

Меркурий Сергеевич Гиляров 6.03.1912 – 2.03.2085

М.С. Гиляров – создатель новой естественнонаучной дисциплины XX века – почвенной зоологии, – сформировавшейся на основе концептуально-методологического синтеза зоологии и почвоведения. Энциклопедичность мировоззрения и обширность научных интересов М.С. Гилярова соответствовала глубине и цельности оставленного им научного наследия. Зоология, теоретическая и прикладная энтомология, систематика, филогенетика беспозвоночных животных, эволюционная теория, популяционная экология, почвоведение, агроценология, охрана природы – вот спектр затронутых новой наукой направлений, в развитие которых М.С. Гиляров внес значительный вклад. Это один из крупнейших ученых, откликнувшийся на вызов нового этапа развития естествознания, который характеризовался формированием новых комплексных отраслей наук на основе взаимопроникновения методов и подходов разных



М.С. Гиляров в своем кабинете в Лаборатории почвенной зоологии (1970-е гг.)

дисциплин. Этот феномен междисциплинарной интеграции приобрел статус методологического принципа развития науки XX века. Объединив достижения генетического почвоведения с эволюционными представлениями о приспособлениях животных к обитанию в почве, их роли в формировании самой почвы как специфического биокосного тела и в поддержании почвенного плодородия, М.С. Гиляров сформулировал основы новой комплексной дисциплины – почвенной зоологии.

М.С. Гиляров родился в Киеве, в профессорской семье с глубокими культурными корнями. Дед, Алексей Никитич Гиляров (1856–1938), был философом-платоником, теоретиком философского знания, психологом, химиком. Отец, Сергей Алексеевич Гиляров (1887–1946), знаток мировой культуры, преподаватель искусствоведения, хранитель и собиратель Музея западного и восточного искусства в Киеве; известен художественными открытиями в области живописи и активным сопротивлением распродаже шедевров искусства за рубеж в 1930-гг.; дважды репрессирован и умер в тюрьме. Мать, Елизавета Сергеевна Гилярова (Иванова), – филолог (кандидат наук по французской фонетике), поэт (участвовала в кружке киевских поэтов) и музыкант. Интеллектуальная и творческая обстановка в семье способствовала формированию высокой культуры и кругозора будущего ученого с ранних лет. Меркурий Сергеевич прекрасно знал историю, его художественные пристрастия – чтение, живопись и архитектура. Он имел большие способности и склонность к освоению языков, свободно владел тремя европейскими языками: французским (учил дома, с мамой), немецким (учил на курсах в Киеве) и английским (освоил самостоятельно). В совершенстве владел украинским, читал литературу (во всяком случае, научную) на чешском, польском, итальянском языках. Биологией увлекся с детства, хотя в его непосредственном окружении биологов не было, и поступление на биологический факультет Киевского университета было его сознательным выбором профессии.

В Киевском университете его учителями стали А.Н. Северцов, М.М. Воскобойников и И.И. Шмальгаузен, под руководством которого он выполнил свою первую курсовую работу. Еще студентом он начал самостоятельное изучение вредителей корней растений-каучуконосов, которое продолжил после окончания университета сначала на Украине, а с 1936 г. в НИИ каучуконосов в Москве. Исследования корневых вредителей стимулировали его интерес к изучению почвенного населения. Во время многочисленных экспедиций М.С. Гиляров уделял особое внимание изучению состава комплексов почвенных беспозвоночных, их



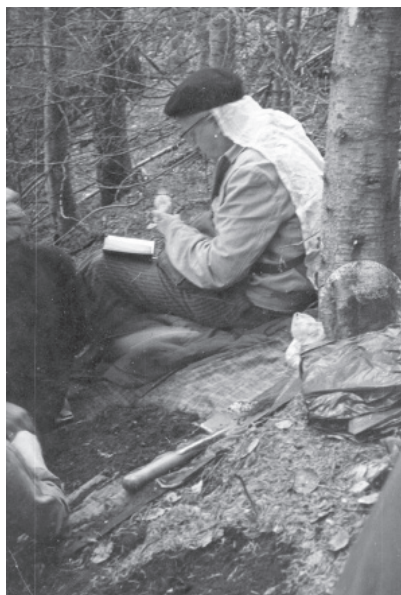
М.С. Гиляров (1950-е гг.)



