

МЕЖВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ В ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ КАК СТРАТЕГИЧЕСКАЯ БИМАТРИЧНАЯ ИГРА

Л.А. Володченкова

к.б.н., доцент, e-mail: volodchenkova2007@yandex.ru

А.К. Гуц

д.ф.-м.н., профессор, e-mail: guts@omsu.ru

Омский государственный университет им. Ф.М. Достоевского, Омск, Россия

Аннотация. В статье исследуются равновесия в межвидовой конкурентной борьбе в лесных фитоценозах с точки зрения математической теории игр. Описываются игровые стратегии. Анализируются различные типы выигрышных матриц, которые можно использовать для описания конкуренции.

Ключевые слова: межвидовая конкуренция, лесной фитоценоз, теория игр, равновесие Нэша.

Введение

Под конкуренцией растений в фитоценозе понимают такие их взаимоотношения, когда они перехватывают друг у друга наличные ресурсы местообитания. Причинами конкуренции являются ограниченность ресурсов местообитания и перенаселённости растений в фитоценозе.

Конкуренция между растениями одного вида — это *внутривидовая конкуренция*, а между особями разных видов — *межвидовая*.

Результат внутривидовой конкуренции зависит от физиологических особенностей и индивидуальной наследственности каждого отдельного организма, а также от неравенства индивидуальных условий развития, в частности условий микросреды, которая будет окружать конкретное растение (микропонижения и микроповышения рельефа, избыток или недостаток влаги, защищённость от заморозков и солнцепёка и пр.) [1].

Исход межвидовых конкурентных взаимоотношений определяется не только условиями окружающей среды, но и видовыми особенностями организмов, их умением приспосабливаться [1].

В лесных фитоценозах хорошо видна конкуренция между целыми структурными единицами — различными ярусами лесной растительности. Чем плотнее древесный полог¹, тем слабее развиты нижележащие подчинённые ярусы и тем более угнетены образующие их отдельные растения.

¹Полог леса — пространство, занятое кронами сомкнувшихся деревьев, размещающихся в одном или нескольких ярусах. В простых древостоях лесной полог образуется одним ярусом

Чем лучше условия существования в фитоценозе, тем интенсивнее борьба за жизнь и острее конкуренция. Эту закономерность подтверждают данные лесоводов.

1. Описание конкуренции с помощью дифференциальных уравнений

В [2] для прогнозирования совместного роста двух лесообразователей и сопряжённости восстановительно-возрастной динамики ярусов лесной растительности после сплошных рубок и пожаров использована следующая логистическая система дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = A_1x - B_1x^2 + C_1x_1x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} = A_2x - B_2x^2 + C_2x_1x_2, \end{cases} \quad (1)$$

где x_1, x_2 — фитомассы конкурирующих видов, $A_i = 1/\tau B_i = 1/K\tau$, A_i — специфическая скорость естественного увеличения функции, τ — характерный момент времени, K — предел функции (ёмкость экологической ниши), произведение x_1x_2 — описывает взаимодействие ярусов, C_i — интенсивность этого взаимодействия.

С помощью уравнений (1) межвидовая конкуренция деревьев и травяно-кустарникового яруса была исследована на примере восстановления растительности после сплошных рубок в ягодниково-липняковых сосняках Среднего Урала (рис. 1).

Систему (1) можно рассматривать как дифференциальную игру, в рамках теории которой возможно нахождение равновесной нэшевской динамики [3, 4], в духе работы [5]. Однако попытка нахождения равновесий не дала ожидаемого результата: не удалось доказать существование таких равновесий. Поэтому в данной статье мы обращаемся к математической теории стратегических (матричных) игр.

2. Стратегии межвидовой конкуренции

Для того чтобы воспользоваться математической теорией игр, необходимо выделить *игроков* — очевидно, что это конкурирующие виды растений и используемые ими *стратегии* в конкурентной борьбе.

Растения-конкуренты способны активно воздействовать друг на друга. Подавление соперников может происходить за счёт выделения токсичных соединений подземными и надземными частями, взаимным перехватом минеральных

деревьев, в котором кроны размещаются примерно на одном уровне с отклонением на 10–15 % от средней высоты древостоя. Лесной полог в смешанных и сложных древостоях формируется из нескольких ярусов (Википедия).

