

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова

ОНТОГЕНЕЗ ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор
член-корреспондент АН СССР
А. В. ЯБЛОКОВ



Москва «Наука»

1989

С каждым годом становится яснее тот огромный вклад, который внес Н. В. Тимофеев-Ресовский в развитие современной общей и теоретической биологии. В статьях сборника раскрываются современное состояние и перспективы развития ряда областей общей и экспериментальной биологии, связанных с реализацией идей, выдвинутых Н. В. Тимофеевым-Ресовским. Отдельные статьи посвящены проблемам учения о биосфере, радиационной биогеоценологии и радиобиологии, аксиомам теоретической биологии, популяционной биологии, феногенетике, проблемам биологической термодинамики и биоэнергетики, естественного отбора, микроэволюции, мутагенеза и мейоза.

В сборнике впервые на русском языке публикуется классическая работа Н. В. Тимофеева-Ресовского по мутагенезу.

Для исследователей, интересующихся проблемами общей и теоретической биологии, ботаников, зоологов, генетиков и биофизиков.

Рецензенты:

доктор биологических наук

Е. К. ГИНТЕР

доктор биологических наук

А. А. НЕЙФАХ

1903020000—473
0 055(02)—89 462-89, кн. 2

ISBN 5-02-005293-0

© Институт биологии развития
им. Н. К. Кольцова, 1989

ОЧЕРК О НАУЧНЫХ РАБОТАХ НИКОЛАЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО

В. И. Иванов

Институт медицинской генетики АМН СССР, Москва

На титул этой книги вынесены три широких понятия естествознания — онтогенез, эволюция, биосфера — настолько широкие, что можно усомниться в возможности их совместного освещения в одном сборнике. Тем не менее круг проблем, охватывающих эти три понятия, не исчерпывает области интересов, составивших лишь одну научную биографию — биографию Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского.

В данном очерке представляется целесообразным рассмотреть не три, а четыре взаимосвязанных по проблематике и методологии направления научных исканий Н. В. Тимофеева-Ресовского: феногенетическое, популяционно-эволюционное, мутационно-биофизическое и радиационно-биогеоценологическое. Такие обозначения направлений могут кому-то показаться недостаточно строгими, но тем, кому довелось общаться с Николаем Владимировичем, они напомнят его образную речь «*Ohne tierische Seriosität*».

Научная карьера Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского началась в грозные годы интервенции и гражданской войны в стенах Московского университета. Учась на естественном отделении физико-математического факультета, он решил посвятить себя зоологии, проявляя особенно выраженный интерес к орнитологии, ихтиологии и гидробиологии. В те годы учиться в университете ни на что не отвлекаясь было просто невозможно: в спокойное течение академической подготовки к научным занятиям решительно вмешивалась необходимость то отправляться на фронт по мобилизации, то зарабатывать на кусок хлеба на самых разных работах — от преподавателя рабфака (Николай Владимирович преподавал на Пречистенском) до вокзального грузчика (рабочая продуктовая карточка была более весомой).

Вынужденные отвлечения на военную службу, на подработки не повлияли на его настойчивость и увлеченность наукой (и эти качества были ему присущи до конца жизни). В итоге к 1923 г. он стал образованным зоологом, к чьему мнению уважительно относились его маститые учителя Николай Константинович Кольцов и Сергей Сергеевич Четвериков. Однако оставаясь всю жизнь зоологом и по призванию, и по образованию, и по ос-

новным объектам исследования, Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский разрабатывал не одно какое-либо классическое направление биологии, а включился в начатую тогда Н. К. Кольцовым и С. С. Четвериковым экспериментально-генетическую и эволюционно-генетическую работу в основном на дрозофиле.

Первой генетической работой Н. В. Тимофеева-Ресовского, положившей начало большому циклу исследований по «феноменологии проявления генов» (направление генетики, которое В. Хекер (Haecker, 1918, 1925) обозначил как «феногенетику» и которое теперь является составной частью генетики развития), было изучение фенотипического проявления мутации (гена-вариации, по терминологии, введенной и использовавшейся тогда С. С. Четвериковым и его учениками) *radius incompletus* у *Drosophila funebris*. Эта работа была начата летом 1923 г. первоначально в виде обычного генетического анализа вновь появившегося наследственного изменения. Однако уже в первой в жизни научной публикации, посвященной фенотипическому проявлению этого признака, Н. В. Тимофеев-Ресовский (1925) вводит в научный обиход сразу три фундаментальных понятия феногенетики.

