ИНФОРМАЦИОННЫЙ
ВЕСТНИК
ВОГиС
ОСНОВАН В 1997 г.

Том 9
2
май 2005

Содержание

100-ЛЕТИЕ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА БОРИСА ЛЬВОВИЧА АСТАУРОВА
И.К. Захаров, В.К. Шумный……..... 91

НИКОЛАЙ КОНСТАНТИНОВИЧ БЕЛЯЕВ
С.В. Аргутинская, И.К. Захаров……... 99

ВАДИМ АЛЕКСАНДРОВИЧ РАТНЕР: БИОГРАФИЯ & БИБЛИОГРАФИЯ
Н.А. Колчанов, И.К. Захаров……. 107

«И ЖИЗНЬ, И СЛЕЗЫ, И ЛЮБОВЬ...»
Л.А. Васильева……..... 125

НАЧАЛО ПУТИ
А.Д. Груздев……. 129

ЧЕЛОВЕК С ДОБРОЙ УЛЫБКОЙ
Ю.Ф. Богданов……..... 132

МОИ ПРОГУЛКИ В ЭВОЛЮЦИЮ С ВАДИМОМ АЛЕКСАНДРОВИЧЕМ РАТНЕРОМ
М.А. Коростышевский……... 136

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОМОВ ЭУКАРИОТ И ПРИНЦИП МАКСИМАЛЬНОЙ ПАРСИМОНИИ
И.Б. Рогозин, Ю.И. Вульф, В.Н. Бабенко, Е.В. Кунин……. 141

АРИФМЕТИКА И АЛГЕБРА В СТРУКТУРЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА, ЛОГИКА В СТРУКТУРЕ ГЕНОМА И БИОХИМИЧЕСКОМ ЦИКЛЕ САМОВОСПРОИЗВОДСТВА ЖИВЫХ СИСТЕМ
В.А. Гусев……. 153

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ КОМПЬЮТЕРНОЙ ПРОТЕОМИКИ
В.А. Иванисенко, Д.А. Афонников, С.В. Николаев, С.С. Пинтус, М.А. Крестьянова, А.Ю. Пальянов, И.И. Титов……... 162

Тематический раздел настоящего номера журнала «Информационный вестник ВОГиС» посвящается памяти выдающегося российского ученого, одного из основателей математической биологии и биоинформатики, доктора биологических наук, профессора Вадима Александровича Ратнера.

ВАДИМ АЛЕКСАНДРОВИЧ РАТНЕР: БИОГРАФИЯ & БИБЛИОГРАФИЯ

Вадим Александрович Ратнер – выдающийся ученый и педагог, известный специалист в области теории молекулярной эволюции и математической молекулярной генетики. Его работы относятся к широкому кругу проблем: генетическому языку; молекулярно-генетическим системам управления; математической популяционной и эволюционной генетике; генетическому комплементационному анализу; роли мобильных элементов в экспрессии, изменчивости и эволюции количественных признаков.

В.А. Ратнер родился 1 августа 1932 г. в Благовещенске-на-Амуре в семье врачей Ратнера Александра Израилевича и Кантор Валентины Михайловны. Казалось естественным, что Вадим, выросший в семье двух докторов медицинских наук, профессоров, окончивший школу с золотой медалью, поступает в Хабаровский медицинский институт. Однако после первого курса, в 1950 г., он решает бросить медицинский институт и поступает на физический факультет Ленинградского государственного университета. На пять лет Вадим Александрович сменил берег Амура на берега Невы.

После окончания в 1955 г. ЛГУ, где Вадим Александрович выполнил дипломную работу по физике полимеров под руководством известного в будущем молекулярного биофизика М.В. Волькенштейна, он возвращается в Хабаровск. Здесь он работает ассистентом кафедры физики Хабаровского педагогического института, а с 1956 по 1959 гг. – преподавателем кафедры физики Хабаровского института инженеров железнодорожного транспорта.

Затем, твердо приняв решение посвятить себя науке, Вадим Александрович переезжает в крупнейший город Сибири Новосибирск, в котором разворачивается строительство новосибирского Академгородка – плацдарма Сибирского отделения Академии наук СССР. Приехав в Новосибирск, В.А. Ратнер «присматривался», работая до декабря 1960 г. ассистентом кафедры физики и математики Новосибирского института инженеров геодезии, аэрофотосъемки и картографии, пытаясь понять, где же он как физик по образованию может найти наилучшее место приложения своей энергии. Первоначально казалось, что физик в Ратнере победил окончательно. Он думал в это время и о переезде в Москву для поступления в аспирантуру к академику Л.Д. Ландау; приходил совместно со своим другом Эдуардом Элинером к директору Института ядерной физики академику Г.И. Будкеру устраиваться на работу. Э.Х. Элинер сделал свой выбор и в дальнейшем работал именно в этом институте, в то время как В.А. Ратнер продолжал поиски своего жизненного пути.

В конце 1960 г. случай (или закономерность?) приводит В.А. Ратнера в Институт цитологии и генетики СО АН СССР (в котором он и проработал далее почти 42 года), где сразу же без колебаний выбрал в качестве своего поприща теоретическую генетику. Обладая способностью поглощать огромное количество знаний, В.А. Ратнер ищет свое место в теоретической генетике, дополняя своё базовое физическое образование биологическим самообразованием, впитывая и осмысливая всё, что становится известно в новой, стремительно развивающейся науке – молекулярной генетике, и становясь генетиком-энциклопедистом, одной из крупнейших фигур в российской и мировой теоретической генетике.

Приход В.А. Ратнера в генетику был продолжением оставившего замечательный след перехода физиков в биологию, которые с начала 1930-х гг. стали проявлять свой интерес к этой загадочной науке. Она привлекала их тем, что в генетике ясно просматривались принципы дискретности (законы Менделя), наводившие физиков, находив-

шихся под впечатлением успехов квантовой механики, на соображения о том, что они могут сказать свое веское слово и при создании теоретических основ биологии. Достаточно напомнить о вкладе в генетику физиков М. Дельбрюка, Ф. Крика, а также о замечательной книге одного из создателей квантовой механики Э. Шредингера «What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell», вышедшей в 1955 г. (на русском языке она вышла под названием «Что такое жизнь с точки зрения физика»), обратившего внимание физиков на нерешенные фундаментальные проблемы генетики и стимулировавшего их массовый переход в биологию. Как отмечают историки генетики, горячий интерес физиков того времени к проблемам молекулярной генетики был стимулирован в первую очередь знаменитой «Классической зеленой тетрадкой» – фундаментальной статьей Н.В. Тимофеева-Ресовского, К. Циммера и М. Дельбрюка, в которой были оценены размеры гена-мишени для действия радиации, суммированы представления о молекулярной физико-химической природе хромосом и генов.

