

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР  
ПО НАРОДНОМУ ОБРАЗОВАНИЮ

Научные доклады  
высшей школы

---

---

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

---

---

4 (316)

1990

Журнал ежемесячный,  
издается с 1958 года



МОСКВА  
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»

УДК 575(091)

К ИСТОРИИ НАУКИ

**НИКОЛАЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ:  
УЧЕНЫЙ И УЧИТЕЛЬ**

*В. И. Иванов*

Приведен краткий очерк научных работ Н. В. Тимофеева-Ресовского в области фенотипики, популяционной и радиационной генетики, биофизики, радиобиологии, теоретической и экспериментальной

биогеоценологии, опубликованных за период 1925—1981 гг. Завершает статью рассказ о просветительской деятельности Н. В. Тимофеева-Ресовского.

A brief review of scientific papers published by N. V. Timofeeff-Ressovsky in 1925—1981 on phenogenetics, population and radiation genetics, biophysics, radiobiology, theoretical and experimental biogeocenology is given. N. V. Timofeeff-Ressovsky's activity in scientific education is described in the article.

Москвич по рождению, Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский принадлежал к знаменитой школе зоологов Московского университета. Его учителями были Николай Константинович Кольцов и Сергей Сергеевич Четвериков. Их лекции и практикумы, работа на биостанциях на озере Глубоком и в Звенигороде, участие в знаменитом четвериковском «дрозсооре» сформировали молодого Тимофеева-Ресовского как ученого-зоолога, экспериментального биолога, эволюциониста, генетика и гидробиолога, что и определило впоследствии основное ядро его естественно-научных интересов.

Научная карьера Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского (1900—1981 гг.) началась в грозные годы интервенции и гражданской войны в стенах Московского университета, где он учился на естественном отделении физико-математического факультета. В те годы учиться в университете, не отвлекаясь ни на что, 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 то на военную службу, то на подработки не могли уменьшить ни настойчивости, ни увлеченности, с которыми Николай Владимирович отдавал всего себя науке (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 Н. К. Кольцов и С. С. Четвериков. Однако, оставаясь всю жизнь зоологом и по призванию, и по образованию, и по основным объектам исследования, Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский не стал разрабатывать какие-либо из классических направлений этой науки, а включился в начатую тогда Н. К. Кольцовым и С. С. Четвериковым экспериментально-генетическую и эволюционно-генетическую работу, проводимую в основном на дрозофиле.

Первой генетической работой Н. В. Тимофеева-Ресовского, положившей начало большому циклу исследований по «феноменоло-

гии проявления генов» (то направление генетики, которое В. Хекер [26, 27] обозначил как «феногенетику» и которое теперь входит как составная часть в генетику развития), было изучение фенотипического проявления мутации («геновариации» 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 обнаруженного наследственного изменения жилкования крыльев. Однако уже в первой научной публикации (1925 г.), посвященной фенотипическому проявлению этого признака, Н. В. Тимофеев-Ресовский вводит в научный обиход сразу три фундаментальных понятия феногенетики [4]. 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», а фенотипическим выражением «ту форму и степень проявления, которую признак принимает у отдельных организмов». В совместной статье с О. Фогтом, опубликованной в 1926 г. на немецком языке [47], эти понятия обозначены как *Penetranz* и *Expressivität*. Модифицированные варианты этих терминов вошли во все европейские языки, в том числе введены Н. В. Тимофеевым-Ресовским в русскую генетическую литературу как *пенетрантность* и *экспрессивность* [7].

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 к выводу о генетической 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» [4].

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

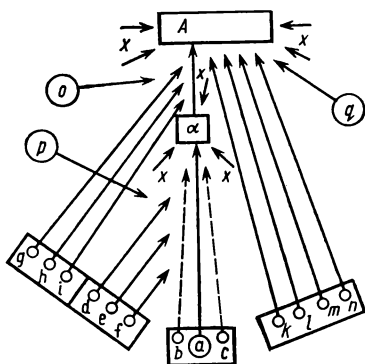
За первыми работами по пенетрантности и экспрессивности *radius incompletus* и *vti* (*venae transversae incompletae*) последовал целый каскад исследований: о гетерогенных группах генов, контролирующих одни и те же признаки [47], специфичности проявления генов [7], влиянии температуры на проявление генов [6], зависимости жизнеспособности отдельных мутаций и их комбинаций у *D. funebris* от генотипической и внешней среды [33] и ряд других пионерских экспериментальных феногенетических работ.