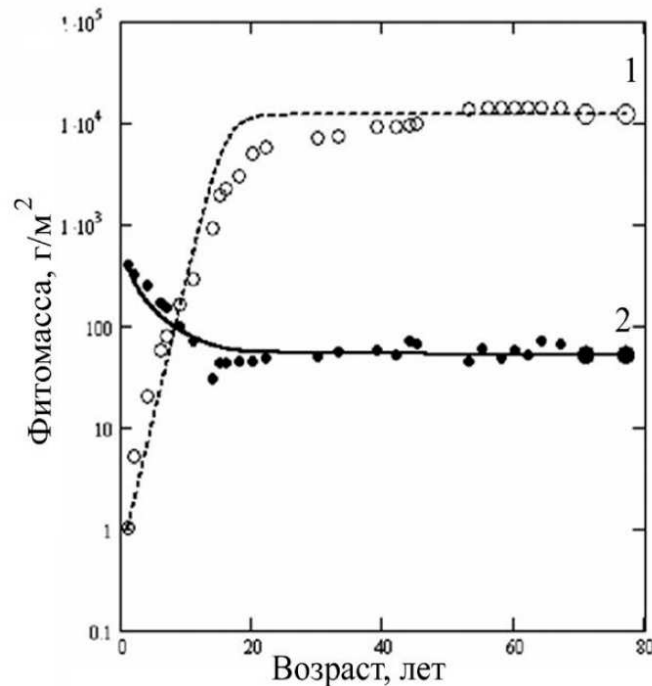


Рис. 1. Динамика надземной фитомассы после сплошных рубок в сосняках ягодниково-липняковых: 1 — фитомасса деревьев (г/м²), 2 — фитомасса травяно-кустарникового яруса (г/м²), точки — статистические данные, линии — результат решения системы уравнений (1) (две последние точки — прогноз на 5 и 10 лет).

Коэффициенты уравнений: $A_1 = 0,632$; $B_1 = 5,263 \cdot 10^{-5}$; $C_1 = 0$; $A_2 = 0,18$;
 $B_2 = 1,211 \cdot 10^{-3}$; $C_2 = 3,684 \cdot 10^{-6}$ [2]

питательных веществ, почвенной влаги корневой системой и солнечного света листовым аппаратом (степень пропускания света) за счёт механических взаимодействий (охлестывание) [1].

Перечислим характеристики видов лесных растений, которые будем рассматривать как игровые стратегии, используемые видами растений в межвидовой конкуренции.

1. *Численность растений данного вида.* Часто результат конкуренции между различными видами зависит от их численного соотношения. Так, при преобладании берёз в сосново-берёзовом молодняке сосна постепенно гибнет, а преобладание сосен приводит к отставанию в росте и развитии молодых берёз [1].

Очевидно, что численность растений данного вида характеризуется числом растений n_i .

2. *Темп роста, скорость прорастания.* На рис.1 приведены результаты моделирования с помощью системы (1) конкуренции деревьев и травяно-кустарникового яруса в ягодниково-липняковых сосняках при восстановлении после сплошных рубок: явно сказывается то, что скорость нарастания фитомассы деревьев намного выше, $A_1 = 0,632$, чем у травяно-кустарникового яруса — $A_2 = 0,18$.

Можно характеризовать темп роста величиной коэффициента A_i .

3. *Плотность древесного полога* [1], *сомкнутость полога* — отношение суммы площадей горизонтальных проекций крон деревьев (без учёта площади их перекрытия) к общей площади участка леса.

Выражается в десятых долях единицы, соответствующей полной сомкнутости, т. е. числом $s_i \in [0, 1]$.

4. *Степень пропускания света* — конкуренция за свет — одна из самых острых и ярко выраженных. При разной степени пропускания света деревья, которые создают более сильное затенение, постепенно начинают обгонять и подавлять конкурентов. Недостаток освещённости может приводить к опаданию ветвей и листьев, замедлению роста и развития и, в конечном итоге, к гибели растений. Подобные взаимоотношения наблюдаются в природе между теневыносливыми и светолюбивыми породами. Так, темнохвойные виды (ель, сосна, кедр) с плотными кронами со временем вытесняют быстрорастущую, но светолюбивую берёзу [1].

Характеризуем степень пропускания света числом $l_i \in [0, 1]$ (1 — максимальное пропускание света, 0 — полное непропускание света).