Лаборатория морфологии беспозвоночных проф. Д.М. Федотова, из которой вышла группа, а позже Лаборатория почвенной зоологии. Сидят: Д.М. Федотов (в центре) и М.С. Гиляров; стоят (слева – направо): А.А. Махотин, А.Е. Бирюкова, Г.А. Виктор, Н.А. Румянцева, Е.Н. Поливанова, А.А. Панов, Э.Д. Давыдова, О.А. Бочарова-Месснер, Л.З. Родионова, К.В. Арнольди (1950-е гг.).

связей с характером растительного покрова и структурой почвы, выявлению закономерностей их распределения в почвенном профиле, ритмам активности, пищевым связям. В 1944 г. М.С. Гиляров был приглашен И.И. Шмальгаузенем в докторантуру нашего Института (тогда Института эволюционной морфологии АН СССР), а затем стал сотрудником Лаборатории морфологии беспозвоночных под руководством Д.М. Федотова.

Первые работы, положившие начало новой дисциплине – почвенной зоологии – были опубликованы в 1935–1939 гг. («Почвенная фауна и жизнь почвы» и др.). В 1941 г. М.С. Гиляров опубликовал первую в мировой литературе сводку сложных и трудоемких методов учета почвенных животных и оценки численности и биомассы почвенного населения, и сформулировал методологические основы почвенной зоологии, в частности, предложил размерную классификацию почвенной фауны («Методы количественного учета почвенной фауны», 1941). Одним из важных экологических обобщений на пути изучения животного населения почвы стало выявление М.С. Гиляровым обратных коррелятивных соотношений между размерами и численностью и биомассой почвенных животных (1944). Позже выяснилось, что обнаруженная макроэкологи-



Почвенные раскопки (Начало 1960-х гг.) – выполняется программа инвентаризации почвенной фауны.



Обработка полевых записей в экспедиции (1950-е гг.).

ческая зависимость (примерное равенство биомасс основных размерных групп почвенных организмов) выполняется и для других организмов и сред («правило эквивалентности биомасс», «принцип Гилярова»).

Многоаспектное изучение почвы как сложной биокосной системы и эколого-физиологических особенностей беспозвоночных, обитающих в почве, в воде и на суше, дало возможность М.С. Гилярову выдвинуть основополагающую концепцию о почве как переходной среде организмов от водного образа жизни к наземному. Эта концепция также включала комплексный анализ филогенетических связей групп организмов, их адаптаций к разным средам обитания и эволюционной истории формирования современного биоразнообразия (знаменитая книга «Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых», 1949).

М.С. Гиляров обосновал теорию о том, что выход жизни из воды на сушу совершался через почву, которая рассматривалась как особая среда, отличающаяся по структуре и водно-воздушному режиму как от водной, так и открытой наземной среды. Почва рассматривалась как трехфазная система, включающая твердый, жидкий и газовый компоненты (минеральная масса – вода – воздух). Сочетание большого запаса свободной влаги (капельной и пленочной) и воздуха с достаточным содержанием кислорода делают возможным совместное обитание гидробионтных и



Проф. Гиляров на распустье – где провести следующий учет?

аэробиионтных форм. Полидисперсная структура почвы формирует поровое пространство, в котором поры разного диаметра, заполненные водой или воздухом, создают возможность пространственно-временной сегрегации отдельных групп животных соответственно их требованиям к водно-воздушному режиму. Трехфазность и полидисперсность почвенной системы являются основными экологическими факторами, определяющими высокий уровень разнообразия почвенного населения и направления их адаптивной эволюции.

На примере членистоногих М.С. Гиляров выделил общие закономерности эволюции организмов при смене сред обитания. Так, при переходе к жизни на суше в покровах дифференцируются структуры, плохо проницаемые для воды, и участки, проницаемые для газообмена, которые становятся основой специализированных органов воздушного дыхания. Появление трахейного дыхания с доставкой кислорода непосредственно к тканям тела (что кардинально повысило уровень энергообеспечения организма) и направленное также на экономию воды трактовалось М.С. Гиляровым как ароморфоз – основное эволюционное при-

обретение, обеспечившее выход членистоногих в открытую атмосферу и занятие широкого спектра экологических ниш в наземном ярусе. На примере трахейной системы насекомых, возникновение которой могло быть реализовано только как результат постепенных приспособлений при переходе предков трахеат из воды в почву, а затем на поверхность суши, М.С. Гиляров сформулировал общее положение об ароморфозе как скачке, завершающем идиоадаптивные приспособления организмов к изменяющейся среде. Эта концепция приложима ко всем группам организмов и вошла в теорию эволюционной биологии как одно из фундаментальных положений.