Два из них касаются количественной характеристики реализации генетических задатков в признаках организма. Это фенотипическое *проявление* и *выражение* гена. Фенотипическим проявлением Н. В. Тимофеев-Ресовский назвал «самый факт проявления гена в фенотипе» (там же), а фенотипическим выражением «ту форму и степень проявления, которую признак принимает у отдельных организмов» (там же). В совместной статье с О. Фогтом на немецком языке (Timoféeff-Ressovsky, Vogt, 1926) эти понятия обозначены как *Penetranz* и *Expressivität*. Модифицированные варианты этих терминов вошли во все европейские языки и введены Н. В. Тимофеевым-Ресовским в русскую генетическую литературу как *пенетрантность* и *экспрессивность* (1929, с. 483).

Экспериментальное изучение проявления и выражения (т. е. пенетрантности и экспрессивности) *radius incompletus* в разных линиях *Drosophila funebris* и у их гибридов привело Н. В. Тимофеева-Ресовского (1927) к выводу о генотипической обусловленности данных феногенетических параметров комплексами полигенов и к формулировке третьего фундаментального понятия генетики о том, что «признак, даже просто менделирующий, подвергается воздействию многих генов, и обратно отдельный ген обладает множественным действием. Это создает представление о целостном действии генотипа и о воздействии наследственной конституции на проявление и выражение отдельного гена» (с. 160—161).

Так было положено начало современным представлениям о системной регуляции фенотипического проявления генотипа.

За первыми работами по пенетрантности и экспрессивности *radius incompletus* и *vti* последовал целый каскад исследований о гетерогенных группах генов, контролирующих одни и те же

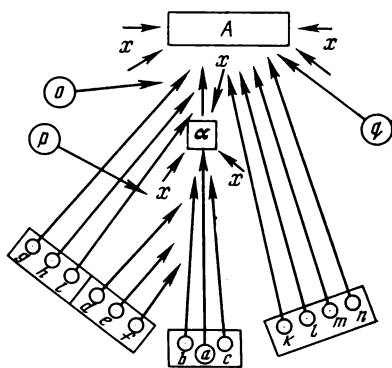
признаки (Timoféeff-Ressovsky, Vogt, 1926), о специфичности проявления генов (Тимофеев-Ресовский, 1929), о влиянии температуры на проявление генов (Тимофеев-Ресовский, 1928), о зависимости жизнеспособности отдельных мутаций и их комбинаций у *Drosophila funebris* от генотипической и внешней среды (Timoféeff-Ressovsky, 1934) и другие пионерские экспериментальные феногенетические работы.

Исключительное значение имели две «сводки» (так он обозначал «жанр» этих работ) Н. В. Тимофеева-Ресовского по феноменологии проявления генов: 1934 и 1940 гг. В последней суммированы и проанализированы собственные и литературные данные по изменчивости проявления генов и их комбинаций, по гетерогенным группам и плейотропии, по типам симметрии, по межallelным отношениям и т. д. Summa summarum этой работы представлена в виде общей схемы (см. рисунок).

Согласно этой схеме, путь от гена (a) к контролируемому им конечному (дефинитивному) признаку (A) протекает, как правило, через одну или более промежуточные стадии (α). На разные этапы этого сложного пути, кроме основного гена (a), могут влиять и другие гены той же (b, c) и других (d—n) хромосом, а также факторы внутриорганизменной (x) и внешней среды (o—q).

В итоге фенотипический признак формируется как продукт координированного взаимодействия контролирующего его гена с комплексом факторов генотипической, внутренней и внешней среды. Наличие изменчивости по каждой составляющей этого комплексного процесса обуславливает не однозначную связь между геном и контролируемым им признаком, а вариацию в проявлении признака в пределах определенной нормы реакции, что отражено на схеме значительно большими размерами прямоугольника A по сравнению с кружком a.

