

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ ORIGINAL ARTICLE

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.
2020. – Т. 29. – № 3. – С. 77-88.

УДК 591.5+574:929

DOI 10.24411/2073-1035-2020-10335

УОРД КЛАЙД ОЛЛИ И ПРИНЦИП АГРЕГАЦИИ ОСОБЕЙ

© 2020 Г.С. Розенберг

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 25.06.2020

Розенберг Г.С. Уорд Клайд Олли и принцип агрегации особей. – Статья посвящена 135-летию со дня рождения и 65-летию со дня смерти крупного американского зоолога и эколога Уорда Олли. Известен исследованиями социального поведения и миграций сообществ животных. Предложенный им в 1931 г. *принцип агрегации особей* в экологии назван «*принципом Олли*».

Ключевые слова: Уорд Олли, агрегация особей, принцип, положительные обратные связи, протокооперация, оптимальный размер стаи.

Rozenberg G.S. Warder Clyde Allee and the principle of special aggregation. – The article is dedicated to the 135th anniversary of the birth and the 65th anniversary of the death of the great American zoologist and ecologist Warder Allee. He is known for researching the social behavior and migrations of animal communities. Proposed by him in 1931, the *principle of aggregation of individuals* in ecology is called the "*Allee principle*".

Key words: Warder Allee, aggregation of individuals, principle, positive feedbacks, proto-cooperation, optimal flock size.

Эффект Олли – это явление, характеризующееся положительной корреляцией (на определенном этапе развития) между размером или плотностью популяции и средней индивидуальной приспособленностью популяции или вида (часто измеряемой как скорость роста популяции на особь [40]). Этот эффект был описан в 1930-х годах зоологом и пионером американской экологии Уордом Олли, хотя идея «взаимопомощи» в социо-эколого-экономических системах (СЭЭС) возникла очень давно: «Двоим лучше, нежели одному; потому что у них есть доброе вознаграждение в труде их: ибо если упадет один, то другой поднимет товарища своего. Но горе одному, когда упадет, а другого нет, который поднял бы его. Также, если лежат двое, то тепло им; а одному как согреться? И если станет преодолевать кто-либо одного, то двое устоят против него: и нит-



Уорд Олли (Warder Clyde Allee; 1885-1955)

ка, вдвое скрученная, нескорее повернется» (Экклезиаст, гл. 4: 9-12) или «Хочешь ли ты, чтобы жизнь твоя была всегда легкой? Так оставайся постоянно в стаде и за стадом забудь себя. – Möchtest du einfach leben? Bleib in der Herde und vergiss dich für die Liebe der Herde» (Фридрих Ницше [Friedrich Nietzsche]); о взаимопомощи в природе писал и П.А. Кропоткин [6, 19]

А.Н. ТЕРЕЩЕНКО: «ЖИЗНЬ ТАКАЯ ШТУКА ЗЛАЯ...»

Уорд Олли родился 5 июня 1885 г. на ферме в Блумингдейле (Bloomington), штат Индиана (США), у Мэри Ньюлин и Джона Олли (Mary

Розенберг Геннадий Самуилович, докт. биол. наук, чл.-корр. РАН, главный научный сотрудник, genarozenberg@yandex.ru

Emily Newlin & John Wesley Allee). Почти вся его жизнь прошла на фоне Аппалачских лесов – одного из величайших лесных регионов мира. Остатки первобытного леса очаровали Олли в детстве и оставались особой заботой (в т. ч. и для исследований) до конца его жизни. Можно смело утверждать, что именно Аппалачский лес стал той опорой, которая способствовала его победе над физическими недостатками и его мрачной стойкости перед лицом личных трагедий (вполне сопоставимых с ветхозаветскими испытаниями Иова [46]).

Рос он в общине квакеров (Quakers), обучение проходил в квакерской школе в Блумингдейле (интересный факт: в школе он стал победителем ораторского конкурса, а после её окончания два года (1902-1904) преподавал в ней же) и в колледже Эрлхэм (Earlham College) в Ричмонде (с 1904 г.). Четыре года обучения в Эрлхэме обеспечили дали ему хорошее высшее образование, а активное участие в студенческом футболе благоприятно сказалось на его спортивной форме. Интерес к общей биологии, привнесенный им с фермы, был усилен и подтвержден.

В 1908 г. он поступает в Чикагский университет (окончил с отличием в 1912 г. и стал PhD), где обучается у молодого тогда преподавателя Виктора Шелфорда (Shelford Victor Ernst; 1877-1965). В том же 1912 г. он женится на Марджори Хилл¹ (Marjorie Hill), которая была младше его на пять лет и с которой он учился еще в колледже (в этом квакерском браке у них родилось трое детей – сын и две дочери [Уордер Клайд, младший, в 1913 г., Барбара Хилл в 1918 г. и Мэри Ньюлин в 1925 г.]). Уорд был глубоко религиозным человеком (в этическом, а не мистическом смысле), что сыграло большую роль в его теоретических построениях в области социального поведения, взаимопомощи в природе и эволюции человеческой этики.

Олли работал ассистентом профессора зоологии еще обучаясь в университете (1910-1912), а с 1912 по 1921 гг. он преподавал в Университетах Иллинойса и Оклахомы, Колледже Уильямса (Массачусетс), Лейк-Форест колледже (Иллинойс), Морской биологической лаборатории в Вудс-Холе (Woods Hole; Массачусетс). Он вернулся в Чикагский университет в 1921 г. в качестве доцента зоологии и получил звание профессора в 1928 г. Кроме того, он

¹ Марджори Хилл-Олли окончила филологический факультет Чикагского университета и стала писательницей: она написала шесть исторических романов о семьях квакеров, несколько книг для детей, популяризировала науку.

был деканом колледжа искусств, литературы и науки (1924-1926) и секретарем департамента зоологии (1927-1934). После выхода на пенсию в 1950 г. Олли работал в Университете Флориды в Гейнсвилле, где был профессором биологии вплоть до смерти в марте 1955 г.

В 1923 г. произошло первое из трагических событий в семье Олли: случайная смерть десятилетнего сына в результате дорожного происшествия по дороге в школу со своей младшей сестрой. «Мальчик, названный в честь своего отца, был очаровательным ребенком, чье сочетание крепкого телосложения, блестящего и активного ума предсказывало полезную жизнь и давало надежду на счастливое будущее. Психологический удар сильнее всего обрушился на мать. <...> В течение нескольких лет основной заботой мужа было её утешение» [46, р. 9]².