Идеологическим продолжением первой книги явился капитальный труд «Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше» (1970 г.), в котором на основе громадного материала рассмотрены адаптации разных филогенетических ветвей членистоногих к жизни в почве и в открытой атмосфере и проанализированы морфо-функциональные особенности основных систем органов (покровов, выделительной, дыхательной и репродуктивной систем). М.С. Гиляров показал, что переход к наземному образу жизни совершался независимо во многих ветвях типа членистоногих. В эволюции выделительной функции основным трендом было формирование трудно растворимых продуктов азотистого обмена. В развитии репродуктивной функции освобождение от связи с влажной средой связано с развитием внутреннего осеменения и защитой эмбриональных стадий от высыхания (водонепроницаемые яйцевые оболочки, живорождение). Таким образом, адаптации к жизни на суше, обеспечивающие сохранение воды в теле животного при дефиците влаги, охватывают целый комплекс системных структур и происходят параллельно у разных групп наземных членистоногих. На этом основании М.С. Гиляров рассматривал эволюцию адаптаций к жизни на суше как направленный процесс, подчиняющийся общей закономерности.

Рассматривая происхождение метаморфоза насекомых, М.С. Гиляров показал, что смена среды обитания – лишь один из факторов его формирования. Ведущую роль в эволюции онтогенеза имеет разделение жизненных функций между стадиями развития. Особое значение как основа возникновения метаморфоза имеет функция активного расселения и возникновение полета у имаго насекомых. М.С. Гиляров анализировал также адаптации насекомых к пассивному (анемохорному, форетическому) расселению. В этих случаях функция расселения переходит к ювенильным стадиям, что сопровождается повышением плодовитости, ассоциированным с регрессивными изменениями самок в период репро-

дукции («Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых», 1957).

М.С. Гиляров считал необходимым введение экологического анализа в филогенетические исследования («Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых», 1974). Так, с экологических позиций он рассматривал происхождение партеногенеза как эволюционную стратегию, обеспечивающую завоевание новых сред и расширение ареала. Изменения условий среды, провоцирующие факультативный партеногенез в природе, приводят к закреплению в онтогенезе стойких мутаций, ведущих к постоянной телитокии. Поэтому партеногенез имеет значение как фактор, стабилизирующий генотип и фенотип в масштабах эволюционного времени и один из путей дальнейшей дивергенции («Экологическое значение партеногенеза», 1982).

Сравнивая адаптации к наземному образу жизни у крылатых насекомых и высших позвоночных, М.С. Гиляров установил высокий уровень сходства в изменениях функционирования основных систем органов: замену аммоно- и уротелии на урикотелию в работе выделительной системы, замену жабер или кожного дыхания на дыхание с помощью погруженных дыхательных поверхностей (легкие, трахейная система), внутреннее осеменение, замена неклеидоичных яиц на клеидоичные, образование амниотической полости («Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных», 1975). Это привело к представлению о филогенезе как векторном процессе, характеризующемся направлением и определенной скоростью. М.С. Гиляров показал, что в разных филогенетических ветвях животного мира прослеживаются глубокие конвергенции и параллелизмы, свидетельствующие о том, что филогенетическое развитие направляется общими принципами функционирования организмов, которые лимитируются потенциальными возможностями живой материи и условиями среды. Так, активное быстрое передвижение требует дифференцировки спинной и брюшной сторон и переднего и заднего концов тела при одинаковых контурах правой и левой сторон – билатеральной симметрии, которая может быть нарушена при утрате подвижного образа жизни. Конкретные условия среды ограничивают спектр возможных направлений филогенеза. По М.С. Гилярову, течение филогенеза регулируется по принципу сложной обратной связи. Принцип автоматической регуляции процессов, связанных обратной связью в цепях морфогенетических и экологических корреляций, позволяет объяснить необратимость филогенетических изменений организации, а также ускорение эволюционных изменений («Закономерности и направления филогенеза», 1970).