В СССР по вполне известным причинам, связанным с Великой Отечественной войной и разгромом советской генетики в конце 1940-х гг., эта тенденция стала набирать свои силы с большим запозданием. Однако уже к середине 1960-х гг. физики активно вели биологические исследования в *экспериментальных* лабораториях институтов и университетов Москвы, Ленинграда, Новосибирска и других городов.

Уникальность становления В.А. Ратнера как ученого состояла в трех знаковых обстоятельствах: во-первых, в формировании его как ученого важнейшую роль сыграли три выдающихся ученых: директор Института цитологии и генетики СО АН СССР академик Д.К. Беляев, чл.-кор. АН СССР А.А. Ляпунов и корифей отечественной биологии и генетики д.б.н. Н.В. Тимофеев-Ресовский; во-вторых, Вадим Александрович сконцентрировал свое внимание на *теоретических* проблемах молекулярной генетики и, в третьих, его теоретические воззрения носили *системно-кибернетический характер*.

Роль Дмитрия Константиновича Беляева в становлении В.А. Ратнера как ученого трудно переоценить. Именно Д.К. Беляев был тем человеком, который и по существу, и образно говоря открыл для Вадима Александровича двери в науку, приняв его в свой институт. Не следует расценивать это решение Д.К. Беляева как ординарное. Хотя в то время генетика была в сильной степени «математизирована» (например, на уровне статистической обработки экспериментальных данных), большинству ученых казалось, что время настоящих («таких, как в физике», – говорили тогда) теоретических исследований еще не наступило. А тут пришел никому не известный молодой человек, заявивший, что он хотел бы заниматься именно теоретической генетикой. Надо было обладать проницательностью Д.К. Беляева для того, чтобы разглядеть в Вадиме Александровиче «божью искру», которая, действительно, позднее разгорелась в огонь познания. Справедливости ради следует сказать, что Д.К. Беляев как человек, умудренный жизненным опытом, прежде чем принять Вадима Александровича на работу дал ему все-таки для проверки задачу о фенотипическом проявлении скоррелированных признаков, и зачислен он был в институт только после того, как эту задачу решил.

На протяжении 25 лет Д.К. Беляев все более укреплялся в правильности своего выбора, поддерживая те теоретические исследования, которые проводил В.А. Ратнер со своей командой, создавал для этого организационные условия (формирование «матбиологической» группы под руководством В.А. Ратнера из талантливой молодежи, создание информационно-вычислительного комплекса и т. п.). Для В.А. Ратнера был очень важен личный пример Д.К. Беляева преданности науке, умения взять на себя большую (иногда предельно возможную) ответственность, умения формулировать и решать крупные научные проблемы.

С Н.В. Тимофеевым-Ресовским В.А. Ратнер познакомился на летних школах по биофизике и генетике. Эти школы с начала 1960-х гг. Н.В. Тимофеев-Ресовский организовывал и проводил на биостанции Миассово, что на Урале, по собственной инициативе, без согласования с вышестоящими инстанциями, как говорится, «на свой страх и риск». На эти школы всегда приезжало боль-

шое количество ученых, привлеченных масштабом личности Н.В. Тимофеева-Ресовского – крупнейшего российского биолога того времени. Именно здесь В.А. Ратнер познакомился и установил творческие отношения как с уже признанными учеными, корифеями биологии, генетики, биофизики, математики того времени: Л.А. Блюменфельдом, И.А. Полетаевым, А.А. Ляпуновым, М.В. Волькенштейном, В.Я. Александровым, так и со своими будущими друзьями, впоследствии выдающимися учеными: Ю.М. Свирежевым, С.Г. Инге-Вечтомовым, Л.А. Животовским, А.С. Антоновым и другими). Позднее были встречи с Н.В. Тимофеевым-Ресовским и обсуждение научных проблем на летних школах на Можайском море под Москвой, а также во время его визитов в ИЦиГ СО АН СССР. Хотя эти встречи были редкими и краткими, В.А. Ратнер так говорил о влиянии Н.В. Тимофеева-Ресовского на свою научную жизнь: «На первом же шаге нового поприща я встретил человека, который несколькими движениями определил уровень требований, задал методологию науки, показал, что такое хорошо и что такое плохо. Я понял, что это точка отсчета, с которой сознательно или бессознательно сверял все свои дальнейшие научные интересы и решения».

С Алексеем Андреевичем Ляпуновым – «отцом советской кибернетики», активнейшим поборником применения математических методов в биологии, заложившим основы отечественной математической биологии, В.А. Ратнер познакомился в Москве в начале 1961 г. После переезда А.А. Ляпунова в Новосибирск его активно работавший еженедельный домашний семинар по кибернетике был тем местом, через которое, по воспоминаниям В.А. Ратнера, «прошла» вся кибернетическая наука Академгородка. Именно там В.А. Ратнер получал новые для него кибернетические знания, объединив которые с экспериментальными данными молекулярной биологии и генетики, он создал концепцию молекулярно-генетических систем управления (МГСУ). Активнейшее сотрудничество В.А. Ратнера с А.А. Ляпуновым продолжалось до 1973 г., когда А.А. Ляпунов ушел из жизни. Оно включало научные дискуссии, в которых А.А. Ляпунов указывал В.А. Ратнеру на актуальные проблемы молекулярной кибернетики и подходы к их решению, а также обсуждение идей и задач, предложенных В.А. Ратнером, и результатов, полученных при их решении. При этом, как вспоминал В.А. Ратнер, оба участника дискуссии, маститый и молодой ученые, занимали иногда существенно различные позиции, что делало эти беседы особенно плодотворными.

Исследования В.А. Ратнера осуществлялись, преимущественно, в рамках трех основных направлений: теории молекулярно-генетических систем управления, теории молекулярной эволюции и теории структурно-функциональной организации генетических макромолекул.

