



המחלקה למתמטיקה
Department of Mathematics

פרויקט מסכם לתואר בוגר במדעים (B.Sc)
במתמטיקה שימושית

מודל גילאי לניהול בר קיימא של
אוכלוסיות דגים
רז עמוס חי תיבי

An age-structured model
for sustainable
management of fish
populations
Raz Amos Hay Tibi

Advisor: Prof. Haggai Katriel

מנחה: פרופ' חגי כתריאל

תוכן עניינים

1.....	הקדמה	1
1.....	רקע ומוטיבציה	2
2.....	בניית המודל	3
3.....	מטריצת לסלי	4
4.....	4.1 חישוב חזקות של מטריצת לסלי	4.1
6.....	4.2 חישוב מכפלת המטריצות	4.2
6.....	4.3 משמעות והשערות	4.3
7.....	5 תוחלת והסתברות	5
8.....	5.1 תוחלת	5.1
9.....	6 הקשר בין הערך העצמי הדומיננטי והתוחלת R_0	6
9.....	6.1 דטרמיננטה של מטריצת לסלי	6.1
10.....	6.2 חישוב פולינום אופייני	6.2
11.....	6.3 מציאת הפתרונות לפולינום האופייני	6.3
12.....	6.4 הקשר ל R_0	6.4
12.....	6.5 ערך עצמי דומיננטי	6.5
13.....	7 הוספת ציד למודל:	7
15.....	8 גיוס תלוי בצפיפות	8
18.....	9 שיווי משקל במודל לא ליניארי	9
19.....	9.1 שיווי משקל Beverton-Holt	9.1
20.....	10 ציד במודל הלא ליניארי	10
21.....	10.1 שיווי משקל במודל הלא ליניארי עם ציד	10.1
23.....	11 מיקסום הדייג	11
26.....	11.1 תוצאות נומריות	11.1
31.....	12 חקר השפעת הפרמטרים על תנובת הדיג	12
31.....	12.1 שינוי הפרמטר β	12.1
32.....	12.2 שינוי פרמטרי ההישרדות	12.2
34.....	12.3 שינוי פרמטרי הרבייה	12.3
36.....	12.4 ניתוח התוצאות	12.4
36.....	13 סיכום	13
37.....	14 רשימה ביבליוגרפית	14

1 הקדמה

במסגרת פרויקט הגמר עסקתי בחקר התפתחות אוכלוסיות לאורך זמן באמצעות מודלים מתמטיים. הדגש המרכזי היה על מודל מטריצת לסלי – מודל לינארי דיסקרטי המאפשר לתאר את דינמיקת ההתפלגות לפי גיל באוכלוסייה. מודל זה מתאר כיצד פרטים נולדים ומתבגרים בין קבוצות גיל, כאשר כל שכבת גיל מאופיינת בשיעור פוריות והישרדות קבועים. בעזרת חישוב חוזר של מכפלות מטריצת לסלי ניתן לחזות את גודל האוכלוסייה בעתיד, לקבוע האם היא צפויה לגדול, להישאר יציבה או להצטמצם.

עם זאת, מודל לסלי הקלאסי מבוסס על הנחות לינאריות שאינן תמיד מתאימות למציאות. הוא מניח, למשל, שגודל האוכלוסייה אינו משפיע על סיכויי ההישרדות של הפרטים, כלומר אין תלות בצפיפות. בפועל, קיים לעיתים קרובות קשר בין צפיפות האוכלוסייה לבין שיעורי ההישרדות, במיוחד בגילאים צעירים – כתוצאה מתחרות על משאבים, טורפים או תופעות כמו קניבליזם.

לכן, במסגרת העבודה הורחב המודל הלינארי למודל לא לינארי, באמצעות הכללת פונקציית גיוס תלויה בצפיפות המתארת כיצד שיעור ההישרדות של צעירים יורד ככל שגודל האוכלוסייה ההתחלתי עולה. בנוסף, הוספתי למודל מרכיב של ציד מבוקר לפי גיל, כדי לבחון את ההשפעה של דיג על שיווי המשקל של האוכלוסייה, ובפרט על תפוקת הציד המקסימלית לאורך זמן.

- **המודל הלינארי פשוט יחסית לניתוח, מאפשר חישוב מדויק של ערכים עצמיים ווקטורים עצמיים, ומתאים למצבים שבהם שיעורי ההתרבות וההישרדות קבועים.** יתרונו המרכזי הוא בהבנת מבנה האוכלוסייה והתנהגות ארוכת טווח (קבוע קצב גידול, פרופורציות בין גילאים).

- **המודל הלא לינארי מורכב יותר, אך משקף טוב יותר תופעות טבעיות כמו צפיפות אוכלוסין או לחץ סביבתי.** בעזרתו ניתן להעריך שיווי משקל ריאלי, לבחון השפעת מגבלות טבעיות, ולתכנן ניהול משאבים ביולוגיים בצורה מבוססת יותר.

שילוב שני המודלים מאפשר הבנה עמוקה של מנגנוני הגידול, ולבצע סימולציות ריאליסטיות שמסייעות בקבלת החלטות כמו קביעת מדיניות ציד בת קיימא.

קישור לסימולציות – <https://github.com/raztibi/FinalProjectAppliedMath>

2 רקע ומוטיבציה

בשנים האחרונות גוברת הדאגה מבעיית דיג-היתר (Overfishing) – תופעה עולמית המאיימת על יציבות המערכות הימיות, זמינות המזון, והקיימות של פרנסות מקומיות. נתוני ארגון המזון והחקלאות (FAO) מצביעים על כך שלמעלה מ-35% מהמינים הנידונים בעולם נתונים ברמות ניצול שאינן בנות קיימא (FAO, 2022). דיג אינטנסיבי, היעדר רגולציה, והתעלמות מהדינמיקה הביולוגית של האוכלוסיות, הובילו במקרים רבים לקריסה מוחלטת של מיני דגים.

אחת הדוגמאות הבולטות לכך היא קריסת אוכלוסיית הבקלה בצפון מערב האוקיינוס האטלנטי מול חופי קנדה. במהלך המאה ה-20, הפכה הדגה באזור זה לאחת הגדולות בעולם, בעיקר בזכות טכנולוגיות דיג מתקדמות. אך בסוף שנות ה-80, בעקבות דיג-יתר ממושך, התרחשה ירידה חדה בכמות הדגים, עד שבשנת 1992 הושעתה כמעט לחלוטין פעילות הדיג באזור. מאז, למרות ניסיונות שיקום, האוכלוסייה לא חזרה לרמתה המקורית.

דוגמה זו מדגישה את הצורך הקריטי בניהול מבוסס-נתונים של משאבי טבע מתחדשים (Haight & Getz, 1989, פרק 1).

מודלים מתמטיים של גידול אוכלוסיות מהווים כלי חשוב להערכת ההשפעות של מדיניות דיג ולגיבוש החלטות ניהוליות מושכלות. מודלים אלו מאפשרים לנתח כיצד משתנים כמו פוריות, הישרדות, גיל הציד וקצב הציד משפיעים על גודל האוכלוסייה ותפוקת הקציר לאורך זמן. כפי שמציינים Haight ו-Getz, קיימת חשיבות רבה למודלים מבוססי גיל ("age-structured models") מכיוון שהם משקפים בצורה מדויקת יותר את התרומה השונה של קבוצות גיל לתהליכי התרבות ושיקום אוכלוסייה לאחר קציר.

המודל הליניארי – כמו מטריצת לסלי – מספק כלים פשוטים יחסית להבנה של קצב הגידול ושינוי המשקל באוכלוסייה, אך אינו מתחשב במצבים של תלות בצפיפות או השפעות סביבתיות משתנות. לשם כך נדרש לעבור למודלים לא-ליניאריים, הכוללים פונקציות גיוס שתלויות בגודל האוכלוסייה (כגון Beverton-Holt), ומדמים תחרות על משאבים או ירידה בהישרדות הצעירים. המוטיבציה בעבודה זו היא לשלב בין המודלים, ולבחון כיצד ניתן להשתמש בהם לתכנון מדיניות ציד מיטבית השומרת על יציבות האוכלוסייה וממקסמת את התפוקה לאורך זמן.

3 בניית המודל

כאשר אנו בוחנים גידול של אוכלוסייה לאורך זמן, אנו מתעניינים בשינויים במספר הפרטים בכל קבוצת גיל. אוכלוסיות רבות מורכבות מפרטים בגילים שונים, אשר מתאפיינים בשיעורי פוריות והישרדות שונים. מאחר ותהליכי הילודה והמוות מתרחשים בפרקי זמן קבועים (כגון מחזור רבייה עונתי), ניתן לייצג את התפתחות האוכלוסייה בעזרת מערכת משוואות דיסקרטיות, המתארות כיצד כל קבוצת גיל נובעת מהקודמת לה.

נסמן ב- $t = 1, 2, 3 \dots$ את הזמן הבדיד במודל, מייצג שנים.

את שכבת גיל i נסמן ב- $n_i(t)$.

את הפוריות של שכבת גיל i נסמן ב- f_i , פוריות הכוונה למספר צאצאים ממוצע לפריט.

את הסיכוי לשרוד בשכבת גיל i ולעבור לשכבה הבאה נסמן ב- s_i .

כעת נבנה את מערכת המשוואות המתארות את השינויים בגודל האוכלוסייה:

עבור שכבת הגיל הראשונה – נמדד לפי כמות צאצאים של כל פרט באוכלוסייה בשנה הקודמת, לכן נסכום את כל הצאצאים בכל שכבות הגיל, את כמות הצאצאים נקבל על ידי כפל בין כמות הפריטים באותה שכבה לבין הפוריות.

$$n_1(t+1) = \sum_{i=1}^N f_i * n_i(t) \quad (1)$$

את שאר שכבות הגיל נקבל על ידי כפל במקדם ההישרדות של כל שכבה, כלומר בסיכוי של כל פרט לשרוד את פרק הזמן t ולעבור לשכבת גיל הבאה (במקרה זה t מייצג שנה בודדת).

$$\begin{aligned}
n_2(t+1) &= s_1 n_1(t) \\
n_3(t+1) &= s_2 n_2(t) \\
n_4(t+1) &= s_3 n_3(t) \\
&\vdots \\
n_N(t+1) &= s_{N-1} n_{N-1}(t)
\end{aligned} \tag{2}$$

למעשה נוכל להציג את מערכת המשוואות שקיבלנו במטריצה, מטריצה זו נקראת מטריצת לסלי.

4 מטריצת לסלי

$$L = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_N \\ s_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & s_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & s_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & s_{N-1} & 0 \end{pmatrix}^{N \times N}$$

מטריצת לסלי מורכבת מ-2 חלקים עיקריים:

1. השורה הראשונה מסמלת את פוריות (כמות הצאצאים) האוכלוסייה בכל שכבת גיל מסומן ב- f_i (fertility).
 2. שאר המטריצה מסמלת את המעברים בין שכבות גיל שונות, סיכויי ההישרדות לעבור משכבה אחת לשכבה שנייה מסומן על ידי s_i (survival).
- מאחר ו- N היא השכבת גיל האחרונה אין אפשרות לעבור לשכבת גיל הבאה והתמותה של אותה שכבה היא ודאית, כלומר $s_N = 0$.
- נסמן את כמות הפרטים באוכלוסייה בזמן t : (כל שורה i בוקטור מסמלת את כמות הפרטים באוכלוסייה בשכבת גיל i)

$$n(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \vdots \\ n_N(t) \end{pmatrix} \tag{3}$$

ביטוי לכמות הצאצאים באוכלוסייה מסוימת בזמן כלשהו t :

$$n_0 = \text{Offspring}(t) = \sum_{i=1}^N f_i * n_i(t) \rightarrow n_1(t+1) \tag{4}$$

משוואה (4) שקולה ל (1).

כמות הצאצאים מורכבת מהסכום של כמות הפרטים בכל שכבת גיל כפול כמות הצאצאים באותה שכבה. צאצאים אלה הופכים בשנה העוקבת להיות הפרטים בשכבת גיל הראשונה.

באופן כללי ניתן להסתכל על גודל האוכלוסייה בנקודת זמן באופן הבא:

$$n(t+1) = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_N \\ s_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & s_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & s_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & s_{N-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \vdots \\ n_N(t) \end{pmatrix} = L * n(t) \quad (5)$$

משוואה (5) מבטאת את מערכת המשוואות (1) + (2) כאשר נרצה לחזות עתיד רחוק יותר נצטרך לחזור על התהליך: (מתחילים בזמן $t = 0$)

$$\begin{aligned} n(1) &= L * n(0) \\ n(2) &= L^2 * n(0) \\ n(3) &= L^3 * n(0) \\ &\vdots \\ n(t) &= L^t * n(0) \end{aligned} \quad (6)$$

כלומר כדי למצוא את גודל האוכלוסייה בכל שלב, נצטרך את ווקטור הגדלים ההתחלתי ואת מטריצת לסלי.

4.1 חישוב חזקות של מטריצת לסלי

נניח כי L ניתנת ללכסון - כלומר מתקיים התנאי הבא:

$$L = PUP^{-1} \quad (7)$$

כאשר U הינה אלכסונית ו P הפיכה.

כדי לחשב את החזקות של המטריצה נוכל להשתמש בפיתוח הבא:

$$L = PUP^{-1} \Rightarrow L^2 = PUP^{-1}PUP^{-1} = PU^2P^{-1} \Rightarrow \dots$$

$$L^t = PU^tP^{-1} \quad (8)$$

לכסינות המטריצה אינה הכרחית למסקנות שנגיע אליהן, אך זה מפשט את הטיעונים. (במקרה שהמטריצה אינה לכסינה ניתן להשתמש בצורת ג'ורדן כדי לחשב את החזקות)

כעת ל L יש N ערכים עצמיים $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_N$ שלא דווקא שונים זה מזה, וכן n וקטורים עצמיים בלתי תלויים לינארית v_1, v_2, \dots, v_N המתאימים להם.

אנו יוצרים את מטריצה P שעמודותיה הן הווקטורים העצמיים של L . ואת מטריצה U שהיא מטריצה אלכסונית אשר מכילה באלכסון הראשי שלה את כל הערכים העצמיים של המטריצה L .

בעת הבנייה של המטריצות אנו מציבים תחילה את הערך העצמי הדומיננטי – הערך העצמי הגדול ביותר בערך מוחלט מבין הערכים העצמיים להיות λ_1 . בהמשך נוכיח כי קיים ערך עצמי יחיד שהוא הגדול ביותר בערכו המוחלט, וערך עצמי זה הוא ממשי. (משפט 2)

$$U = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \lambda_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & 0 & \lambda_m & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \lambda_{N-1} & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & \lambda_N \end{pmatrix}$$

מאחר ו- U הינה מטריצה אלכסונית, העלאה בחזקה שקולה להעלאת לכל איבר על האלכסון הראשי, לכן נוכל לרשום את (8) בצורה הבאה:

$$L^t = P \begin{pmatrix} \lambda_1^t & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \lambda_3^t & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & 0 & \lambda_m^t & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \lambda_{N-1}^t & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & \lambda_N^t \end{pmatrix} P^{-1} \quad (9)$$

נעת נוכל לעדכן את (6) עבור $n(t=0)$:

$$n(t) = L^t * n(0) = P \begin{pmatrix} \lambda_1^t & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \lambda_3^t & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & 0 & \lambda_m^t & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \lambda_{N-1}^t & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & \lambda_N^t \end{pmatrix} P^{-1} * n(0) \quad (10)$$

נחלק את 2 האגפים ב- λ_1^t – כאשר λ_1 הוא הערך העצמי הדומיננטי.

$$\frac{n(t)}{\lambda_1^t} = P \begin{pmatrix} 1 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \left(\frac{\lambda_m}{\lambda_1}\right)^t & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \left(\frac{\lambda_N}{\lambda_1}\right)^t \end{pmatrix} P^{-1} * n(0)$$

מאחר וחילקנו בערך העצמי הדומיננטי, ככל ש- t גדל הביטויים שנקבל על אלכסון המטריצה עבור ערכים עצמיים $i \geq 2$ ישאפו ל-0.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n(t)}{\lambda_1^t} = P \begin{pmatrix} 1 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} P^{-1} * n(0) \quad (11)$$

נסמן $Q = \begin{pmatrix} 1 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix}$, לשם נוחות הכתיבה.