Уже в ранних работах М.С. Гиляров обращал специальное внимание на необходимость исследования влияния организмов на среду («Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы», «Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности», 1951). Эта проблема, как и зависимость организмов от среды, должна изучаться на разных уровнях организации живых систем – от организма до биосферы. Способность организма к выбору местообитаний (активное расселение, миграции) и изменению среды обитания рассматривалась М.С. Гиляровым как предпосылка к сохранению экологического стандарта вида в отношении ведущих факторов среды, а с другой стороны – к приспособлению к новым условиям и, как следствие, к эволюционному изменению вида («Некоторые основные положения экологии наземных беспозвоночных», 1973).

Деятельность обитающих в почве животных – важный биологический фактор почвообразования. Поэтому структура комплексов зоопедобионтов, их экологические и зоогеографические характеристики могут быть с успехом привлечены для решения спорных вопросов диагностики и географии почв, для выявления изменений почвенных условий и направления почвообразовательного процесса под влиянием хозяйственной деятельности человека, для решения проблем, связанных с повышением почвенного плодородия и борьбой с вредителями сельского хозяйства. Разработка этих идей привела М.С. Гилярова к созданию программного труда «Зоологический метод диагностики почв» (1965), а их практическое воплощение вместе с учениками – к детальному изучению животного населения почв на огромной территории России и сопредельных республик и к появлению многочисленных специалистов – почвенных зоологов разного профиля.

Уникальность соединения творческого и организационного таланта дала возможность М.С. Гилярову создать не только теоретико-методологический фундамент почвенной зоологии, но и вырастить школу учеников и последователей, работавших по единой перспективной исследовательской программе. В 1954 г. в Лаборатории морфологии беспозвоночных им была создана группа почвенной зоологии, которая с 1956 г. получила статус самостоятельной лаборатории. Лаборатория почвенной зоологии, а также группа почвенных зоологов Московского государственного педагогического института (где преподавал М.С. Гиляров) стали функциональным ядром гиляровской научной школы и координирующим центром почвенно-зоологических исследований. Эти исследования развернулись в региональных лабораториях, на научных

станциях, кафедрах университетов и институтов на территории всей страны.

Первоочередной задачей почвенной зоологии академик Гиляров считал инвентаризацию фауны и населения почвообитающих животных на территории страны. Эти исследования – чрезвычайно трудоемкие почвенные раскопки – последовательно проводились во всех географических зонах (от пустынь до крайнего Севера), типах почв и горных поясах, в природных ландшафтах и агроценозах Советского Союза. М.С. Гиляров настаивал на том, чтобы каждый сотрудник его лаборатории освоил какую-либо группу почвенного населения как специалист-систематик и стимулировал воспитание таких специалистов в разных регионах страны. «Лабораторные старики – бандар-логи» помнят нескончаемую череду коллег из всех уголков Союза, приезжавших за консультациями, определением и обработкой почвенно-зоологических



Лаборатория почвенной зоологии (1970-е). «Бандар-Логии»: самоназвание сотрудников лаборатории проф. Гилярова. Сидят на табуретках: М.С. Гиляров и К.В. Арнольди. Верхний ряд: Г.П. Мазанцева, А.Л. Тихомирова, Г.А. Корганова, Т. Волкова, Н.Т. Залесская, Г.Ф. Курчева; нижний ряд: З.В. Чадаева, В.А. Турчанинова, Б.Р. Стриганова, Ю.Б. Бызова, Д.А. Криволицкий, Ю.И. Чернов.



М.С. Гиляров выступает на Всесоюзном совещании по проблемам почвенной зоологии (Минск, 1978).