Впервые в мировой науке того времени В.А. Ратнер осуществил анализ имевшихся экспериментальных данных молекулярной биологии и генетики и интерпретировал их с позиций кибернетики, сосредоточив внимание на особенностях управления в молекулярно-генетических системах, принципах кодирования генетической информации, проблемах помехоустойчивости генетического кода, генетических языках, используемых в молекулярно-генетических системах для реализации генетической информации, в том числе в процессе самовоспроизведения МГСУ и их взаимодействия с окружающей средой.

Одним из первых глубоких научных увлечений В.А. Ратнера была проблема генетического кода. В 1962 г. он предпринял героическую (иного слова не подберешь, учитывая, что он конкурировал, и при том успешно, с крупными западными научными коллективами) попытку решить проблему генетического кода, т. е. установить соотношение между кодонами (триплетами нуклеотидов) и кодируемыми ими аминокислотами. Для этого В.А. Ратнер располагал двумя типами экспериментальных данных: во-первых, опубликованной в работах М. Ниренберга и С. Очоа таблицей нуклеотидного состава кодонов, указывающей, какие тройки нуклеотидов (естественно, без указания порядка их расположения) соответствуют каждой аминокислоте; во-вторых, списком обусловленных одиночными нуклеотидными заменами мутационных замен аминокислот, наблюдавшихся в

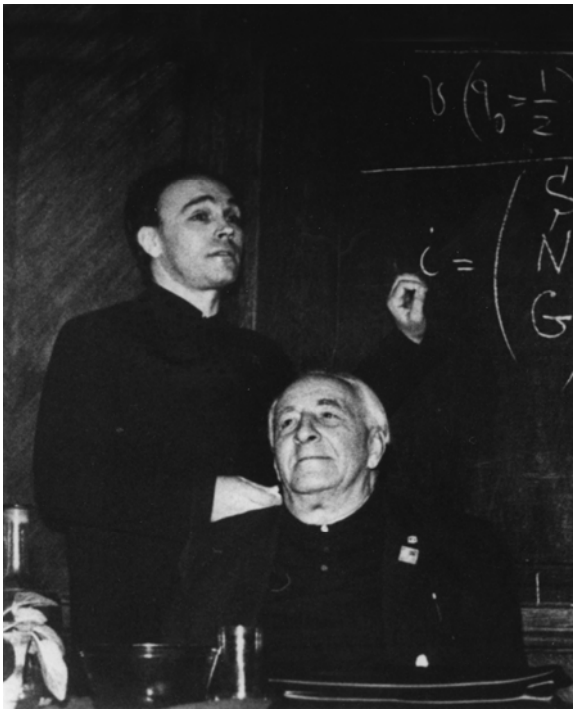
некоторых природных белках. В качестве инструмента для дешифровки генетического кода – определения порядка нуклеотидов в кодонах В.А. Ратнер использовал сформулированный им принцип связности кодовых серий, т. е. групп кодонов, соответствующих определенной аминокислоте. Согласно этому принципу, в пределах серии можно перейти от любого кодона к другому в результате последовательных замен отдельных нуклеотидов.

Не останавливаясь на деталях работы, отметим, что В.А. Ратнеру удалось чисто теоретическими методами получить поразительный результат – правильно предсказать 47 из 64! кодонов в одном из вариантов реконструированного им генетического кода. Эти результаты были получены В.А. Ратнером в 1965 г., а опубликованы – в 1966 г. Как известно, расшифровка генетического кода, основополагающий вклад в которую внесли Ф. Крик, М. Ниренберг, Г. Корана и Р. Холли, была завершена в 1965 г., а результаты этой работы были доложены в 1966 г. на конференции в Колд-Спринг-Харборе. Таким образом, независимо и полностью на теоретической основе В.А. Ратнер сумел правильно реконструировать примерно 75 % таблицы генетического кода, двигаясь «локоть к локтю» (есть выражение «ноздря в ноздрю» или «рука об руку») с западными учеными. Этот результат свидетельствует о том, что с самого начала своей работы В.А. Ратнер не только ставил перед собой наиболее актуальные и исключительно сложные (многим даже казалось – амбициозные) задачи, но и успешно их решал, получая значимые результаты.

Первые итоги работы В.А. Ратнера по концепции МГСУ были защищены им в качестве кандидатской диссертации в 1965 г. Оппонентами на защите диссертации были А.А. Ляпунов и А.А. Нейфах. Внешний отзыв прислал Н.В. Тимофеев-Ресовский. Через год эта диссертация была опубликована в серии «Кибернетика в монографиях» под названием «Генетические управляющие системы» под редакцией А.А. Ляпунова. Замечательно и такое совпадение: именно в том же 1966 г. крупнейший американский биолог-теоретик Кауфман опубликовал свои первые основополагающие работы по теории генных сетей, от которых зарубежное научное сообщество отсчитывает начало теоретических исследований в области МГСУ. В 1976 г. В.А. Ратнеру была присуждена ученая степень доктора биологических наук за работу «Молекулярно-генетические системы управления», суммирующую результаты исследований, начатых в начале 1960-х гг.

В конце 1960-х гг. В.А. Ратнер и Р.Н. Чураев (один из первых аспирантов В.А. Ратнера, «матбиолог первого поколения», а в настоящее время – доктор биологических наук) и подключившийся позднее Г.Х. Кананян приступили к пионерской и, как многим казалось, безнадежной по масштабам работе – портретному математическому моделированию сложных МГСУ бактериальной клетки. В результате была создана первая в мировой науке математическая модель генетически контролируемого онтогенеза простейшего организма – фага лямбда. Эта модель количественно описывала закономерности реализации генетической программы фага лямбда, контролирующие лизогенный и литический режимы его функционирования. В рамках этого цикла работ Р.Н. Чураев сформулировал концепцию эпигена – одно из крупнейших теоретических обобщений в области молекулярно-генетических механизмов хранения и реализации генетической информации. Разработанный в этих исследованиях обобщенный пороговый метод является одним из эффективных инструментов для моделирования динамики МГСУ про- и эукариотических организмов. В этих работах в начале 1970-х гг. был выявлен и теоретически изучен один из важных элементарных объектов бактериальных МГСУ – двухоперонный триггер, обладавший двумя устойчивыми альтернативными состояниями и множеством других качественно важных динамических свойств. В 1999 г. эти исследования увенчались замечательным результатом: в лаборатории, возглавляемой Р.Н. Чураевым, был проведен компьютерный дизайн простейшей генной сети на основе двухоперонных триггеров, осуществлено ее генно-инженерное конструирование и экспериментальное исследование, показавшее соответствие наблюдаемых и теоретически предсказанных свойств созданной молекулярно-генетической конструкции.