4.2 חישוב מכפלת המטריצות

כאשר נכפול את המטריצות $Q * P^{-1}$ נקבל אך ורק את השורה הראשונה של מטריצה P^{-1} , נסמן את השורה הראשונה ב $a = (a_1, a_2, a_3, \dots, a_n)$

$$Q * P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \dots & a_N \\ \vdots & b_2 & \dots & b_N \\ \vdots & \vdots & i_i & \vdots \\ z_1 & z_2 & \dots & z_N \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \dots & a_N \\ \vdots & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix}$$

השלב הבא יהיה לכפול משמאל במטריצה P, נזכיר כי מטריצה P בנויה מווקטורים עצמיים של ערכים עצמיים לפי הסדר, כך שהטור הראשון הוא הווקטור העצמי \vec{v}_1 שמתאים לערך העצמי λ_1 שהוא הערך העצמי הדומיננטי שלנו.

$$P \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \dots & a_N \\ \vdots & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & 0 & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} = (a_1 \vec{v}_1 \quad a_2 \vec{v}_1 \quad a_3 \vec{v}_1 \quad \dots \quad a_N \vec{v}_1)^{N \times N}$$

למעשה נקבל כי הטורים של המטריצה כולם כפולות של הווקטור העצמי \vec{v}_1 , כאשר הכופלים a_i הם איברי השורה הראשונה של P^{-1} .

כאשר נכפול את התוצאה שקיבלנו בוקטור $n(0)$ נקבל את התוצאה הבאה:

$$(a_1 \vec{v}_1 \quad a_2 \vec{v}_1 \quad \dots \quad a_N \vec{v}_1)^{N \times N} * \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \\ \vdots \\ n_N(0) \end{pmatrix} \quad (12)$$

$$= (a_1 n_1(0) + a_2 n_2(0) + \dots + a_N n_N(0)) \vec{v}_1$$

למעשה ניתן להתייחס לתוצאה זו כהעתקה חד ממדית שמעבירה כל וקטור לפרישה של וקטור \vec{v}_1 . נסמן $c = a_1 n_1(0) + a_2 n_2(0) + \dots + a_N n_N(0)$

4.3 משמעות והשערות

כעת נרשום את (11) באמצעות (12):

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n(t)}{\lambda_1^t} = c * \vec{v}_1 \rightarrow n(t) \cong c * \lambda_1^t * \vec{v}_1 \quad (13)$$

עבור t מספיק גדול השינויים יהיו מזעריים ונוכל לקבל את המסקנה הבאה:

$$n(t-1) \cong c * \lambda_1^{t-1} * \vec{v}_1 \rightarrow \lambda_1^{t-1} = \frac{n(t-1)}{c * \vec{v}_1} \quad (14)$$

כעת נציב את (14) ב (13) ונקבל:

$$n(t) \cong \lambda_1 * n(t-1) \quad (15)$$

משמעות הדבר היא שלערכים גדולים של λ_1 , כל וקטור התפלגות גיל הוא כפולה סקלרית של וקטור התפלגות הגיל הקודם, כאשר הסקלר הוא הערך העצמי הדומיננטי של מטריצת לסלי. כתוצאה מכך, היחס בין הגדלים של קבוצת גיל בשנים עוקבות שואף לקבוע, שאינו תלוי בקבוצת הגיל.

למעשה הגדלים של כל שכבת גיל במודל הלינארי ישאפו ל-0 או לאינסוף, אין שיווי משקל מבחינת גודל האוכלוסייה (הסיכוי ש $\lambda_1 = 1$ נמוך וכמעט אפסי באוכלוסיות אמיתיות), לכן נצפה מהמודל להציג הכחדה או גדילה אקספוננציאלית לאורך הזמן.

משפט 1: קצב שינוי האוכלוסייה במודל לסלי - יהי $n(t)$ וקטור גילאים של אוכלוסייה בזמן t , ויהי L מטריצת לסלי, אז אם λ_1 הוא הערך העצמי הדומיננטי של L , מתקיים:

- אם $\lambda_1 < 1$ אז האוכלוסייה תדעך עד מצב של הכחדה.
- אם $\lambda_1 > 1$ אז האוכלוסייה תגדל עם הזמן.
- אם $\lambda_1 = 1$ אז גודל האוכלוסייה נשאר קבוע.

הוכחה: נתבונן במשוואה (13) ונשתמש בנורמה בשני האגפים:

$$\|n(t)\| \cong c * \lambda_1^t * \|\vec{v}_1\|$$

מכאן:

- אם $\lambda_1 < 1$ אז $\|n(t)\| \rightarrow 0$ האוכלוסייה קטנה עד הכחדה.
- אם $\lambda_1 > 1$ אז $\|n(t)\| \rightarrow \infty$ האוכלוסייה גדלה ללא הגבלה.
- אם $\lambda_1 = 1$ אז $\|n(t)\|$ נשאר קבוע, גודל האוכלוסייה נשאר קבוע.

5 תוחלת והסתברות

בפרק זה מתבצע ניתוח הסתברותי של הפרט באוכלוסייה, שנועד להעריך את תרומתו הכוללת לרבייה, כלומר כמה צאצאים הוא צפוי להוסיף לאוכלוסייה לאורך חייו – תוחלת הצאצאים.

זהו מדד קריטי לקצב התרבות האוכלוסייה – אם התוחלת גדולה מ-1, האוכלוסייה צפויה לגדול, אם היא קטנה מ-1, היא תדעך. בפרט, תוחלת זו מכונה R_0 – מספר הרבייה הבסיסי. זוהי אינדיקציה ברורה לגורל האוכלוסייה בטווח הארוך.

כעת נחשב את תוחלת כמות הצאצאים של פרט בודד באוכלוסייה:

ערך	הסתברות
f_1	$1 - s_1$
$f_1 + f_2$	$s_1(1 - s_2)$
$f_1 + f_2 + f_3$	$s_1 s_2 (1 - s_3)$
\vdots	\vdots
$\sum_{i=1}^N f_i$	$\prod_{i=1}^{N-1} s_i * (1 - s_N)$

ההסתברות מסמלת את הסיכוי של פרט לשרוד עד שכבה מסוימת, כלומר ההסתברות לשרוד עד שכבה k זה סיכוי לשרוד k שכבות אחת אחרי השנייה.

נבחין כי כמות הצאצאים של כל פרט באוכלוסייה הוא רשימה קבועה של כמויות, אנו מניחים כי כל פרט בכל שכבה מוליד בממוצע f_i צאצאים, לכן כמויות הצאצאים של כל פרט הופכות להיות סכום של אותם f_i , בנוסף כדי לעבור משכבה לשכבה על הפרט להצליח לשרוד באותה שכבה בהסתברות s_i .

ההסתברות הראשונה שלנו היא במקרה ובו פרט לא עבר לשכבת גיל השנייה כלומר לא שרד, ההסתברות לכך היא $1 - s_1$, וכמות הצאצאים שאותו פרט יוליד הינה f_1 .

בשכבת גיל האחרונה הסיכוי להישרדות הינו $s_N = 0$, לכן נקבל כי:

ערך	הסתברות
$\sum_{i=1}^N f_i$	$\prod_{i=1}^{N-1} s_i$

נראה כי בנינו נכון את פונקציית ההסתברות, נסכום את טור ההסתברויות ונראה כי שווה ל1:

$$\sum P(s) = 1 - s_1 + s_1(1 - s_2) + s_1s_2(1 - s_3) + \dots + \prod_{i=1}^{N-1} s_i \Rightarrow$$

$$1 - s_1 + s_1 - s_1s_2 + s_1s_2 - s_1s_2s_3 + s_1s_2s_3 + \dots + \prod_{i=1}^{N-1} s_i = 1$$

5.1 תוחלת

כעת נעבור לחישוב תוחלת כמות הצאצאים של כל פרט, נזכיר כי חישוב תוחלת הינו סכום של הערכים כפול ההסתברויות שלהם:

$$E(X) = \sum_i x_i P(X = x_i) \quad (16)$$

$$E(S) = f_1 * (1 - s_1) + (f_1 + f_2) * s_1(1 - s_2) + (f_1 + f_2 + f_3) * s_1s_2(1 - s_3) + \dots$$

$$+ \sum_{i=1}^N f_i * \prod_{i=1}^{N-1} s_i \Rightarrow f_1 - f_1s_1 + f_1s_1 - f_1s_1s_2 + f_2s_1 - f_2s_1s_2$$

$$+ f_1s_1s_2 - f_1s_1s_2s_3 + f_2s_1s_2 - f_2s_1s_2s_3 + f_3s_1s_2 - f_3s_1s_2s_3 \dots$$

$$+ f_N \prod_{i=1}^{N-1} s_i$$

נשים לב כי מאחר ו $s_n = 0$, בעת חישוב התוחלת האיבר האחרון שלנו יהיה $f_N \prod_{i=1}^{N-1} s_i$

לאחר צמצום האיברים בעלי סימן מנוגד נקבל את הביטוי הבאה:

$$E(S) = f_1 + f_2 s_1 + f_3 s_1 s_2 + \dots + f_N \prod_{i=1}^{N-1} s_i = \sum_{i=1}^N f_i \prod_{j=1}^{i-1} s_j \quad (17)$$

ניתן להסתכל על תוצאת התוחלת כסיכוי שמגיעים לשכבת גיל מסוימת כפול התוספת של הצאצאים של אותה השכבה.

מכפלת ההסתברויות שווה לסיכוי של צאצא לשרוד עד גיל i , נסמן:

$$S_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j, \quad S_1 = 1$$

בנוסף נסמן את התוחלת שקיבלנו כך:

$$R_0 = \sum_{i=1}^N f_i S_i \quad (18)$$

(basic reproductive number)

- עבור תוחלת הגדולה מהערך 1 נצפה לגדילה באוכלוסייה – כי כל פרט שהיה חלק ממנה הצליח להגדיל את הכמות הכללית של הפרטים.
- כאשר התוחלת שווה ל-1 נצפה לגודל קבוע של אוכלוסייה.
- כאשר התוחלת קטנה מ-1 נצפה להיכחדות האוכלוסייה.

6 הקשר בין הערך העצמי הדומיננטי והתוחלת R_0

נרצה לפתח את המשוואה האופיינית למטריצת לסלי, אך לפני כן נראה את חישוב הדטרמיננטה שלה, חישוב זה יקצר לנו תהליכים רבים בהמשך.

6.1 דטרמיננטה של מטריצת לסלי

$$\det \begin{vmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_N \\ s_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & s_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & s_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & s_{n-1} & 0 \end{vmatrix} \Rightarrow \{col N\} =$$

$$> f_N * Survival^{N-1} \times N^{-1} + 0 + \dots + 0$$

למעשה אנחנו מפתחים את חישוב הדטרמיננטה לפי הטור האחרון, שכולו אפסים פרט לאיבר הראשון שהוא f_N , לכן החישוב נהיה פשוט יותר, בנוסף המינור בעת החישוב הוא מטריצת ההישרדות ($Survival$), שעל האלכסון הראשי שלה יש את סיכוי ההישרדות של כל שכבת גיל וכל שאר איברי המטריצה הינם אפס.

דטרמיננטה של מטריצה אלכסונית, הינה מכפלת האיברים על האלכסון הראשי. לכן נקבל כי הדטרמיננטה של מטריצת לסלי היא:

$$\det(L) = f_N * \prod_{i=1}^{N-1} s_i = f_N S_N \quad (19)$$

6.2 חישוב הפולינום אופייני

כעת נחזור לחישוב הפולינום האופייני של המטריצה, לשם כך נחשב $\det(L - \lambda I)$

$$\det \begin{vmatrix} f_1 - \lambda & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_N \\ s_1 & -\lambda & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & s_2 & -\lambda & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & s_3 & -\lambda & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & -\lambda & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & s_{N-1} & -\lambda \end{vmatrix}$$

נפתח את הדטרמיננטה באותו אופן, כעת המינור יהיה מטריצה משולשת עליונה ולא מטריצה אלכסונית, אך מבחינת חישוב הדטרמיננטה התוצאה זהה – כפל איברי האלכסון הראשי. כלומר האיבר הראשון בחישוב הדטרמיננטה הוא הדטרמיננטה של מטריצת לסלי.

כעת נחשב את התוספת שנותרה לנו, כפל של $-\lambda$ עם המינור המתאים. נשים לב כי המינור הוא בעצם $\det(L^{N-1 \times N-1} - \lambda I)$, כלומר מטריצה אופיינית של מטריצת לסלי מסדר נמוך יותר באחד. נחשב את הדטרמיננטה באותו אופן – לפי הטור האחרון. לכן נקבל כי :

$$\det(L^{N-1 \times N-1}) = f_{N-1} * \prod_{i=1}^{N-2} s_i = f_{N-1} s_{N-1}$$

התוספת של $-\lambda$ תהיה באופן רקורסיבי לכל אחד מן השלבים.

לכן נקבל את הפולינום הבא:

$$\det(L) = f_N s_N + (-1)^N * (-\lambda) * (f_{N-1} s_{N-1} + (-1)^{N-1} * (-\lambda) (f_{N-2} s_{N-2} + (-1)^{N-2} (-\lambda) * (\dots)))$$

האיבר האחרון בחישובים אלה יהיה:

$$\begin{aligned} (-\lambda) * \det \begin{pmatrix} f_1 - \lambda & f_2 \\ s_1 & -\lambda \end{pmatrix} &= (-\lambda)(f_1 - \lambda) - f_2 s_1 = (-\lambda)(f_1 - \lambda) - f_2 s_2 \\ &= -\lambda f_1 + \lambda^2 - f_2 s_2. \end{aligned}$$

בנוסף נבחין כי $(-1)^n * (-\lambda) = (-1)^{n+1} \lambda$, ולמעשה כל פעם שנכפול את האיברים עם λ , נקבל כי אנחנו כופלים (-1) בחזקות עוקבות, לכן התוצאה של החזקה תמיד תהיה זוגית, ואז המקדם הופך להיות חיובי, כלומר כל המקדמים של λ הופכים להיות חיוביים.