5. *Конкурентная борьба за влагу*. Увеличение относительной массы корней по сравнению с наземной массой обеспечивает более активное использование почвенной влаги [6, с. 531]. Незначительная часть влаги поглощается листьями растений из воздуха, но только тогда, когда его влажность очень высока и близка к точке насыщения.

Характеризуем борьбу за влагу числом w_i (масса корней делится на массу наземной части).

6. *Охлестывание*. При раскачивании деревьев ветром их ветви наносят сильные удары по кронам соседей, в результате чего заметно изреживаются. При этом особенно страдают молодые хвойные, у которых сбивается хвоя, верхушечные почки, замедляется рост, образуются двойные или тройные верхушки [1]. Выигрывают породы, которые имеют гибкие ветви (берёза, осина, ольха).

Характеризуем охлестывание числом $o_i \in [0, 1]$ (1 — максимальное наличие свойства охлестывания).

7. *Корневая конкуренция*. Корни конкурируют за влагу почвы и питательные вещества: чем лучше развита корневая система, тем лучше развивается растение. Наиболее часто встречается конкуренция за питательные вещества. Чтобы выдержать конкуренцию, корни образуют подземную ярусность. Выигрывают растения с развитой подземной ярусностью.

Характеризуем корневую конкуренцию числом $k_i \in [0, 1]$ (число подземных ярусов делится на максимальное число подземных ярусов по всем конкурирующим видам).

3. Биматричные игры

Для формализации межвидовой конкуренции N видов в рамках математической теории игр, как нам представляется, лучше всего использовать N -

матричные игры. В такой игре средства (действия), используемые видом в конкуренции, описываются отдельной выигрышной матрицей (или матрицей вероятностей реальных угроз со стороны конкурента). Причём в общем случае эта матрица может не совпадать с матрицей конкурирующего вида.

В случае двух конкурирующих видов используются биматричные игры, имеющие две выигрышные матрицы.

Биматричная игра Γ_{AB} — это конечная игра двух лиц, выигрыш каждого из которых задаётся отдельной матрицей.

Пусть первый игрок имеет n стратегий x_i , а второй — m стратегий y_j . Выигрыши первого (P_1) и второго (P_2) игроков задаём двумя отдельными матрицами:

$$A = (a_{ij}) \text{ и } B = (b_{ij}).$$

Если игрок P_1 выбирает стратегию x_i , а игрок P_2 — стратегию y_j , то выигрыш первого игрока равен a_{ij} , а второго — b_{ij} .

Выигрыши в смешанных стратегиях s и σ игроков P_1 и P_2 соответственно равны

$$sA\sigma^T \text{ и } sB\sigma^T.$$

Биматричная игра — это одноходовая игра.

Биматричную игру часто представляют в форме одной матрицы (табл. 1).

Таблица 1. Выигрышная матрица

$P_1 \backslash P_2$	y_1	y_2	...	y_m
x_1	$[a_{11}, b_{11}]$	$[a_{12}, b_{12}]$...	$[a_{1m}, b_{1m}]$
x_2	$[a_{21}, b_{21}]$	$[a_{22}, b_{22}]$...	$[a_{2m}, b_{2m}]$
...
x_n	$[a_{n1}, b_{n1}]$	$[a_{n2}, b_{n2}]$...	$[a_{nm}, b_{nm}]$

Определение 1. Назовём пару стратегий (x_{i_0}, y_{j_0}) ситуацией *равновесия* (в чистых стратегиях) в *биматричной игре*, если выполняются неравенства

$$a_{ij_0} \leq a_{i_0j_0} \text{ для любого } i,$$

$$b_{i_0j} \leq b_{i_0j_0} \text{ для любого } j.$$

Равновесия в чистых стратегиях ищут следующим образом [7]. В каждом столбце матрицы A помечаем звёздочкой максимальные элементы. Затем помечаем звёздочкой максимальные элементы в каждой строке матрицы B . И наконец, запишем все пары стратегий (x_i, y_j) такие, что оба элемента a_{ij} и b_{ij} отмечены звёздочкой. Все такие пары и являются равновесиями.