Крупный методический вклад в развитие концепции МГСУ был осуществлен в рабо-



2-й съезд ВОГиС, 1972 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский и В.А. Ратнер.

тах В.А. Ратнера и его аспиранта (впоследствии доктора биологических наук) С.Н. Родина при исследовании проблемы межаллельной комплементарности. Впервые для изучения этого генетического феномена был предложен универсальный компьютерный подход для анализа матриц комплементарности, основанный на методах графов интервалов. Используя этот метод, В.А. Ратнер совместно с Д.П. Фурман и С.Н. Родиным провел большой цикл экспериментально-компьютерных исследований по генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster,* продолживших классические работы А.С. Серебровского и Н.П. Дубинина по проблемам межаллельной комплементации и ступенчатого аллелизма. Позднее, после полной расшифровки геномной ДНК локуса *scute* эти результаты получили полное подтверждение.

На протяжении всей своей научной деятельности В.А. Ратнер развивал концепцию МГСУ, пополняя ее все новыми результатами. Важной частью этих исследований была формулировка информационно-лингвистического подхода для описания закономерностей кодирования генетической информации. Постановки задач и многие результаты, полученные В.А. Ратнером в этой области, были пионерные: общие свойства, сравнительный анализ иерархической структуры генетического языка, естественных языков человека и языков программирования; концепция генов как информационных единиц; методы контекстного анализа генетических последовательностей.

В.А. Ратнер внес фундаментальный вклад в теорию молекулярной эволюции. Эволюционная идея в его исследованиях была одной из доминирующих, центральных, основополагающих. В этом он был горячим последователем Ф.Г. Добжанского, отмечавшего, что понимание, осмысливание любых особенностей биологической организации требует их непременного, обязательного рассмотрения в эволюционном аспекте. Именно В.А. Ратнеру принадлежит авторство понятия «эволюционные мотивации» – комплекса факторов, условий, обстоятельств, движущих сил и процессов, обусловивших в ходе эволюции возникновение той или иной особенности биологической организации изучаемых молекулярно-генетических объектов, систем или процессов.

Одна из первых эволюционных работ В.А. Ратнера, проведенная им совместно с матбиологом, аспирантом А.Г. Бачинским, была связана с исследованием свойств генетического кода – симметрии, регулярности, помехоустойчивости, универсальности, а также путей его возникновения и эволюции. Впервые было показано существование положительной зависимости между частотами присутствия аминокислот в белках и количеством кодонов, кодирующих каждую аминокислоту (т. е. шириной кодовых серий). Это замечательное свойство обеспечивает помехоустойчивость генетического кода – повышенную вероятность сохранения смысла кодируемых аминокислот при одноударных мутациях (заменах отдельных нуклеотидов) в кодонах. В этих же исследованиях была построена математическая модель, основанная на оригинальной гипотезе, согласно которой различная частота встречаемости аминокислот в белках и ее корреляция с шириной кодовых серий отражает процесс постепенного эволюционного «захвата» аминокислотами определенных групп кодонов. Таким образом, аминокислоты, которые в

Лаборатория генетики популяций ИЦиГ СО АН СССР, 1982 г.
Первый ряд (сидят) слева-направо: И.К. Захаров; Э.Х. Гинзбург; Д.П. Фурман; З.С. Никоро; М.Д. Голубовский; И.Д. Ерохина; Р.Н. Чураев. Второй ряд (стоят) слева-направо: Л.В. Омельянчук; И.Н. Шиндялов; Ю.Г. Матушкин; С.Н. Родин; А.А. Жарких; В.В. Соловьев; В.А. Ратнер; И.А.-О. Шахмурадов, Н.А. Колчанов.

примитивных МГСУ стали использоваться раньше, с одной стороны, чаще представлены в современных белках, а с другой – они сумели «захватить» больше кодонов.

Совместно с В.В. Шаминым В.А. Ратнер во второй половине 1970-х гг. выполнил изящный цикл работ по моделированию простейших универсальных самовоспроизводящихся молекулярно-генетических систем – сайзеров. Сайзер представляет собой пару несцепленных матриц, одна из которых кодирует фермент репликации этих матриц, а вторая – фермент трансляции белков, кодируемых этими матрицами. Изучение этих простых по структурной организации объектов показало, что они обладают богатыми динамическими свойствами и высоким потенциалом интеграции, позволяющими рассматривать их в качестве вероятных претендентов на те «предковые» примитивные элементарные модули, из которых в ходе эволюции возникали сложные самовоспроизводящиеся системы.

Как известно, во второй половине 1970-х гг. известный японский генетик Моото Кимуро, проанализировав имевшиеся в то время экспериментальные данные, обосновал концепцию нейтральности молекулярной эволюции, согласно которой *адаптивные мутации в ходе эволюции либо не фиксировались, либо их фиксация наблюдалась настолько редко, что не вносила существенного вклада в эволюционный процесс; в то же время абсолютно подавляющая часть фиксирующихся мутаций являлись нейтральными, то есть не повышающими приспособленности несущих их организмов.* Эта концепция вызвала бурную дискуссию между классическими биологами (***дарвинистами***), с одной стороны, на протяжении многих десятилетий до этого накапливавших доказательства удивительной целесообразности взаимоотношения организмов с окружающей средой, которая могла возникнуть только в результате эволюционного процесса, сопровождавшегося фиксацией адап-

тивных мутаций, и ***кимуровцами***, которые утверждали, что, согласно имеющимся экспериментальным данным по молекулярной эволюции, строгие количественные доказательства существования адаптивных замен в настоящее время отсутствуют.