В начале 1930 г. появились первые признаки наиболее тревожного для Уорда паралича нижних конечностей (был диагностирован как опухоль позвоночника); операцию сделал крупный нейрохирург доктор П. Бейли [Percival Sylvester Bailey]. Второй и третий грудные позвонки были пропилены, спинной мозг открыт, а поврежденные клетки, насколько это возможно, удалены. Восстановление было быстрым, и Олли смог возобновить преподавательскую и исследовательскую деятельность. Но слишком знакомые симптомы повторились и в 1933 г. потребовалось повторное удаление опухоли. Про-



² Карл Шмидт (Karl Patterson Schmidt, 1890-1957) – американский герпетолог (ведущий эксперт по коралловым змеям), один из ближайших друзей У. Олли, соавтор ряда научных работ [38, 39; 43]. С 1919 по 1934 гг. он совершил несколько экспедиций в Пуэрто-Рико,

Гондурас, Бразилию и Гватемалу по сбору образцов для Филдовского музея естественной истории в Чикаго. В 1937-1949 гг. был главным редактором журнала по герпетологии и ихтиологии "Coreia"; 1942-1946 гг. был президентом Американского общества ихтиологов и герпетологов (American Society of Ichthyologists and Herpetologists). Шмидт умер 26 сентября 1957 г. после укуса ювенильной змеей бумсланга («древесная змея», *Dispholidus typus*). Он ошибочно полагал, что это не могло привести к смертельному исходу. После укуса он вел подробные записи почти до самого конца о симптомах, которые испытал. Он умер через 24 часа после укуса.

гноз восстановления после второй такой операции был пугающе мал, но и с этой опасностью Олли справился. Затем, после второго выздоровления, опухоль снова медленно вернулась, – в марте 1938 г. была проведена новая операция, которая опять была успешной; но повреждение трижды оперированного спинного мозга было сильным и всю оставшуюся жизнь Олли был прикован к инвалидному креслу (за исключением того, что он научился с помощью своих мощных рук переходить от кресла к автокреслу и обратно; в остальных случаях его переносили через плечо его студенты-сопровождающие).

«Физические проблемы, с которыми сталкиваются мужчины с полностью парализованными нижней частью живота и ногами, серьезны. Каждый день требовалось несколько часов заботы, чтобы подготовить тело этого неустрашимого учителя и исследователя для дневных лекций, студенческих конференций, заседаний комитетов, обсуждения научных проблем с коллегами, редакторской работы и периодических экзаменов. Характерно, что Олли отказывался от любого рассмотрения его инвалидности. <...> Он нес полную учебную нагрузку, встречался с каждой студенческой группой и продолжал руководить исследованиями преданных учеников» [46, р. 11].

Следующий жестокий удар судьба нанесла в самое незащищенное место: в 1945 г. умирает Марджори – любимая жена, друг и помощник.

Новая беда настигла его через год. У него была привычка: «после того, как его ученик-слуга доставлял его домой и помещал в кресло-коляску, он быстро перемещался к задней части дома, резко поворачивал кресло под прямым углом, а затем, мощными руками, «запускал» его назад на платформу домашнего лифта, с помощью которого он мог добраться до своей комнаты на втором этаже. Лифт всегда был готов к его приезду. В этот день шахта лифта случайно осталась открытой. Доктор Олли вкатился прямо в шахту и упал вертикально на восемь футов, приземлившись прямо на голову на бетонный пол. Крушение было услышано верной негритянской домашней прислугой, которая позвонила соседу и врачу и послала другого соседа в поисках дочерей, которые на мгновение вышли из дома. <...> Скорая помощь отвезла его в больницу, где были приняты меры для его немедленного поступления. Он оставался в сознании, а затем впал в кому...» [46, р. 18-19]. Операцию вновь сделал доктор Бейли: «игла была введена в полости мозга, жидкость была удалена, и давление было снято. Олли вновь вернулся в сознание. Затем оно стало медленно улучшаться, правда, с мучи-

тельно замедленной речью, <...> к удивлению друзей и хирургического персонала, он выздоровел. Зафиксировано замечание А. Эмерсона, о том, что его речь звучала только по одному слову с интервалами в несколько секунд. Доктор Эмерсон сказал ему: "Клайд, я думаю, что ты как кошка с девятью жизнями", и он ответил: "Да... и... я... думаю... я... должен... использовать... до... пяти... из... них"». [47, р. 19].

Кроме преподавательской и научной деятельности, Олли много внимания уделял научным обществам, особенно Экологическому обществу Америки (в 1929 г. был его президентом) и Американскому обществу зоологов. Находясь в редакции журнала "Physiological Zoology", издаваемого Чикагским университетом, с момента его основания в 1928 г., Олли занял пост главного редактора в 1937 г. и оставался на этом посту до самой смерти.

В 1950 г. он был избран в члены Американской академии искусств и наук и в Национальную академию наук. В это же время, по мере приближения 65-летнего возраста и выхода на пенсию, профессор Олли хотел убедить власти в том, что его дело должно рассматриваться индивидуально, с продлением срока его полномочий до тех пор, пока он сможет выполнять все свои обязанности преподавателя и руководителя научных исследований. Когда это оказалось невозможным, выход на пенсию был воспринят им как своего рода очередной вызов. Ему предложили стать профессором кафедры биологии в Университете Флориды в Гейнсвилле, и он сразу согласился. Переезд из Чикаго во Флориду прошел успешно и Олли взял на себя контрактные обязательства на пятилетний срок. Его друзья, которые надеялись, что он перейдет к спокойному периоду написания и исследования, сначала были встревожены, а затем удивлены его немедленным успешным «входом» в новую ситуацию. Интересный момент описывает К. Шмидт [47, р. 25]: «когда он отправил свою первую декларацию о подоходном налоге во Флориде, его довольно резко призвали к ответственности за сумму его вычета на медицинские расходы. Он сразу же позвонил в районный коллектор; и ему нужно было только вкатиться в комнату в инвалидной коляске, чтобы отмахнуться от обвинений и добиться мгновенного понимания».

Студенты взяли на себя управление домом и позаботились о перевозке Олли из него в офис и обратно (как это было в Чикаго после свадьбы обеих дочерей, которые были с ним в разлуке: Барбара с семьей жила в Филадельфии, а Мэри – в Норвегии).

В 1953 г. Уорд удивил своих друзей планами по повторному браку. Всем казалось небольшим чудом, что необычайно обаятельная женщина, давняя подруга семьи, Энн Сильвер (Ann Silver; 1904-1984) полюбила Клайда и вызвала у него откровенный юношеский отклик. Свадьба состоялась в новом доме на 57-й улице в Чикаго, а на лето в Вудс-Хол поехала явно счастливая пара. Энн внесла искреннюю и бескорыстную любовь в жизнь Уорда в Гейнсвилле – длинная тень несчастья покинула его разум, «он вновь научился смеяться вместе с ней со спонтанностью, которой не было уже тридцать лет. Было счастливое посещение обеих дочерей, с их маленьким стадом [small flock] оживленных внуков. Наверное, должно было бы быть больше таких счастливых лет, чем те скудные два года, которые были отпущены им для этой необычайной идиллии» [57, р. 26].

