ (крива 2 на рис. 7.3). У разі сильного ефекту Оллі $F(N) < 0$ при $0 < N < N_1^*$, тобто якщо N стає меншим граничної чисельності N_1^* , то швидкість росту $\frac{dN}{dt}$ стає від'ємною, популяція вимирає. Цей ефект можна інтерпретувати як недостатню чисельність популяції, за якої репродуктивні особини не знаходять одні одних.

Типова форма врахування сильного ефекту Оллі в логістичному рівнянні має вигляд

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - L), \quad L < K, r > 0. \quad (7.5.4)$$

Ця модель враховує природну смертність, внутрішньовидову конкуренцію і нижню межу чисельності. Фазова діаграма та поведінка розв'язків у цьому випадку має вигляд, зображений на рис. 7.5.

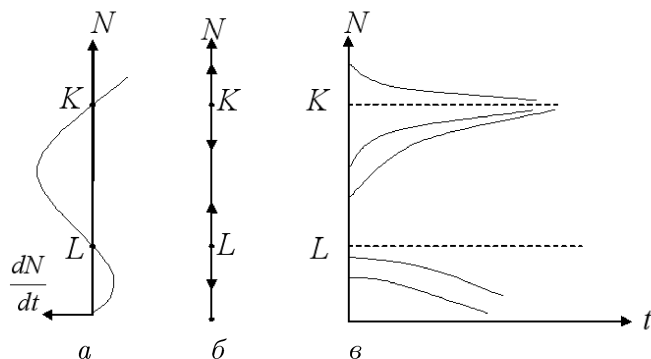


Рис. 7.5. Фазова діаграма та поведінка розв'язків у випадку сильного ефекту Оллі: *a* – графік зміни швидкості розмноження; *б* – фазова пряма; *в* – поведінка розв'язків рівняння (7.5.4)

Стационарні точки $N = 0$ і $N = K$ стійкі, а $N = L$ – нестійка, тобто якщо початкові умови популяції такі, що $N(0) = N_0 < L$, то популяція вимирає, тобто L задає нижню межу виродження популяції. Ця біологічна характеристика конкретного виду різна для різних популяцій. Спостереження біологів показали, що для ондатр це лише пара особин на тисячу км², а для американського голуба – це вже сотні тисяч особин (заздалегідь важко передбачити, що такий численний вид приречений на вимирання). Для блакитних китів критична границя чисельності дорівнює десяткам сотень. Хижацьке винищення цих тварин призвело до зменшення їх кількості в світовому океані. І хоча полювання на них заборонено, надії на відновлення популяції блакитних китів практично немає. Такі критичні стани важливо знати для планування процесів відбору особин у популяції при промисловому значенні біологічного виду.

Отже, враховуючи на етапі концептуальної постановки задачі все більше й більше факторів, які впливають на чисельність популяції, ми приходимо до ієрархії математичних моделей, для яких одержати розв'язок в аналітичній формі уже, як правило, не вдається.