Уже в первых работах, как и во многих последующих, верным сотрудником и регулярным соавтором Николая Владимировича была спутница всей его жизни Елена Александровна Тимофеева-Ресовская.

Исключительное значение имели две «сводки» (так Н. В. Тимофеев-Ресовский обозначал «жанр» этих работ) по феноменологии проявления генов, датированные 1934 и 1940 гг. [35, 42]. В последней суммированы и проанализированы собственные и литературные данные об изменчивости проявления генов и их комбинаций, гетерогенных группах и плейотропии, типах симметрии, межallelельных отношениях и т. д. Summa summarum этой работы представлена в виде общей схемы (рис.), согласно которой, путь от гена  $a$  к контролируемому им конечному (дефинитивному) признаку  $A$  пролегает, как правило, через одну (или более) промежуточную стадию  $\alpha$ . На разные этапы этого сложного пути кроме основного гена  $a$  могут влиять и другие гены той же хромосомы ( $b, c$ ) и других ( $\alpha - n$ ) хромосом, а также факторы внутриорганизменной ( $x$ ) и внешней ( $o - q$ ) среды. 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 неоднозначность связи между геном и контролируемым им признаком и наличие вариации в проявлении признака в пределах определенной нормы реакции, что отражено на схеме существенно 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 [15, 17].

Заложенные Н. В. Тимофеевым-Ресовским свыше 60 лет назад и принявшие завершённую форму почти 50 лет назад основы представлений о генетике онтогенеза сохраняют эвристическое значение и сегодня. За прошедший период в связи с успехами в экспе-



Схема, иллюстрирующая системную регуляцию формирования фенотипических признаков (по [42]).  
Обозначения в тексте

риментальной эмбриологии, физиологии развития, молекулярной биологии эти общие представления применительно к ряду процессов развития (сегментация насекомых, гемопоэз, иммунопоэз и др.) конкретизировались в терминах соответствующих структурно-функциональных изменений, протекающих на молекулярно-генетическом, клеточно-тканевом и организменном уровнях.

Параллельно феногенетическим 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 изучения генотипического состава природных популяций животных. В ее разработку приняли участие многие ученики С. С. Четверикова, в том числе супруги Тимофеевы-Ресовские. В 1927 г. была опубликована первая популяционно-генетическая работа [51], посвященная генетическому анализу свободноживущей популяции *D. melanogaster* из южной части города Берлина. (Тимофеевы-Ресовские были командированы в Берлин в 1925 г., а названную работу подали 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 происходит большое количество рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии. Этот вывод о насыщенности популяций рецессивными мутациями, сделанный на основе экспериментального генетического анализа, полностью подтвердил построенное на теоретических расчетах предсказание С. С. Четверикова (1926 г.) в классической работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» [23], положившей наряду с работами Дж. Холдейна, Р. Фишера и С. Райта начало современной генетике популяций. Общебиологическая значимость этого вывода усилилась тем, что аналогичные данные были получены и другими исследователями, изучавшими генотипический состав природных популяций самых разных организмов. Н. В. Тимофеев-Ресовский образно говорил об этом так: «Популяции вида насыщены мутациями, как губка водой».

В последующих популяционно-генетических работах Тимофеева-Ресовского исследуются вопросы географической изменчивости популяций [30, 37], жизнеспособности разных генотипов [34], радиационной генетики популяций [36], генетического полиморфизма [41] и др. Особое место в истории популяционной и эволюционной генетики занимает серия их трех сообщений Н. В. и Е. А. Тимофеевых-Ресовских (1940 г.), посвященных динамике численности и видового состава популяций дрозофилы разных видов [44].

Кульминационным моментом популяционно-генетических работ Н. В. Тимофеева-Ресовского явился относящийся к периоду 1939—1941 гг. каскад публикаций [38—40, 43], 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», которую опубликовал в 1958 г. возглавляемый В. Н. Сукачевым «Ботанический журнал» [9]. В названных работах Н. В. Тимофеев-Ресовский последовательно развивает представления о том, что элементарными объектами процесса микроэволюции являются видовые популяции, а элементарным эволюционным событием — 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 («волны жизни» по С. С. Четверикову), изоляция, миграция и отбор.