В понедельник вечером, 14 марта 1955 г., Уорд простудился после ужина. Была вспышка инфекции почек, начался пиелонефрит, который на этот раз не поддавался лечению; Олли впал в кому и утром 18 марта скончался, не дожив до своего 70-летия чуть менее трех месяцев.

Р. КИПЛИНГ: «СИЛА ВОЛКА – РОДНАЯ СТАЯ»

«Под экологической структурой популяции понимают определенное соотношение возрастных групп, определенное соотношение полов, сочетание оседлых животных с животными-мигрантами, наличие семейных, стадных и т. п. группировок. Чем сложнее структура популяции, тем выше ее приспособительные возможности. Единство приспособительных реакций популяций осуществляется с помощью сложной системы сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутривидовых контактов, звуковые и зрительные сигналы и т. п.). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнообразной среде обитания (*курсив автора. – Г.Р.*)», – считал С.С. Шварц [29, с. 14-15].

Одна из основных задач структурной организации популяций – это описание механизмов формирования агрегаций особей. Здесь в качестве примера теоретического осмысления агрегации особей следует указать на дискуссию между В.Н. Сукачевым и Т.Д. Лысенко в 40-50-

х гг. прошлого века, в которой каждый приводил свои аргументы и давал свое толкование наблюдавшимся в природе феноменам (см.: [18]).

Наконец, отмечу, что большое число примеров возникновения мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится ботаниками Дж. Харпером (John Lander Harper; 1925-2009) и Т.А. Работновым (1904-2000). Назову и модель «карусели», предложенную в 1991 г. фитоценологом Э. Ван-дер-Маарелем (Eddy van der Maarel; г. р. 1934) и подробно рассмотренную в обзорах Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой [8-10]. Суть модели сводится к мелкомасштабным циклическим изменениям состава растительных сообществ в «ценомолекулах», что обеспечивает стабильность видового состава всего сообщества. При этом по характеру поведения видов в «карусели» различаются устойчивые «виды-наседки» (*англ. sitter*), «виды-партизаны» (*guerilla*) с малым радиусом «нападения» на окружающее «ценомолекулу» сообщество (например, звербой [*Hypericum maculatum*]), виды, способные перемещаться на значительное расстояние (тысячелистник [*Achillea millefolium*], мятлик луговой [*Poa pratensis*]), и «виды гибкие» (*phalanx*; злаки – белоус торчащий [*Nardus stricta*], овсяница [*Festuca rubra*] и др.).

В известной степени, в данной классификации заложены представления, высказанные еще в 1929 г. экологами Дж. Уивером (John Ernest Weaver; 1884-1966) и Ф. Клементсом (Frederic Edward Clements; 1874-1945), об обратной зависимости способности к агрегации у растений от подвижности стадий расселения (семян, спор и т. д.). При этом, подчеркивается, что «"карусели" могут вызываться разными причинами – особенностями разрастания доминанта (как в случае с папоротником-орляком), изменением содержания азота в почве (как в "карусели" Тёркингтона), лесовозобновительным процессом или целым комплексом причин, которые столь сложно взаимодействуют, что делают причины процесса "карусели" не интерпретируемыми, особенно в травяных сообществах» [8, с. 17]. К этим причинам можно добавить влияние суточных и сезонных изменений погодных условий, особенности процессов размножения, локальные различия в местообитаниях и др.

Естественно, что вскрыть все многообразие комплекса причин (многие из которых стохастичны), воздействующих на формирование сообщества, нельзя (соотношение объяснительных и прогнозирующих функций теории). Однако

путем упрощения можно выделить для теоретического анализа отдельные факторы, оказывающие основное влияние на формирование структуры растительных сообществ и популяций. Один из таких механизмов, объясняющий процесс формирования агрегации особей через «эффект зависимости от плотности», и был предложен У. Олли. Только оторванность в этот период отечественной науки от «буржуазной» не позволила в дискуссии Сукачева и Лысенко использовать этот механизм. Сегодня можно констатировать, что при всей абсурдности аргументации сам принцип «гнездовой посадки леса» Лысенко не противоречил принципу Олли.

Учение У. Олли о положительных эффектах агрегации особей начало складываться с самого начала его научной работы, чему в не малой степени способствовали его квакерские убеждения. Причем, своеобразную «агрегацию идей», явно прилагая сознательные усилия, он демонстрировал на собственном примере: из более 180 научных работ, обзоров и популярных статей, 70 были написаны в соавторстве со студентами или коллегами (реализация принципа сотрудничества между животными...); апогеем такого коллективного творчества стала монография 1949 г. «Принципы экологии животных» (широко известна как «Великая книга АЕППС» по забавной аббревиатуре, основанной на фамилиях авторов [38]).

Агрегация особей способствует выживанию популяции, но усиливает антагонизм между особями (конкуренция, авторегуляторные процессы). Перенаселение, как и низкая численность являются факторами, лимитирующими продуктивность популяций. «Однако помимо стремления к индивидуальному обособлению практически всем видам свойственна и противоположная тенденция к агрегации, т. е. к сближению, концентрации, консолидации с образованием определенных социальных структур. Согласно принципу Олли лимитирующим фактором может быть не только перенаселенность популяции, но и ее "недоселенность". Слишком малая плотность популяции может препятствовать встречам организмов во время спаривания. Таким образом, популяция никогда не рассеивается как молекулы газа, а тяготеет к образованию целостности. Конечно, в немалой степени этому способствует межвидовая конкуренция, однако гораздо более сильное влияние имеют внутривидовые механизмы» [1, с. 67].

Олли был центральной фигурой в становлении особой экологической школы, которая возникла в Чикагском университете в первой половине XX века. По словам историка Грегга

Митмана (Mitman, 1992), экология в Чикаго развивалась совершенно независимо от дарвиновской эволюции и менделевской генетики, гораздо сильнее находясь под влиянием идей, почерпнутых из биологии развития, физиологии и поведения животных. Виктор Шелфорд, наставник Олли в Чикагском университете и соавтор ряда работ [47-49], утверждал, что изучение экологических сообществ следует проводить без учета эволюционных проблем, сосредоточив внимание вместо этого на физиологических реакциях животных на окружающую среду. В диссертации Олли о поведении водных изопод (*Asellus communis*) было исследовано влияние растворенного кислорода, углекислого газа и других факторов окружающей среды на ориентационное поведение этих мелких беспозвоночных в прудах и ручьях [30-32]. Популяции, живущие в прудах, ориентированы иначе, чем население в ручьях с сильным течением; Олли обнаружил, что, манипулируя условиями окружающей среды, он может менять поведение изопод (собранные из прудов ведут себя так же, как взятые из ручьев, и наоборот). Казалось, что это исключает наследственные различия между популяциями и предполагает, что ориентационное поведение является прямым ответом на факторы окружающей среды.