Распространение принципа системной регуляции с отдельных фенотипических признаков на генетический контроль индивидуального развития в целом дает ключ к построению общей теории онтогенеза, которая призвана объяснить, почему в удивительном по своей сложности и стройности процессе онтогенеза многоклеточных в *должное* время и в *должном* месте происходит *должное* (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Тимофеев-Ресовский, Гинтер, Иванов, 1977).



Схема, иллюстрирующая системную регуляцию формирования фенотипических признаков

Пояснения и обозначения в тексте. По: Timofeef-Ressovsky (1940)

Заложенные Н. В. Тимофеевым-Ресовским свыше 60 лет назад и принявшие завершенную форму почти 50 лет назад основы представлений о генетике онтогенеза сохраняют эвристическое значение и на сегодняшний день. За прошедший период в связи с успехами в экспериментальной эмбриологии, физиологии развития, молекулярной биологии эти общие представления применительно к ряду процессов развития (сегментация насекомых, гемопоэз, иммунопоэз и др.) конкретизировались в термины соответствующих структурно-функциональных изменений, протекающих на молекулярно-генетическом, клеточно-тканевом и организменном уровнях.

Параллельно фенетическим работам в 20—30-е годы Н. В. Тимофеев-Ресовский проделал большой цикл исследований по генетике и эволюции популяций. Начало этих исследований связано с постановкой С. С. Четвериковым задачи об изучении генотипического состава природных популяций животных. В ее разработке приняли участие многие ученики С. С. Четверикова, в том числе супруги Тимофеевы-Ресовские. В 1927 г. они опубликовали свою первую популяционно-генетическую работу, посвященную генетическому анализу свободноживущей популяции *Drosophila melanogaster* из южной части Берлина. Тимофеевы-Ресовские были командированы в Берлин в 1925 г., а названную работу передали в печать в октябре 1926 г., поэтому наиболее вероятным временем начала их популяционных исследований является сезон 1926 г.

В результате инбредного размножения отловленных в природе мух было установлено, что в природных популяциях, как и в лабораторных культурах, постоянно присутствует большое количество рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии. Этот вывод о насыщенности популяций рецессивными мутациями, сделанный на основе экспериментального генетического анализа, полностью повторил такой же вывод С. С. Четверикова (1926), сделанный на основании теоретического расчета в его классической работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», положившей начало наряду с работами Дж. Холдейна, Р. Фишера и С. Райта всей современной генетике популяций. Общебиологическая значимость этого вывода усилилась тем, что аналогичные данные были получены и всеми другими исследователями, изучавшими генотипический состав природных популяций самых разных организмов. Н. В. Тимофеев-Ресовский образно выражал это так: «Популяции вида насыщены мутациями, как губка водой».

В последующих популяционно-генетических работах Н. В. Тимофеева-Ресовского исследуются вопросы географической изменчивости популяций (1932, 1935 и др.), жизнеспособности разных генотипов (1934), радиационной генетики популяций (1934 и др.), генетического полиморфизма (1940) и др. Особое место в истории популяционной и эволюционной генетики занимает серия из трех сообщений Н. В. и Е. А. Тимофеевых-Ресовских (1940),

посвященных динамике численности и видового состава популяций дрозофилы разных видов.

Кульминационным моментом популяционно-генетических работ Н. В. Тимофеева-Ресовского явился каскад публикаций 1939—1941 гг., в которых (с каждым очередным сообщением все четче) изложены фундаментальные положения генетических основ эволюционного процесса (учения о микроэволюции). В отечественной литературе суть этого учения дана Н. В. Тимофеевым-Ресовским в классической статье «Микроэволюция...», опубликованной В. Н. Сукачевым в «Ботаническом журнале» (1958). В названных работах Н. В. Тимофеев-Ресовский последовательно развивает представления о том, что элементарными объектами процесса микроэволюции являются видовые популяции, а элементарным эволюционным событием является изменение их генотипического состава. Материалом для последнего служат мутации, появление и судьба которых в популяции определяются комбинированным действием таких факторов, как мутационный процесс, колебания численности популяций, изоляция, миграция и отбор.