В связи с этим следует отметить замечательный цикл эволюционных работ В.А. Ратнера совместно с С.Н. Родиным и А.А. Жарких, который позволил правильно расставить ряд акцентов в дискуссии по проблемам нейтральности–адаптивности молекулярной эволюции. В основе этих исследований лежал оригинальный разработанный А.А. Жарких метод реконструкции филогенетических деревьев для аминокислотных последовательностей, базировавшийся на принципе парсимонии: при реконструкции истинным считалось такое древо, которое соответствовало минимальному количеству аминокислотных замен, фиксировавшихся в ходе эволюционного процесса, который привел к возникновению исследуемого набора последовательностей. С помощью этого метода была проведена реконструкция филогенетического древа суперсемейства глобинов (включавшего в себя семейства α- и β-цепей гемоглобинов, а также миоглобины), реконструированы предковые аминокислотные последовательности, а также аминокислотные замены, фиксировавшиеся в ходе эволюции.

Было выявлено несколько существенных особенностей эволюции глобинов: 1) средняя скорость молекулярной эволюции оказалась непостоянной по времени, а была максимальной в эпоху выхода позвоночных на сушу; 2) в активных центрах гемоглобинов (области контакта между субъединицами и центры связывания 2,3-дифосфоглицерата) скорость фиксации аминокислотных замен была в это время в 30–40 раз выше, чем в другие периоды эволюции; 3) в активных центрах гемоглобинов в это время была очень велика доля замен, приводивших к выраженным изменениям физико-химических свойств аминокислот. Эти результаты привели авторов к выводу об явно адаптивном характере эволюции активных центров глобинов при переходе животных к кислородному дыханию. По нашему мнению, эта работа давала первые количественные доказательства адаптивной молекулярной эволюции, причем, что очень существенно, связанной с ароморфозом (эволюционным приспособлением широкого профиля) – освоением качественно новой среды и соответствующими изменениями энергетики и метаболизма. Замечательно, что эти работы были выполнены в конце 1970-х гг., т. е. еще до начала ей дискуссии по проблеме «нейтральности–адаптивности», так что к моменту, когда она разгорелась, В.А. Ратнер и его коллеги уже имели доказательства адаптивности эволюции, полученные на молекулярном уровне.

В дальнейшем проблема нейтральности–адаптивности оставалась одной из центральных в эволюционных исследованиях В.А. Ратнера. Например, в его работах с С.Н. Родиным были построены изящные математические модели, объяснявшие возникновение адаптивного режима эволюции в системе «фаг–бактерия». В этом случае адаптивными являются любые мутации в геноме бактерии, позволяющие ей ускользнуть от заражения фагом; в то же время мутации в геноме фага, повышающие вероятность инфицирования бактерии, также являются адаптивными. Подобного рода коэволюция может приводить к высокой скорости фиксации адаптивных замен по определённым локусам фага и бактерии.

Еще одна линия изучения этой проблемы была связана с молекулярной эволюцией оболочечных белков вируса гриппа – гемагглютининов. Анализ, проведенный В.А. Ратнером совместно с Л.В. Омельянчуком и Н.А. Колчановым, показал, что в ряде ветвей филогенетического дерева генов гемагглютининов скорость фиксации несинонимических замен во много раз больше, чем синонимических, что давало строгие количественные доказательства адаптивности эволюции гена, кодирующего оболочечный белок гемагглютинин, для ряда штаммов вируса гриппа. Существенно, что и здесь адаптивная природа эволюции также объясняется коэволюционным механизмом, только в этом случае коэволюционируют вирус гриппа, с одной стороны, и иммунная система организма – с другой. При этом любые мутации, меняющие структуру антигенных детерминант гемагглютинина, позволяют вирусу ускользать от действия иммунной системы, что и обусловливает их адаптивный характер для вируса гриппа.

В.А. Ратнер внёс крупный вклад в математическую популяционную генетику. Ему принадлежит авторство нескольких серьезных теорем в этой области. Он был глубоким знатоком проблемы и умел применить свои знания по математической популяционной генетике к решению различных, на первый взгляд, далеких от нее задач. Особенно активно он занимался этими вопросами с конца 1960-х до середины 1970-х гг. Наиболее важный результат в этой области – доказательство теоремы об условиях асимптотического невырождения конечных популяций, был получены им совместно с М.Р. Штабным и М.А. Коростышевским.

Как-то в разговоре с одним из авторов настоящей статьи Вадим Александрович образно сравнил умелого научного руководителя с командиром, который планирует операцию по овладению большой территорией, удерживаемой противником. Имеются силы, определены сроки, однако операцию надо проводить не в форме лобовой атаки, затрачивая огромные усилия на взятие незначимых укреплений. Следует овладевать ключевыми высотами и развивать успех в тех направлениях, где он наметился, умея быстро перегруппировать силы и прекращая усилия на второстепенных направлениях, особенно в тех случаях, когда главные атакующие силы ушли далеко вперед. Именно так работал В.А. Ратнер, на первый взгляд, неожиданно теряя интерес к некоторым из тех задач, которыми он ранее активно занимался и, напротив, загораясь, как факел, новыми идеями.

В связи с этим следует отметить особый интерес к изучению эволюционной роли мобильных генетических элементов (МГЭ), который возник у В.А. Ратнера с середины 1980-х гг. Ощущая острую потребность в новых экспериментальных данных, необходимых для теоретических построений в этой области, он без малейших колебаний приступил совместно с Л.А. Васильевой к экспериментально-теоретическому изучению индукции транспозиций МГЭ дрозофилы стрессовыми условиями среды и влияния таких транспозиций на количественные признаки дрозофилы. При этом В.А. Ратнер выступал не только в привычной для него роли генератора идей, но и обеспечивал «обратную связь» между экспериментом и теорией, осуществляя теоретическую интерпретацию экспериментальных данных и планируя на этой основе новые эксперименты. Суть концепции, сформулированной в результате этих исследований, состоит в том, что МГЭ дрозофилы являются не просто «геномными паразитами», но особым классом генетических объектов, весьма чувствительных к внешним и генетическим воздействиям. Они реагируют на такое вмешательство вспышками перемещений МГЭ, множественных в геноме и массовых в популяциях.