Вернувшись в 1920-х годах в Чикагский университет в качестве доцента, Олли расширил свой экспериментальный физиологический подход к изучению причин агрегации животных. Иногда он называл этот подход к изучению популяций как «массовую физиологию – mass physiology» [33], и утверждал, что бессознательное сотрудничество или «протокооперация»³, обнаруженное в «рыхлых» скоплениях изопод и других простых животных, было отправной точкой для изучения сложного, кооперативного поведения, по-настоящему социальных животных, в том числе людей. Понимание и стремление к улучшению человеческого общества стало мощной мотивацией для экологических и поведенческих исследований Олли. Физиологический подход Олли к экологии и поведению был частично преобразован в его более поздних исследованиях, которые он про-

³ Протокооперация – взаимодействие полезное для популяций, но которое не является облигатным. У. Олли [35] показал, что такая взаимная польза возникает, например, при объединении крабов и кишечнораотовых (последние, прикрепляясь к спине крабов, маскируют и защищают их, в свою очередь, «получая» от крабов остатки пищи и используя их как транспортное средство).

водил совместно со своим коллегой, энтомологом А. Эмерсоном (Alfred Edwards Emerson, Jr.; 1896-1976) в 1930-х годах. Эмерсон, который изучал термитов и других социальных насекомых, привнес эволюционную перспективу, которая отсутствовала в более ранних исследованиях Олли. Правда, Олли не отказался от своих прежних представлений о доминировании физиологии, поведения и развития, но усвоил аспекты эволюционного мышления Эмерсона [43]

Объединяло Олли, Эмерсона и других экологов «Чикагской экологической школы» глубокое убеждение в том, что популяция является фундаментальной эволюционной единицей. В конце 1930-х годов Олли все чаще подчеркивал естественный отбор как причинный фактор в эволюции поведения, но он полагал, что он действует главным образом на группы, а не на отдельные особи. Он утверждал, что сотрудничество было групповой адаптацией, которая развивалась, потому что более тесно агрегированные группы имели больший успех, чем менее кооперативные. Эта приверженность к групповому отбору

позволила Олли рассматривать даже такие явления, как *доминирование* и *социальная иерархия*, с точки зрения сотрудничества. В обоих случаях он утверждал, что эти социальные взаимодействия уменьшали конфликты, которые были значимы для выживания популяции в целом. Эта точка зрения на социальное поведение позднее отвергалась биологами-эволюционистами (особенно, в конце 1960-х и 70-х гг.).

А. ЭЙНШТЕЙН: «МАТЕМАТИКА – ЭТО ПОЭЗИЯ ЛОГИКИ ИДЕЙ»

Несколько слов о моделировании «эффекта Олли» («эффект скученности – undercrowding»). Прежде всего, это уравнение роста с немонотонной кривой Олли, которое имеет следующий вид (см.: [16]):

$$dN / dt = E(N) N ,$$

где N – плотность популяции; $E(N)$ – немонотонная кривая типа Олли (см. рис. 1b), приводящая к возникновению двух и более устойчивых стационарных состояний.

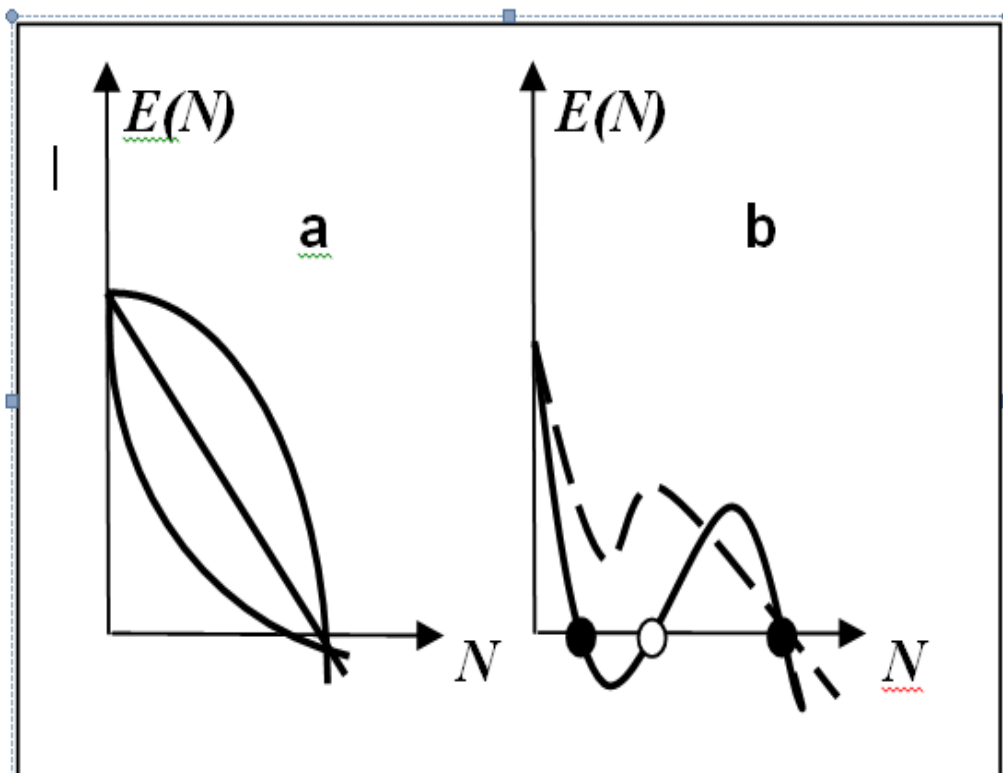


Рис. 1. Два типа зависимости $E(N)$ от численности популяции N (a – монотонная, b – немонотонная; темные точки – устойчивые состояния, светлая – неустойчивое).

Еще одна модель «эффекта Олли» – билотальная популяционная модель (модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниями [5]). Используя уравнение роста с немонотонной кри-

вой Олли (кубическая зависимость от N), рассмотренное выше, Ю.А. Домбровский и Г.С. Маркман описали некоторые качественные закономерности распределения и пространственной структурированности (агрегированности) популяций в предположении, что пере-

мещение особей в пространстве подчиняется простейшему диффузионному закону:

$$dN/dt = N * r * (N - L) * (K - N) / K + D * \partial^2 N / \partial t^2,$$

где

L – нижняя критическая численность популяции;

K – емкость среды;

D – коэффициент диффузии, определяемый подвижностью особей (например, в рамках модели «карусели» Ван-дер-Маареля).