Анализ Тимофеевым-Ресовским микроэволюционного процесса интересен еще в одном отношении: в нем ярко проявилась методология естественнонаучных построений, присущая автору. В подлежащем осмыслению природном явлении строго вычленяются его элементарная материальная основа, основные факторы, воздействие которых на элементарный материал составляет механизм явления, основные условия, определяющие течение процесса, и, наконец, элементарные события, представляющие собой продукт воздействия комплекса факторов на элементарный материал в конкретных природно-исторических условиях. Н. В. Тимофеев-Ресовский говорил, что такой методологический подход сложился у него в результате участия в копенгагенских коллоквиумах Нильса Бора. Наверное, так оно и было, но к этому следует добавить, что общетеоретические подходы физиков нашли в лице Николая Владимировича чрезвычайно чуткого реципиента.

В последние годы жизни Н. В. Тимофеев-Ресовский вернулся к проблемам эволюционной теории и популяционной биологии и дал их развернутое изложение в двух книгах, написанных одна — совместно с Н. Н. Воронцовым и А. В. Яблоковым (издана в СССР в 1969 г., в ГДР — в 1975 г.), а другая — совместно с А. В. Яблоковым и Н. В. Гловым (издана в СССР в 1973 г., в ГДР — в 1977 г.).

Рассмотрев, правда очень кратко, работы Н. В. Тимофеева-Ресовского по онтогенезу и эволюции, можно было бы перейти к третьему ключевому слову данной книги — «биосфера». Однако работы Н. В. Тимофеева-Ресовского этих трех направлений, как и четвертого — мутации, мутационный процесс и природа гена, — нельзя отрывать одни от других. В самом деле, и в феногенетическом и в популяционно-эволюционном разделе данного

очерка мне уже пришлось частично опираться на одни и те же публикации, акцентируя в одном случае аспект «генотип—фенотип», а в другом — роль мутаций в эволюции. В целом не выпадают из общего строя работ по онтогенезу и эволюции (а может быть, даже позволяют их лучше понять и оценить) и работы по мутационному процессу и природе гена. Поэтому представляется целесообразным перед рассмотрением цикла работ Н. В. Тимофеева-Ресовского по проблемам биосферного плана хотя бы бегло упомянуть о его мутационных исследованиях.

И здесь начало восходит к середине 20-х годов. Первое наблюдение мутационного изменения касается уже упомянутой *radius incompletus*: в одной из линий этой культуры автором была обнаружена и подтверждена по потомству «обратная геноварияция» к норме (Тимофеев-Ресовский, 1925).

Начиная с 1928 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский опубликовал большую серию работ в советской и зарубежной литературе по спонтанному и индуцированному рентгеновскими лучами мутированию отдельных генов в различных направлениях, что практически закрывало вопрос о возможности объяснения мутационного процесса с позиций теории присутствия—отсутствия. Завершили этот большой цикл из более десятка работ две большие «сводки» — в 1932 г. в трудах VI Международного генетического конгресса и в 1934 г. в «Biological Reviews».

Примерно в это время началось сотрудничество Николая Владимировича в области радиационной генетики и биофизики с немецкими физиками, особенно тесное и продуктивное с экспериментатором-дозиметристом К. Г. Циммером и теоретиком М. Дельбрюком. За короткий срок были детально исследованы дозовые зависимости выхода радиационно-индуцированных мутаций и влияющие на этот выход основных параметров облучения: мощность дозы, ее распределение во времени, качество излучения (линейная плотность ионизации в терминах тех лет), в том числе пионерские работы по нейтронному облучению. Результаты этих работ также широко публиковались в разных странах и принесли Н. В. Тимофееву-Ресовскому и его биофизической группе авторитет признанных лидеров.