Предложенный анализ микроэволюционного процесса интересен еще в одном отношении: в нем ярко проявилась методология естественно-научных построений, присущая автору. В подлежащем осмыслению природном явлении строго вычленены 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. Сам Николай Владимирович говорил, что такой методологический подход сложился у него в результате участия в копенгагенских коллоквиумах Нильса Бора. Наверное, так оно и есть, но к этому надо добавить, что общетеоретические воззрения физиков нашли в его лице чрезвычайно чуткого «реципиента».

В более поздние годы Тимофеев-Ресовский еще раз вернулся к проблемам эволюционной теории и популяционной биологии и дал их развернутое изложение в двух книгах, написанных совместно с Н. Н. Воронцовым и А. В. Яблоковым (издана в СССР в 1969 г. [14], в ГДР в 1975 г. [48]) и с А. В. Яблоковым и Н. В. Готовым (издана в СССР в 1973 г. [21], в ГДР в 1977 г. [46]).

Рассмотрев работы Н. В. Тимофеева-Ресовского по онтогенезу и эволюции, целесообразно перейти к его исследованиям мутационного процесса. Начало этих работ также восходит к середине 20-х годов. Первое наблюдение мутационного изменения касается уже упомянутой выше *radius incompletus*: в одной из линий куль-

туры *D. funebris* автор обнаружил и подтвердил по потомству «обратную геновариацию» к норме [5]. Начиная с 1928 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский опубликовал 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 цикл из более десятка работ две большие сводки — в 1932 г. в трудах VI Международного генетического конгресса [31] и в 1934 г. в «Biological Reviews» [32]. Примерно в это время началось сотрудничество Николая Владимировича в области радиационной генетики и биофизики с молодыми тогда 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 индуцированных радиацией мутаций и влияние на этот выход основных параметров облучения: мощности дозы, ее распределения во времени, качества излучения («линейная плотность ионизации» в терминах тех лет), в том числе нейтронного. 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» [50]. Эта работа, известная в научной среде 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 свидетельству 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 единичного события мутации, и, наконец, Н. В. Тимофеев-Ресовский 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» [3]. 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) от-



дельного гена — примерно 300 атомных радиусов для сферической модели, т. е. величины макромолекулярного порядка. О месте рассматриваемой работы в развитии молекулярной генетики можно судить по тому факту, что спустя полвека один из крупнейших специалистов в этой области исследований нобелевский лауреат М. Перутц [28] высказал мнение, что непреходящее значение известной книги Е. Шредингера «Что такое жизнь?» [29] состояло в популяризации содержания «Зеленой тетради».

Существенно также, что развитие радиационно-генетической, радиобиологической и биофизической линии продолжалось и в последующих исследованиях Н. В. Тимофеева-Ресовского и в каждой очередной сводке сообщались новые данные и обобщения. В 1947 г. в Лейпциге вышла книга Н. В. Тимофеева-Ресовского и К. Г. Циммера «Биофизика», т. 1 «Принцип попадания в биологию» [49]. Сами авторы в это время занимались исследованиями далеко от Лейпцига — на Южном Урале, причем первый из них работал там отнюдь не по вольному найму.

В дальнейшем, уже в обнинский период жизни (1964—1981 гг.), Николай Владимирович с сотрудниками более позднего, «отечественного» набора опубликовал еще одну сводку [16] и выпустил две книги, подытоживающие биофизическую линию: «Применение принципа попадания в радиобиологии» (Москва, 1968 г. [18]; Йена, 1972 г. [45]) и «Введение в молекулярную радиобиологию» (Москва, 1981 г. [20]).

Радиобиологические исследования Н. В. Тимофеева-Ресовского не ограничивались изучением биологических эффектов облучения организмов, но затрагивали начиная с его ранних работ в этой области [24, 25] и вопросы поведения радиоактивных веществ в живых системах. 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 привело к появлению обширного цикла исследований судьбы микроэлементов в биосфере. 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 в эти проблемы Н. В. Тимофеев-Ресовский сразу внес биогеохимическое и биогеоэкологическое звучание. В шуточной форме Николай Владимирович обозначал эти работы как «вернадскологию с сукачевским уклоном». Однако достаточно привести всего несколько (из многих!) названий работ на эту тему, вышедших в 1957—1962 гг., чтобы увидеть, какие грандиозные проблемы были им подняты и разработаны: «Применение излучений и излучателей в экспериментальной био-

