

## ИВАН ИВАНОВИЧ ШМАЛЬГАУЗЕН

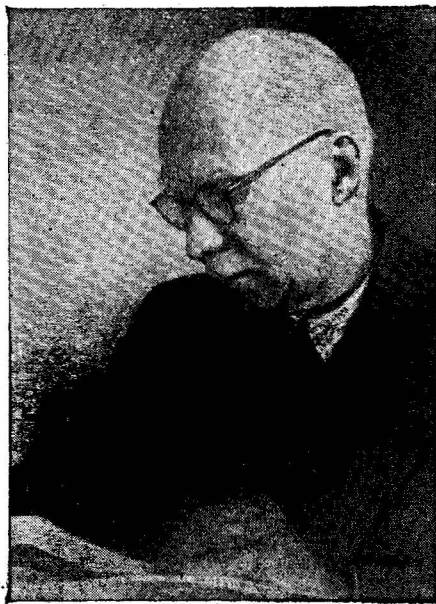
(1884—1963)

7 октября в 13 часов, в Москве, после продолжительной и тяжелой болезни скончался действительный член Академии наук СССР, действительный член Академии наук Украинской ССР, почетный академик Германской Академии наук, почетный академик Зоологической Академии в Агре (Индия) Иван Иванович Шмальгаузен.

И. И. Шмальгаузен родился 23 апреля 1884 г. в Киеве. Детство его протекало в Киевском ботаническом саду, где у его отца профессора-ботаника Киевского университета и директора Киевского ботанического сада была казенная квартира. В дошкольном воспитании, проходившем под руководством отца и его учеников, большое место занимало изучение природы.

И. И. Шмальгаузен первоначально учился в Киевской 4-й, а затем в Киевской 1-й гимназии, которую и окончил в 1901 г. с золотой медалью. В том же году он поступил на естественное отделение физико-математического факультета Киевского университета.

Сначала И. И. Шмальгаузен работал в химической лаборатории у проф. Бунге, но эти занятия отозвались на его здоровье, и врачи запретили ему заниматься химией. И. И. Шмальгаузен перешел в ботаническую лабораторию к проф. С. Г. Навашину, а затем в зоотомическую, где как раз начал свою профессорскую деятельность А. Н. Северцов. В этой лаборатории И. И. Шмальгаузен уже на 1-м курсе приступил к работе по развитию легких у ужа, опубликованной в 1905 г. На 3-м курсе, также под руководством А. Н. Северцова, он начал разрабатывать следующую, более крупную тему, посвященную развитию конечностей. Уже через год И. И. Шмальгаузен получил настолько важные результаты, что ему за эту работу была присуждена золотая медаль. Окончив университет в 1909 г., И. И. Шмальгаузен занялся преподавательской деятельностью в качестве ассистента А. Н. Северцова. В 1912 г. в Киеве И. И. Шмальгаузен сдал магистерские экзамены и весной того же года переехал в Москву, где за год до этого А. Н. Северцов занял кафедру сравнительной анатомии Московского университета. В 1914 г. в Московском университете И. И. Шмальгаузен защитил диссертацию на степень магистра зоологии



на тему «Непарные плавники рыб и их филогенетическое развитие». Уже в 1916 г. в том же университете И. И. Шмальгаузен защитил диссертацию на степень доктора зоологии на тему «Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе происхождения наземных позвоночных». В конце 1917 г. И. И. Шмальгаузен по конкурсу был избран профессором Юрьевского университета. Вместе с этим университетом он летом 1918 г. переехал в Воронеж, где проработал 3 года. В конце 1920 г. Иван Иванович был избран профессором Киевского высшего института народного образования (университета) на кафедру эмбриологии и динамики развития, где преподавал до 1937 г. В 1937 г. он переехал в Москву. Во время «киевского периода» научно-исследовательская работа И. И. Шмальгаузена развертывалась не столько в университете, сколько во Всеукраинской Академии наук (ВУАН), где он состоял в 1921—1922 гг. старшим научным сотрудником, а в июне 1922 г. был избран ее действительным членом. В 1922 г. И. И. Шмальгаузен организовал научно-исследовательскую кафедру зоологии при Наркомпросе УССР, а в 1925 г.— Биологический институт АН УССР. На базе этих двух учреждений