Определение 2. Назовём пару смешанных стратегий (s_0, σ_0) ситуацией *равновесия* в *биматричной игре*, если выполняются неравенства

$$\forall s (sA\sigma_0^T \leq s_0A\sigma_0^T) \text{ и } \forall \sigma (s_0B\sigma^T \leq s_0B\sigma_0^T).$$

Теорема 1. ([8, с. 103]). *Биматричная игра имеет ситуацию равновесия в смешанных стратегиях.*



3.1. Равновесия Нэша в конечной игре N лиц

Рассмотрим бескоалиционную конечную игру N лиц, которую ведут N игроков P_1, \dots, P_N . С каждым игроком P_i связано конечное множество *чистых стратегий*

$$x_{\alpha_i}^i \quad (\alpha_i = 1, \dots, n_i)$$

и его собственная функция выигрыша

$$\pi_i(x_{\alpha_1}^1, \dots, x_{\alpha_N}^N) \in \mathbb{R}. \quad (2)$$

Кортеж длины N

$$x = (x_{\alpha_1}^1, \dots, x_{\alpha_N}^N), \quad (3)$$

состоящий из набора чистых стратегий, будем называть чистой *ситуацией*. Чистые ситуации обозначаем x, y, \dots

Игра состоит в том, что делается **один ход**, к котором каждый игрок P_i выбрал свою стратегию $x_{\alpha_i}^i$. Иначе говоря, имеем ситуацию (3), в которой выигрыш каждого игрока P_i равен (2).

Для удобства будем через $(x||y_{\alpha_i}^i)$ обозначать ситуацию $(x_{\alpha_1}^1, \dots, x_{\alpha_{i-1}}^{i-1}, y_{\alpha_i}^i, x_{\alpha_{i+1}}^{i+1}, \dots, x_{\alpha_N}^N)$.

Определение 3. Чистая ситуация x называется *ситуацией чистого равновесия* тогда и только тогда, когда для каждого игрока P_i

$$\pi_i(x) = \max_{y_{\alpha_i}^i} \{\pi_i(x||y_{\alpha_i}^i)\}. \quad (4)$$

Однако не каждая бескоалиционная конечная игра имеет ситуацию чистого равновесия. Поэтому приходится рассмотреть, как и в случае матричных игр, смешанные стратегии.

Под *смешанной стратегией* игрока P_i будет пониматься набор неотрицательных чисел, сумма которых равна единице и которые поставлены в однозначное соответствие чистым стратегиям этого игрока. Для представления такой смешанной стратегии игрока P_i мы будем писать

$$s_i = \sum_{\alpha=1}^{n_i} p_{\alpha}^i x_{\alpha}^i,$$

где

$$\sum_{\alpha=1}^{n_i} p_{\alpha}^i = 1, \quad \text{и} \quad \forall i \alpha (p_{\alpha}^i \geq 0).$$

Мы можем рассматривать смешанные стратегии s_i как точки симплекса, вершинами которого являются чистые стратегии x_α^i . Этот симплекс можно рассматривать как выпуклое подмножество векторов вещественного векторного пространства. Смешанные стратегии оказываются, таким образом, линейными комбинациями чистых.

Выражения s_i, t_i, r_i и т. д. будут означать смешанные стратегии.

Функция выигрыша π_i , введённая в данном выше определении конечной игры, имеет единственное распространение на кортежи длины N , состоящие из смешанных стратегий²

$$(s_1, \dots, s_N),$$

которое линейно относительно смешанной стратегии каждого из игроков (N -линейна). Это распространение также будем обозначать через π_i , записывая его значения как $\pi_i(s_1, \dots, s_N)$.

Для обозначения ситуации в смешанных стратегиях будем писать f или t . Если $f = (s_1, \dots, s_N)$, то положим $\pi_i(f) = \pi_i(s_1, \dots, s_N)$. Такая ситуация может рассматриваться поэтому как точка векторного пространства, являющегося произведением векторных пространств, содержащих множества смешанных стратегий игроков. Множество всех таких ситуаций образует, очевидно, выпуклый многогранник, являющийся произведением симплексов, представляющих множества смешанных стратегий.

Для удобства будем через $(f||t_i)$ обозначать ситуацию $(s_1, \dots, s_{i-1}, t_i, s_{i+1}, \dots, s_N)$, где $f = (s_1, \dots, s_N)$.

Определение 4. Ситуация f называется *ситуацией равновесия Нэша* в смешанных стратегиях тогда и только тогда, когда для каждого игрока P_i

$$\pi_i(f) = \max_{r_i} \{\pi_i(f||r_i)\}. \quad (5)$$

Таким образом, ситуация равновесия является такой ситуацией f , что каждая входящая в неё смешанная стратегия игрока максимизирует выигрыш этого игрока, если стратегии остальных игроков остаются неизменными. В такой ситуации стратегия каждого из игроков оказывается оптимальной против стратегий остальных игроков.