геоценологии» [8], «Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов» [19], «О почвенно-биологической дезактивации воды» [22], «О радиоактивных загрязнениях биосферы и о мерах борьбы с этими загрязнениями» [11], «Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии» [12]. Последняя из названных работ — отдельное издание доклада Н. В. Тимофеева-Ресовского, сделанного на соискание степени доктора биологических наук 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. При этом экспериментальные данные рассматривались им не формально-описательно, а в рамках оригинального варианта концепции о многоуровневой организации и функционировании живых систем. Общетеоретические построения Н. В. Тимофеева-Ресовского приведены также в небольшой, но чрезвычайно интересной работе 1961 г. «О некоторых принципах классификации биохронологических единиц» [10].

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 мерою природных феноменов, взятых в единстве их взаимосвязей и взаимообусловленностей, системно (как теперь говорят). В работах биогеоценологического цикла Тимофеев-Ресовский исследует природные явления не только (и не столько) как биолог или почвовед, или геохимик, а прежде всего как естествоиспытатель, натуралист. Непроста среди всех великих естествоиспытателей XX в. (да и не только XX) он отдавал пальму первенства Владимиру Ивановичу Вернадскому.

В последний период научного творчества Н. В. Тимофеев-Ресовский особенно много внимания уделял глобальной проблеме, которую он обозначил как «Биосфера и человечество» (см., например, работу под этим названием [13], вышедшую в 1968 г.). Перечитывая сегодня его рассуждения 20—25-летней давности на эту тему, удивляешься прозорливости, с которой он ставил задачи в области охраны и рационального использования природных ресурсов (по В. И. Вернадскому [1] задачи реального развития биосферы в ноосферу), которые хотя и звучат сегодня в полный голос, но все еще плохо практически решаются.

В настоящем очерке только обозначены, но отнюдь не рассмотрены сколь-нибудь подробно научные изыскания Н. В. Тимофеева-Ресовского по различным проблемам генетики и биологии. Однако даже такой беглый обзор показывает, каким многогранным ученым, истинным натуралистом в лучших традициях русской нау-

ки был Николай Владимирович. В его богатом научном наследии, рассеянном по многочисленным, порой трудно доступным изданиям, остается так много мыслей и фактов, не только не утративших актуальности, но и приобретающих с течением времени новую глубину и значение.

Говоря о Н. В. Тимофееве-Ресовском, нельзя обойти молчанием то, как органично в нем сочетались две неразрывные, неразделимые ипостаси — пытливого и неутомимого испытателя природы и вдохновенного учителя, а точнее просветителя, для которого передача знаний любой аудитории была не обязанностью, а жизненной потребностью. Думается (живых свидетелей уже не осталось), что даже и те занятия по зоологии, которые Николай Владимирович проводил с рабфаковцами и студентами в начале 20-х годов в Москве ради хлеба насущного, были не сухими, формальными уроками, а, как все его выступления, высоким артистическим действием. Когда судьба распорядилась так, что Николай Владимирович переселился в Берлин и осел там на 20 лет, то и там вокруг него сразу стала складываться школа единомышленников и последователей. Кроме верной спутницы Елены Александровны в его окружении работали зоологи и ботаники, физики и медики, химики и генетики и многие другие. Все они вспоминали, что Н. В. Тимофеев-Ресовский был не просто лидером, но и душой всего сообщества. Блестящий эрудит, человек неуемной энергии, страстный полемист, он регулярно устраивал лекции, коллоквиумы и домашние «чай» (в традициях четвериковского «дрозсоора», см. [2]), на которых предметом обсуждения были не только текущие исследуемые вопросы, но и общие проблемы науки, искусства, истории (как говаривал Николай Владимирович — «от астрономии до гастрономии»). В Берлине дом Тимофеевых стал очагом русской культуры в лучшем смысле этого слова.

После Великой Отечественной войны, согласно суровым нравам тех времен, Н. В. Тимофеев-Ресовский «сменил» должность советского директора научного центра в Берлин-Бухе на статус заключенного. Но даже и в этом качестве он участвовал в «коллоквиумах», на которых сокамерники читали друг другу лекции, кто в чем силен. Николай Владимирович — по зоологии, генетике, биофизике. В заключении Николай Владимирович продолжал как научную работу, так и (сколько позволял режим) просвещение. В том числе продолжал преподавать запрещенную генетику и в период после августа 1948 г.