и Зоологического музея в 1930 г. им был организован Институт зоологии и биологии Всеукраинской Академии наук, директором которого он состоял до 1941 г., когда Академия наук УССР была эвакуирована в Уфу и институты ее были перестроены и частично слиты. В 1935 г. в связи с празднованием 100-летнего юбилея Киевского университета И. И. Шмальгаузену было присвоено звание заслуженного деятеля науки. В 1935 г. Иван Иванович избирается действительным членом Академии наук СССР. В том же 1935 г. он заведует лабораторией экспериментальной зоологии и морфологии АН СССР и является директором Института им. К. А. Тимирязева той же академии. В 1936 г. И. И. Шмальгаузен был избран директором Института эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова АН СССР и на этом посту оставался до 1948 г. Шмальгаузен окончательно переехал из Киева в Москву в 1937 г. В 1939 г. И. И. Шмальгаузен избран профессором Московского университета и до 1948 г. заведовал кафедрой дарвинизма. 1 декабря 1948 г. И. И. Шмальгаузен был утвержден старшим научным сотрудником Зоологического института АН СССР, а с 1955 г. — заведующим лабораторией эмбриологии того же института.

В 1945 г. Иван Иванович был награжден орденом Трудового Красного Знамени. В 1959 г. Немецкая Академия естествоиспытателей (Леопольдина) присудила Ивану Ивановичу Дарвиновскую медаль.

В 1961 г. И. И. Шмальгаузен тяжело заболел и его состояние было признано врачами безнадежным. Однако он оправился и за конец 1962 и начало 1963 гг. закончил две книги: «Происхождение наземных позвоночных» и «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии». Кроме того, им была начата книга, посвященная применению кибернетики в биологии. Надо отметить, что эту огромную работу И. И. Шмальгаузен проделал, будучи тяжело больным, а зимой 1963 г. он кроме того, подвергся серьезной операции — ампутации глаза. Осенью 1963 г. болезнь вспыхнула с новой силой, и 7 октября И. И. Шмальгаузен скончался.

Как было уже сказано, И. И. Шмальгаузен свою зоологическую специальность получил в школе А. Н. Северцова — крупнейшего морфолога, создателя эволюционной морфологии, и это наложило на научную деятельность Ивана Ивановича сильнейший отпечаток. До докторской диссертации включительно его интерес и направление его работ носили чисто «северцовский» характер. Дальнейшее развитие И. И. Шмальгаузена, как ученого заключалось в закономерном охвате все новых и новых областей биологии — таких, как экспериментальная эмбриология, фенетика и, наконец, кибернетика в приложении к биологическому материалу. Совершенно исключительная работоспособность и целеустремленность, необычайно ясное и быстро схватывающее смысл фактов и исследований мышление, логика и точность, близкие к математическим, — все эти качества позволили И. И. Шмальгаузену собрать, осмыслить и систематизировать огромный материал, создать синтетические труды, объединяющие различные биологические дисциплины, развивавшиеся независимо друг от друга.

В первый период научной деятельности в центре внимания И. И. Шмальгаузена были две проблемы: происхождение конечностей (плавников) рыб и происхождение пятипалой конечности. В своей еще студенческой работе И. И. Шмальгаузен провел сравнительное исследование развития конечностей у бесхвостых амфибий. На ранних стадиях эти конечности оказались крайне сложными, что говорит о происхождении конечностей наземных позвоночных из богато расчлененных конечностей предковых форм. Результаты его следующих работ по истории развития и сравнительной анатомии непарных плавников рыб подытожены в магистерской диссертации 1913 г. Здесь дана картина филогенетического развития плавников в связи с их функцией. Экспериментальное изучение плавников было проведено И. И. Шмальгаузен на Неаполитанской зоологической станции в 1914 г. Все эти работы получили широкую известность и оказали влияние на шведских палеонтологов школы Stensjö, подтвердивших выводы И. И. Шмальгаузена на ископаемом материале.