сборов и всегда получавших помощь. Итогом этих усилий стало создание целого спектра фундаментальных руководств и определителей по основным группам почвенных животных, сохраняющих свое значение в течение десятилетий («Определитель обитающих в почве личинок насекомых», 1964; «Определитель обитающих в почве клещей», 1975–1978; «Определитель коллембол фауны СССР», 1988-1994; и многие другие). Важным достижением М.С. Гилярова и его школы стала разработка методологических основ почвенно-зоологических исследований, с детальным описанием полевых, лабораторных и инструментальных методов анализа собранных материалов. Книги «Методы почвенно-зоологических исследований» (1975) и «Количественные методы в почвенной зоологии» (1987), подготовленные Лабораторией почвенной зоологии при участии и под редакцией М.С. Гилярова остаются и теперь настольными руководствами каждого почвенного зоолога. С 1958 г. по инициативе М.С. Гилярова проводятся регулярные совещания по проблемам почвенной зоологии, имеющие важнейшее значение для обмена опытом и координации исследований почвенных зоологов, экологов, микробиологов и почвоведов нашей страны. С начала 1960-х гг. начали выходить международные журналы «*Pedobiologia*» и «*Revue d'écologie et de biologie du sol*» (членом редколлегий которых был М.С. Гиляров), ознаменовавшие собой выход новой науки – почвенной зоологии – на мировую арену.

Академик Гиляров входит в плеяду выдающихся биологов XX в. Его научное наследие включает более 500 работ, многие из которых со-

ставляют золотой фонд классической русской и мировой научной литературы. Он воспитал множество учеников, в том числе 15 докторов и около 60 кандидатов наук. М.С. Гиляров занимал пост академика-секретаря Отделения общей биологии АН СССР, был членом президиума АН СССР, много лет возглавлял Международный комитет советских биологов и Всесоюзное энтомологическое общество, состоял почетным членом ряда зарубежных научных академий и обществ, удостоен многих наград и Государственных премий Советского Союза. А ученики и коллеги помнят Меркурия Сергеевича как высококультурного, интеллигентного, неизменно доброжелательного человека – старшего товарища, всегда готового выслушать и помочь.

Б.Р. Стриганова,
Л.В. Чеснова,
А.В. Уваров

М.С. Гиляров: Избранные публикации

Книги

- Краткое руководство по борьбе с главнейшими вредителями кок-сагыза // Уфа, Башгосиздат, 1943.
- Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых // М.-Л., Изд. АН СССР, 1949, 279 с.
- Определитель обитающих в почве личинок насекомых // М., Наука, 1964, 919 с. [М.С. Гиляров: ред. и один из важнейших авторов].
- Зоологический метод диагностики почв // М., Наука, 1965, 278 с.
- Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше // М., Наука, 1970, 276 с.
- Методы почвенно-зоологических исследований // М., Наука, 1975, 277 с. [М.С. Гиляров: ред. и один из важнейших авторов].
- Жизнь животных, т.3. Членистоногие, трилобиты, хелицеровые, трахейнодышащие, онихофоры // М., Просвещение, 1984. [М.С. Гиляров: ред. и один из важнейших авторов].
- Жизнь в почве // М., «Молодая гвардия», 1985, 191 с. [соавт. Д.А. Криволуцкий].
- Количественные методы в почвенной зоологии // М., Наука, 1987, 288 с. [М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова (ред.)].

«Проблемы почвенной зоологии». Труды I – VIII Всесоюзных совещаний по почвенной зоологии // [М.С. Гиляров: основатель, организатор и один из главных редакторов].

Статьи

- Энтомологическая оценка сроков посева тау-сагыза на Украине // Советский каучук, 1935, 2 : 17-19.
- Почвенные вредители и обработка почвы // Защита растений, 1937, 14 : 84-87.
- Корневые тли и муравьи как вредители каучуконосов // В сб.: Н.А. Емельянова (ред.), Вредители и болезни каучуконосных растений. М., ОНТИ, 1938, с. 49-67.
- Почвенная фауна и жизнь почвы // Почвоведение, 1939, 6 : 3-17.
- Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей // Почвоведение, 1939, 9 : 121-138.
- Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение, 1941, 4 : 48-77.
- О питании амбарных клещей *Tyroglyphus farinae* L. и *Tyrophagus noxius* Zachv. // Докл. АН СССР, 1941, 30 : 854-856.
- Локализация шелкунов *Agriotes lineatus* и *A. obscurus* в период яйцекладки на полях севооборотов // Докл. АН СССР, 1941, 31, 7 : 726-728.
- Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистых почв // Почвоведение, 1942, 9-10 : 3-15.
- О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок шелкунов (Elateridae, Col.). – Докл. АН СССР, 1942, 36, 8 : 268-270.
- Параллелизм в формировании энтомоценозов злаковых полей в Восточной Европе и в Северной Америке // Докл. АН СССР, 1943, 38, 1 : 49-51.
- Соотношение размеров и численности почвенных животных // Докл. АН СССР, 1944, 43, 6 : 283-285.
- Почва как среда перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному в процессе эволюции // Зоол. ж., 1944, 23, 4 : 135-138.
- Основные особенности вредных насекомых, приспособляющихся к полевым севооборотам // Докл. АН СССР, 1944, 47, 3 : 217-220.
- О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. ж., 1944, 23, 5 : 213-215.
- Основные особенности вредных насекомых, приспособляющихся к полевым севооборотам // Докл. АН СССР, 1944, 47, 3 : 217-220.
- Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых // ЖОБ, 1945, 6, 1 : 26-36.
- Кожное дыхание обитающих в почве личинок долгоножек р. *Tipula* и условия дыхания в почве // Докл. АН СССР, 1947, 56 : 881-883.
- Почвенная фауна орехово-плодовых лесов Ферганского хребта // Вестник МГУ, 1947, 1 : 97-102.