נקבל את הביטוי הבא:

$$\begin{aligned} \det(L) &= f_N s_N + \lambda f_{N-1} s_{N-1} + \lambda^2 f_{N-2} s_{N-2} + \dots + \lambda^{N-3} f_3 s_3 \\ &\quad + (\lambda^{N-3})(-\lambda)(-\lambda f_1 + \lambda^2 - f_2 s_2) \rightarrow \{\lambda^{N-1} f_1 - \lambda^N + \lambda^{N-2} f_2 s_2\} \rightarrow \\ \det(L) &= f_N s_N + \lambda f_{N-1} s_{N-1} + \lambda^2 f_{N-2} s_{N-2} + \dots + \lambda^{N-2} f_2 s_2 + \lambda^{N-1} f_1 - \lambda^N = 0 \end{aligned}$$

נשים לב כי: $s_1 = 1$, לכן נוכל לרשום את הפולינום האופייני המתקבל כך:

$$p_{leslie}(\lambda) = \sum_{i=0}^{N-1} \lambda^i f_{N-i} s_{N-i} - \lambda^N = 0 \quad (20)$$

6.3 מציאת הפתרונות לפולינום האופייני

נרצה למצוא את הפתרונות של הפולינום האופייני, לשם כך נפתח את הפולינום לצורה שונה:

$$\sum_{i=0}^{N-1} \lambda^i f_{N-i} S_{N-i} = \lambda^N = \{\text{divide by } \lambda^N\} \rightarrow \sum_{i=0}^{N-1} \frac{\lambda^i f_{N-i} S_{N-i}}{\lambda^N} = 1 \rightarrow \{i < N\} \quad (21)$$

$$\rightarrow \sum_{i=0}^{N-1} \frac{f_{N-i} S_{N-i}}{\lambda^{N-i}} = 1 = \left\{ \begin{array}{l} k = N - i \\ i = 0, k = N \\ i = N - 1, k = 1 \end{array} \right\} \rightarrow \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{\lambda^k} = 1$$

כעת נתבונן על הפונקציה:

$$f(\lambda) = \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{\lambda^k} \quad (22)$$

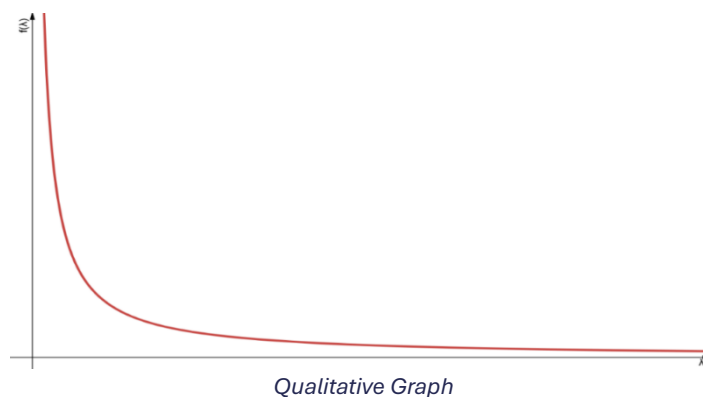
נחפש פתרון ממשי המקיים $f(\lambda) = 1$, ניתן לראות כי עבור $\lambda \neq 0$ הפונקציה רציפה. (הערכים של ההתרבות ומכפלת סיכויי ההישרדות ממשיים חיוביים).

משפט 2: הפונקציה (22) רציפה בתחום $(0, \infty)$ וכן מתקיים:

- $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = \lim_{\lambda \rightarrow \infty} \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{\lambda^k} = 0$
- $\lim_{\lambda \rightarrow 0} f(\lambda) = \lim_{\lambda \rightarrow 0} \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{\lambda^k} = \infty$
- $f'(\lambda) = \sum_{k=1}^N -k * \frac{f_k S_k}{\lambda^{k+1}} = - \sum_{k=1}^N \frac{k f_k S_k}{\lambda^{k+1}} < 0, \forall \lambda > 0$

אזי $f(\lambda)$ היא פונקציה מונוטונית יורדת ורציפה בתחום $(0, \infty)$, לכן לפי משפט ערך הביניים קיים פתרון יחיד $\lambda^* > 0$ המקיים:

$$f(\lambda^*) = \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{(\lambda^*)^k} = 1$$



6.4 הקשר ל R_0

נשים לב כי:

$$f(\lambda = 1) = \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{1^k} = \sum_{k=1}^N f_k S_k = R_0$$

כלומר כאשר $\lambda = 1$ נקבל בדיוק את ערך התוחלת, ננסה להבין מתוצאה זו מה אמורים להיות ערכי λ^* כדי לקבל גידול או היכחדות של אוכלוסייה. נזכיר כי:

$$\begin{aligned} f(\lambda^*) &= 1 \\ f'(\lambda) &< 0 \\ f(1) &= R_0 \end{aligned}$$

עבור $R_0 > 1$:

$$R_0 = f(\lambda = 1) > 1, \quad f(\lambda^*) = 1, \quad f(\lambda) \text{ יורדת} \Leftrightarrow \lambda^* > \lambda = 1$$

עבור $R_0 < 1$:

$$R_0 = f(\lambda = 1) < 1, \quad f(\lambda^*) = 1, \quad f(\lambda) \text{ יורדת} \Leftrightarrow \lambda^* < \lambda = 1$$

עבור $R_0 = 1$:

$$R_0 = f(\lambda = 1) = 1, \quad f(\lambda^*) = 1, \quad f(\lambda) \text{ יורדת} \Leftrightarrow \lambda^* = \lambda = 1$$

(ניתן לראות כי מתקיים יחס שקילות בין הפתרון λ^* לבין R_0 ביחס לערך 1)

משפט 3: הפונקציה (22) רציפה ומונוטונית יורדת בתחום $(0, \infty)$, $f(\lambda = 1) = R_0$, וקיים פתרון יחיד למשוואה $\lambda^* > 0$ המקיים $f(\lambda^*) = 1$. אזי מתקיים:

$$R_0 > 1 \Leftrightarrow \lambda^* > 1, \quad R_0 = 1 \Leftrightarrow \lambda^* = 1, \quad R_0 < 1 \Leftrightarrow \lambda^* < 1 \quad (23)$$

התוצאה שקיבלנו אינה רק בעלת משמעות תיאורטית – אלא גם בעלת חשיבות פרקטית גבוהה. בעוד שחישוב של λ^* דורש מציאת ערך עצמי של מטריצה, דבר שיכול להיות מורכב ואף לא ניתן לביצוע ידני במקרים כלליים, הרי ש- R_0 ניתן לחישוב בעזרת נוסחה סגורה פשוטה הכוללת את שיעורי הפוריות וההישרדות בלבד. לפיכך, ההשוואה של R_0 לערך 1 מהווה קריטריון אנליטי יעיל ונגיש לקביעה האם האוכלוסייה צפויה לגדול, להישאר יציבה או לדעוך. תוצאה זו מאפשרת להעריך את דינמיקת האוכלוסייה מבלי לחשב את הערך העצמי בפועל, תוך הסתמכות על פרמטרים ביולוגיים ברי מדידה.

6.5 ערך עצמי דומיננטי

משפט 4: הפונקציה (22) רציפה ומונוטונית יורדת בתחום $(0, \infty)$, וקיים פתרון יחיד למשוואה $\lambda^* > 0$ המקיים $f(\lambda^*) = 1$. אזי מתקיים:

- λ^* הוא הערך העצמי הדומיננטי של מטריצת לסלי.
- לכל ערך עצמי אחר מתקיים:

$$\lambda^* > |\lambda|$$

הוכחה:

לכל λ שהוא שורש לפולינום האופייני (21) מתקיים:

$$\left| \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{\lambda^k} \right| = |1| = 1 \leq \sum_{k=1}^N \left| \frac{f_k S_k}{\lambda^k} \right| = \sum_{k=1}^N \frac{|f_k S_k|}{|\lambda|^k} = \sum_{k=1}^N \frac{f_k S_k}{|\lambda|^k} = f(|\lambda|)$$

קיבלנו כי:

$$f(|\lambda|) \geq 1$$

מאחר ו- $f(\lambda^*) = 1$ פתרון יחיד, שוויון יתקבל כאשר $\lambda^* = \lambda$.

עבור:

$$f(|\lambda|) > 1 = f(\lambda^*)$$

נקבל כי $|\lambda| > \lambda^*$, מאחר ו- $f(\lambda)$ מונוטונית יורדת.

לכן λ^* הוא הערך העצמי הדומיננטי של מטריצת לסלי.

משמעות הערך העצמי הדומיננטי:

נזכר במשוואה (15):

$$n(t) \cong \lambda_1 * n(t-1) = \lambda^* * n(t-1)$$

לגבי השאלה של גידול או דעיכה קל יותר להשתמש ב- R_0 , אבל לערך λ^* יש חשיבות משום שהפירוש שלו הוא שיעור הגידול השנתי של האוכלוסייה בטווח הארוך.

אם נניח נרצה לדעת אחרי כמה זמן נוכל לקבל אוכלוסייה גדולה פי 2 מהגודל המקורי של האוכלוסייה (בהנחה שיש גידול) נוכל לבצע זאת באמצעות המשוואה:

$$n(t+m) > 2 * n(t) \Rightarrow \lambda_1^m * n(t) > 2 * n(t) \Rightarrow \lambda_1^m > 2 \Rightarrow m > \frac{\ln(2)}{\ln(\lambda_1)}$$

נוכל לבחור את m להיות הערך השלם הגדול הקרוב ביותר.

7 הוספת ציד למודל:

כעת נשאלת השאלה איך ניתן להפיק את המירב מהאוכלוסייה הנמדדת, מהי כמות הפריטים שניתן לצוד כך שלא נגרם להכחדת האוכלוסייה.

כדי לדון בשאלה זו נצטרך להחליט אילו שכבות גיל אנחנו נצוד באופן מבוקר באוכלוסייה, למשל לצוד לגמרי את השכבה הגדולה ביותר מכיוון שלא ישרדו בכל מקרה. ניתן לצוד שכבות גיל שונות בשיעורים שונים לכל שכבה, כדי לחשב את זה נצטרך ליצור מטריצת שיעורי הציד:

$$H = \begin{pmatrix} h_1 & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & h_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & h_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & 0 & h_m & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & h_{N-1} & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & h_N \end{pmatrix}, \quad 0 \leq h_i \leq 1, \quad i = 1, 2, 3 \dots N$$

מטריצה זו מייצגת את אחוז הפריטים שאנו צדים בכל שכבת גיל, למשל עבור השכבה האחרונה ניקח כי $h_N = 1$.

כדי להוסיף את הפרמטר של הציד למודל נצטרך להניח כמה הנחות:

- הציד קורה לאורך כל פרק זמן המדידה
- סיכויי ההישרדות אינם תלויים בציד הם גורמים שונים

מאחר והסיכוי להישרדות טבעית והציד הינם בלתי תלויים ניתן לכפול ביניהם כדי לקבל שיעור הישרדות חדש המכיל בתוכו את שניהם, סיכוי לשרוד ציד יהיה $1 - h_i$ לגיל i .

נסמן זאת באמצעות:

$$S' = S * (I - H) = \begin{pmatrix} s_1(1 - h_1) & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & s_2(1 - h_2) & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & s_N(1 - h_N) \end{pmatrix}$$

כעת המשוואה שלנו תיראה כך:

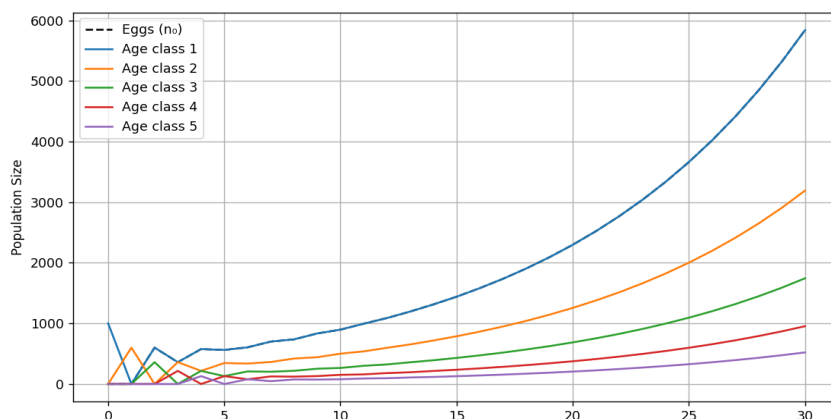
$$n(t+1) = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & \dots & f_N \\ s'_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & s'_2 & \dots & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & s'_3 & \dots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & s'_{N-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \vdots \\ n_N(t) \end{pmatrix} = L * n(t)$$

למעשה אנחנו מקבלים את אותן משוואות עם שינוי פרמטרים, לכן המסקנות שהסקנו קודם לכן עדיין תקפות, הגורם שהשתנה כאן הוא רק הסיכוי לשרוד.

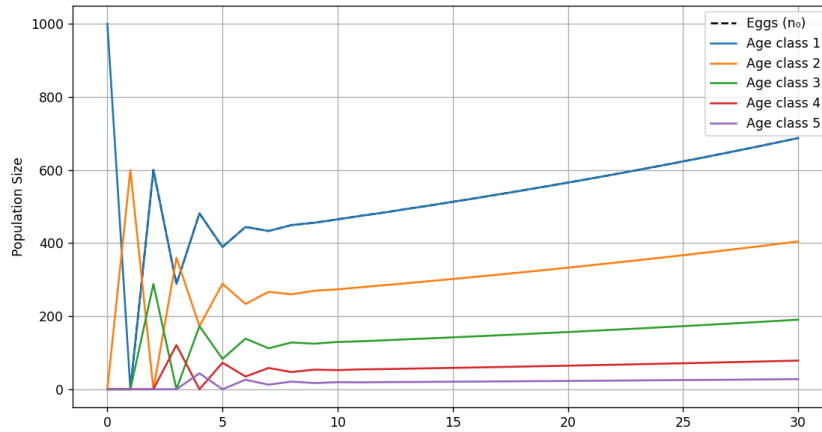
כעת ניתן להתייחס לקריטריון הישרדות האוכלוסייה כך:

$$R_0 = \sum_{i=1}^N f_i \prod_{j=1}^{i-1} s_j(1 - h_j) > 1$$

ניתן לראות בגרפים הבאים את ההבדלים בגדלי האוכלוסייה בשכבות גיל שונות, כאשר יש ציד ואין ציד במודל:



גרף גדלי אוכלוסייה ללא ציד
 $R_0 = 1.3056$



גרף גדלי האוכלוסייה עם ציד
 $R_0 = 1.0525$

8 גיוס תלוי בצפיפות

עד כה השתמשנו בפונקציות ליניאריות כדי לתאר את התפתחות האוכלוסייה לאורך זמן, אך תיאור זה הוא אידיאלי בלבד ואינו משקף באופן מדויק את מה שמתרחש בטבע. מודלים ליניאריים מניחים ששיעורי הפוריות וההישרדות קבועים ואינם מושפעים מגודל האוכלוסייה. בפועל, בטבע קיימות מגבלות אקולוגיות (כמו זמינות מזון, שטח מחיה, תחרות, טורפים), אשר גורמות לכך שסיכויי ההישרדות – במיוחד של פרטים צעירים – יורדים ככל שגודל האוכלוסייה גדל.