Надо указать также на работы И. И. Шмальгаузена (1923 г.), посвященные подвесочному аппарату рыб и амфибий. Здесь Иван Иванович обосновал совсем новый взгляд о сложном происхождении столбика уха из двух, а иногда даже из трех верхних элементов гноидной дуги. Из этих элементов только внутренний дает начало основной слуховой косточке — стремени. И. И. Шмальгаузен установил, что подвесок рыб (*hyomandibulare*), который прежде гомологизировался со столбиком, а также со стремнем млекопитающих, сохраняется только у бесхвостых амфибий и рептилий в виде наружной части столбика, связанной с барабанной перепонкой. Эти работы И. И. Шмальгаузена нашли признание и широкий отклик в европейской литературе. С 1948 г. И. И. Шмальгаузен снова вернулся к эволюционно-морфологическим исследованиям. В работах этого времени Иван Иванович изучил преобразования различных систем органов, связанные с переходом позвоночных из водной среды обитания к наземной. Так, ему удалось полностью вскрыть судьбу подвеска рыб у амфибий и других наземных позвоночных, показать преобразования в жабрах и кровеносной системе, сейсмочувствительной системе, осветить вопрос о морфологическом значении позвонков и ребер амфибий и выяснить вопросы возникновения дыхания и захвата пищи в условиях наземного существования. Кроме того, изучено развитие механизма звукопередачи и его эволюция у амфибий и т. д. Эти данные опубликованы (1948—1963 гг.) в 28 статьях, а полностью все это изложено в находящейся сейчас в печати книге

«Происхождение наземных позвоночных». Эти исследования позволяют дать картину перехода позвоночных от водной жизни к наземной. За совокупность работ по происхождению наземных позвоночных И. И. Шмальгаузену была в 1963 г. присуждена медаль им. Мечникова.

В 20-е гг. научные интересы И. И. Шмальгаузена постепенно смещаются в область изучения динамики морфогенетических процессов. Вместе с коллективом своих учеников И. И. Шмальгаузен широко развернул работы по экспериментальной эмбриологии, давшие большой материал для разрешения проблемы индукции и закономерностей морфогенетических процессов. Особое место в этих работах занимает проблема роста. В результате ряда собственных работ и трудов своих сотрудников над эмбриональным ростом позвоночных и беспозвоночных животных, ростом простейших и бактерий И. И. Шмальгаузен создал теорию роста, в основе которой лежит представление об экспоненциальном росте и об обратном соотношении между ростом и дифференцировкой. И. И. Шмальгаузен показал, что внутри любого естественного периода индивидуального роста всегда затухает по параболической кривой, причем удельная скорость роста падает обратно пропорционально протекшему времени. В дальнейшем под эмпирические выводы был подведен теоретический фундамент, и «закон роста» был выведен из камбиального характера роста тканей, в особенности скелета, и постоянной скорости их дифференцировки при постоянных условиях. Были выработаны точные методы учета скорости роста для любого возраста и вычисления показателей его общей интенсивности для данных условий («константы роста»). Рост организмов представляет собой одно из важнейших явлений жизни, и теория И. И. Шмальгаузена, основанная на математическом анализе этого явления, логически ясная и простая, является крупным вкладом в биологию. Сформулированный им универсальный закон роста применим к самым конкретным случаям и открывает новые возможности для количественного изучения процессов индивидуального развития и эволюции организмов. Наряду с этим, работы И. И. Шмальгаузена по росту имеют большое прикладное значение и заслуженно привлекли внимание практиков животноводства, рыбоводства и т. д.

Начиная с 1935 г. И. И. Шмальгаузен активно включается в разработку вопросов фенотипики. Им был напечатан ряд сообщений о развитии породных различий у домашних кур. Пользуясь методами описательной морфологии, И. И. Шмальгаузен вскрыл некоторые генотипически обусловленные корреляции у кур, например, связь короткопалости с оперением ног, между развитием черепа и гидроцефалией у хохлатых пород и др. Эти исследования позволили сделать совершенно новые выводы, показав чрезвычайную сложность формообразовательных связей на эмбриональных стадиях. Благодаря этим связям любое наследственное изменение получает не только множественное выражение (плейотропизм), но проявляется у эмбриона как многостепенное изменение целой цепи формообразовательных корреляций.