Теорема 2. (Нэш, [9]). *Каждая бескоалиционная конечная игра имеет хотя бы одну ситуацию равновесия Нэша в смешанных стратегиях.* ■

Принцип равновесия Нэша. Стратегии, образующие ситуацию равновесия Нэша, называем оптимальными стратегиями в смысле *критерия оптимальности Нэша*.

При пребывании в равновесии Нэша игроки добиваются устойчивого равновесия. Игрокам выгодно сохранять это равновесие, так как любое изменение,

²Называемые *ситуациями* в смешанных стратегиях.

отклонение от оптимальной стратегии ухудшит их положение. Поведение игроков должно соответствовать *нэшевской рациональности*, согласно которой необходимо подчас пожертвовать частью «интересов» вида и учитывать «интерес» конкурента. Но столь рациональными (разумными) должны быть оба игрока.

При изучении конкуренции видов растений в фитоценозе нэшевское равновесие означает наличие в фитоценозе обоих видов, находящихся в относительном угнетении.

Нэшевская рациональность свойственна лишь людям со *стратегическим мышлением*, которая, как можно думать свойственна природе. Люди не настолько совершенны, они чаще всего начинают действовать иррационально, не веря в рациональность противника. В природе же важно сохранять биоразнообразие; именно оно обеспечивает её устойчивое существование. Это, скорее всего, и означает нэшевское равновесие.

4. Составление выигрышных матриц

Рассматриваем межвидовую конкуренцию двух видов — 1 и 2. Игрок P_1 — это вид 1, игрок P_2 — вид 2.

Стратегии $x_i = y_i$, которые используются игроками, перечислены в § 2.

В теории матричных игр исходным является представление о том, что игроки свободны в выборе своей стратегии. Можно допустить такой выбор в игре природы и лесным управлением [10]: лесники прогнозируют, что можно ждать от природы, т. е. какой «выбранной» «стратегии в игре» можно ждать от природы (засуха, вредители и пр.), а выбор лесников — это понятный нам выбор, который способны делать люди.

В нашем случае мы имеем дело с двумя видами растений. Если первый вид «демонстрирует» большую численность растений вида или, скажем, присущее виду охлестывание, то что этому может противопоставить другой вид?

Решая эту задачу, мы рассмотрим две возможности.

Вначале рассмотрим «тупой» выбор стратегии каждым видом, никак не зависящий от выбора конкурента.

Затем попробуем допустить наличие своего рода сознательного «отпора» одного вида на «выбор» другого.

4.1. «Тупой» выбор стратегии

Если, например, первый игрок «выбирает» стратегию x_1 — «Численность растений», то в его матрицу мы поставим число n_1 по всей строке. И так для всех стратегий.

Для второго игрока, при выборе стратегии y_j , ставим числовую характеристику этой стратегии для второго вида по всему столбцу.

Следовательно, имеем выигрышную биматрицу, представленную в таблице 2, или, как пример, две матрицы, данные на рис. 2. Соответствующие показатели взяты достаточно условно, в иллюстративных целях.

Таблица 2. Выигрышная матрица

P_1/P_2	y_1	y_2	y_3	y_4	y_5	y_6	y_7
x_1	$[n_1, n_2]$	$[n_1, A_2]$	$[n_1, s_2]$	$[n_1, l_2]$	$[n_1, w_2]$	$[n_1, o_2]$	$[n_1, k_2]$
x_2	$[A_1, n_2]$	$[A_1, A_2]$	$[A_1, s_2]$	$[n_1, l_2]$	$[n_1, w_2]$	$[n_1, o_2]$	$[n_1, k_2]$
x_3	$[s_1, n_2]$	$[s_1, A_2]$	$[s_1, s_2]$	$[n_1, l_2]$	$[s_1, w_2]$	$[s_1, o_2]$	$[s_1, k_2]$
x_4	$[l_1, n_2]$	$[l_1, A_2]$	$[l_1, s_2]$	$[l_1, l_2]$	$[l_1, w_2]$	$[l_1, o_2]$	$[l_1, k_2]$
x_5	$[w_1, n_2]$	$[w_1, A_2]$	$[w_1, s_2]$	$[w_1, l_2]$	$[w_1, w_2]$	$[w_1, o_2]$	$[w_1, k_2]$
x_6	$[o_1, n_2]$	$[o_1, A_2]$	$[o_1, s_2]$	$[o_1, l_2]$	$[o_1, w_2]$	$[o_1, o_2]$	$[o_1, k_2]$
x_7	$[k_1, n_2]$	$[k_1, A_2]$	$[k_1, s_2]$	$[k_1, l_2]$	$[k_1, w_2]$	$[k_1, o_2]$	$[k_1, k_2]$

Для нахождения равновесий Нэша воспользуемся он-лайн программой Solve a Bimatrix Game (VIRTUALIZED)³, которая позволяет находить решения биматричных игр.