В приведенной формулировке ограниченное, устойчивое, пространственно-неоднородное решение данного уравнения носит название «диссипативная структура» [15], обозначая состояние, обладающее пространственной и временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии (физический смысл такой структуры «состоит в не замкнутости системы, подкачке в нее энергии извне» [5, с. 8]). Заметим, что Ю.М. Свирижев [22, с. 144], сохраняя в экологии понятие «диссипативная структура», хорошо известное в химии, теории морфогенеза, неравновесной термодинамике, считает, что более правильно было бы называть эти диссипативные структуры «пространственно-неоднородными стационарными структурами». Проведенный анализ [5, 22] показал, что при малом коэффициенте диффузии **D** в вольтерровской модели существуют две точки устойчивого равновесия, в одной из которых плотность особей стремится к насыщению, а в другой происходит вымирание. С ростом **D** наблюдается выравнивание распределения, и диссипативная структура исчезает. В рамках модели «карусели» этот результат описывает пространственно-временное изменение «видов-партизан».

В последние годы *эффект Олли* стал чаще использоваться при модельном описании структуры и динамики различных популяций. Здесь лишь назову серию работ А.Ю. Переварюхи [12-14, 21, 45 и др.]. В них он анализирует процессы формирования пополнения, организации воспроизводства и управления эксплуатацией биоресурсов, имеющих важное хозяйственное значение (осетровые рыбы) на основе комплекса моделей с применением формализма гибридных автоматов. Им разработан комплекс моделей, описывающих процесс пополнения популяций рыб и отличающихся от ранее предлагавшихся в рассматриваемой предметной области тем, что в них учитываются эффект Олли и наличие критически низкой численности для популяции; волнообразный (нелинейный) характер кривой воспроизводства; возможность стабилизации со снижением численности в

условиях масштабного искусственного воспроизводства; наличие двух уровней численности, в которых может длительное время существовать популяция; возможность перехода на другой уровень численности или вымирания.

И.А. ГОНЧАРОВ: «ВЫСКОЧИТ РАЗВЕ СТАЯ ЛЕТУЧИХ РЫБ И, КАК ВОРОБЬИ, ПРОЛЕТИТ НАД ВОДОЙ...»

Лучше всего положительное влияние объединения в группу сказывается на выживании «стадных» животных: стай рыб (выдерживают более высокие токсические нагрузки, большая эффективность в поисках агрегированной пищи), колониальных птиц (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественных насекомых (рой пчел способен в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т. д. Принцип Олли постулирует [11, с. 270]: «Начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)». С этих позиций, например, «городская агрегация» (с учетом, конечно, специфики биологического и социального уровней организации) благоприятна для человека только до определенных размеров города, что ставит на повестку дня вопрос об определении оптимальной величины городского поселения (в зависимости от величины природно-ресурсного потенциала территории и возможной антропогенной нагрузки на нее – примером могут служить комплексные исследования СЭЭС городов Тольятти [20] или Нижнего Новгорода [2]).

В условиях агрегированности пищи очень «маленькая стая» не сможет эффективно её обнажить, а очень «большая стая» не сможет прокормиться; таким образом должен существовать оптимум по размеру «стаи» в зависимости от характеристик агрегированности пищи и «информационной обеспеченности» животных.

Традиционные кибернетические модели классического поведения элементов сложной системы предполагали однородность среды и либо совсем не учитывали необходимость обеспечения целостности системы [28, 34, 44] – среда источник полезных ресурсов, либо «обозначали» эту проблему введением специализированных защитных элементов [23] – среда источник губительных воздействий. Предложенная оптимизационная модель целостной стаи лишена этих недостатков.

Закон максимизации размера целостной стаи является следствием из математических формализмов информационной модели, построенной Б.С. Флейшманом [3, 4, 24-26, 27 и др.] для оптимизационного описания стайного поведения рыб с учетом агрегирования среды. В основе модели Флейшмана лежат следующие гипотезы:

- система (m -стая) состоит из m элементов (m особей);
- элементы m -системы находятся во взаимоотношениях друг с другом и под воздействием факторов среды;
- среда (B), в которой функционирует эта m -система, имеет размерность α (α -мерная экологическая ниша или α -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух «частей»: полезной B_1 (источник полезных ресурсов) и вредной B_2 (источник губительных воздействий) для m -системы (повидимому, подобное разделение экологической ниши для любых популяций животных и растений вполне приемлемо);
- интенсивность сигнала-воздействия $E(x)$ с ростом расстояния x от источника затухает (по экспоненте или по показательному закону), а вероятность обнаружения сигнала-воздействия не зависит (при $x \rightarrow x_0$) от вида зависимости $E(x)$;
- задается «потенциальный рацион» особи, который представляет собой показатель доступности ресурса, отражает внутривидовую конкуренцию и лимитирующее влияние процесса расселения;
- наконец, рассматривается два режима поиска пищи: –«зрячий облов» ($l < r_m$) и –«слепой рыск» ($l > r_m$); здесь l – среднее расстояние между центрами агрегации пищи, а r_m – средний радиус обнаружения пищи m -стаей.

В процессе синтеза модели учитываются различные поведенческие механизмы: индивидуальное сенсорное обнаружение сигналов (на основе теории оптимального обнаружения сигналов на фоне шумов), коллективное экологическое обнаружение сигналов (для стай рыб наблюдается «эффект хора» [поддерживает целостность стаи]), формализуется коллективный поиск и обнаружение агрегированной пищи (в зависимости от плотности пищевых частиц) и др. [26, с. 261-284]. Эти гипотезы позволяют оценить размер m -системы при оптимизации ряда её параметров:

- максимизация вероятности целостности m -системы,

- минимаксная защита от губительных воздействий среды (взаимодействие «хищник – m -система»),
- оптимизация потребления m -системой (стаей) агрегированных в среде ресурсов.

Интересным является факт экспериментальной проверки прогностической способности предложенной модели [26, с. 275-278]: в январе 1974 г. во время 17-го рейса НИС «Академик Курчатов» проводились стандартные ихтиологические работы по количественному учету вспугнутых судном стай летучих рыб (*Echocoetidae* RISSO, 1827). Результаты наблюдений не опровергли справедливость теоретических построений по оптимальному размеру стаи в условиях агрегированности пищи.

В.И. ЛЕНИН (УЛЬЯНОВ): «ЖИТЬ В ОБЩЕСТВЕ И БЫТЬ СВОБОДНЫМ ОТ ОБЩЕСТВА НЕЛЬЗЯ»

При использовании представлений как о конкуренции, так и о протокооперации среди объектов естественной природы, велик соблазн переноса их на взаимоотношения в человеческом обществе. Не избежал этого соблазна и У. Олли.