- Почвенная фауна *terra rossa* Южного берега Крыма // Вестник МГУ, 1947, 2 : 106-117.
- Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному и пути происхождения насекомых // Изв. АН СССР, сер. биол., 1948, 3 : 323-332.
- Смена условий обитания в эволюции губоногих многоножек Докл. АН СССР, 1948, 59, 5 : 1681-1684.
- Значение почвы как среды обитания в филогенезе наземных позвоночных // Докл. АН СССР, 1948, 60, 2 : 293-296.
- Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями и другими Homoptera // Докл. АН СССР, 1948, 60, 3 : 477-480.
- Очерк почвенной фауны основных почвенных зон Крыма // Почвоведение, 1949, 10 : 574-583.
- Роль почвы в филогенезе наземных беспозвоночных // Успехи совр. биол., 1949, 27, 3 : 325-344.
- Диагностика и география почв в свете почвенно-зоологических исследований // Успехи совр. биол., 1949, 28, 3 : 339-353.
- Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности // Докл. АН СССР, 1951, 79, 4 : 669-671.
- Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи совр. биол., 1951, 31, 2 : 161-169.
- Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареала // Успехи совр. биол., 1951, 32, 3 : 346-351.
- Личинки гребенчатоусых жуков Европейской части СССР // Зоол. ж., 1952, 31, 2 : 253-256.
- Почвенная фауна байрачных лесов и ее значение для диагностики почв // Зоол. ж., 1953, 32, 3 : 328-347.
- Почвенная фауна орехово-плодовых лесов южной Киргизии // Тр. почв. ин-та им. В.В. Докучаева, 1953, 39 : 239-265.
- Почвенная фауна и задачи почвенной зоологии // Вестник АН СССР, 1953, 8, 12-21.
- Вид, популяция и биоценоз // Зоол. ж., 1954, 33, 4 : 769-778.
- Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их использование при изучении болотных почв // Почвоведение, 1955, 10 : 61-65.
- Энтомологические проблемы, связанные с новой системой обработки почв // Зоол. ж., 1955, 34, 2 : 241-247.
- Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель // ЖОБ, 1955, 16, 6 : 444-457.
- Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их значение для диагностики болотных почв // Почвоведение, 1955, 10 : 61-65.
- Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул // Тр. Ин-та леса, 1956, 30 : 235-278.