Исключительное значение в развитии как радиационной, так и молекулярной генетики имела работа Н. В. Тимофеева-Ресовского, К. Г. Циммера и М. Дельбрюка, вышедшая в 1935 г. в известиях Геттингенского научного общества под названием «О природе генных мутаций и структуре гена». Эта работа, известная также как «Зеленая тетрадь» (по цвету обложки), — образец продуктивной кооперации трех ученых, взаимно дополняющих друг друга: К. Г. Циммер обеспечивал самую точную в то время (по мнению Н. В. Тимофеева-Ресовского) дозиметрию излучений в радиационно-генетических опытах, М. Дельбрюк разрабатывал изящные математические решения задач о размерах эффективных объемов, попадание в которые необходимо для единичных событий мутации и, наконец, Н. В. Тимофеев-Ресов-

ский был не только душой всего дела и непосредственным исполнителем всех скрещиваний дрозофил и учета мутаций, но и привнес в работу представления своего учителя Н. К. Кольцова о «наследственных молекулах» (Кольцов, 1927). По-видимому, и в этом случае существенное значение имело приобщение Н. В. Тимофеева-Ресовского к копенгагенскому «кругу Бора». В совокупности это привело не только к формулировке основ современной радиационной генетики, но и к определению (в «домолекулярные» времена!) вероятного размера (с учетом химического состава клеток) отдельного гена — примерно 300 атомных радиусов для сферической модели, т. е. величины макромолекулярного порядка.

О месте этой работы в развитии молекулярной генетики можно судить по тому факту, что спустя полвека один из крупнейших специалистов в этой области нобелевский лауреат М. Перутц (Perutz, 1987) высказал мнение, что непреходящее значение известной книги Э. Шредингера «Что такое жизнь?» (Schrödinger, 1944) состояло в популяризации содержания «Зеленой тетради».

Существенно также, что развитие радиационно-генетической, радиобиологической и биофизической линий исследований продолжалось и в последующих работах Н. В. Тимофеева-Ресовского, сопровождаясь в каждой очередной «сводке» новыми данными и обобщениями. В 1947 г. в Лейпциге вышла книга Н. В. Тимофеева-Ресовского и К. Г. Циммера «Биофизика. Т. 1. Принцип попадания в биологию». Сами авторы в это время занимались этими вопросами далеко от Лейпцига — на Южном Урале, причем первый из них работал там совсем не по вольному найму.

Позже, уже в обнинский период жизни (1964—1981 гг.) Николай Владимирович с сотрудниками более позднего «отечественного набора» подготовил еще две книги, подытоживающие биофизическую линию. Это «Применение принципа попадания в радиобиологию» (Москва, 1968; Йена, 1972) и «Введение в молекулярную радиобиологию» (1981).

Радиобиологические работы Н. В. Тимофеева-Ресовского не ограничивались изучением биологических эффектов облучения организмов, но затрагивали и вопросы поведения радиоактивных веществ в живых системах, начиная с его ранних работ в этой области (Born, Timoféeff-Ressovsky, Zimmer, 1941, 1942). По сути дела, это были одни из первых работ по применению метода «меченых атомов» в биологии. Их развитие в физиологическом и особенно в экологическом аспекте и привело к появлению обширного цикла исследований о судьбе микроэлементов в биосфере. В последние 30—35 лет научной работы Н. В. Тимофеева-Ресовского это направление было одним из центральных. Возникло оно из решения чисто практических задач прогнозирования последствий радиоактивных загрязнений разного масштаба, разработки методов очистки территорий и акваторий от таких

загрязнений и т. д. Однако Н. В. Тимофеев-Ресовский сразу внес в подходы к задачам биогеохимическое и биогеоэкологическое звучание.

В шуточной форме Николай Владимирович обозначал эти свои работы как «вернадскологию с сукачевским уклоном». Однако достаточно привести всего несколько (из многих!) названий его работ на эту тему, чтобы увидеть, какие грандиозные проблемы были им подняты и разработаны: «Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоэкологии» (1957), «Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов» (1957), «О почвенно-биологической дезактивации воды» (1960), «О радиоактивных загрязнениях биосферы и о мерах борьбы с этими загрязнениями» (1962), «Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии» (1962). Последняя работа — отдельное издание доклада Н. В. Тимофеева-Ресовского, сделанного на соискание докторской степени по совокупности работ. В ней даны обзор и анализ обширного цикла собственных работ, посвященных изучению процессов миграции, концентрации и рассеяния радиоактивных веществ в природных и модельных биогеоценозах. Причем экспериментальные данные рассматриваются не формально описательно, а системно, в рамках оригинального варианта концепции о многоуровневой организации и функционировании живых систем. Общеетеоретические построения Н. В. Тимофеева-Ресовского приведены также в его небольшой, но чрезвычайно интересной работе «О некоторых принципах классификации биохорологических единиц» (1961).