Как я уже отмечал, У. Олли был религиозным человеком и жил в соответствии с законами Религиозного общества Друзей (Religious Society of Friends [RSF]) – квакеров (Quakers, буквально «трепещущие»; фонетически правильная транскрипция с английского – *квейкеры*). Он вырос в доме квакеров, получил образование в школе-академии квакеров и окончил колледж квакеров; он председательствовал в чикагском офисе RSF, служил (1925-1939) попечителем квакерского колледжа Эрлхэм. В RSF он представлял крайнюю степень либерализма с минимальной озабоченностью богословием. Как свидетельствует К. Шмидт [46, р. 23], он познакомился с Уордом, когда тому было 37 лет, и «он был гораздо увереннее в себе, чем я, и без видимых доказательств эмоционального конфликта, который может возникнуть в результате воздействия мира науки на религиозную личность». Совершенно очевидно, что большую роль в этом сыграла его жена Марджори; апофеозом его видения взаимоотношений науки и религии стало эссе «Куда боятся ступить ангелы»⁴ и, фактически, последняя ра-

⁴ Так назывался известный роман британского писателя Эдварда Форстера (Edward Morgan Forster; 1879-1970); в свою очередь, название происходит от строки в "Опыте о критике – An Essay on Criticism" выдающегося британского поэта Александра Поупа (Alexander Pope; 1688-1744): «Всегда туда кидается

бота в сборнике «Что такое наука» (Allee, 1955). В частности, там говорится [37, p. 521]: «кооперативные силы биологически более важны и жизненно необходимы. Баланс между кооперативными и альтруистическими тенденциями и теми силами, которые дезоперативны (*инфекция – дезинфекция, кооперация – дезоперация*. – Г.Р.) и эгоистичны, сравнительно близок. При многих условиях кооперативные силы проигрывают. Однако, в конечном счете, групповые, более альтруистические побуждения немного сильнее. Человеческие альтруистические побуждения так же прочно имеют животное происхождение, как и сам человек. Наши стремления к добру так же врожденны, как и наши склонности к разуму; мы могли бы больше преуспеть в обоих направлениях». И далее, перекликаясь с работой 1943 г., Олли пишет [37, p. 248-250]: «Сегодня, как и в прошлом, религия тратит драгоценное время и энергию на ссоры с наукой об относительной важности каждой из них, и из-за надлежащего разделения возможностей и признания, – ссоры, которые ученые теперь в значительной степени игнорируют. Философия вторгается в области обоих. Слишком часто искусство становится циничным и безответственным, а философия ругает всех и вся, иногда не дружелюбным голосом, из-за общего нежелания позволить философии руководить всем. <...> Религии есть чему поучиться у науки: объективности, готовности и смелости бесстрашно и добросовестно следовать за доказательствами, и даже в оценке того, что является достоверным доказательством. В частности, религия может извлечь из науки преимущество отказа от громового «Так говорит Господь» в пользу более скромного и существенно более эффективного «Это кажется доказательством». Короче говоря, религия может извлечь выгоду, становясь интеллектуально более здоровой, не теряя на мгновение своего "правильного момента", акцента на глубокие эмоции человека. И науке есть чему поучиться у религии. Я имею в виду реальную религию, а не полунауку богословия, которое слишком часто состоит в основном из эзотерики, игры со словами или жонглирования избранными идеями.

Религия плохо обслуживается прошлым и настоящим с акцентом на мистическое и сверхъестественное. Я не решаюсь использовать слово «Бог» из-за большого разнообразия значений, приписываемых ему. Тем не менее,

дурак, где ангел не решится сделать шаг – For fools rush in where angels fear to tread».

для меня "Бог" – это, возможно, допустимая персонификация всего наилучшего, что человеческая раса могла придумать и сделать из всей красоты, которую мы создали, вместе со всей красотой природы, которую мы можем оценить. Такая концепция выходит за рамки традиции и простых эмоций и обладает и силой, и достоинством. Бог может быть намного больше, чем только что было указано; я не знаю. Это утверждение ни в коем случае не является окончательным; тем не менее, это настолько близкий подход к истине, насколько мои познания в области реальных доказательств позволяют мне сделать это в настоящее время. Наука может многому научиться у религии (с таким пониманием Бога), бескорыстной жизнью и честным мышлением в сочетании с пропагандой дела. Более конкретно, мы, ученые, можем извлечь пользу, будучи более скромными перед лицом нашего огромного невежества (даже в пределах собственных областей специального знания). Мы также можем смягчить нашу чрезмерную гордость за открытия, которые мы смогли сделать, и которые слишком малы перед лицом неизвестного».

Направления большей части исследований и мыслей Олли, особенно в его поздние годы, демонстрируют взаимовлияние его научных взглядов и религиозности. Он был озабочен проблемой эволюции человеческой этики из грубой борьбы за существование, которая часто рассматривалась с точки зрения индивидуальной борьбы, в направлении протокооперации. Он выражал сожаление по поводу выводов британских эволюционистов Т.Г. Хаксли [(Thomas Henry Huxley; 1825-1895) и Г. Спенсера (Herbert Spencer; 1820-1903), которые не видели выхода из неумолимой дарвиновской борьбы за сосуществование на фоне природы, в которой доминируют ценности «обезьян и тигров». Чуть отступив назад, к Ч. Дарвину, Олли нашел четкое признание ценности сотрудничества в естественном отборе для выживания. Его внимание привлекли, в частности, работы французского психолога и философа А. Эспинаса (Alfred Victor Espinas; 1844-1922) «Des sociétés animales – Общества животных» [41]) и российского географа и революционера-анархиста П.А. Кропоткина «Взаимная помощь, как фактор эволюции» [6]. Поэтому неудивительно, что его неоднократно просили участвовать в таких заседаниях, как Пятая конференция по науке, философии и религии (Fifth Conference on Science, Philosophy, and Religion; 1945), коллоквиум в Международном национальном научном центре (Париж, 1950) или мемориальная лекция Джона М. Пратера (John M. Prather

Lectures) в Гарвардском университете (1953), где предметом его обсуждения протокооперация между низшими животными и социальная иерархия среди высших. В своей последней работе он приводит такой пример [37, р. 250-251]: «Несмотря на мою веру в доброту моих коллег-биологов, я признаю, что даже обучение в университете, включая хорошую исследовательскую работу, не обязательно вызывает некоторые из более высоких типов альтруизма. Когда меня просили порекомендовать кого-то для преподавания биологии в достойном, хотя и трудном негритянском колледже в Соединенных Штатах или в Африке, или в отдаленных, плохо оборудованных лабораториях в Китае или Индии, я научился обращаться к студентам с сильным религиозным чувством: их религиозности оказывалось достаточно для того, чтобы увидеть, что возможности могут в конечном итоге возместить жертвы».

У. Олли был убежденным пацифистом и активно выступал против всех вооруженных конфликтов. Он считал [37, р. 251-252], что «биологическая поддержка доктрины о неизбежности войны в настоящее время противоречит убедительным доказательствам, свидетельствующим о том, что идея безжалостной борьбы за существование не является целостным или даже основным учением современной биологии в отношении социальной философии и социальной этики. <...> Более новая биология решительно укрепляет старые доказательства биологической основы человеческих добродетелей: веры, надежды и любви. <...> Современные результаты убедительно свидетельствуют о том, что, как и в случае с любым поведением животных, нынешнее высокое состояние семи названных грехов (*гордости, алчности, похоти, гнева, обжорства, зависти и лени*. – Г.Р.) является выражением дьявольской ученой способности человека, а также унаследованных им моделей поведения. Препятствия в то, что эти грехи являются неизбежным ответом человека на его унаследованную природу, более не обоснованы».