С 1955 по 1964 гг. лаборатория Н. В. Тимофеева-Ресовского входила в состав Института биологии Уральского филиала АН СССР в Свердловске. Здесь он сразу установил контакт с физиками (университетскими, из филиала Академии наук и Политехнического института), приобрел их к биофизике, молекулярной био-

логии (тогда только народившейся). На биостанции Миассово в Ильменском заповеднике с 1957 г. начались ежегодные летние конференции, быстро привлекая энтузиастов науки из Москвы, Ленинграда, Новосибирска и других мест. И снова Н. В. Тимофеев-Ресовский — душа научного сообщества. Он читает курсы лекций по генетике, биофизике, биогеохимии, биогеоценологии, а вскоре начинает регулярно читать лекции в Ленинградском и Московском университетах, организует Уральское отделение Общества испытателей природы, читает лекции на заводах, фабриках, учительских конференциях, в учреждениях. И во всех делах и начинаниях — самая высокая наука и постановка самых насущных задач существования человека в биосфере Земли.

Переезд в 1964 г. в Обнинск, где Н. В. Тимофеев-Ресовский прожил до своей кончины в 1981 г., приблизил его к Москве и родной Калуге. И хотя здоровье стало понемногу сдавать, Николай Владимирович оставался все таким же деятельным просветителем, окруженным научной молодежью. В этот период Обнинск, Калуга, Москва, Ленинград, Ереван, Душанбе, Иркутск и другие города наперебой приглашали его для лекций на самые разные темы и в самых разных аудиториях. И никому он не отказывал.

Неудивительно поэтому, что когда вышла повесть Д. А. Гранина «Зубр» о «житии» Николая Владимировича, десятки и десятки людей со всех концов страны откликнулись на нее как сопричастные к огромному незримому «колледжу» Тимофеева-Ресовского.

Особенно важно то, что в период гонений на генетику и настоящую биологию Н. В. Тимофеев-Ресовский не дал прерваться живой цепи передачи эстафеты знания новым поколениям ученых.

#### Литература

1. Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере. — Усп. биологии, 1944, т. 18, вып. 2, с. 113—120.
2. Гайсинович О. Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988.
3. Кольцов Н. К. Физико-химические основы морфологии. — Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов, гистологов. Л., 1928, с. 39—41.
4. Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении геновариации *Drosophila funebris*. — Тр. II Всерос. съезда зоологов. М., 1925, с. 159—161.
5. Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратная геновариация у *Drosophila funebris*. — Журн. эксперим. биологии. Сер. А, 1925, т. 1, с. 143—144.
6. 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.
7. Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипической реализации гена *vti* у *Drosophila funebris*. — Тр. Всерос. съезда по генетике, селекции, семеноводству и животноводству. М., 1929, т. 2, с. 483—488.
8. Тимофеев-Ресовский Н. В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. — Ботан. журн., 1957, т. 42, № 2, с. 161—194.

9. Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. — Ботан. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317—336.
10. Тимофеев-Ресовский Н. В. О некоторых принципах классификации биохронологических единиц. — Тр. Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР, 1961, вып. 27, с. 23—28.
11. Тимофеев-Ресовский Н. В. О радиоактивных загрязнениях биосферы и о мерах борьбы с этими загрязнениями. — Тр. Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР, 1962, вып. 22, с. 7—16.
12. Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоэкологии. Свердловск, 1962.
13. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биосфера и человечество. — Науч. тр. Обнинск. отд. географ. об-ва СССР, 1968, сб. 1, с. 3—12.
14. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
15. Тимофеев-Ресовский Н. В., Гинтер Е. К., Иванов В. И. О некоторых проблемах и задачах феногенетики. — В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977, с. 186—195.
16. Тимофеев-Ресовский Н. В., Глотов Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы радиационной генетики. — В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1966, с. 412—433.
17. Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики. — В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1966, с. 114—130.
18. Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И., Корогодин В. И. Применение принципа попадания в радиобиологии. М.: Атомиздат, 1968.
19. 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 Уральск. филиала АН СССР, 1957, вып. 9, с. 202—251.
20. Тимофеев-Ресовский Н. В., Савич А. В., Шальнов М. И. Введение в молекулярную радиобиологию. М.: Медицина, 1981.
21. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973.
22. Тимофеева-Ресовская Е. А., Агафонов Б. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О почвенно-биологической дезактивации воды. — Тр. Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР, 1960, вып. 13, с. 35—48.
23. Четвериков 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.
24. Born H. J., Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. Anwendungen der Neutronen und der Künstlichen radioaktiven Stoffe in Chemie und Biologie. Die Umschau, 1941, H. 6, S. 2—6.
25. Born H. J., Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. Biologische Anwendungen des Zählrohres. — Naturwiss., 1942, Bd. 30, H. 40, S. 600—603.
26. Haecker V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena, 1918.
27. Haecker V. Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik. — Bibliographia Genetika, 1925, v. 1.
28. Perutz M. F. Physics and the riddle of life. — Nature, 1987, v. 326, p. 555—558.
29. Schrödinger E. What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1944.
30. Timoféeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. — Biol. Zbl., 1932, Bd. 52, S. 468—476.