В результате находим семь ситуаций чистого равновесия с соответствующими платежами (строки в таблице на рис. 3):

$$n_1 = 500; A_1 = 0,632; s_1 = 0,8; l_1 = 0,6; w_1 = 0,5; o_1 = 1; k_1 = 0,3$$

и

$$n_2 = 2000; A_2 = 0,18; s_2 = 0,3; l_2 = 0,1; w_2 = 0,5; o_1 = 0; k_1 = 0,3.$$

7 x 7 Payoff matrix A:

500	500	500	500	500	500	500	500
79/125	79/125	79/125	79/125	79/125	79/125	79/125	79/125
4/5	4/5	4/5	4/5	4/5	4/5	4/5	4/5
3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
1	1	1	1	1	1	1	1
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

7 x 7 Payoff matrix B:

2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000	2000
9/50	9/50	9/50	9/50	9/50	9/50	9/50	9/50
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10
1/10	1/10	1/10	1/10	1/10	1/10	1/10	1/10
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
0	0	0	0	0	0	0	0
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

Рис. 2. Выигрышные матрицы 7 x 7

³Сайт: <http://banach.lse.ac.uk/>

Rational Output

EE 1	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 2	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(2)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 3	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(3)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 4	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(4)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 5	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(5)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 6	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(6)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	2000
EE 7	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EP=	500	P2:	(7)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EP=	2000

Рис. 3. Равновесия Нэша для 7×7 , EE = Extreme Equilibrium, EP = Expected Payoff

Мы видим, что в равновесиях 1-й вид (деревья с сильным охлестыванием) выбирает одну и ту же стратегию — x_1 (численность деревьев), а второй (кустарники с нулевым охлестыванием) — перебирает все варианты стратегий:

$$\begin{aligned}
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 1, 0, 0, 0, 0, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 0, 1, 0, 0, 0, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 1, 0, 0, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 0, 1, 0, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 0, 0, 1, 0), \\
 s &= (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 0, 0, 0, 1).
 \end{aligned}$$

Случай неучёта численности растений. Посмотрим, что изменится, если не учитывать 1-ю стратегию «Численность растений», т. е. рассмотрим игру без стратегий x_1, y_1 . Выигрышные матрицы даны на рис. 4.

Шесть возможных равновесий приведены на рис. 5.

Мы видим, что в равновесиях 1-й вид (деревья с сильным охлестыванием) выбирает одну и ту же стратегию — x_6 (охлестывание), а второй (кустарники с нулевым охлестыванием) — перебирает все варианты стратегий:

$$\begin{aligned}
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (1, 0, 0, 0, 0, 0), \\
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (0, 1, 0, 0, 0, 0), \\
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (0, 0, 1, 0, 0, 0), \\
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 1, 0, 0), \\
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), \\
 s &= (0, 0, 0, 0, 1, 0), & \sigma &= (0, 0, 0, 0, 0, 1).
 \end{aligned}$$

Фактически игра показала, что деревья с сильным охлестыванием обеспечивают себе выживание за счёт охлестывания. В рассмотренном ранее случае выживание 1-го вида обеспечивалось численностью.

6 x 6 Payoff matrix A:

79/125	79/125	79/125	79/125	79/125	79/125
4/5	4/5	4/5	4/5	4/5	4/5
3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
1	1	1	1	1	1
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

6 x 6 Payoff matrix B:

9/50	9/50	9/50	9/50	9/50	9/50
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10
1/10	1/10	1/10	1/10	1/10	1/10
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
0	0	0	0	0	0
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

Рис. 4. Выигрышные матрицы 6 × 6

Rational Output

EE 1	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	0
EE 2	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(2)	0	1	0	0	0	0	EP=	0
EE 3	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(3)	0	0	1	0	0	0	EP=	0
EE 4	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(4)	0	0	0	1	0	0	EP=	0
EE 5	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(5)	0	0	0	0	1	0	EP=	0
EE 6	P1:	(1)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(6)	0	0	0	0	0	1	EP=	0