От собственных конкретных исследований в этой новой, едва затронутой разработкой области И. И. Шмальгаузен перешел к теоретическому изучению вопроса о роли корреляций в индивидуальном и историческом развитии организмов. Осуществление наследственного признака в онтогенезе в условиях взаимозависимости между частями развивающегося организма — таков отправной момент в развиваемой им концепции организма как целого. Данные генетики и механики развития синтезируются им и рассматриваются под углом зрения эволюционной теории. Взаимная обусловленность индивидуального и исторического развития трактуется им с позиций дарвинизма. Целостность организма рассматривается в его развитии и в связях организма со средой на всех стадиях развития. Система взаимозависимостей, т. е. корреляций, являющаяся основой этой целостности, рассматривается как результат эволюции под «интегрирующим» влиянием естественного отбора и как одна из предпосылок дальнейшей эволюции организмов. Принимая мутации в качестве сырого материала для эволюционного процесса, корреляции в роли связующего механизма индивидуального развития и естественный отбор как основной интегрирующий фактор, И. И. Шмальгаузен приходит к стройной «теории холморфоза», изложенной в книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938 г. и 2-е изд. 1942 г.). Эта книга И. И. Шмальгаузена представила проблему корреляции в новом освещении, показав, что корреляции в качестве интегрирующего механизма сами являются объектом отбора, возникают и изменяются в процессе эволюции. Уже в этой книге, задолго до появления кибернетики как науки И. И. Шмальгаузен решал вопросы о регулирующих системах живого организма. Этим объясняется, что позже И. И. Шмальгаузен так легко и быстро понял перспективы, открываемые кибернетикой, и сам включился в разработку кибернетической биологии. Позже книга «Организм как целое» была переведена на польский язык и опубликована в Польской Народной Республике.

Следующая большая работа И. И. Шмальгаузена «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939) является как бы продолжением книги «Организм как целое». В этом труде, перекликающемся с «Главными направлениями эволюционного процесса» А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузен разбирает важнейшие вопросы дарвинизма: формы эволюции, значение внешних и внутренних факторов в определении эволюции, адаптационорфоз, закономерности эволюции и т. д. Весь этот разбор проведен под углом зрения целостности организма и всех вытекающих из этой теории следствий.

Наконец, последняя книга из «трилогии» И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» (1946) дает развернутую теорию «стабилизирующего отбора», теорию, которой до этого

Иван Иванович посвятил серию статей и заметок. Под стабилизирующим отбором И. И. Шмальгаузен понимал такую форму отбора, когда нормальная организация имеет биологические преимущества перед отклонениями от нормы, в связи с чем происходит элиминация большинства отклонений и вырабатываются более устойчивые механизмы нормального формообразования. При этом с повышением организации возрастает и прогрессивная, ускоряющаяся роль отбора, причем этому ускорению препятствует лишь медлительность перестройки корреляционных систем. В 1949 г. «Факторы эволюции» были переведены на английский язык и изданы в США и Канаде.

Незадолго до смерти И. И. Шмальгаузен закончил новую книгу «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии». В этой книге И. И. Шмальгаузен развивает дальше идеи, высказанные им в книге «Организм как целое». К сложной проблеме движущих сил развития организма он подходит здесь с новых позиций общей теории регулирующих устройств (кибернетики). Привлекая новые, добытые за последние годы экспериментальной эмбриологией, генетикой и другими биологическими науками факты, И. И. Шмальгаузен убедительно доказывает, что организм представляет собой сложную систему, способную к авторегуляции, т. е. к саморазвитию и выправлению нарушений развития, вызванных неблагоприятными воздействиями. Все развитие организма от яйцеклетки до взрослой особи — это процесс, строго регулируемый на всех уровнях организации — клеточном, тканевом и органотипическом. На всех стадиях развития нормальное формообразование — возникновение новых зачатков органов — определяется последовательными взаимодействиями частей развивающегося организма как внутри клеток — между ядром и цитоплазмой, так и между клетками, тканями и органами. Эти взаимодействия, или регулирующие циклы, связаны друг с другом и с внешней средой входными и выходными каналами и все вместе образуют сложную, взаимосвязанную и иерархически соподчиненную систему авторегуляции формообразования всего организма в целом.