В этом цикле работ проявилась глубокая приверженность Н. В. Тимофеева-Ресовского традиции русского естествознания, развитой В. В. Докучаевым, В. И. Вернадским, В. Н. Сукачевым, традиции комплексного изучения с числом и мерой природных феноменов, взятых в единстве их взаимосвязей и взаимообусловленностей, системно (как теперь говорят). В работах биогеоэкологического цикла Н. В. Тимофеев-Ресовский исследует природные явления не только (и не столько) как биолог, или почвовед, или геохимик, а прежде всего как естествоиспытатель, натуралист. Неспроста среди всех великих естествоиспытателей XX в. (да и не только XX) он отдавал бесспорную пальму первенства Владимиру Ивановичу Вернадскому.

В последний период своего научного творчества Н. В. Тимофеев-Ресовский особенно много внимания уделял глобальной проблеме, которую он обозначал как «Биосфера и человечество» (см., например, его работу под этим названием, вышедшую в 1968 г.). Перечитывая сегодня его рассуждения на эту тему 20—25-летней давности, удивляешься той прозорливости, с которой он ставил задачи в области охраны и рационального использования природных ресурсов, задачи реального развития биосферы в ноосферу (Вернадский, 1944), которые хотя уже и

звучат в полный голос, но все еще плохо практически решаются в наши дни.

В кратком очерке практически только обозначены, но отнюдь не рассмотрены сколько-нибудь подробно научные изыскания Н. В. Тимофеева-Ресовского по проблемам онтогенеза, эволюции и биосферы. Однако даже такой их беглый обзор показывает, каким многогранным ученым, истинным натуралистом в лучших традициях русской науки был Николай Владимирович. В его богатом научном наследии, рассеянном по множеству порой труднодоступных изданий, остается еще так много мыслей и фактов, не только не утративших актуальности, но иногда даже приобретающих с течением времени новую глубину и значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Вернадский В. И.* Несколько слов о ноосфере//Успехи биологии. 1944. Т. 18, вып. 2. С. 113—120.
- Кольцов Н. К.* Физико-химические основы морфологии//Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов, гистологов. Ленинград, 14—20 дек. 1927. Л.: Сомов, 1928. С. 39—41.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* О фенотипическом проявлении генотипа. I. Геновариация *Drosophila melanogaster* у *Drosophila funebris*//Журн. эксперим. биологии. Сер. А. М.; Л.: Госиздат, 1925. Т. 1, вып. 1/2. С. 94—142.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* О фенотипическом проявлении геновариации *Drosophila funebris*//Тр. II съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. М., 4—10 мая 1925 г. М.: Главнаука, 1927. С. 159—161.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Влияние температуры на образование поперечных жилок на крыльях одной геновариации у *Drosophila funebris*//Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1928. Т. 4, вып. 3/4. С. 199—214.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* О фенотипической реализации гена V_{t1} у *Drosophila funebris*//Тр. Всерос. съезда по генетике, селекции, семеноводству и животноводству. М., 1929. Т. 2. С. 483—488.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогенетики//Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 2. С. 161—194.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Микроэволюция: Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса//Там же. 1958. Т. 43, № 3. С. 317—336.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* О некоторых принципах классификации биохорологических единиц//Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР. 1961. Вып. 27. С. 23—28.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* О радиоактивных загрязнениях биосферы и о мерах борьбы с этими загрязнениями//Там же. 1962а. Вып. 22. С. 7—16.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Некоторые проблемы радиационной биогенетики. Свердловск: Ин-т биологии УФАИ СССР, 1962б. 54 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Биосфера и человечество//Науч. тр. Обнин. отд. Географ. о-ва СССР. 1968. Сб. I. С. 3—12.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Гинтер Е. К., Иванов В. И.* О некоторых проблемах и задачах фенетики//Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 186—195.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Глотов Н. В., Иванов В. И.* Некоторые вопросы радиационной генетики//Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 412—433.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И.* Некоторые вопросы фенетики//Там же. С. 114—130.