Рис. 5. Равновесия Нэша для 6 × 6, EE = Extreme Equilibrium, EP = Expected Payoff

4.2. «Отпор» на «выбор»

Известно, что в борьбе светолюбивых берёз и елей берёзы используют охлестывание, а ели, пробиваясь через берёзовый ярус, закрывают берёзы густым пологом. Иначе говоря, на выбор видом 1 (берёза) стратегии x_6 (максимальное охлестывание) с показателем-выигрышем $a_{52} = 1$ вид 2 (ель) может ответить «отпором» y_3 (максимальная сомкнутость полога) с показателем-выигрышем $b_{52} = 1$:

$$A_1 = 0,632; s_1 = 0,2; l_1 = 0,6; w_1 = 0,5; o_1 = 1; k_1 = 0,3$$

и

$$A_2 = 0,18; s_2 = 1; l_2 = 0,1; w_2 = 0,5; o_1 = 0; k_1 = 0,3.$$

Это даёт выигрышные матрицы, приведённые на рис. 6.

Решая игру, находим равновесия Нэша (рис. 7). Для игрока 1 (берёза) — это чистые стратегии, а для игрока 2 (ель) имеют место и смешанные стратегии (строки 2–6).

6 x 6 Payoff matrix A:

79/125	79/125	79/125	79/125	79/125	79/125
1/5	1/5	1/5	1/5	1/5	1/5
3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
0	1	0	0	0	0
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

6 x 6 Payoff matrix B:

9/50	9/50	9/50	9/50	9/50	9/50
1	1	1	1	1	1
1/10	1/10	1/10	1/10	1/10	1/10
1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2
0	1	0	0	0	0
3/10	3/10	3/10	3/10	3/10	3/10

Рис. 6. Выигрышные матрицы 6 x 6

Rational Output

EE 1	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	9/50
EE 2	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(2)	46/125	79/125	0	0	0	0	EP=	9/50
EE 3	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(3)	0	79/125	46/125	0	0	0	EP=	9/50
EE 4	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(4)	0	79/125	0	46/125	0	0	EP=	9/50
EE 5	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(5)	0	79/125	0	0	46/125	0	EP=	9/50
EE 6	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(6)	0	79/125	0	0	0	46/125	EP=	9/50
EE 7	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(7)	0	0	1	0	0	0	EP=	9/50
EE 8	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(8)	0	0	0	1	0	0	EP=	9/50
EE 9	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(9)	0	0	0	0	1	0	EP=	9/50
EE 10	P1:	(1)	1	0	0	0	0	0	EP=	79/125	P2:	(10)	0	0	0	0	0	1	EP=	9/50
EE 11	P1:	(2)	0	0	0	0	1	0	EP=	1	P2:	(11)	0	1	0	0	0	0	EP=	1

Рис. 7. Равновесия Нэша для «выбор»–«отпор», EE = Extreme Equilibrium, EP = Expected Payoff

Мы видим, например, среди найденных равновесий ожидаемое чистое равновесие–11 с «выбором» = охлестывание и «отпором» = плотный полог.

Все остальные равновесия предполагают «выбор» = скорость роста, а отпор разнообразен и может быть смешанным, как, например, равновесие–2, которое предполагает, что с вероятностью 46/125 задействуется стратегия «скорость роста растений» и с вероятностью 79/125 задействуется стратегия «плотный полог».

Есть и другие равновесия, в которых вид 2 задействует прочие стратегии.

Заключение

Мы продемонстрировали возможности теории стратегических игр для анализа ситуаций, возникающих в межвидовой конкуренции. Наши примеры носят иллюстративный учебный характер. Мы сделали только первый шаг в нашем исследовании. Для получения серьезных результатов необходимо провести ревизию средств, используемых растениями в конкурентной борьбе, и более тща-