Изучение прямых (директивных) и обратных (контролирующих) связей в регулирующих циклах и связей между циклами составляет первоочередную задачу экспериментальной эмбриологии. Знание этих связей, на существование которых обращает внимание эмбриологов И. И. Шмальгаузен, поможет решить проблему управления развитием организмов.

До этой книги И. И. Шмальгаузен опубликовал ряд статей по кибернетике в биологии. И. И. Шмальгаузен начал новую книгу, где предполагал развернуть возможности применения кибернетических методов в биологии и показать регулирующие системы в процессах онтогенеза и филогенеза. Однако смерть помешала этому, и книга осталась незаконченной.

Писать краткое сообщение о деятельности И. И. Шмальгаузена очень трудно. Перед автором открывается картина 60-летнего непрерывного, очень интенсивного и целеустремленного труда. За этот период было изучено, проверено и продумано огромное множество биологических проблем и вопросов; были синтезированы целые большие области биологии. Выбрать из этой массы главное, оставить что-либо без внимания очень сложно. Нет никакой гарантии, что очень важное и нужное не будет пропущено. В будущем время от времени, безусловно, будут «открывать» И. И. Шмальгаузена как создателя новых, непонятых при его жизни направлений, как разрешившего сложные, непонятные до него вопросы. Для того, чтобы писать об И. И. Шмальгаузене, надо быть таким же широким биологом, каким был он сам морфологом, эволюционистом, эмбриологом, экологом, экспериментатором, генетиком и математиком. Такое сочетание встречается исключительно редко.

Начиная со студенческих лет и до 1948 г. И. И. Шмальгаузен непрерывно занимался педагогической деятельностью, которая в значительной мере отражает его разносторонние интересы как ученого. Еще будучи студентом (1905—1906 гг.), И. И. Шмальгаузен начал преподавание в качестве ассистента на Высших женских курсах в Киеве. С 1906 г. И. И. Шмальгаузен в качестве ассистента А. Н. Северцова вел практикумы по курсу общей зоологии и сравнительной анатомии позвоночных в Киеве, а позже — в Москве. С 1913 г. в качестве приват-доцента И. И. Шмальгаузен вел большой практикум по сравнительной анатомии. С 1918 г. в Воронеже Иван Иванович читал курсы зоологии и сравнительной анатомии позвоночных и курс эмбриологии. С 1921 по 1937 г. И. И. Шмальгаузен читал в Киевском университете курс эмбриологии с динамикой развития, курс общей биологии, курс эволюционной теории (дарвинизм), курс генетики. В 1939 г. избранный заведующим кафедрой дарвинизма Московского университета И. И. Шмальгаузен начал читать курс дарвинизма.

В тесной связи с чтением перечисленных курсов находится работа И. И. Шмальгаузена над составлением руководств. Прежде всего необходимо отметить «Основы сравнительной анатомии», первым изданием вышедшие в 1923 г., а 4-м — в 1947 г. Вообще небогатая учебная литература по сравнительной анатомии позвоночных содержит только фактический сравнительноанатомический материал. «Основы сравнительной анатомии» И. И. Шмальгаузена — это единственный учебник, содержащий изложение теории сравнительной анатомии, закономерностей эволюционного процесса и т. д. Надо отметить также «Проблемы дарвинизма» (1946), явившиеся итогом многолетнего чтения курса дарвинизма.

Не менее значительна работа И. И. Шмальгаузена организационного характера. В 1918 г., после переезда в Воронеж, И. И. Шмальгаузен принял участие в организации Воронежского университета и организовал кафедру и Институт сравнительной

анатомии. В Киеве И. И. Шмальгаузен организовывал ряд научно-исследовательских учреждений, о чем уже говорилось. Полностью реорганизовал И. И. Шмальгаузен и Карадагскую биостанцию, переданную Академии наук УССР. И. И. Шмальгаузен был бессменным председателем Киевского общества естествоиспытателей. В качестве члена оргкомитета принимал участие в организации всех объединенных съездов зоологов, анатомов и гистологов. В 1930 г. был председателем оргкомитета IV Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов в Киеве. В этом же городе И. И. Шмальгаузен в течение нескольких лет избирался депутатом городского совета. В 1940 г. он основал «Журнал общей биологии». В Московском университете организовал кафедру дарвинизма. И. И. Шмальгаузен был постоянным и деятельным сотрудником Большой Советской энциклопедии и Медицинской энциклопедии.