Не буду углубляться в вопросы критики экологической социологии и социологической экологии; этим проблемам посвящены несколько моих работ [7, 16, 17, 18 и др.]. Но все-таки напомню, что и сам Ч. Дарвин говорил не только о важности «борьбы за существование» (с чем и ассоциируется его имя...), но подчеркивал и важность кооперации в сообществах животных, что справедливо подметил еще П.А. Кропоткин [6, с. 14, 15]: «Таким образом, хотя сам Дарвин, для своей специальной цели и употреблял слова, "борьба за существование"

преимущественно в их узком смысле, он предупреждал, однако, своих последователей от ошибки (в которую, по-видимому, он сам, было, впал одно время) – от слишком узкого понимания этих слов. В своем последующем сочинении, "Происхождение Человека", он написал даже несколько прекрасных сильных страниц, чтобы выяснить истинный, широкий смысл этой борьбы. Он показал здесь, как в бесчисленных животных сообществах борьба за существование между отдельными членами этих сообществ *совершенно исчезает* и, как, вместо *борьбы*, является *содействие* (кооперация), ведущее к такому развитию умственных способностей и нравственных качеств, которое обеспечивает данному виду наилучшие шансы жизни и распространения. Он указал, таким образом, что в этих случаях «наиболее приспособленными» оказываются вовсе не те, кто физически сильнее, или хитрее, или ловче других, а те, кто лучше умеет соединяться и поддерживать друг друга – как сильных, так и слабых, – ради блага всего своего общества. "Те общества", писал он, "которые содержат наибольшее количество сочувствующих друг другу членов, будут наиболее процветать, и оставят по себе наибольшее количество потомства". (Второе, английское издание, стр. 163). Выражение, заимствованное Дарвином из Мальтусовского представления о борьбе всех против каждого, потеряло, таким образом, свою узость, когда оно переработалось в уме человека, глубоко понимавшего природу».

ГЕНРИХ ГЕЙНЕ: «КАК ВЕЛИКИЙ ХУДОЖНИК, ПРИРОДА УМЕЕТ И С НЕБОЛЬШИМИ СРЕДСТВАМИ ДОСТИГАТЬ ВЕЛИКИХ ЭФФЕКТОВ»

В психологии имеет место *эффект обзора* (overview effect). Его могли наблюдать чуть более 560 человек – это космонавты и астронавты, находившиеся в условиях, при которых доступно к видимости данное явление. Космонавты, находящиеся на орбите или на поверхности Луны, и впервые видящие Землю во всей её полноте, сообщают о глубоком масштабном чувстве, которое и получило название «эффект обзора». Само понятие предложил американский писатель Ф. Уайт (Frank White; г. р. 1944), который описал этот эффект как очень трогательный, странный, вдохновляющий, эмоционально сложный, потому как видение Земли во всей её полноте меняет взгляды и отношение человека к действительности [50]. Космонавты возвращаются домой с новым чувством общности, связанности, относительной бессмысленности культурных границ, а также с желанием

заботиться об окружающей среде. «Облетев Землю в корабле-спутнике, я увидел, как прекрасна наша планета. Люди, будем хранить и приумножать эту красоту, а не разрушать её!» (первый в мире космонавт Ю.А. Гагарин). «Что меня действительно удивило, так это то, что она [Земля] излучала хрупкий воздух. И почему, я не знаю. Я не знаю по сей день. У меня было ощущение, что она крошечная, блестящая, красивая, домашняя и хрупкая» (М. Коллинз [Michael Collins], астронавт № 27, управлял командным модулем «Аполлона-11» вокруг Луны, 1969 г. [<https://www.nytimes.com/2019/07/16/science/michael-collins-apollo-11.html>]).

К чему всё это? Эффект непосредственного видения Земли в космосе, которая сразу воспринимается как крошечный хрупкий шарик жизни, «висящий в пустоте», защищенный и питаемый лишь тонкой оболочкой атмосферы. Из космоса исчезают национальные границы, конфликты, которые разделяют людей, становятся менее важными, и необходимость создания планетарного общества с объединенной волей для защиты этой «бледно-голубой точки» становится как очевидной, так и настоящей (O'Neill, 2008). Может быть именно это и предвидел У. Олли, отстаивая приоритет взаимопомощи в природе и эволюции человеческой этики.

Завершая обсуждение принципа агрегации особей, замечу, что каждая наука имеет свои собственные инструменты, способы и приемы достижения цели, «поставленной» перед ней, но при этом она должна ориентироваться на приоритетные направления развития знаний человечества, к которым, несомненно, относятся экология и блок социально-экономических наук. При этом, система естественнонаучных, социально-экономических и философских знаний должна обеспечивать логическую взаимосвязанность, непротиворечивость, созидательность и устойчивое развитие на длительную перспективу.

Статья написана в ходе самоизоляции и удалённого доступа к работе автора в связи с пандемией коронавируса COVID-19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Андреева Т.А.** Экология в вопросах и ответах: учеб. пособие. М.: Проспект, 2006. 184 с.
2. **Гелашвили Д.Б., Копосов Е.В., Лаптев Л.А.** Экология Нижнего Новгорода. Н. Новгород: Изд-во ННГАСУ, 2008. 530 с.
3. **Гульдин А.Н.** Оптимизационные модели и имитация на ЭВМ поведения эпипелагических рыб: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. М., 1980. 22 с.
4. **Гульдин А.Н.** Информационная модель как аппарат исследования влияния совокупности антропогенных воздействий на мигрирующие популяции рыб, обладающих стайным поведением // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем: Т. 1: Сборник статей. Л.: Гидрометеоздат, 1978. С. 121-127.
5. **Домбровский Ю.А., Маркман Г.С.** Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. гос. ун-та, 1983. 118 с.
6. **Кропоткин П.А.** Взаимная помощь, как фактор эволюции / Пер. с англ. В.П. Батурина; под ред. автора. СПб.: Изд. товарищества «Знание», 1907. 352 с. (Кропоткин П.А. Взаимопомощь как фактор эволюции. М.: Самообразование, 2007. 240 с.).
7. **Кудинова Г.Э., Розенберг А.Г., Розенберг Г.С.** Концепция «горячих точек биоразнообразия», системология и экологическая этика // Теория и практика гармонизации взаимодействия природных, социальных и производственных систем региона: Материалы Международной научно-практической конференции. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2017. С. 5-9.
8. **Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи соврем. биол. 1994. Т. 114, вып. 1. С. 5-21.
9. **Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
10. **Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
11. **Одум Ю.** Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
12. **Переварюха А.Ю.** Нелинейная динамическая модель системы запас-пополнение // Информационно-управляющие системы. 2008. № 2. С. 9-14.
13. **Переварюха А.Ю.** Анализ динамики возобновляемых биоресурсов с использованием комплекса гибридных моделей: Автореф. дис. ... канд. техн. наук. СПб., 2010. 19 с.
14. **Переварюха А.Ю.** Моделирование порогового эффекта в эффективности воспроизводства волжской популяции осетра // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 5 (1). С. 548-553.
15. **Пригожин И.** От существующего к возникающему. М.: Наука, 1985. 327 с.
16. **Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. 396 с.
17. **Розенберг Г.С.** Экофилософия и экоэкономика: кто кого? // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1 (7). С. 1820-1827.
18. **Розенберг Г.С.** Портреты экологических систем (переводы в системе «наука – искусство»). Тольятти: Кассандра, 2017. 242 с.
19. **Розенберг Г.С.** Конкуренция и взаимопомощь – две стороны «медали» взаимодействия популяций (к 175-летию со дня рождения Петра Алексеевича Кропоткина и 115-летию выхода его моно-