למשל, כאשר יש צפיפות גבוהה של פרטים צעירים, התחרות ביניהם על משאבים מובילה לכך שרק חלק קטן מהם שורד. מצב זה אינו ניתן לתיאור נכון באמצעות מודל ליניארי, שבו לכל פרט יש את אותו סיכוי לשרוד ללא תלות בגודל האוכלוסייה. לכן, כדי לתאר תופעות מציאותיות מסוג זה – ובעיקר את הירידה בהישרדות כתוצאה מצפיפות – נדרש לעבור למודל לא ליניארי, בו פונקציית הגיוס $\psi(n_0)$ תלויה בגודל קבוצת הגיל הצעירה.

פונקציית הגיוס $\psi(n_0)$ מייצגת את שיעור ההישרדות של הצעירים, והיא תלויה בגודל קבוצת הצאצאים שנולדה במחזור זמן נתון – כלומר ב- n_0 . כאשר n_0 קטן (צפיפות נמוכה), מרבית הצאצאים שורדים ולכן $\psi(n_0) \approx 1$. לעומת זאת כאשר n_0 גדול (צפיפות גבוהה), התחרות על משאבים גורמת לכך שרק חלק קטן מהצאצאים שורד, ולכן $\psi(n_0) \ll 1$. כך מתקבל תיאור ריאליסטי יותר של הדינמיקה בטבע.

נזכר ב (4):

$$n_0(t) = \text{Offspring}(t) = \sum_{i=1}^N f_i * n_i(t)$$

כמות הצעירים שתעבור בפועל לשכבת הגיל הראשונה בזמן הבא ניתנת על ידי:

$$n_1(t+1) = n_0(t) * \psi(n_0(t)) \quad (24)$$

כלומר, פונקציית הגיוס קובעת בפועל כמה מהצאצאים שנולדו אכן מצליחים לשרוד ולהצטרף לאוכלוסייה הפעילה. כדי שהפונקציה תייצג את המציאות כמה שיותר נצטרך להניח שהיא מקיימת את התנאים הבאים:

$$1. \quad \psi(0) = 1$$

כאשר אין כלל פרטים צעירים באוכלוסייה ($n_0 = 0$) לא קיימת תחרות פנימית על משאבים, ולכן הסיכוי של פרט לשרוד (אם יופיע) הוא מירבי – כלומר 1. תנאי זה מהווה נקודת ייחוס: אם מופיע פרט יחיד באוכלוסייה ריקה, הוא ישרוד ככל שהמודל מאפשר.

$$2. \quad \psi(n_0) \text{ יורדת ככל ש-} n_0 \text{ גדל:}$$

ככל שכמות הפרטים הצעירים (n_0) גדולה יותר, כך התחרות ביניהם על משאבים (כגון מזון, מרחב מחיה, טיפול הורי) גוברת. תחרות זו פוגעת בסיכויי ההישרדות של כל פרט בנפרד – ולכן סביר שמידת ההצלחה של כל פרט לשרוד (כלומר, $\psi(n_0)$) תקטן ככל שהצפיפות גבוהה יותר.

כעת נמשיך לבנות את השכבות השונות של האוכלוסייה במודל החדש:

$$n_1(t+1) = n_0(t) * \psi(n_0(t))$$

$$n_2(t+1) = s_1 n_1(t)$$

$$n_3(t+1) = s_2 n_2(t)$$

\vdots

$$n_N(t+1) = s_{N-1} n_{N-1}(t)$$

כעת נשתמש בפונקציה ψ כדי לבטא את המשוואות לאורך כל הגילאים

$$n_1(t+1) = n_0(t) * \psi(n_0(t))$$

$$n_2(t+1) = s_1 n_0(t) * \psi(n_0(t-1))$$

$$n_3(t+1) = s_2 s_1 n_0(t) * \psi(n_0(t-2))$$

$$n_4(t+1) = s_3 s_2 s_1 n_0(t) * \psi(n_0(t-3))$$

\vdots

$$n_N(t+1) = \prod_{i=1}^{N-1} s_i * n_0(t) * \psi(n_0(t-N+1))$$

$$n_N(t+1) = S_i * n_0(t) * \psi(n_0(t-N+1)) \quad (25)$$

נוכל לרשום את הנוסחה לכמות הצאצאים (4) באוכלוסייה בזמן t כך:

$$n_0(t+1) = \sum_{i=1}^N f_i * S_i * n_0(t-i+1) * \psi(n_0(t-i+1)) \quad (26)$$

ישנן פונקציות גיוס נפוצות אשר משתמשים בהן בבילוגיה מתמטית, אקולוגיה של אוכלוסיות, וניהול משאבי טבע מתחדשים. הן משמשות לתיאור ההסתברות של פרט צעיר לשרוד ולהצטרף לאוכלוסייה הבוגרת, תוך תלות בגודל קבוצת הצעירים n_0 פונקציות אלו מופיעות במודלים של דגה, יערנות, חקלאות אקולוגית, ובפרט – בניתוח השפעת צפיפות אוכלוסין על הישרדות וגיוס.

לכל פונקציה יתרונות וחסרונות תלויי הקשר ביולוגי, אך כולן חולקות את המאפיין הבסיסי של ירידה בהסתברות ההישרדות ככל ש- n_0 גדל – כלומר, הן משקפות תחרות בין פרטים בגיל צעיר.

הפונקציות הנפוצות הינן:

• **Beverton and Holt**:

$$\psi(n_0) = \frac{1}{1 + \beta n_0}$$

• **Ricker**:

$$\psi(n_0) = e^{-\beta n_0}$$

• **Schaefer**:

$$\psi(n_0) = 1 - \beta n_0$$

• **Power Function**:

$$\psi(n_0) = n_0^{-\beta}$$

• **Depensation**:

$$\psi(n_0) = \frac{n_0}{1 + \beta n_0^2}$$

כאשר $\beta > 0$.

מקרים מיוחדים עבור:

• **Depensation** - כאשר $\psi(0) = 0$.

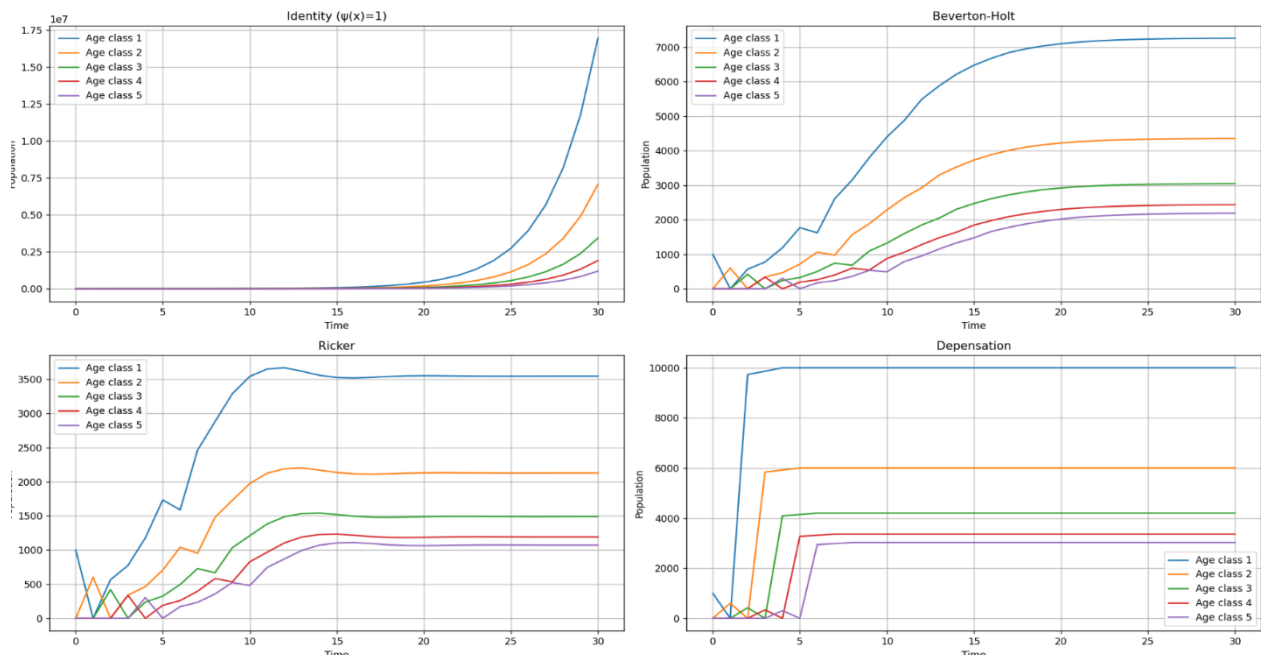
מתארת תופעה ביולוגית שנקראת – **"Allee Effect"** מצב שבו צפיפות נמוכה מדי של אוכלוסייה פוגעת בהישרדות או ברבייה, לכן מתאימה למצבים בהם אוכלוסייה קטנה מיד מתקשה לשרוד או להתרבות, עד שמושג סף קריטי.

• **Power Function** כאשר $\psi(0) = \infty$.

פונקציה שמתארת תחרות חזקה מאוד: כאשר צפיפות גבוהה – כמעט אף אחד לא שורד, וכשיש רק מעט פרטים – כולם שורדים בוודאות. אך פונקציה זו אינה ריאלית בטבע אין שיעור הישרדות אינסופי, לכן פונקציה זו מתאימה להדגמה תאורטית.

הפונקציות **Power Function** ו **Schaefer** אינן מציאותיות מבחינת המודל אותו אנו רוצים לכן הן רק מוזכרות ולא נעשה בהם שימוש.

ניתן לראות בגרפים הבאים את ההבדלים בין פונקציות קסי שונות במודל שלנו:



השוואת גדלי אוכלוסייה לפי שכבות גיל בין פונקציות גיוס שונות
 $\beta = 0.01$, $5 =$ שכבות גיל
 $fertility = \{0, 1, 2, 3, 4\}$, $survival = \{0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$

9 שיווי משקל במודל לא ליניארי

ניתן לראות בגרפים הקודמים שגדלי האוכלוסיות שואפים לערכים קבועים, ננסה למצוא את הערכים הקבועים הללו ואת שיווי המשקל במודל החדש שבנינו, שיווי משקל הכוונה לכך שגודל של כל שכבת גיל שואפת לקבוע והשינויים בה מזעריים. במודל הלינארי לא היה לנו שיווי משקל, המודל הציג הכחדה – שאיפה ל0 או גדילה לאינסוף. העובדה שהמודל הלא לינארי מתאר רגולציה של האוכלוסייה היא בדיוק זו שעושה אותו ריאליסטי יותר מבחינת התחזיות שלו.

אנו מניחים כי גדלי האוכלוסיות מתכנסים כפי שראינו בסימולציות, למעשה ההתכנסות הזו היא שיווי משקל ועבור t מסוים השינויים בגדלי האוכלוסיות יהיו כבר קטנים מספיק שניתן להגיד כי השינויים בגדלי האוכלוסייה ישאפו ל0.

נסמן את גודל שכבת גיל i באוכלוסייה לאחר אותו t ב n_i^* .

כדי למצוא את הגודל בשיווי משקל נצטרך להשאיר את t לאינסוף במשוואה (4):

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t) = \sum_{i=1}^N f_i * \lim_{t \rightarrow \infty} n_i(t) \rightarrow n_0^* = \sum_{i=1}^N f_i * n_i^*$$

נחזור על התהליך גם עבור המשוואות ב (25):

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_1(t+1) = \lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t) * \psi(\lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t)) \rightarrow n_1^* = n_0^* * \psi(n_0^*)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_2(t+1) = S_2 * \lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t) * \psi(\lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t-1)) \rightarrow n_2^* = S_2 n_0^* * \psi(n_0^*)$$

⋮

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} n_N(t+1) &= S_N * \lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t) * \psi\left(\lim_{t \rightarrow \infty} n_0(t-N+1)\right) \\ &\rightarrow n_N^* = S_N * n_0^* * \psi(n_0^*) \end{aligned}$$

באופן כללי נקבל את המשוואות הבאות לשיווי המשקל

$$n_0^* = \sum_{i=1}^N f_i * S_i * n_0^* * \psi(n_0^*) - \text{offsprings in every step} \quad (27)$$

$$n_i^* = S_i * n_0^* * \psi(n_0^*) - \text{population for age } i \quad (28)$$

ננסה למצוא פתרון שונה מהפתרון הטריטוריאלי שבו $n_0^* = 0$ והאוכלוסייה נכחדת לגמרי.

נזכיר כי $0 < \psi(n) \leq 1$, מ (27) נבודד את ψ ונקבל:

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{\sum_{i=1}^N f_i * S_i} = \frac{1}{R_0} \quad (29)$$

כלומר התנאי לקיום פתרון המשוואה הינו:

$$0 < \frac{1}{R_0} \leq 1 \rightarrow R_0 \geq 1$$

נזכר ב (23) התנאי המתקבל מבטיח אי הכחדה של האוכלוסייה (גדילה או גודל קבוע) במודל הלינארי. למעשה התנאי הזה מתקיים גם במודל הלא לינארי, אך לא נתעסק בהוכחה של התנאי. כאשר אין פתרון – כלומר התנאי אינו מתקיים, $R_0 < 1$ ולכן האוכלוסייה נכחדת.

נציב במשוואה (28) את (29) ונקבל:

$$n_i^* = \frac{S_i}{\sum_{k=1}^N f_k * S_k} * n_0^* = \frac{S_i}{R_0} * n_0^* \quad (30)$$

$$n_i^* = \frac{S_i}{R_0} * n_0^*$$

למעשה יש כאן רק משוואה אחת שצריך לפתור והיא עבור ה- n_0^* כל שאר הערכים נובעים מהערך של n_0^* בכפל בפרמטר $\frac{S_i}{R_0}$.

קיבלנו תיאור של מערכת משוואות של מצב שיווי המשקל, הביטוי במכנה - R_0 מייצג את כמות הצאצאים הממוצעת שמייצר פרט במהלך חייו (קבוע לכל הגילאים), והביטוי במונה מסמל את הסיכוי של פרט בודד לשרוד מגיל 1 ועד לגיל i (תלוי בגיל).

9.1 שיווי משקל ב-Beverton-Holt

המשוואות שברשותנו הינן:

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{R_0} \quad (29)$$

$$n_i^* = \frac{S_i}{R_0} * n_0^* \quad (30)$$

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{1 + \beta n_0^*} \quad (31)$$

משוואה (31) נובעת מהפונקציה הנפוצה שבחרנו Beverton-Holt.