31. Timoféeff-Ressovsky N. W. Mutations of the gene in different directions. — Proc. 6-th Intern. Congr. Genet., 1932, v. 1, p. 308—330.
32. Timoféeff-Ressovsky N. W. The experimental production of mutations. — Biol. Rev., 1934, v. 9, № 4, p. 411—457.
33. Timoféeff-Ressovsky N. W. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Ausserbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Genmutation vt1 bei *Drosophila funebris*. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol., 1934, Bd. 1, S. 53—106.
34. Timoféeff-Ressovsky N. W. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom genotypischen und vom äusseren Milieu. — Z. ind. Abstr. Vererbl., 1934, Bd. 66, S. 319—344.
35. Timoféeff-Ressovsky N. W. Verknüpfung von Gen- und Aussenmerkmal. (Phänomenologie der Genmanifestierung). — Wissensch. Woche Frankfurt, 1934, Bd. 1, S. 92—115.
36. Timoféeff-Ressovsky N. W. Auslösung von Vitalitätmutation durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. — Strahlentherapie, 1934, Bd. 51, S. 658—663.
37. Timoféeff-Ressovsky N. W. Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris*. — Arch. Naturgesch., 1935, Bd. 4, S. 245—257.
38. Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution. — Z. ind. Abstr. Vererbl., 1939, Bd. 76, S. 158—218.
39. Timoféeff-Ressovsky N. W. Genetica ed evoluzione. — Sci. Genet., 1939, v. 1, p. 278—281.
40. Timoféeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation. — In: *The New Systematics*. Cambridge, 1940, p. 73—136.
41. Timoféeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. — Biol. Zbl., 1940, Bd. 6, S. 130—137.
42. Timoféeff-Ressovsky N. W. Allgemeine Erscheinungen der Gen-Manifestierung. — In: *Handbuch der Erbbiologie des Menschen*. Berlin: Springer, 1940, Bd. 1, S. 32—72.
43. Timoféeff-Ressovsky N. W. Mutationen als Material der Rassen- und Artbildung. — *Die Gesundheitsführung*, 1941, № 3, S. 90—97.
44. Timoféeff-Ressovsky N. W. u. E. A. Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. Teil 1—3. — Z. ind. Abstr. Vererbl., 1940, Bd. 79, S. 28—49.
45. Timoféeff-Ressovsky N. W., Ivanov V. I., Korogodin V. I. Die Anwendung des Trefferprinzips in der Strahlenbiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1972.
46. Timoféeff-Ressovsky N. W., Jablovkov A. V., Glotov N. V. *Grundris der Populationslehre*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1977.
47. Timoféeff-Ressovsky N. W., Vogt O. Über idiosemantische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für die Klassifikation der Krankheiten. — *Naturwissensch.*, 1926, Bd. 14, S. 1188—1190.
48. Timoféeff-Ressovsky N. W., Vorontsov N. N., Jablovkov A. V. *Kurze Grundriss der Evolutionstheorie*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1975.
49. Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. *Biophysik* Bd. 1. *Das Treffer Prinzip in der Biologie*. Leipzig: Hirzel, 1947.
50. Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G., Delbrück M. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. — *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biologie, N. F.*, 1935, Bd. 1, S. 189—245.
51. Timoféeff-Ressovsky H. A. u. N. W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population. — *Wilhelm Rou Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 1927, Bd. 109, S. 70—109.