тельно составлять выигрышные матрицы. Помимо это необходимо продумать способы интерпретации получаемых результатов игры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Титова М. Деревья-конкуренты. URL: <http://givoyles.ru/articles/uhod/derevya-konkurenty/>.
2. Иванова Н.С. Лесотипологические особенности биоразнообразия и восстановительно-возрастной динамики растительности горных лесов Южного и Среднего Урала: автореф. дис. ... доктор. биол. наук. Екатеринбург, 2019. 40 с.
3. Lewis F.L., Vrabie D.L., Syrmos V.L. Optimal control. New Jersey : John Wiley & Sons, Inc., 2012. 540 p.
4. Тынянский Н.Т., Жуковский В.И. Дифференциальные игры с ненулевой суммой (кооперативный вариант) // Итоги науки и техн. Сер. Мат. анализ. 1979. Т. 17. С. 3–112.
5. Гуц А.К., Володченкова Л.А. Равновесная динамика лесных экосистем с учетом взаимосвязи «растительность-почва» // Математические структуры и моделирование. 2017. № 2(42). С. 68–79.
6. Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н. Углеродный баланс, жизнеспособность и зональное распределение деревьев, трав и кустарников в различных условиях увлажнения // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 6. С. 527–536.
7. Писарук Н.Н. Введение в теорию игр. Минск : БГУ, 2013. 233 с.
8. Васин А.А., Морозов В.В. Введение в теорию игр с приложениями в экономике. М., 2003. 278 с.
9. Нэш Дж. Бескоалиционные игры / Матричные игры. М. : ФМ, 1961. С. 205–221.
10. Гуц А.К., Володченкова Л.А. Защита леса как стратегическая игра // Математические структуры и моделирование. 2013. Вып. 28. С. 43–48.

INTERSPECIFIC COMPETITION IN FOREST PHYTOCENOSES AS A STRATEGIC BIMATRIX GAME

L.A. Volodchenkova

Ph.D. (Biology), Associate Professor, e-mail: volodchenkova2007@yandex.ru

A.K. Guts

Dr.Sc. (Phys.-Math.), Professor, e-mail: guts@omsu.ru

Dostoevsky Omsk State University, Omsk, Russia

Abstract. The article examines the equilibrium in interspecific competition in forest phytocenoses from the point of view of the mathematical theory of games. Game strategies are described. Various types of payoff matrices that can be used to describe the competition are analyzed.

Keywords: interspecific competition, forest phytocenosis, game theory, Nash equilibrium.

REFERENCES

1. Titova M. Derev'ya-konkurenty. URL: <http://givoyles.ru/articles/uhod/derevya-konkurenty/>. (in Russian)
2. Ivanova N.S. Lesotipologicheskie osobennosti bioraznoobraziya i vosstanovitel'no-vozrastnoi dinamiki rastitel'nosti gornyykh lesov Yuzhnogo i Srednego Urala: avtoref. dis. ... doktor. biolog. nauk. Ekaterinburg, 2019, 40 p. (in Russian)
3. Lewis F.L., Vrabie D.L., and Syrmos V.L. Optimal control. New Jersey, John Wiley & Sons, Inc., 2012, 540 p.
4. Tynyanskii N.T. and Zhukovskii V.I. Differentsial'nye igrы s nenulevoi summoi (koop-erativnyi variant). Itogi nauki i tekhn. Ser. Mat. anal., 1979, vol. 17, pp. 3–112. (in Russian)
5. Guts A.K. and Volodchenkova L.A. Ravnovesnaya dinamika lesnykh ekosistem s uchetom vzaimosvyazi "rastitel'nost'-pochva". Matematicheskie struktury i modelirovanie, 2017, no. 2(42), pp. 68–79. (in Russian)
6. Abaturov B.D. and Lopatin V.N. Uglerodnyi balans, zhiznesposobnost' i zonal'noe raspredelenie derev'ev, trav i kustarnikov v razlichnykh usloviyakh uvlazhneniya. Uspekhi sovremennoi biologii, 2002, vol. 122, no. 6, pp. 527–536. (in Russian)
7. Pisaruk N.N. Vvedenie v teoriyu igr. Minsk, BGU Publ., 2013, 233 p. (in Russian)
8. Vasin A.A. and Morozov V.V. Vvedenie v teoriyu igr s prilozheniyami v ekonomike. Moscow, 2003, 278 p. (in Russian)
9. Nesh Dzh. Beskoalitsionnye igrы, Matrichnye igrы. Moscow, FM Publ., 1961, pp. 205–221. (in Russian)
10. Guts A.K. and Volodchenkova L.A. Zashchita lesa kak strategicheskaya igra. Matematicheskie struktury i modelirovanie, 2013, iss. 28, pp. 43–48. (in Russian)

Дата поступления в редакцию: 07.08.2019