- графии «Взаимная помощь как фактор эволюции» // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2018. Т. 27, № 3. С. 262-269.
20. **Розенберг Г.С., Красношеков Г.П., Сульдимиров Г.К.** Экологические проблемы города Тольятти (Территориальная комплексная схема охраны окружающей среды). Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. 222 с.
21. **Соловьёва Т.Н., Переварюха А.Ю.** Динамическая модель деградации запасов осетровых рыб со сложной внутривидовой структурой // Информационно-управляющие системы. 2016. № 4. С. 60-67.
22. **Свирижев Ю.М.** Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
23. **Флейшман Б.С.** О живучести сложных систем // Изв. АН СССР. Техн. киберн. 1966. № 5. С. 14-23.
24. **Флейшман Б.С.** Об оптимизации модели «стая-агрегированная пища» // Исследования структуры и механизмов функционирования морских экологических систем. Киев: Наукова думка, 1974. С. 46-49.
25. **Флейшман Б.С.** Стохастические модели сообществ // Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 276-288.
26. **Флейшман Б.С.** Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
27. **Флейшман Б.С., Вершинский А.Н., Гурдин А.Н.** Структурно-информационная теория стаеобразования // Тез. докл. XXXIII Всесоюз. юбилейной сессии НТОРЭИС им. А.С. Попова. М.: НТОРЭИС, 1978. С. 60.
28. **Цетлин М.Л.** Исследования по теории автоматов и моделированию в биологических науках. М.: Наука, 1969. 316 с.
29. **Шварц С.С.** Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: АН СССР, 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. ФАН СССР. Вып. 65).
30. **Allee W.C.** The effect of certain chemicals on rheotaxis in *Asellus* // Science. 1916a. N. S. V. 43. P. 142-143.
31. **Allee W.C.** Chemical control of rheotaxis in *Asellus* // J. Exp. Zool. 1916b. V. 21. P. i63-i98.
32. **Allee W.C.** The salt content in natural waters in relation to rheotaxis in *Asellus* // Biol. Bull. 1917. V. 32. P. 93-97.
33. **Allee W.C.** Recent studies in mass physiology // Biol. Rev. 1934. V. 7. P. 1-48.
34. **Allee W.C.** Where angels fear to tread: A contribution from general sociology to human ethics // Science. 1943. V. 97. P. 517-525.
35. **Allee W.C.** Cooperation among Animals, with Human Implications. N. Y.: Henry Schuman, 1951. 233 p.
36. **Allee W.C., Allee M.H.** Jungle Island. Chicago: Rand McNally Co., 1925. 215 p. [<http://en.bookfi.net/book/1086703>].
37. **Allee W.C.** Biology // What is Science? Twelve Eminent Scientists Explain their Various Fields to the Layman / Ed. by J.R. Newman. N. Y.: Simon and Schuster, 1955. P. 231-252. [https://archive.org/stream/whatisscience030179mbp/whatisscience030179mbp_djvu.txt].
38. **Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P.** Principles of Animal Ecology. Philadelphia: W.B. Saunders, 1949. 837 p.
39. **Allee W.C., Schmidt K.P.** Zoogeographica – a review // Amer. Natur. 1936. 70:264-266.
40. **Courchamp F., Berec J., Gascoigne J.** Allee Effects in Ecology and Conservation. N. Y.: Oxford Univ. Press, 2008. 272 p.
41. **Espinas A.V.** Des sociétés animales: étude de psychologie comparée. Paris: Librairie Germer Baillière Et Cie, 1877. 389 p.
42. **Hesse R., Allee W.C., Schmidt K.P.** Ecological Animal Geography. N. Y.: John Wiley & Sons, Inc. 1937. 597 p. (An Authorized, Rewritten ed. 2nd, based on *Tiergeographie auf oekologischer Grundlage* by Richard Hesse, 1951, 718 p.). (<https://ru.scribd.com/document/372796881/Richard-Hesse-W-C-Allee-Karl-P-Schmidt-Ecol-B-ok-org>).
43. **Mitman G.** The State of Nature: Ecology, Community, and American Social Thought, 1900–1950, Science and Its Conceptual Foundations. Chicago: Univ. Chicago Press, 1992. 304 p.
44. **O'Neill I.** The human brain in space: euphoria and the "Overview Effect" experienced by astronauts // Universe Today. 2008. May, 22.
45. **Peravarukha A.U.** The cyclic and unstable chaotic dynamics in models of two populations of sturgeon fish // Num. Anal. Appl. 2012. V. 5, No. 3. P. 254-264.
46. **Schmidt K.P.** Warder Clyde Allee, 1885-1955. Biographical Memoirs. Washington (DC): National Academy of Sciences, 1957. 40 p.
47. **Shelford V.E., Allee W.C.** An index of fish environments // Science. 1912. N. S. V. 36, No. 916. P. 76-77.
48. **Shelford V.E., Allee W.C.** The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases // J. Exp. Zool. 1913. V. 14, No. 2. P. 207-266.
49. **Shelford V.E., Allee W.C.** Rapid modification of behavior of fishes by contact with modified water // J. Anim. Behav. 1914. V. 4. P. 1-30.
50. **White F.** The Overview Effect: Space Exploration and Human Evolution. Boston (MA): Houghton Mifflin, 1987. 318 p.
51. **Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3(7). С. 2380-2384. Рец. на кн.: Holmes Rolston, III. A New Environmental Ethics: The Next Millennium for Life on Earth. N. Y.; London: Routledge, 2012. 246 p. (Ролстон Х. Новая экологическая этика: для следующего тысячелетия жизни на Земле).