- Роль почвы в происхождении и эволюции насекомых // Энтотомол. обозр., 1956, 35, 3 : 487-494.
- Исследование почвенной энтомофауны как метод диагностики почвенных типов // Энтотомол. обозр., 1956, 35, 3 : 495-502.
- Role of the soil in the origin and evolution of insects // Symposia genetica, 1956, IV : 420-436.
- Soil fauna investigation as a method of soil diagnostics (The South Crimean terra rossa taken as an example) // Boll. Lab. zool. gen. e agraria. «F. Silvestri», 1956, 33 : 574-585.
- Кивсяки (Juloidea) и их роль в почвообразовании // Почвоведение, 1957, 6 : 74-80.
- Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // Зоол. ж., 1957, 36, 11 : 1683-1697.
- Почвенная фауна безлесных горных вершин Северо-Западного Кавказа как показатель типа почв // Зоол. ж., 1957, 36, 3 : 395-399 [соавт. К.В. Арнольди].
- Die Kutikelpermeabilität bodenbewohnender Tipuliden-Larven // Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz, 1957, 64 : 522-528 [co-author L.M. Semenova].
- The Embiae of European part of the USSR // Časop. českosl. spol. entomol., 1957, 54, 3 : 205-212.
- Эволюция способов оплодотворения наземных членистоногих // Зоол. ж., 1958, 37, 5 : 707-735.
- Биологически активные вещества, выделяемые насекомыми // Успехи совр. биол., 1958, 46, 2 : 208-216.
- Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни // Труды ИМЖ АН СССР, 1959, 27 : 118-133.
- Проблемы современной экологии и теория естественного отбора // Успехи совр. биол., 1959, 48, 3 : 267-278.
- Эволюция способов осеменения насекомых как результат перехода от водного образа жизни к наземному в течение филогенеза // In: The ontogeny of insects: Acta symposii de evolutione insectorum. Prague, 1959. P. 50-55.
- Die Gesetzmäßigkeiten der zonalen Verbreitung schädlicher Bodeninsekten in europäischer Teil der USSR // Verhandl. IV Intl. Pflanzenschutzkongr. Hamburg, 1959, 1 : 831-836.
- Adaptations of insects to soil dwelling // Proc. XV Intl. Congr. Zool. London, 1959, p. 354-357.
- Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных // Успехи совр. биол., 1960, 49, 2 : 215-224.
- Почвенные беспозвоночные как фактор плодородия почвы // ЖОБ, 1960, 21, 2 : 81-88.
- Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи // Тр. ЦЧЗ, 1960, 6 : 283-320.
- Evolution des modes d'insemination chez les insectes au cours de leur phylogenese // Scientia, 1961, 6, 55 : 1-6.

- Die Veränderung der Steppenbodenfauna unter den Einfluss der künstlichen Bewaldung // Beitr. Entomol., 1961, 11, 3/4 : 256-269.
- Сравнительный эволюционный анализ способов осеменения у членистоногих // Докл. на XI-XIV чтениях памяти Н.А. Холодковского, 1962, с. 37-76.
- Termites in the USSR, their distribution and importance. Termites in the humid tropics // Proc. New Dehli Sympos. UNESCO, 1960. Paris, 1962, p. 131-135.
- Изменения состава почвенной фауны степи под влиянием лесопосадок, как показатель изменения гидротермического режима почв // В сб.: Проблемы ботаники. VI. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.-Л., Изд. АН СССР, с. 346-354.
- On the interrelations between soil dwelling invertebrates and soil microorganisms // Soil organisms: Proc. Coll. on Soil Fauna, Soil Microflora and their Relationships... Amsterdam, 1963. P. 255-259.
- Задачи и перспективы направленной перестройки почвенной фауны // Зоол. ж., 1963, 42, 4 : 481-499.
- Почвенная фауна как показатель распространения буроземов в Молдавских Кодрах // Зоол. ж., 1963, 42, 8 : 1135-1146.
- Эволюция кутикулы членистоногих // Успехи совр. биол., 1963, 56, 2 : 208-227 [соавт. Л.М. Семенова].
- Особенности распределения почвенных беспозвоночных в различных зональных типах почв // Физики, химия, биология и минералогия почв СССР: Докл. к VIII межд. конгр. почвоведов, 1964, с. 240-249.
- Основные направления приспособлений насекомых к жизни в пустыне // Зоол. ж., 1964, 43, 3 : 443-454.
- Современные представления о гомологии // Успехи совр. биол., 1964, 57, 2 : Происхождение личиночной стадии Holometabola и значение признаков личинок для филогении и систематики насекомых // В кн.: М.С. Гиляров (ред.), Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М., Наука, 1964, с. 7-12.
- Почвенные животные как компоненты биоценоза // ЖОБ, 1965, 26, 3 : 278-289.
- Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966, с. 163-194.
- Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии // Зоол. ж., 1966, 45, 1 : 3-23.
- Экскреторные органы наземных членистоногих и проблема эктосоматических и эндосоматических органиов // Зоол. ж., 1966, 45, 9 : 1323-1335.
- Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones // Secondary productivity in terrestrial ecosystems, Warszawa 1967. P. 611-629.
- Направления филогенетических изменений наземных членистоногих // Изв. АН СССР, сер. биол., 1967, 5 : 730-741.
- Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы // Лесоведение, 1967, 2 : 27-36.