נשווה בין (29) לבין (31) ונקבל ביטוי ל- n_0^* :

$$\frac{1}{R_0} = \frac{1}{1 + \beta n_0^*} \Rightarrow n_0^* = \frac{R_0 - 1}{\beta}$$

נציב פרמטרים לדוגמא כדי להראות שהפתרון שהגענו אליו נכון:

$$\beta = 0.01, \quad N = 5,$$

$$f = \{0, 1, 2, 3, 4\}, \quad s = \{0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$$

$$R_0 = \sum_{i=1}^5 f_i S_i = 0 + 1 * 0.6 + 2 * 0.6 * 0.7 + 3 * 0.6 * 0.7 * 0.8 + 4 * 0.6 * 0.7$$

$$* 0.8 * 0.9 = 0.6 + 0.84 + 1.008 + 1.2096 = 3.6576$$

$$n_0^* = \frac{R_0 - 1}{\beta} = \frac{3.6576 - 1}{0.01} = 265.76$$

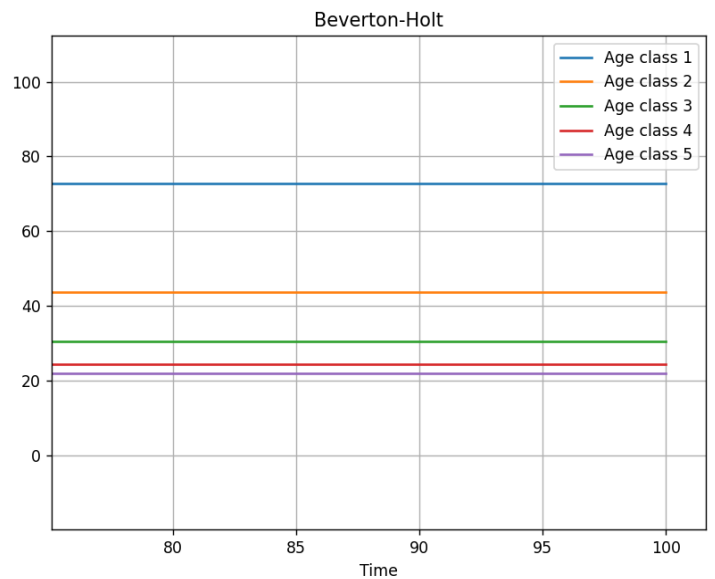
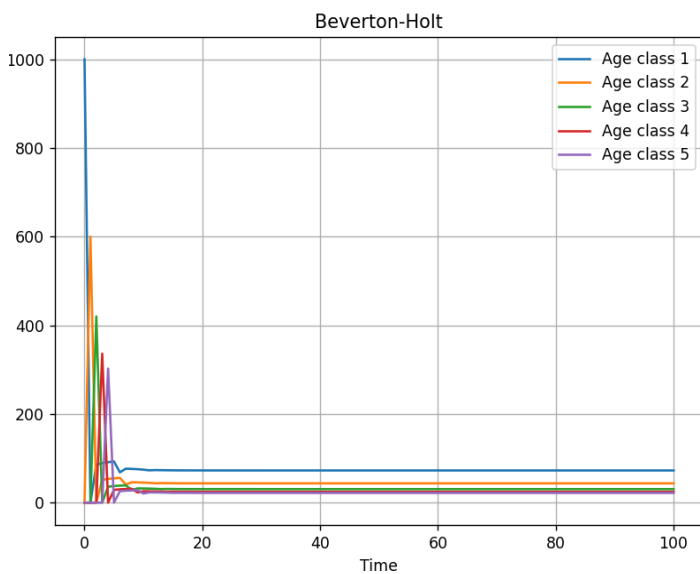
$$n_1^* = \frac{S_1}{R_0} * n_0^* = \frac{1}{3.6576} * 265.76 = 72.66$$

$$n_2^* = \frac{S_2}{R_0} * n_0^* = \frac{0.6}{3.6576} * 265.76 = 43.6$$

$$n_3^* = \frac{S_3}{R_0} * n_0^* = \frac{0.6 * 0.7}{3.6576} * 265.76 = 30.517$$

$$n_4^* = \frac{S_4}{R_0} * n_0^* = \frac{0.6 * 0.7 * 0.8}{3.6576} * 265.76 = 24.413$$

$$n_5^* = \frac{S_5}{R_0} * n_0^* = \frac{0.6 * 0.7 * 0.8 * 0.9}{3.6576} * 265.76 = 21.972$$



```

13 Predicted steady state values:
R0 = 3.6576
n0* = 265.7600
Theoretical values: [72.66 43.6 30.52 24.41 21.97]
Simulated final values:[72.66 43.6 30.52 24.41 21.97]

```

אומדן שיווי המשקל במודל Beverton-Holt

ניתן לראות כי קיבלנו את התוצאות הנכונות, כלומר מצאנו כמו שצריך את ערכי מצב שיווי המשקל.

10 ציד במודל הלא ליניארי

כמו במודל הליניארי, נוסיף גם כאן את הציד של האוכלוסייה, נוסיף את הפרמטר של הציד למשוואה (26):

$$n_0(t+1) = \sum_{i=1}^N f_i * \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j) * n_0(t-i+1) \psi(n_0(t-i+1)) \quad (32)$$

למעשה גם כאן השינוי שנוצר הוא בסיכוי של פריט בשכבת גיל מסוימת לעבור לשכבת גיל הבאה.

המשוואה החדשה שקיבלנו הינה משוואה לא ליניארית עם ציד בתוכה.

10.1 שיווי משקל במודל הלא לינארי עם ציד

מהחקירה שביצענו יש לנו כבר את המשוואות של שיווי המשקל, נוסיף אליהם את אלמנט הציד:

$$R_{0H} = \sum_{i=1}^N f_i \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j) \quad (33)$$

$$S'_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j) \quad (34)$$

המשוואות המקוריות עם הוספת אלמנט הציד:

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{R_{0H}} \quad (35)$$

$$n_i^* = \frac{S'_i}{R_{0H}} * n_0^* \quad (36)$$

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{1 + \beta n_0^*} = \{Beverton - Holt\}$$

$$n_0^* = \frac{R_{0H} - 1}{\beta} \quad (37)$$

כדי לחשב את כמות הציד הכולל בכל פרק זמן נשתמש בנוסחא הבאה:

$$TotalHunt(\vec{h}) = \sum_{i=1}^N h_i * n_i^* = n_0^* \sum_{i=1}^N h_i * \frac{S'_i}{R_{0H}} = \frac{n_0^*}{R_{0H}} * \sum_{i=1}^N h_i * S'_i$$

$$TotalHunt(\vec{h}) = \frac{n_0^*}{R_{0H}} * \sum_{i=1}^N h_i * S'_i \quad (38)$$

נעשה דוגמא עם הקבועים הקודמים שלנו:

$$\beta = 0.01, \quad N = 5,$$

$$f = \{0, 1, 2, 3, 4\}, \quad s = \{0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$$

נצטרך להוסיף וקטור לכמות ציד באוכלוסייה בכל שכבת גיל:

$$h = \{0, 0, 0.5, 0.6, 0.7\}$$

נניח כי לא צדים פריטים מ-2 שכבות גיל הראשונות ושצדים שיעורים גדולים יותר ככל שעולים בשכבות גיל.

$$R_{0H} = \sum_{i=1}^5 f_i \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j)$$

$$= 0 + 1 * 0.6 * (1 - 0) + 2 * 0.6 * 0.7 * (1 - 0) * (1 - 0) + 3 * 0.6 * 0.7 * 0.8 * (1 - 0) * (1 - 0) * (1 - 0.5) + 4 * 0.6 * 0.7 * 0.8 * 0.9 * (1 - 0) * (1 - 0) * (1 - 0.5) * (1 - 0.6)$$

$$= 0.6 + 0.84 + 0.504 + 0.24192 = 2.18592$$

$$n_0^* = \frac{R_{0H} - 1}{\beta} = \frac{2.18592 - 1}{0.01} = 118.592$$

$$n_1^* = \frac{S'_1}{R_{0H}} * n_0^* = \frac{1}{2.18592} * 118.592 = 54.25$$

$$n_2^* = \frac{S'_2}{R_{0H}} * n_0^* = \frac{0.6}{2.18592} * 118.592 = 32.55$$

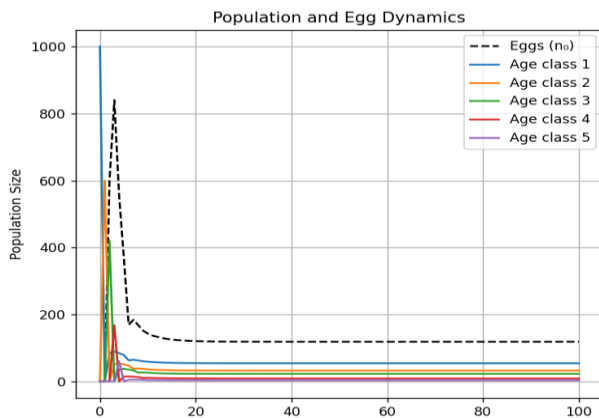
$$n_3^* = \frac{S'_3}{R_{0H}} * n_0^* = \frac{0.42}{2.18592} * 118.592 = 22.79$$

$$n_4^* = \frac{S'_4}{R_{0H}} * n_0^* = \frac{0.168}{2.18592} * 118.592 = 9.11$$

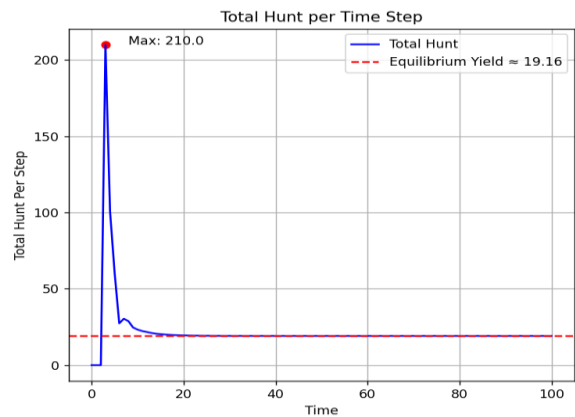
$$n_5^* = \frac{S'_5}{R_{0H}} * n_0^* = \frac{0.06048}{2.18592} * 118.592 = 3.28$$

$$TotalHunt(\vec{h}) = \sum_{i=1}^5 h_i * n_i^* = 0 + 0 + 0.5 * 22.79 + 0.6 * 9.11 + 0.7 * 3.28$$

$$= 19.16$$



גרף המתאר גודל אוכלוסיות הדגים לפי גילאים



גרף המתאר את כמות הצייד הכוללת בכל פרק זמן בודד

```

Steady State (Theoretical) Values:
R0 with hunting: 2.1859
n0* (eggs at equilibrium): 118.59
n1* = 54.25
n2* = 32.55
n3* = 22.79
n4* = 9.11
n5* = 3.28

```

גדלי אוכלוסיית הדגים בשילוב עם ציד

שוב, ניתן לראות שקיבלנו בסימולציה את הערכים שציפינו לקבל לפי המשוואות שיצרנו, ניתן לראות שכמות הציד המקסימלית בשלב מסוים הינו 210.

11 מיקסום הדייג

ננסה לקבל מקסימום עבור תפוקת הציד בטווח הארוך, לשם כך נניח כמה הנחות, מאחר ואנו עוסקים בדגים האפשרויות שיש בפנינו מבחינת הדייג הינו גודל החורים ברשתות הדייג, ככל שהחורים גדולים יותר אנו תופסים דגים גדולים יותר בעוד שהקטנים חומקים מבין הרווחים ולא נתפסים ברשת.

מנתון זה אנחנו יכולים להבין שעד שכבת גיל מסוימת (k) אנו לא מבצעים דייג לכן $h_i = 0$ ומאותו גיל ערך הדייג יהיה זהה לכלל שכבות הגיל. כלומר וקטור הציד שלנו יראה בצורה הבאה:

$$H^{1 \times N} = \begin{cases} 0 & i < k \\ h & k \leq i \end{cases}$$

נסתכל כעת על המשוואות שעבדנו איתם קודם:

$$R_{0H} = \sum_{i=1}^N f_i \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j) = \{fish\ N - k + 1\ groups\} \quad (33)$$

$$S'_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j (1 - h_j) = \begin{cases} \prod_{j=1}^{i-1} s_j & i \leq k \\ (1 - h)^{i-k} \prod_{j=1}^{i-1} s_j & k < i \end{cases} \quad (34)$$

$$\psi(n_0^*) = \frac{1}{R_{0H}} \quad (35)$$

$$n_i^* = \frac{S'_i}{R_{0H}} * n_0^* \quad (36)$$

$$n_0^* = \frac{R_{0H} - 1}{\beta} \quad (37)$$

$$\begin{aligned} Total_Hunt(\vec{h}) &= \frac{n_0^*}{R_{0H}} * \sum_{i=1}^N h_i * S'_i = \frac{n_0^*}{R_{0H}} * \sum_{i=k}^N h * S'_i \\ &= \frac{n_0^* * h}{R_{0H}} * \prod_{j=1}^k s_j \sum_{i=k+1}^N (1 - h)^{i-k} * \prod_{j=k+1}^{i-1} s_j \\ &= n_k^* * h * \sum_{i=k+1}^N (1 - h)^{i-k} * \prod_{j=k+1}^{i-1} s_j \end{aligned} \quad (38)$$

כלומר הדייג מתחיל רק בשכבת גיל k , לכן כדי לקבל את הדייג נצטרך את כמות הפריטים בשכבת גיל k ומשם נצטרך להתחיל את החישובים. נסדר קצת את המשוואה:

$$TotalHunt(h) = \frac{h}{\beta} * \frac{R_{0H} - 1}{R_{0H}} * \sum_{i=k+1}^N (1-h)^{i-k} * \prod_{j=1}^{i-1} s_j$$

כעת כדי למקסם את הפונקציה $TotalHunt$, נגזור אותה לפי פרמטר h לפי כלל השרשרת, אך קודם נגזור את הביטוי שלנו R_{0H} כדי להימנע מכתובה ארוכה ומיותרת נסמן:

$$\frac{d}{dh} R_{0H} = \sum_{i=k}^N f_i (i-k)(1-h)^{i-k-1}(-1) \prod_{j=1}^{i-1} s_j = R_{0H}'$$

נצטרך לגזור כל אחד מן הפונקציות בנפרד:

$$\begin{aligned} 1. \frac{d}{dh} \frac{h}{\beta} &= \frac{1}{\beta} \\ 2. \frac{d}{dh} \frac{R_{0H} - 1}{R_{0H}} &= \frac{d}{dh} \left(1 - \frac{1}{R_{0H}} \right) = \frac{R_{0H}'}{R_{0H}^2} \\ 3. \frac{d}{dh} \sum_{i=k}^N (1-h)^{i-k} * \prod_{j=1}^{i-1} s_j &= \sum_{i=k}^N (i-k)(1-h)^{i-k-1}(-1) * \prod_{j=1}^{i-1} s_j \end{aligned}$$

כעת נוכל לבטא את הנגזרת של הפונקציה שלנו:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dh} TotalHunt &= \frac{1}{\beta} * \frac{R_{0H} - 1}{R_{0H}} * \sum_{i=k}^N (1-h)^{i-k} * \prod_{j=1}^{i-1} s_j + \\ &\quad \frac{R_{0H}'}{R_{0H}^2} * \frac{h}{\beta} * \sum_{i=k}^N (1-h)^{i-k} * \prod_{j=1}^{i-1} s_j + \\ &\quad \frac{h}{\beta} * \frac{R_{0H} - 1}{R_{0H}} * \sum_{i=k}^N (i-k)(1-h)^{i-k-1}(-1) * \prod_{j=1}^{i-1} s_j \end{aligned}$$