В лице Ивана Ивановича Шмальгаузена советская и мировая наука потеряла крупнейшего ученого, сочетавшего в себе мыслителя и экспериментатора, человека необыкновенной силы и ясности мысли, энциклопедических знаний, непрерывно познававшего и творившего. Удивляет широта биологического кругозора Ивана Ивановича, глубина и строгость материалистической позиции в понимании жизненных явлений. Заслуживает особого уважения его высокая принципиальность и стойкость в проведении своих научных взглядов.

А. А. Махотин

### Список основных работ И. И. Шмальгаузена

Полный список работ И. И. Шмальгаузена содержит более 200 названий. Здесь мы приводим только некоторые его труды, всего 60 названий. Это тем более уместно, что к печати подготавливается биобиблиография И. И. Шмальгаузена, где предполагается дать полный и развернутый список его работ.

1. Die Entwicklung der Lungen bei *Tropidonotus natrix*, 1905. *Anat. Anz.*, 27. No. 20—21: 511—520.
2. Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremität der anuren Amphibien, 1907. *Anat. Anz.*, 31, No. 7—8: 177—187.
3. Непарные плавники рыб и их филогенетическое развитие, 1913, магистерск. дисс., Киев: 252.
4. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных, 1915. Докт. дис., Уч. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.-истор., 37: 263.
5. О функциональном значении плавников рыб, 1916. *Русск. зоол. ж.*, I, вып. 6—7: 185—219.
6. Ueber die Autostylie der Dipnoi und der Tetrapoda, 1923. *Anat. Anz.*, 56, No. 23—24: 543—550.
7. Untersuchungen über die Regeneration des Extremitätenskeletes bei Amphibien. 2. Bedeutung der Ernährung, 1923. *Зап. фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук.*: 20—24.
8. К вопросу о происхождении аутостилии двудышащих и наземных позвоночных, 1923, *Русск. зоол. ж.*, 3, вып. 3—4: 239—262.
9. Основы сравнительной анатомии. Руководство для ВУЗов, 1923, Госиздат: 425, М.—Петроград.
10. Ueber die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten von Axolotl durch verschiedene Faktoren, 1925. *Arch. Entw. Mech.*, 105, H. 3: 483—500.
11. Studien über Wachstum und Differenzierung. IV. Das embryonale Wachstum des Extremitätenskeletes des Hühnchens, 1926 (совместно с Ю. Степановой). *Arch. Entw. Mech.*, 108, H. 4: 721—739.
12. Проблема смерти и бессмертия, 1926; Госиздат: 92, М.—Л.
13. Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. II. Das Problem des proportionalen Wachstums, 1927. *Arch. Entw. Mech.*, 110, H. 1: 33—62.
14. Количественный метод в эмбриологии, 1928. Тр. III Всерос. съезда зоол., анат. и гистол.: 55—56, Л.
15. Ріст організмів, 1932. Медвидав: 80, Київ — Харків.
16. К феногенетике некоторых морфологических признаков у домашних кур, 1934. Докл. АН СССР, т. II, № 5: 311—336.
17. Рост и дифференцировка, 1935, Сб. «Рост животных»: 74—84, М.
18. Определение основных понятий и методика исследования роста, 1935. Сб. «Рост животных»: 8—60, М.
19. К вопросу о методике сравнительного анализа роста рыб, 1935. *Зоол. ж.*, 14, вып. 4: 802—804.
20. Современные задачи феногенетики, 1937. Изв. Отд. матем. и естеств. наук АН СССР, Сер. биол., № 3, 895—906.
21. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1938. Изд-во АН СССР: 144, М.—Л.