- Почвенный ярус биоценозов суши // Успехи совр. биол., 1968, 66, 1 : 121-135.
- Die Bedeutung von Larvenmerkmalen für die phylogenetische Systematik der Insekten // 10. Wanderversammlung deutscher Entomologen, Berlin, 1969, S. 37-54.
- Trends in the evolution of passively dispersing insects and the feed-back control in phylogenesis // Z. zool. Syst. und Evolutionforsch., 1969, 7, 1 : 1-18.
- Конвергенции и параллелизмы в эволюции наземных членистоногих // Вопросы популяционной экологии и географии животных (Уч. зап. МГПИ), 1970, 48-56.
- Способы расселения и типы развития пресноводных двустворчатых моллюсков (Bivalvia) // Зоол. ж., 1970, 49, 4 : 621-633.
- Закономерности и направления филогенеза // ЖОБ, 1970, 31, 2 : 179-188.
- Некоторые основные положения экологии наземных беспозвоночных // ЖОБ, 1973, 34, 6 : 795-807.
- Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых
Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Зоол. ж., 1975, 54, 6 : 822-831.
- Почвенные клещи и их роль в почвообразовании и в почвенных биоценозах // В кн.: М.С. Гиляров, Д.А. Криволицкий (ред.), Определитель обитающих в почве клещей. Sarcoptiformes. М., Наука, 1975, с. 9-15.
- Особенности пищеварительной системы почвенных личинок насекомых с разным типом питания // В сб.: Адаптация почвенных животных к условиям среды. М., Наука, 1977, с. 49-54 [соавт. Л.М. Семенова].
- Why so many species and so many individuals can coexist in soil? // Soil organisms as components of ecosystems: Proc. VI Soil Zool. Coll., Stockholm, 1977. P. 593-597.
- Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // В сб.: «Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных». М., ВИНТИ, 5, с. 8-60 [соавт. Б.Р. Стриганова].
- Биогеоценология и теория естественного отбора (к столетию В.Н. Сукачева) // ЖОБ, 1980, 41, 3 : 325-331.
- The insect and other invertebrate soil fauna of the Saaremaa isle forests and its origin // Entomologia gen., 1980, 6, 2-4 : 225-234.
- Некоторые методологические проблемы теории эволюции в биологии // III Всес. Совещ. по философским вопросам соврем. естествознания. М., 1981, 1 : 125-134.
- Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М., 1982, с. 8-12.
- Экологическое значение партеногенеза // Успехи совр. биол., 1982, 93, 1 : 10-22.
- Некоторые методологические проблемы теории эволюции в биологии // Тр. III Всес. совещ. по философским вопросам соврем. естествознания. М., 1983, т. 2 : 87-99.

- О трудах академика И.И. Шмальгаузена по закономерностям филогенетического развития // В кн.: Шмальгаузен И.И. Избранные труды. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., 1983. С. 3-11.
- Some essential physiological characters of soil invertebrates // *New Trends in Soil Biology*, VIII Int. Coll. Soil Zool., Louvain-la-Neuve, 1983. P. 315-320.
- Экологически автотрофные животные и их особенности // *Успехи совр. биол.*, 1983, 96, 1 : 3-12.
- Присвоение функционирующих органоидов пищевых объектов растительноядными и хищными заднежаберными моллюсками как особая категория использования пищи // *ЖОБ*, 1983, 44, 5 : 614-620.
- Коллемболы, их место в системе, особенности и значение // *Фауна и экология ногохвосток*. М., 1984. С. 3-11.
- Параллельные направления эволюции насекомых и высших позвоночных // *Морфологические исследования животных*. М., 1985. С. 61-77.
- О «живых ископаемых» // *ЖОБ*, 1985, 46, 2 : 190-200.
- Животное население почвы и его роль в создании почвенного плодородия. – В сб.: «100 лет генетического почвоведения». М., Наука, 1986, с. 96-104 [соавт. Б.Р. Стриганова].