Вызывая изменения функции генов, такие транспозиции могут представлять собой эффективный механизм генерации наследственной изменчивости, особенно важный для «поиска» новых вариантов генотипов, способных выживать в резко изменяющихся условиях среды. Понятно, однако, что длительные высокие темпы генерации генотипической изменчивости не совместимы с нормальной эволюцией популяций, так как ведут к их гибели (вырождению) вследствие накопления высокого уровня генетического груза. Оптимальной является стратегия активного реагирования, проявляющаяся в резком повышении темпов генерации генотипической изменчивости в популяциях, попадающих в неблагоприятные условия среды, и снижении темпов её генерации при возвращении в нормальные условия, к которым популяция адаптировалась в ходе предшествующей эволюции.

Результаты этих исследований, опубликованных в десятках статей, привели В.А. Ратнера и Л.А. Васильеву к представлению о том, что индукция транспозиции МГЭ дрозофилы при стрессовых условиях может быть связана с системой генов (белков) теплового шока. Подтверждением правильности этих взглядов является экспериментальное обнаружение в ряде работ так называемых «генов эволюции», ответственных при неблагоприятных условиях за генерацию высокого уровня генотипической изменчивости путем стимуляции мутационного и рекомбинационного процессов. Заметим, что одним из «генов эволюции» оказался ген, кодирующий белок теплового шока HSP70.

С середины 1970-х гг. становилось все более ясно, что понимание особенностей

структурно-функциональной организации молекулярно генетических систем на всех иерархических уровнях их организации невозможно без знания тонких особенностей структуры генетических макромолекул, молекулярных механизмов, посредством которых информация, закодированная в первичной структуре биополимеров, обеспечивает формирование их функционально активной пространственной структуры (проблема «физического кода»); накапливалось все больше данных, свидетельствующих о том, что понимание режимов молекулярной эволюции требует умения оценивать влияние мутаций на структуру и функцию биологических макромолекул. Именно поэтому по инициативе В.А. Ратнера в его группе начались исследования по структурно-функциональной организации генетических макромолекул (ДНК, РНК и белков). Они проводились совместно с Н.А. Колчановым, В.В. Соловьёвым, Л.В. Омельянчуком, И.Н. Шиндяловым. Эти исследования включали: создание методов для расчета вторичной структуры РНК, а также вторичной и пространственной структуры белков; разработку методов поиска закономерностей в организации пространственной структуры биологических макромолекул; исследование топологических ограничений, накладываемых на структуры белков в ходе их эволюции; разработку методов оценки влияния мутаций на пространственную структуру и конформационную стабильность белков.

В это время в банках данных началось стремительное накопление расшифрованных нуклеотидных последовательностей, что потребовало создания методов анализа генетических текстов, их выравнивания, выявления в нуклеотидных последовательностях повторов, функциональных мотивов, различных типов структурных элементов и т. д. Словом, это было начало подступа к тому комплексу проблем, который в настоящее время называется компьютерной геномикой. Решением этих задач под руководством В.А. Ратнера занимались А.А. Жарких, В.В. Соловьев, Н.А. Колчанов, Л.В. Омельянчук. Именно понимание необходимости своевременного резкого поворота интересов части возглавляемого им научного коллектива к проблемам структурно-функциональной организации генетических макромолекул при сохранении двух других векторов исследований (теория МГСУ и теория молекулярной эволюции) и позволило В.А. Ратнеру создать уникальное триединство его исследований. Фактически эти научные направления и лежат в основе того, что в настоящее время называют системной компьютерной биологией.

В связи с этим следует сказать об еще одном важнейшем направлении деятельности, которому В.А. Ратнер постоянно уделял огромное внимание, – компьютеризации теоретических исследований. Первоначально в молекулярной кибернетике и теоретической генетике доминировали аналитические подходы, а основные результаты возникали на «кончике пера». Однако уже «матбиологам первого поколения», начавшим свои исследования в конце 1960-х гг., для получения количественных результатов пришлось использовать самые мощные по тем временам отечественные электронно-вычислительные машины – М220 и БЭСМ-6 (иностранное слово «компьютер» в то время не использовалось, его заменяла аббревиатура ЭВМ – электронно-вычислительные машины). К концу 1970-х гг., когда исключительно быстрыми темпами стали накапливаться огромные объемы экспериментальных данных (последовательности ДНК, РНК и белков, пространственные структуры белков и т. п.), компьютеризация стала велением времени, обязательным и необходимым условиям для проведения исследований в области молекулярной кибернетики. В ИЦиГ СО АН СССР в начале 1980-х гг. был создан один из первых и, по-видимому, крупнейший в то время в СССР, специализированный Информационно-вычислительный комплекс (ИВК) для исследований по молекулярной кибернетике на базе отечественных мини-ЭВМ СМ-4, имевший также сетевой доступ к вычислительным ресурсам Вычислительного центра СО АН СССР. В организации и успешном становлении ИВК важнейшую роль сыграли научное руководство В.А. Ратнера, его активная позиция, а также программистские таланты матбиолога А.А. Жарких. Наличие в ИЦиГ СО АН СССР мощных вычислительных средств позволило быстро развернуть исследования в рамках

нового, формировавшегося в то время научного направления – биоинформатики, обеспечившего в начавшуюся «геномную» эпоху методическую платформу для проведения исследований по молекулярной кибернетике.

В.А. Ратнер был талантливым педагогом. Традиции классической лекторской школы, впитанные Вадимом Александровичем за время обучения в ЛГУ, преподавательский опыт, накопленный во время работы в вузах Хабаровска и Новосибирска, позволили ему стать одним из наиболее ярких и интересных лекторов молодого Новосибирского государственного университета. К преподавательской деятельности он относился чрезвычайно ответственно, серьезно и с любовью. Его лекции отличались четкостью и логичностью представления материала, богатством иллюстративного материала, глубиной рассмотрения проблем и одновременно доходчивостью. На лекциях Вадим Александрович был сосредоточен, серьёзен и одновременно демократичен. Ученое звание доцента по кафедре цитологии и генетики факультета естественных наук НГУ было присвоено Вадиму Александровичу в 1971 г., ученое звание профессора – в 1978 г. На биологическом отделении ФЕН НГУ он читал такие курсы, как «Молекулярная генетика», «Математическая генетика популяций», «Молекулярные системы управления», «Молекулярная эволюция», «Мобильные элементы и количественные признаки».