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И.* Применение принципа попадания в радиобиологии. М.: Атомиздат, 1968. 228 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А.* Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов//Тр. Ин-та биологии УФАН СССР 1957. Вып. 9. С. 202—251.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Савич А. В., Шальнов М. И.* Введение в молекулярную радиобиологию. М.: Медицина, 1981. 320 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тимофеева-Ресовская Е. А., Агафонов Б. М., Тимофеев-Ресовский Н. В.* О почвенно-биологической дезактивации воды//Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1960. Вып. 13. С. 35—48.
- Четевериков С. С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики//Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. Т. 2, вып. 1/4. С. 3—54.
- Born H. J., Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G.* Anwendungen der Neutronen und der künstlichen radioaktiven Stoffe in Chemie und Biologie//Umschau. 1941. H. 6. S. 2—6.
- Born H. J., Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G.* Biologische Anwendungen des Zählrohres//Naturwissenschaften. 1942. Bd. 30, T. 40. S. 600—603.
- Haecker V.* Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena, 1918.
- Haecker V.* Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik//Bibliogr. genet. 1925. Vol. 1.
- Perutz M. F.* Physics and the riddle of life//Nature. 1987. Vol. 326. N 7. P. 555—558.
- Schrödinger E.* What is life? The physical aspects of the living cell. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1944.
- Timoféeff-Ressovsky H. A., Timoféeff-Ressovsky N. W.* Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population//W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organism. 1927. Bd. 109. S. 70—109.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*//Biol. Zentr.-bl. 1932a. Bd. 52. S. 468—476.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Mutations of the gene in different directions//Proc. VI Intern. Congr. Genet. 1932b. Vol. 1. P. 308—330.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* The experimental production of mutations//Biol. Rev. 1934a. Vol. 9. N 4. P. 411—457.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Ausserbedingungen auf die Realisation der Genotyps. Genmutation vti bei *Drosophila funebris*//Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Biol. 1934b. Bd. 1. S. 53—106.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom äusseren Milieu//Ztschr. ind. Abst. Vererbl. 1934c. Bd. 66. S. 319—344.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Verknüpfung von Gen- und Ausssenmerkmal. (Phä-nomenologie der Genmanifestierung)//Wiss. Woche Frankfurt. 1934d. Bd. 1. S. 92—115.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Auslösung von Vitalitätumtation durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*//Strahlentherapie. 1934e. Bd. 51. S. 658—663.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris*//Arch. Naturgesch. 1935. Bd. 4. S. 245—257.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Genetik und Evolution//Ztschr. ind. Abst. Vererbl. 1939a. Bd. 76. S. 158—218.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Genetica ed evoluzione//Sci. Genet. 1939b. Vol. 1. P. 278—281.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Mutations and geographical variation//The new systematics. Cambridge, 1940a. P. 73—136.

- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L.//Biol. Zentr.-bl. 1940b. Bd. 60. S. 130—137.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Allgemeine Erscheinungen der Gen-Manifestierung//Handbuch der Erbbiologie des Menschen. B.: Springer. 1940c. Bd. 1. S. 32—72.
- Timoféeff-Ressovsky N. W.* Mutationen als Material der Rassen- und Artbildung//Gesundheitsführung. 1941. N 3. S. 90—97.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Timoféeff-Ressovsky E. A.* Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. T. 1—3//Ztschr. ind. Abst. Vererbl. 1940. Bd. 479. S. 28—49.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Ivanov V. I., Korogodin V. I.* Die Anwendung des Trefferprinzips in der Strahlenbiologie. Jena: Fischer, 1972. 196 S.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Jablov A. V., Glotov N. V.* Grundriss der Populationslehre. Jena: Fischer, 1977.
- Timoféeff-Ressovsky N., Vogt O.* Über idiosomatische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für die Klassifikation der Krankheiten//Naturwissenschaften. 1926. Bd. 14. S. 1188—1190.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Vorontsov N. N., Jablov A. V.* Kurzer Grundriss der Evolutionstheorie. Jena: Fischer, 1975. 360 S.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G.* Biophysik. Leipzig: Hirzel, 1947. Bd. 1: Das Treffer Prinzip in der Biologie.
- Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbrück M.* Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur//Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Biol. N. F. 1935. Bd. 1. S. 189—245.