כדי למצוא את המקסימום נצטרך להשוות ל-0:

$$TotalHunt' = 0$$

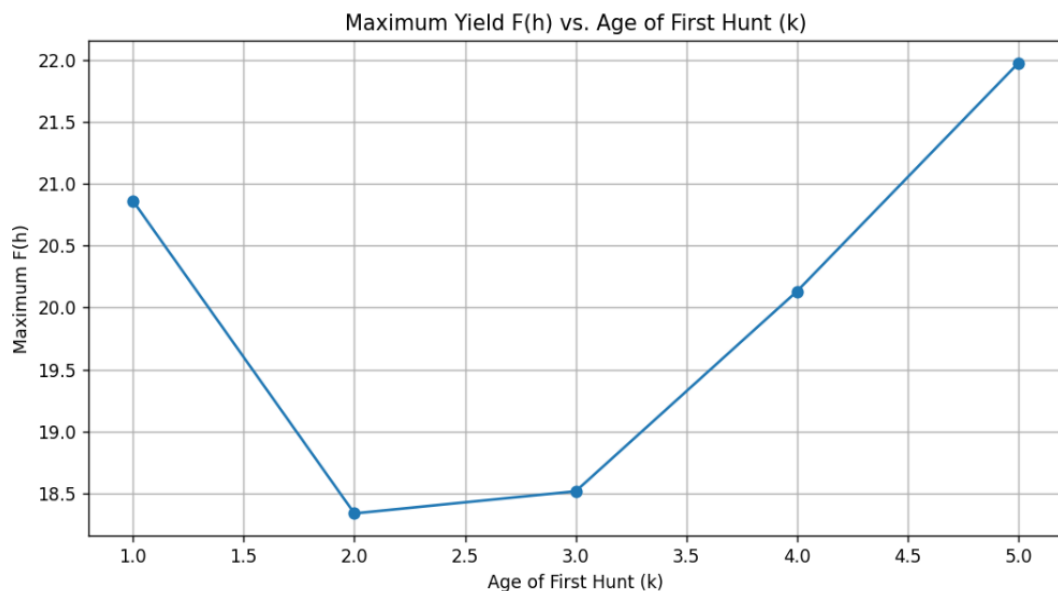
מאחר והפונקציה שלנו מאוד מורכבת נצטרך לעבור לכלים נומריים כדי לפתור את הבעיה. המטרה שלנו היא למצוא את הערך המקסימלי של הדייג בטווח הארוך, כלומר למצוא עבור איזה h (שיעור הצייד) ו- k (שכבת גיל), נקבל את התפוקה המקסימלית של הדייג. כדי למצוא את הפרמטרים האלה נצטרך למצוא את h האופטימלי לכל k בנפרד.

נציב את הפרמטרים הבאים:

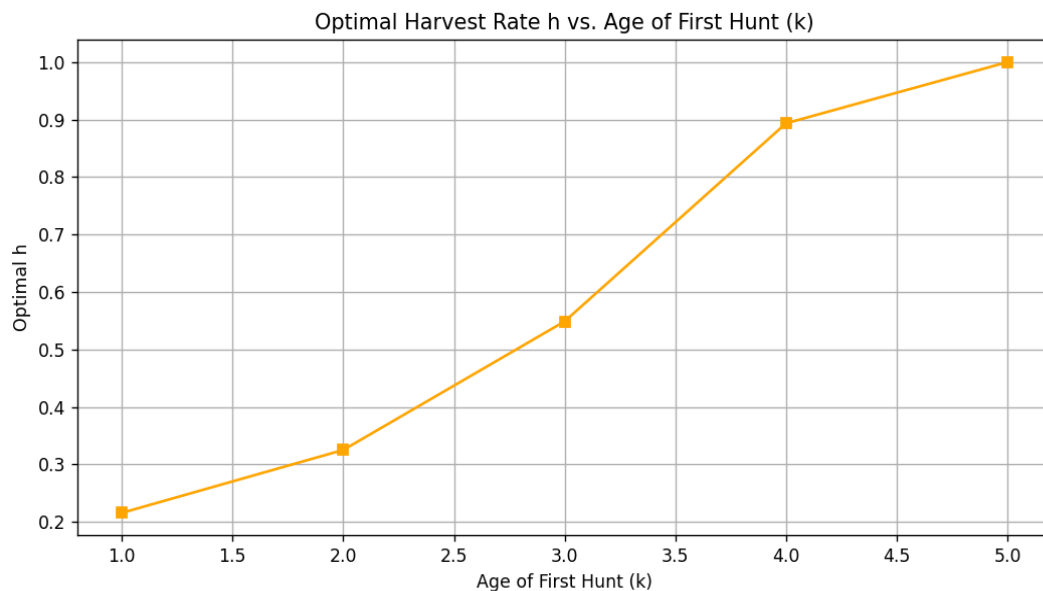
$$\begin{aligned} \beta &= 0.01, & N &= 5, \\ f &= \{0, 1, 2, 3, 4\}, & s &= \{0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0\} \end{aligned}$$

נקבל את התוצאות הבאות:

k	Optimal h	Maximum F(h)
1	0.215920	20.859245
2	0.325330	18.340078
3	0.549039	18.518758
4	0.893596	20.131830
5	0.999993	21.972131



גרף המתאר את התפוקה המקסימלית לפי גיל התחלתי של ציד

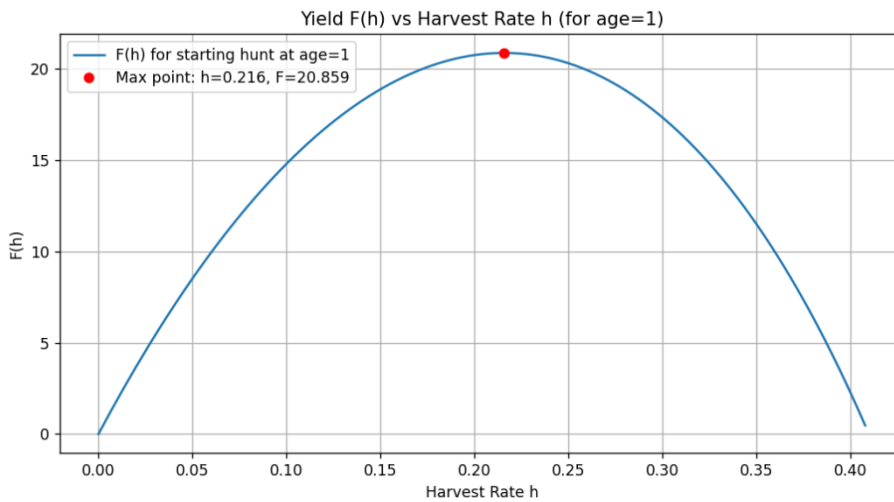



גרף המתאר את ערך הציד המקסימלי לפי גיל התחלתי של ציד

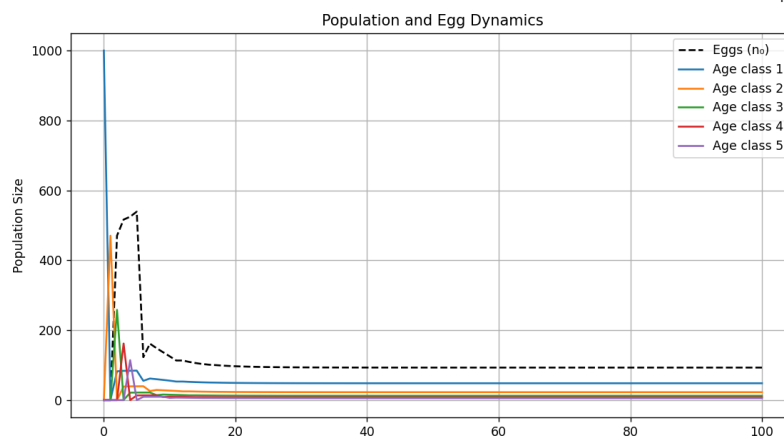
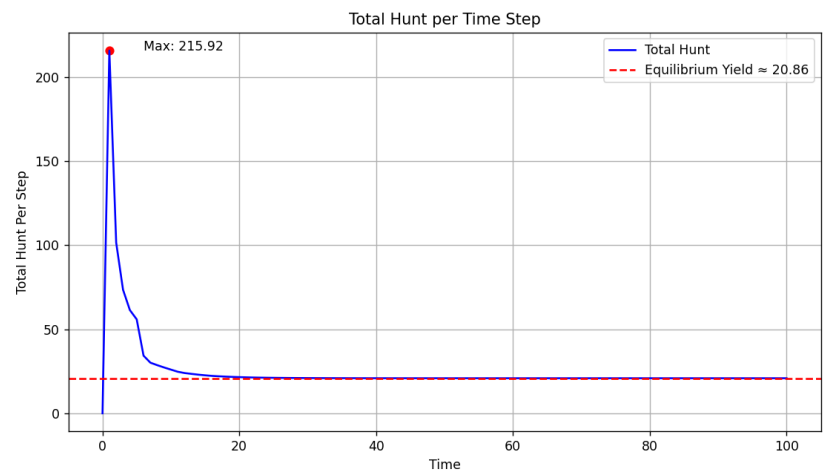
נרצה להראות שהפיתוח שעשינו באמת מתקיים, נבחר את k לערך כלשהו ונצייר את הפונקציה של $TotalHunt$, ערך המקסימום בפונקציה אמור להיות זהה לערך שקיבלנו בטבלה.

11.1 תוצאות נומריות

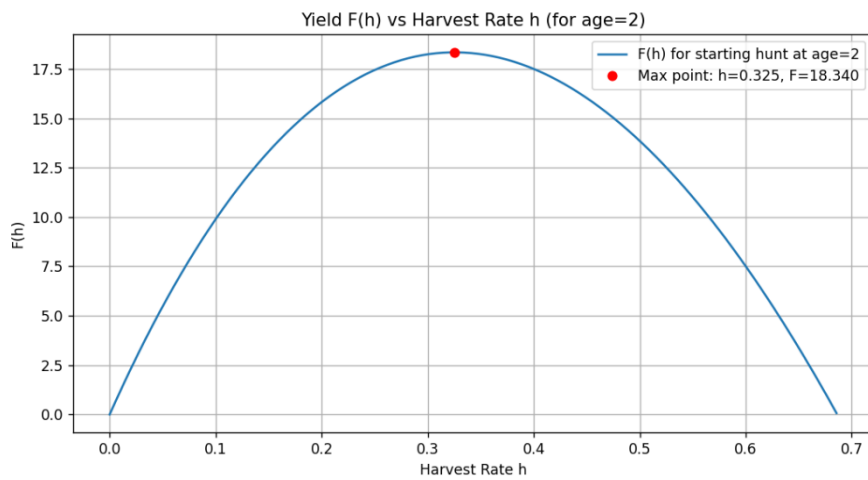
התחלת הציד בשכבה הראשונה: בחרנו את $k=1$ וניתן לראות שאכן המקסימום של הפונקציה תואם לערך שיצא לנו קודם לכן בחישוב - 0.215920




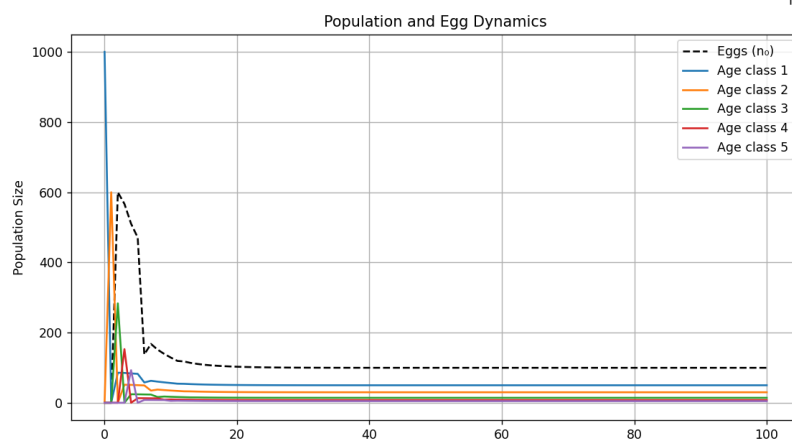
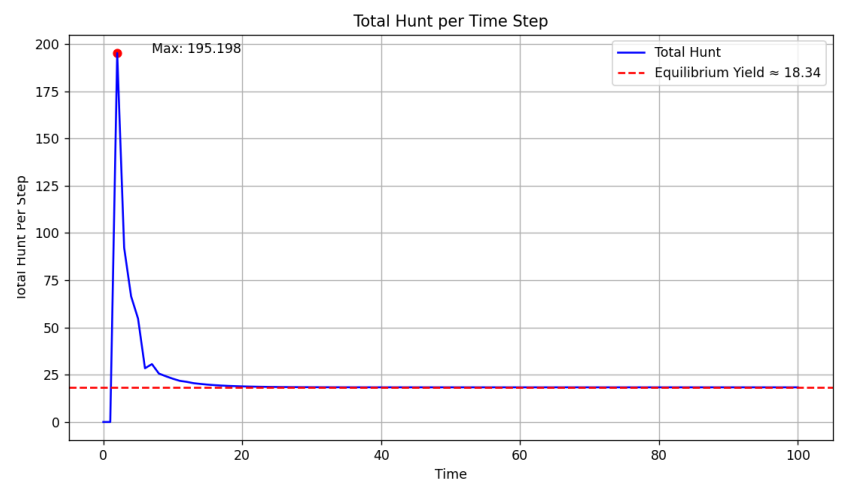
 **Steady State (Theoretical) Values:**
 R_0 with hunting: 1.9299
 n_0^* (eggs at equilibrium): 92.99
 $n_1^* = 48.18$
 $n_2^* = 22.67$
 $n_3^* = 12.44$
 $n_4^* = 7.80$
 $n_5^* = 5.51$



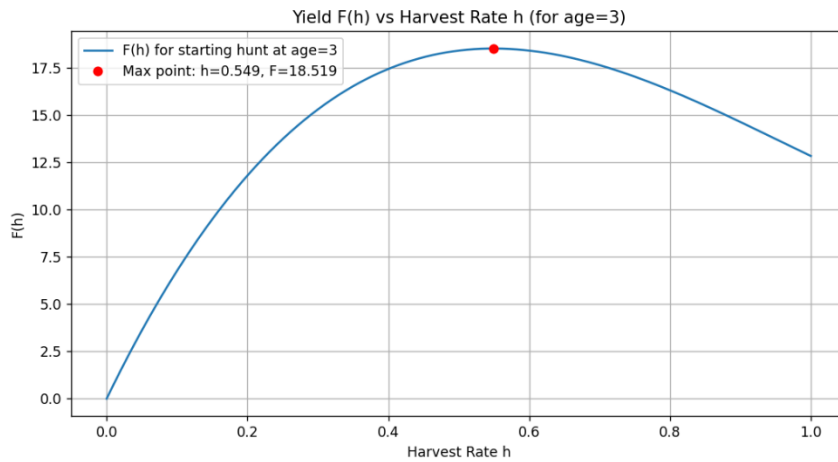
התחלת הציד בשכבה השנייה: בחרנו את $k=2$ וניתן לראות שאכן המקסימום של הפונקציה
תואם לערך שיצא לנו קודם לכן בחישוב - 0.325330