22. Значение корреляций в эволюции животных, 1939. Сб. пам. акад. А. Н. Северцова, т. I, Изд-во АН СССР: 175—230, М.—Л.
23. Пути и закономерности эволюционного процесса, 1939. Изд-во АН СССР: 231, М.—Л.
24. Дарвинизм и теории направленной эволюции, 1939. Зоол. ж., т. XVIII, вып. 4: 544—556.
25. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции, 1940. Ж. общ. биол. I, № 3: 349—370.
26. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1942. Изд-во АН СССР; 211, М.—Л.
27. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии, 1945; Ж. общ. биол., 6; № 1: 3—25.
28. Проблемы дарвинизма, 1946. Пособие для ВУЗов, Госиздат, Изд-во «Сов. наука»: 528, М.
29. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора), 1946, Изд-во АН СССР: 396, М.—Л.
30. Новое в современном дарвинизме, 1947. Природа, № 12: 31—44.
31. Представление о целом в современной биологии, 1947. Вопр. философии, № 2: 177—183.
32. Основы сравнительной анатомии, 1947. Изд. 4-е Изд-во «Сов. наука», 540, М.
33. Внешние факторы, межвидовая борьба и внутривидовое соревнование в их взаимодействии, 1947. Вестн. Моск. ун-та: 3—47.
34. Factors of Evolution, The Theory of Stabilizing Selection, 1949: 327. Philadelphia—Toronto.
35. О гомологизации костей крыши черепа рыб и наземных позвоночных, 1950. Зоол. ж., XXIX, вып. 2: 176—186.
36. Значение функции в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным, 1951. Зоол. ж., т. XXX, вып. 5: 411—420.
37. Аутостилия и преобразования верхних отделов первых висцеральных дуг у низших наземных позвоночных, 1953. Зоол. ж., т. XXXII, вып. I: 30—42.
38. Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов, 1955. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 21: 401—418.
39. Морфология аппарата звукопередачи хвостатых амфибий, 1956. Зоол. ж., т. XXXV, вып. 7: 1023—1042.
40. Биологические основы возникновения наземных позвоночных, 1957. Изв. АН СССР, сер. биол., I: 3—30.
41. Die Entstehung der Amphibien im Verlauf der Erdgeschichte, 1958. Sowjetwissenschaft. Wissenschaftliche Beiträge. 9: 941—961.
42. Ноздри рыб и их судьба у наземных позвоночных, 1953. Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 11: 1710—1718.
43. Регулирующие механизмы эволюции, 1958. Зоол. ж., т. XXXVIII, вып. 9: 1291—1306.
44. Hereditary Information and its Transformation, 1958. X Intern. Congr. of Genetics, Vol. 2: 253, Montreal.
45. О детерминизме и статистических законах в учении о наследственности, 1958, Бот. ж., 43, 8: 1192—1195.
46. Stabilizing Selection, 1959. Proc. XV-th Intern. Congr. Zool., 16—23 July 1958: 131—133, Sect. 2, Evolution, Taxonomy and Genetics, London.
47. Перспективы применения точных методов для изучения факторов эволюции, 1959. Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол., 9, вып. 2: 108—118.
48. Вопрос о монофилии и полифилии в проблеме происхождения наземных позвоночных, 1959. Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, сер. биол., 64, вып. 4: 15—33.
49. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики, 1960. Проблемы кибернетики. 4: 121—149.
50. Естественный отбор и информация, 1960. Изв. АН СССР, сер. биол. № 1: 19—38.
51. Биологические основы организации кистеперых рыб, 1960. Палеонтол. ж., I: 3—15.
52. Evolution and Cybernetics, 1960. Evolution, XIV. N 4: 509—524.
53. Количество фенотипической информации о строении популяции и скорость естественного отбора, 1960. Сб. «Применение математических методов в биологии». Ленингр. ун-т: 95—109.
54. В редакцию «Ботанического журнала», 1960. Бот. ж., т. 45, 3: 470.
55. Естественный отбор и его формы, 1960. Сб. пам. Н. И. Вавилова: 311—319, Л.
56. Интеграция биологических систем и их саморегуляция, 1961. Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, сер. биол., 66, вып. 2: 104—134.
57. Die Integration der biologischen Systeme und ihre autoregulation. Sowjetwissenschaft. Naturwissenschaftliche Beiträge. N. 11: 1127—1155.
58. Положение хвостатых амфибий в системе наземных позвоночных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 33 (в печати).
59. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. Изд-во АН СССР (в печати).
60. Происхождение наземных позвоночных. Изд-во АН СССР (в печати).