Рассказывая о преподавательской деятельности Вадима Александровича, следует особо отметить его важнейшую роль в организации специализации по математической биологии на биологическом отделении ФЕН НГУ. Как вспоминал Вадим Александрович, он был биологическим куратором и «мотором» специализации, в то время как «идеологом этого мероприятия» был А.А Ляпунов. С 1968 г. до настоящего времени выпускниками специализации «Математическая биология» стало более ста студентов НГУ. Создание указанной специализации позволило развернуть в ИЦиГ СО АН СССР (РАН) крупномасшабные исследования, которые принесли международную известность школе В.А. Ратнера по молекулярной кибернетике. В настоящее время «наследником» специализации «Математическая биология» является кафедра информационной биологии ФЕН НГУ, обеспечивающая подготовку специалистов в области компьютерной геномики, структурной компьютерной биологии, системной компьютерной биологии, эволюционной компьютерной биологии. Заметим, что создание в 1968 г. специализации «Математическая биология» на ФЕН НГУ, как минимум, на четверть века опередило формирование большого количества кафедр биоинформатики в зарубежных и российских университетах, начавшееся во второй половине 1990-х гг., когда биологическим научным сообществом была осознана критическая необходимость и значимость теоретических и компьютерных исследований в области молекулярной биологии и генетики.

Создание специализации «Математическая биология» было одним из важнейших научных, организационных и педагогических шагов в жизни В.А. Ратнера. Собирая вокруг себя с конца 1960-х гг. талантливых молодых людей, горевших желанием математизировать экспериментальную генетику, В.А. Ратнер значительно расширил фронт исследований, концентрируя усилия на большом количестве актуальных научных проблем. В.А. Ратнер не был ученым-одиночкой. Он понимал, что, работая в одиночку (хотя это спокойнее для нервной системы и полезней для здоровья), он не сможет получить ответ на огромное разнообразие интересующих его жгучих вопросов – просто не хватит времени («жизнь коротка, а сделать нужно много», любил повторять Вадим Александрович). Однако проблема частично решается, если рядом работают заряженные твоим энтузиазмом и интересом к науке люди.

В.А. Ратнер был также известен как один из блестящих популяризаторов и историков науки – его перу принадлежит более двух десятков статей этих жанров, опубликованных в энциклопедиях и в журналах «Genetics», «Природа», «Соросовский образовательный журнал», «Информационный вестник ВОГиС». В яркой и живой форме эти статьи рассказывают об истории выдающихся генетических открытий, актуальных проблемах генетики, а также о крупнейших российских ученых – Д.К. Беляеве, Н.В. Тимофееве-Ресовском, А.А. Ляпунове, И.А. Полетаеве, С.М. Гершензоне и других, с которыми

Владимиру Александровичу посчастливилось работать и встречаться. Подводя итоги своей деятельности, Вадим Александрович написал замечательную книгу «Генетика, молекулярная кибернетика: личности и проблемы», в которой описал возникновение и эволюцию идей кодирования и реализации генетической информации, а также дал впечатляющую панораму развития молекулярной кибернетики от основополагающих идей классиков (Н.К Кольцов, Н.В. Тимофеев-Ресовский, М. Дельбрюк) до открытий настоящего времени.

Формальный послужной список В.А. Ратнера выглядит, как и у большинства ученых, просто: с декабря 1960 г. – м.н.с., с 1967 г. – с.н.с. лаборатории эволюционной генетики животных Института цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, заведующим которой был директор института Д.К. Беляев. В 1973 г. со своей научной группой, сформированной из «матбиологов» первого выпуска, он перешел в лабораторию генетики популяций, которую в то время возглавляла Зоя Софроньевна Никоро. С 1978 г. В.А. Ратнер руководит лабораторией генетики популяций. В 1986 г. в связи с расширением масштабов компьютерно-теоретических исследований был организован теоретический отдел во главе с В.А. Ратнером. С 1990 по 2002 гг. он заведующий лабораторией молекулярно-генетических систем ИЦиГ СО РАН. В.А. Ратнер – профессор кафедры цитологии и генетики ФЕН НГУ, академик РАЕН, Соросовский профессор.

В.А. Ратнер – автор 390 научных работ, в том числе автор и соавтор 10 монографий и учебников по молекулярной кибернетике и молекулярной генетике. Под его редакцией вышло в свет 15 книг, в том числе 10 тематических сборников работ по математической генетике и теории молекулярной эволюции. В.А. Ратнер был членом редколлегий международных журналов: «Biometrische Zeitschrift», «Genetique, selection, evolution» и «Theoretical Popula-tion Biology».

За этими сухими фактами стоит более 40 лет (с 1961 по 2002 гг.) творческой жизни, посвященной теоретическим и экспериментальным исследованиям, направленным на развитие концепции МГСУ и создание нового научного направления – молекулярной кибернетики. Важнейшая заслуга В.А. Ратнера состоит в том, что он сумел построить цельное и стройное «здание» теоретической генетики, базирующееся как на фундаментальных концепциях генетики и кибернетики, так и на огромном количестве экспериментальных данных, служивших питательной средой для его теоретических раздумий.

Вадим Александрович был романтиком науки и жизнелюбом. Он часто улыбался. В юности он получил музыкальное образование – играл на фортепиано, любил петь. Знал поэзию и сам писал стихи. Хорошо играл в баскетбол. Его отличало крепкое рукопожатие и прямой, слегка ироничный взгляд.

Как известно, масштабность ученого определяется не только по полученным результатам, но и по созданной научной школе, в которой порожденные им идеи стимулируют, направляют энергию молодежи к получению новых знаний. В.А. Ратнер является создателем широко известной и признанной новосибирской школы молекулярной кибернетики, которая заложила основы теории молекулярно-генетических систем управления, внесла принципиальный вклад в построение единой теории молекулярной эволюции, разработала ряд новых разделов теоретической и эволюционной генетики.

Молодые и уже «состоявшиеся» известные ученые – ученики В.А. Ратнера работают в настоящее время в десятках научных организаций как в России, так и за рубежом, продолжая исследования по самым актуальным направлениям теоретической генетики, биоинформатики, информационной биологии. Учениками и последователями В.А. Ратнера считают себя как те, кто учился у него в НГУ по специализации «Математическая биология», работал рядом с ним в институте, так и те, кто относит себя к его «внукам» – ученикам его учеников. Можно со всей ответственностью утверждать, что если бы 28-летний Вадим Ратнер не пришел в 1960 г. в Институт цитологии и генетики СО АН СССР, движимый, как и все молодые люди, желающие посвятить себя науке, стремлением совершить выдающиеся открытия, отечественная, да и мировая генетика недосчитались бы многих значимых результатов, а ИЦиГ СО РАН не стал бы одним из признанных мировых центров теоретической биологии.