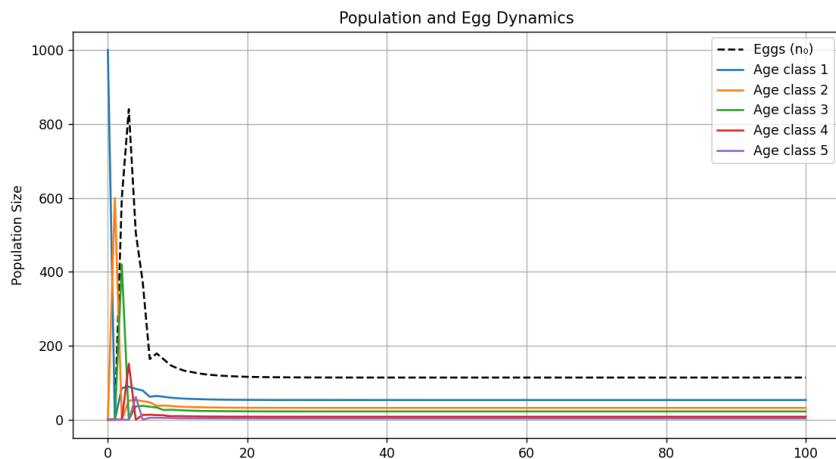
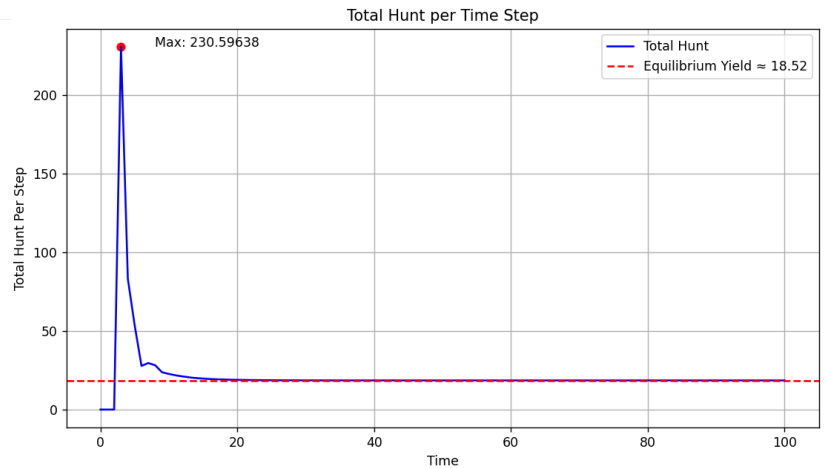
 **Steady State (Theoretical) Values:**
 R_0 with hunting: 1.9970
 n_0^* (eggs at equilibrium): 99.70
 $n_1^* = 49.93$
 $n_2^* = 29.96$
 $n_3^* = 14.15$
 $n_4^* = 7.64$
 $n_5^* = 4.64$



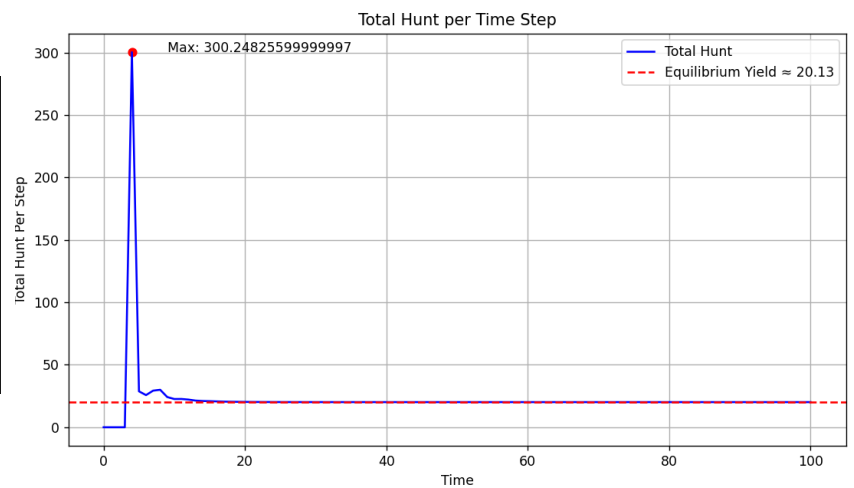
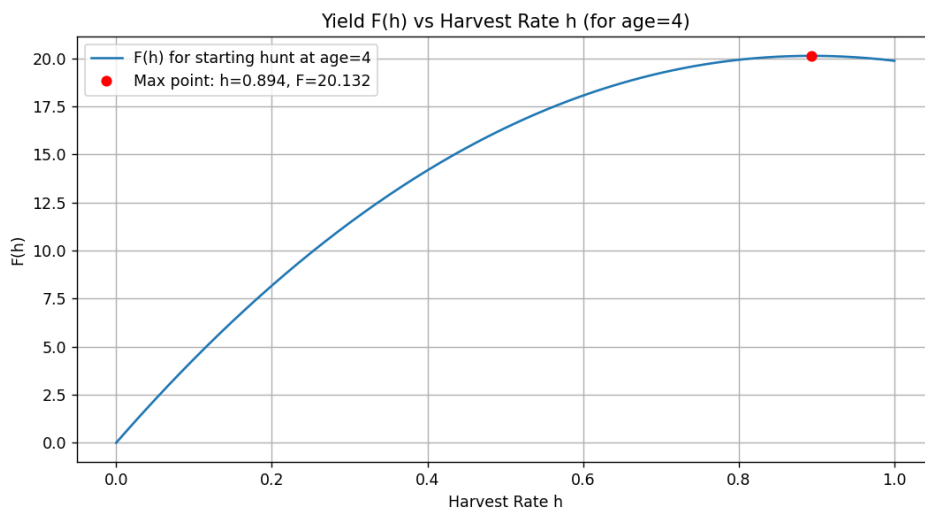
התחלת הצייד בשכבה השלישית: בחרנו את $k=3$ וניתן לראות שאכן המקסימום של הפונקציה תואם לערך שיצא לנו קודם לכן בחישוב - 0.549039



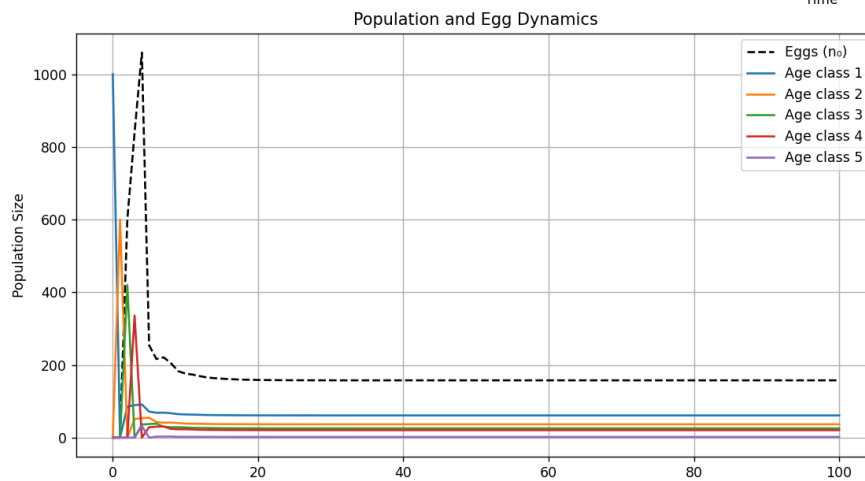
 **Steady State (Theoretical) Values:**
 R_0 with hunting: 2.1406
 n_0^* (eggs at equilibrium): 114.06
 $n_1^* = 53.28$
 $n_2^* = 31.97$
 $n_3^* = 22.38$
 $n_4^* = 8.07$
 $n_5^* = 3.28$



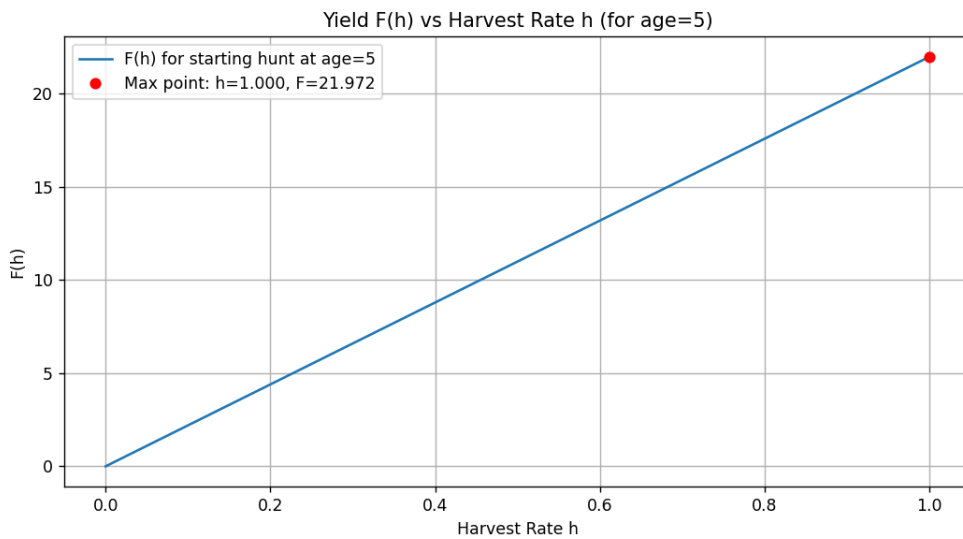
התחלת הציד בשכבה הרביעית: בחרנו את $k=4$ וניתן לראות שאכן המקסימום של הפונקציה תואם לערך שיצא לנו קודם לכן בחישוב - 0.893596.




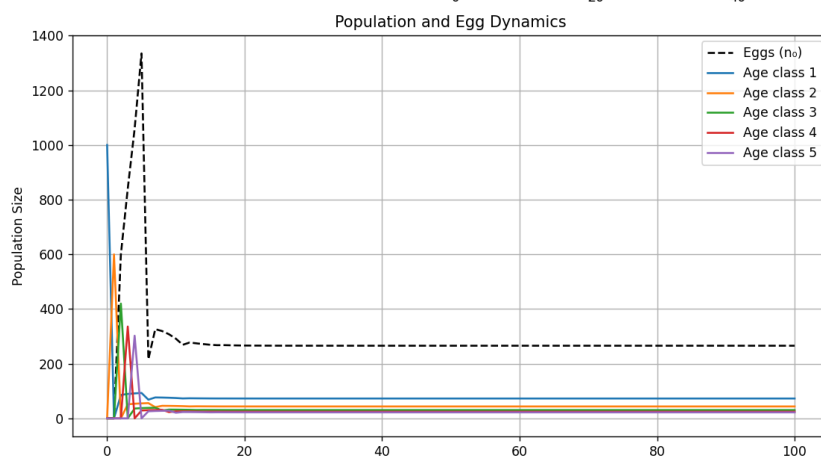
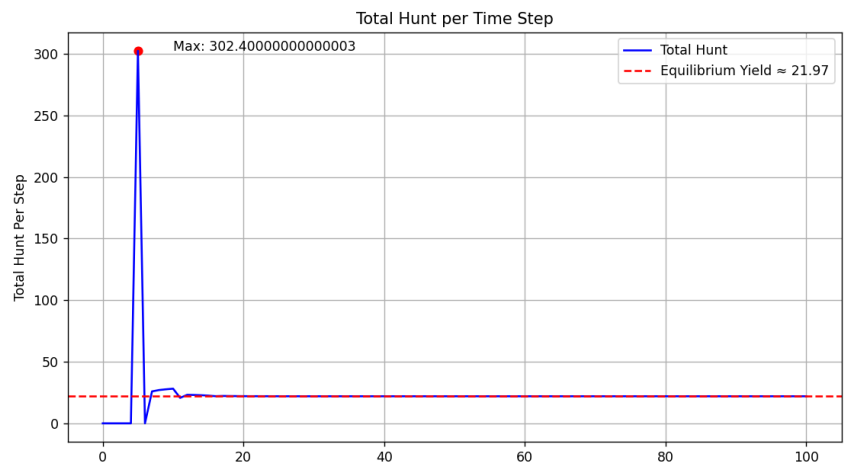
Steady State (Theoretical) Values:
 R_0 with hunting: 2.5767
 n_0^* (eggs at equilibrium): 157.67
 $n_1^* = 61.19$
 $n_2^* = 36.71$
 $n_3^* = 25.70$
 $n_4^* = 20.56$
 $n_5^* = 1.97$



התחלת הציד בשכבה האחרונה: בחרנו את $k=5$ וניתן לראות שאכן המקסימום של הפונקציה תואם לערך שיצא לנו קודם לכן בחישוב – $0.999993 \sim 1$.



 **Steady State (Theoretical) Values:**
 R_0 with hunting: 3.6576
 n_0^* (eggs at equilibrium): 265.76
 $n_1^* = 72.66$
 $n_2^* = 43.60$
 $n_3^* = 30.52$
 $n_4^* = 24.41$
 $n_5^* = 21.97$



12 חקר השפעת הפרמטרים על תנובת הדיג

בפרק הקודם חקרנו עבור ערכים ספציפיים מה יהיה שיעור הדיג האופטימלי עבור כל שכבות הגיל השונות, ומתוכן יכלנו לבחור את שיעור הדיג ואת שכבת גיל אשר ממנה אנו מתחילים לדוג כדי לקבל תנובה מקסימלית של הדיג.

כעת ברצוננו לראות כיצד שינוי הפרמטרים שהיו קבועים קודם לכן משפיעים על תנובת הדיג, למשל האם עבור שינוי של β נצליח לקבל יותר דגים במצב שיווי המשקל?, במידה וכן איך אנחנו יכולים לשפר את זה בשטח ולא רק באופן תאורטי.

הפרמטרים והיחידות

- **Survival** – הסתברות לשרוד משנה לשנה עבור כל גיל. ערכים בתחום $[0, 1]$ – חסרי יחידות.
- **Fertility** – מספר הצאצאים הממוצע לנקבה אחת בשנה, עבור כל קבוצת גיל.
- β – קבוע המרה לצורך חישוב תפוקת הדיג הכוללת. במקרה זה $-\left(\frac{1}{individuals}\right)$.
- N – מספר קבוצות גיל (במקרה זה: 5 קבוצות, גילאי 0–4).

הפרמטרים שהשתמשנו בהם קודם לכן:

$$\beta = 0.01, \quad N = 5, \\ f = \{0, 1, 2, 3, 4\}, \quad s = \{0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$$

התוצאה שקיבלנו עבורם:

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.215920	20.859245	1.929936
2	0.325330	18.340078	1.997006
3	0.549039	18.518758	2.140560
4	0.893596	20.131830	2.576706
5	0.999993	21.972131	3.657600

12.1 שינוי הפרמטר β

נשנה את הפרמטר β ונראה כיצד הוא משפיע על התוצאות שקיבלנו.

תחילה נקטין אותו להיות $\beta = 0.00001$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.215920	20859.244708	1.929936
2	0.325330	18340.078078	1.997006
3	0.549039	18518.757725	2.140560
4	0.893596	20131.829534	2.576706
5	0.999993	21972.152491	3.657600

ניתן לראות שכאשר הקטנו את הפרמטר β פי 10^{-3} , התנובה המקסימלית גדלה פי 10^3 , בעוד ששיעורי הציד $R_{OH}(h_i)$ נשארו זהים לחלוטין.

כעת נגדיל את β פי 10, כלומר $\beta = 0.1$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.215920	2.085924	1.929936
2	0.325330	1.834008	1.997006
3	0.549039	1.851876	2.140560
4	0.893596	2.013183	2.576706
5	0.999993	2.197215	3.657600

קיבלנו כעת כי התנובה המקסימלית קטנה פי 10 מהמצב ההתחלתי, ושאר הפרמטרים נשארו זהים לחלוטין.

מסקנה 1: שיעור הפרמטר β בפונקציית *Beverton-Holt* בעת חישוב תנובת ציד מקסימלית, משפיע אך ורק על גודל התנובה (כמות ניצודים בכל פרק זמן) ביחס הפוך, ואינו משפיע על שיעורי הציד האופטימליים ועל מקדם הרבייה הבסיסי R_0 .

12.2 שינוי פרמטרי ההישרדות

נשנה את וקטור ההישרדות s ונראה כיצד הוא משפיע על התוצאות שקיבלנו.

נציב: $s = \{0.6, 0.7, 0.8, 0.6, 0\}$, כלומר הורדנו את ערך ההישרדות של השכבה הרביעית.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.208256	18.603268	1.818764
2	0.325884	16.654724	1.871358
3	0.589721	17.355673	1.989302
4	0.999994	19.874489	2.448005
5	0.999994	13.965226	3.254400

כעת קיבלנו כי כל הערכים שקיבלנו קטנים יותר - שיעורי הציד, מקדם הרבייה וגם התנובה המקסימלית. במקרה זה התנובה האופטימלית מתרחשת כאשר מתחילים לדוג מהשכבה הרביעית את כל האוכלוסייה - שיעור ציד 1. כלומר שיעור הציד של השכבה שהורדנו לה את שיעורי ההישרדות עלה.

נציב: $s = \{0.6, 0.7, 0.6, 0.9, 0\}$, כלומר הורדנו את ערך ההישרדות של השכבה השלישית.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.201206	17.225538	1.769934
2	0.318522	15.330659	1.810652
3	0.601136	15.717047	1.885870
4	0.889874	13.912046	2.295906
5	0.999994	15.371324	3.103200

כעת כל הערכים קטנים יותר, פרט לשיעור הציד בשכבת הגיל השלישית דבר היכול להעיד על כך שכאשר הקטנו את הסיכויים של השכבה הזו לשרוד, עדיף להגדיל את הציד החל מאותה שכבה, מאחר והסיכוי שלהם להגיע לשכבת גיל הבאה נמוך יותר נקבל תנובה גדולה יותר כאשר נצוד מהם יותר.

נציב: $s = \{0.6, 0.6, 0.8, 0.9, 0\}$, כלומר הורדנו את ערך ההישרדות של השכבה השנייה.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.201143	17.553247	1.801526
2	0.310539	15.237658	1.846920
3	0.518756	14.312949	1.975914
4	0.871948	15.917698	2.316764
5	0.999994	17.872203	3.220800

כעת שוב כל הערכים קטנים יותר מהמצב המקורי.
נשאלת השאלה למה כשהקטנו את שיעורי ההישרדות של השכבה השלישית והרביעית שיעור הציד האופטימלי של אותה שכבה עלה, וכאשר ביצענו את זה עבור השכבה השנייה אותו דבר אינו קרה.

למעשה ניתן להסביר זאת על ידי הפוריות של כל שכבת גיל, נשים לב לוקטור הפוריות:

$$f = \{0, 1, 2, 3, 4\}$$

התפוקה של השכבה השנייה הינה 1, לכן עדיף במקרה זה לדוג פחות מהשכבה השנייה כדי שהאוכלוסיות הבוגרות יותר יגדילו את גודל האוכלוסייה הכללי וכתוצאה מכך יהיו יותר דגים שניתן לדוג אותם.

נציב: $s = \{0.4, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$, כלומר הורדנו את ערך ההישרדות של השכבה הראשונה.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.154176	9.818190	1.558335
2	0.230168	7.232047	1.597268
3	0.402549	7.698832	1.649330
4	0.773411	9.363944	1.814721
5	0.999994	11.892213	2.438400

כמצופה כל הערכים קטנים יותר מהמצב המקורי, הישרדות השכבה הקטנה ביותר הינה הגורם הקריטי ביותר להישרדות כלל האוכלוסייה.

כעת ננסה להגדיל את שיעורי ההישרדות של שכבות שונות ונראה איך זה משפיע על התוצאות, נתחיל מהשכבה הראשונה, נרצה להבטיח את הישרדות הפרטים בשכבה הראשונה, לכן נציב:

$$s = \{1, 0.7, 0.8, 0.9, 0\}$$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.281186	41.971619	2.604363
2	0.442170	45.526142	2.653679
3	0.716178	43.225834	3.039220
4	0.969775	42.313170	4.140934
5	0.999994	42.132032	6.096000

קיבלנו כי כל הערכים גדול משמעותית, למרות שהשכבה הראשונה אינה מולידה צאצאים, קיבלנו כי כמות התנובה המקסימלית גדלה פי 2, בנוסף כעת הפתרון האופטימלי הינו לדוג החל מהשכבת גיל השנייה בשיעור של 0.44, ניתן להסביר זאת על ידי ההבטחה שכל פריט

שנולד מגיע בוודאות לשכבת הגיל השנייה שהיא גם שכבת גיל פורייה, לכן הכפלת הדגים כמעט מובטחת במקרה זה.

כעת ננסה להגדיל את שכבת הגיל השלישית נציב $s = \{0.6, 0.7, 1, 0.9, 0\}$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.227555	24.169186	2.083697
2	0.330172	21.168393	2.182381
3	0.520941	21.453162	2.390615
4	0.899547	26.751249	2.851886
5	0.999994	28.825469	4.212000

ניתן לראות כי קיבלנו שהתנובה המקסימלית כעת גדולה יותר מהמצב המקורי, אך השאיפה שלנו במקרה זה היא לגרום לדגים להגיע לשכבת גיל השלישית כדי שיתנו כמה שיותר צאצאים גם בגילאים בוגרים יותר, לכן שיעורי הציד בשכבות גיל השלישית ומטה נמוכים יותר במצב האופטימלי, בעוד שבשכבות גיל גדולות יותר שיעורי הציד גדולים יותר.

מסקנה 2: שיעור פרמטרי ההישרדות s משפיעים באופן ישיר על התנובה המקסימלית של הדיג, בכל שכבת גיל כאשר נעלה את סיכויי ההישרדות התנובה תגדל, וכאשר נקטין שיעורים אלה התנובה תקטן, בנוסף שכבות גיל שונות משפיעות בצורה שונה על התנובה, ההשפעה החזקה ביותר היא של שכבת הגיל הראשונה והנמוכה ביותר היא של שכבת הגיל הגדולה ביותר.

12.3 שינוי פרמטרי הרבייה

נשנה את וקטור הרבייה f ונראה כיצד הוא משפיע על התוצאות שקיבלנו.

נציב: $f = \{0, 1, 2, 3, 6\}$, כלומר העלנו את כמות הצאצאים של השכבה האחרונה ב2.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.227994	23.304289	2.072120
2	0.332795	19.914446	2.148082
3	0.536321	19.409050	2.297480
4	0.848416	20.498870	2.723034
5	0.999994	23.145267	4.262400

קיבלנו כי התנובה המקסימלית עלתה, אך במצב זה התנובה האופטימלית מתקבלת כאשר אנחנו מתחילים לדוג החל מהשכבת גיל הראשונה בשיעור של 0.227.

נציב: $f = \{0, 4, 2, 3, 4\}$, כלומר העלנו את כמות הצאצאים של השכבה השנייה ב3.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.346688	35.070562	2.427904
2	0.999994	34.999990	2.400005
3	0.999996	29.037030	3.240004
4	0.999994	25.690394	4.248007
5	0.999994	24.698956	5.457600

כעת קיבלנו כי כל הערכים גדלו בצורה משמעותית, וגם כאן המקרה האופטימלי הינו לדוג החל מהשכבת גיל הראשונה.

נציב: $f = \{1, 1, 2, 3, 4\}$, כלומר הפכנו את השכבה הראשונה להיות פורייה.

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.367513	33.230712	2.164142
2	0.537446	27.436400	2.323923
3	0.805986	25.095135	2.681098
4	0.977634	23.866787	3.475054
5	0.999994	23.747244	4.657600

קיבלנו כי כל הערכים גדלו, והפתרון האופטימלי שוב זה לדוג החל מהשכבת גיל הראשונה. כעת ננסה להקטין את כמות הצאצאים של שכבות שונות ונראה איך זה משפיע על התוצאות, נקטין את כמות הצאצאים של השכבה השלישית נציב:

$$f = \{0, 1, 2, 1, 4\}$$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.189186	16.682177	1.740611
2	0.295349	15.145559	1.781961
3	0.532751	15.849805	1.861078
4	0.768285	16.025855	2.056283
5	0.999994	20.111263	2.985600

כל הערכים קטנים יותר מהמצב המקורי, אך התנובה המקסימלית במקרה האופטימלי קטנה אך ורק ב1. כלומר השינוי מהמצב האופטימלי לא כל כך גדול.

נקטין את כמות הצאצאים של השכבה השנייה נציב:

$$f = \{0, 1, 0, 3, 4\}$$

k	Optimal h	Maximum F(h)	R0-Hunt
1	0.163913	14.217196	1.681872
2	0.240924	12.449379	1.709858
3	0.349925	11.633491	1.766449
4	0.723708	14.729827	1.942202
5	0.999994	19.507345	2.817600

כל הערכים קטנים יותר מהמצב המקורי, והתנובה המקסימלית במקרה האופטימלי קטנה ב2. ניתן לראות שהקטנו את כמות הצאצאים באותה כמות מהניסיון הקודם אך כעת ההשפעה גדולה יותר.

מסקנה 3: שיעור פרמטרי הרבייה f משפיעים באופן ישיר על התנובה המקסימלית של הדיג, בכל שכבת גיל כאשר נעלה את כמות הצאצאים התנובה תגדל, וכאשר נקטין שיעורים אלה התנובה תקטן, בנוסף שכבות גיל שונות משפיעות בצורה שונה על התנובה, ההשפעה החזקה ביותר היא של שכבת הגיל הראשונה והנמוכה ביותר היא של שכבת הגיל הגדולה ביותר.

12.4 ניתוח התוצאות

בהתבסס על מסקנות 1–3, ניתן להסיק כי להשפעות שונות של פרמטרי המודל יש משמעות יישומית חשובה בניהול הדיג. ראשית, מכיוון ש β -משפיע רק על גובה התנובה אך לא על שיעורי הציד האופטימליים או על R_0 , ניתן להשתמש בו לכיול התנובה במודלים מבלי לחשוש לעיוות במדיניות הניהול. לעומת זאת, שיעורי ההישרדות s ושיעורי הרבייה f משפיעים באופן מהותי על התנובה, בפרט בשכבות הגיל הצעירות שלהן תרומה גבוהה יותר. בעולם האמיתי, ממצאים אלו מצביעים על כך שניתן לשפר את תנובת הדיג באמצעות הגנה על הדגים הצעירים – למשל באמצעות הגבלת הדיג בעונת הרבייה, אזורים ימיים מוגנים, או רשתות סלקטיביות המונעות תפיסת פרטים צעירים. כמו כן, השקעה בשיפור תנאי הסביבה (כגון הפחתת זיהום ושיקום בתי גידול) עשויה להעלות את שיעורי ההישרדות והרבייה, ובכך להגביר את התנובה בצורה בת-קיימא.

חשוב להדגיש כי בניגוד להשערה נפוצה, הפתרון האופטימלי לניצול אוכלוסיית דגים אינו בהכרח כרוך בדיג של 100% מהפרטים החל מגיל מסוים. במקרים מסוימים, ייתכן כי שיעור ציד נמוך יותר דווקא יניב תנובה כוללת גבוהה יותר לאורך זמן, בשל השפעתו על מבנה הגילים, קצב ההתחדשות של האוכלוסייה והאיזון בין רבייה לתמותה. לכן, אין להסתפק בבדיקת תרחישים של דיג מלא בלבד, ויש לבצע תהליך אופטימיזציה מלא הכולל חיפוש אחר שילוב השיעורים המיטבי בכל קבוצת גיל. הבחנה זו מחזקת את הצורך בגישה אנליטית ומדויקת בעת קביעת מדיניות ניהול משאבי טבע.

13 סיכום

במסגרת עבודה זו בחנתי את התפתחותן של אוכלוסיות על פני זמן תוך שימוש במודלים מתמטיים, בדגש על מודל מטריצת לסלי והרחבותיו למקרים ביולוגיים ריאליסטיים יותר. המודל הלינארי של לסלי מאפשר ניתוח פשוט של דינמיקת אוכלוסייה מובנית גיל, וחישוב פרמטרים קריטיים כגון ערך עצמי דומיננטי (λ) ומספר הרבייה הבסיסי (R_0), אשר קובעים את גורלה של האוכלוסייה – גידול, יציבות או הכחדה.

בהמשך, הרחבתי את המודל לשילוב תופעות טבעיות כמו תלות בצפיפות באמצעות פונקציות גיוס לא ליניאריות (למשל Beverton-Holt), וכן ציד מבוקר לפי גיל. מודלים אלו, על אף מורכבותם, משקפים בצורה טובה יותר את המציאות הביולוגית ומאפשרים חישוב של מצבי שיווי משקל, קצבי גידול, ותפוקת ציד מיטבית לאורך זמן.

באמצעות סימולציות נומריות, הצלחתי להמחיש כיצד משתנים כגון שיעורי פוריות, הישרדות, ותלות בצפיפות משפיעים על גודל האוכלוסייה, וכיצד ניתן לקבוע את מדיניות הציד האופטימלית המובילה לתפוקה מרבית מבלי לפגוע ביציבות האוכלוסייה.

שילוב בין דיוק מתמטי לבין עקרונות ביולוגיים מאפשר לא רק תחזית דינמיקה של אוכלוסיות, אלא גם קבלת החלטות מושכלת בנוגע לניהול משאבי טבע מתחדשים – דבר הקריטי לעולם מתמודד עם משברים אקולוגיים.

14 רשימה ביבליוגרפית

1. Getz, Wayne M., and Robert G. Haight. Population Harvesting: Demographic Models of Fish, Forest, and Animal Resources. Princeton University Press, 1989.
2. Hutchings, J. A., and R. A. Myers. What Can Be Learned from the Collapse of a Renewable Resource? Lessons from Atlantic Cod. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1994.
3. Myers, R. A., J. A. Hutchings, and N. J. Barrowman. Why Do Fish Stocks Collapse? The Example of Cod in Atlantic Canada. Ecological Applications, 1997.
4. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The State of World Fisheries and Aquaculture 2022: Towards Blue Transformation. FAO, 2022.
5. Getz, W. M. The Ultimate-Sustainable-Yield Problem in Nonlinear Age-Structured Populations. Mathematical Biosciences, 1980.
6. Anton, Howard, and Chris Rorres. Elementary Linear Algebra: Applications Version. 10th ed., Wiley, 2010.
7. GroundUp. Sardine and Anchovy Numbers Have Been Historically Low – Fishers Worried. [https://groundup.org.za/article/sardine-anchovy-numbers-have-been-historically-low-fishers-worried./](https://groundup.org.za/article/sardine-anchovy-numbers-have-been-historically-low-fishers-worried/)