Список основных научных трудов В.А. Ратнера

Беляев Д.К., Ратнер В.А. Анализ генетических и фенотипических корреляций в связи с некоторыми проблемами селекции и эволюции // Докл. АН СССР. 1961. Т. 140, № 3. С. 699–702.

Бердышев Г.Д., Ратнер В.А. Код наследственности. Новосибирск: Новосибирское кн. изд-во, 1963. 87 с.

Ратнер В.А. Элементы вырождения в биохимическом коде // Проблемы кибернетики. 1963. Вып. 10. С. 195–203.

Ратнер В.А. Принцип связности серий и определение порядка оснований в кодонах // Биофизика. 1964. Т. 9. Вып. 5. С. 621–625.

Ратнер В.А. Об определении последовательности оснований в аминокислотном коде // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1964. Т. 69. Вып. 6. С. 110–119.

Ратнер В.А. Генетические управляющие системы. Новосибирск: Наука, 1966. 181 с.

Ратнер В.А. Линейная упорядоченность генетических сообщений // Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 37–60.

Ратнер В.А. Популяционная динамика порядка генов в геноме. Сообщение I. Стабилизация порядка генов в отсутствие отбора аллелей // Генетика. 1969. Т. 5, № 1. С. 136–143.

Ратнер В.А. Математические модели в популяционной генетике: частотные детерминированные модели // Итоги науки и техники. Сер. Математические методы в биологии. М.: ВИНИТИ, 1969. С. 88–115.

Ратнер В.А., Фурман Д.П., Никоро З.С. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1969. Т. 5, № 6. С. 72–85.

Ратнер В.А. О некоторых особенностях управления онтогенезом у фагов λ и Т4 // Онтогенез. 1970. Т. 1, № 2. С. 166–175.

Ратнер В.А. О локализации репликаторов и терминаторов фага λ и F-эписомы // Генетика. 1970. Т. 6, № 5. С. 150–154.

Ратнер В.А. Популяционные модели возникновения вырожденности в генетическом коде. Сообщение 1. «Захват» нонсенс-кодона серией смысловых кодонов // Генетика. 1970. Т. 6, № 10. С. 142–154.

Ратнер В.А. Уравнения динамики менделевских популяций и концепция обобщенных приспособленностей // Сборник трудов по агрономической физике. Л.: АФИ, 1971. Вып. 30. С. 131–141.

Ратнер В.А., Куличков В.А. Терминатор редупликации у фага λ // Генетика. 1971. Т. 7, № 12. С. 144–147.

Ратнер В.А., Чураев Р.Н. Существует ли двухоперонная система управления (триггер)? Некоторые факты и эвристическое значение триггера // Генетика. 1971. Т. 7, № 9. С. 175–179.

Пых Ю.А., Ратнер В.А. Устойчивость полиморфизма в популяции с инбридингом // Сборник трудов по агрономической физике. Л.: АФИ, 1971. Вып. 30. С. 142–149.

Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А. Исследование математической модели однолокусной популяции с несимметричной матрицей приспособленности // Кибернетика. 1971. № 5. С. 142–150.

Ратнер В.А. Принципы организации и механизмы молекулярно-генетических процессов. Новосибирск: Наука, 1972. 323 с.

Ратнер В.А. О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. С. 5–27.

Ратнер В.А. Обобщенная приспособленность и фундаментальная теорема естественного отбора Фишера // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 10–26.

Ратнер В.А., Бачинский А.Г. Популяционные модели возникновения вырожденности в генетическом коде. Сообщение 2. Конкуренция двух серий за один нонсенс // Генетика. 1972. Т. 8, № 2. С. 173–184.

Ратнер В.А., Бачинский А.Г. Популяционная модель возникновения устойчивой неоднозначности в генетическом коде // Генетика. 1972. Т. 8, № 3. С. 153–160.

Ратнер В.А., Куличков В.А. О принципах организации полирепликонных систем // Генетика. 1972. Т. 8, № 11. С. 180–182.

Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А. Об устойчивости полиморфизма в однолокусной популяции // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 37–52.

Ратнер В.А., Куличков В.А., Медник И.Г. Популяционная динамика порядка генов в геноме. Сообщение 3. О некоторых возможностях существования полиморфизма по инверсии // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 103–137.

Ратнер В.А., Козлов В.Е. Аддитивная полигенная модель количественных признаков: многолокусная менделевская популяция с рекомбинациями и плейотропией // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 153–164.

Ратнер В.А., Куличков В.А. Особенности знаков пунктуации и хромосомных аберраций в поли-

репликонных системах // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 183–209.

Чураев Р.Н., Ратнер В.А. Моделирование молекулярно-генетических систем управления на языке теории автоматов. Сообщение 1. Опероны и оперонные системы // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 210–227.

Чураев Р.Н., Ратнер В.А. Моделирование молекулярно-генетических систем управления на языке теории автоматов. Сообщение 2. Ферменты и полиферментные системы // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 228–239.

Ратнер В.А., Бачинский А.Г. Популяционные модели возникновения вырожденности в генетическом коде. Сообщение 3. Строгое решение задачи о конкуренции двух серий за один нонсенс // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 240–257.

Ратнер В.А., Бачинский А.Г. Строгое решение задачи о возникновении устойчивой поливариантности кодонов // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1972. С. 258–279.

Ratner V.A., Kulichkov V.A. On principles of organization of polyreplicon systems // Theor. Appl. Genet. 1972. V. 42. P. 145–150.

Чураев Р.Н., Ратнер В.А. О моделировании молекулярно-генетических систем управления на языке теории автоматов // Генетика. 1973. Т. 9, № 2. С. 173–175.

Ratner V.A. The genetics language // Progress in Theoretical Biology. N.Y.: Acad. Press, 1974. V. 3. P. 143–228.

Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А. Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука-Физматгиз, 1974. 455 с.

Ратнер В.А. Генетическая система, контролирующая онтогенез у фага λ // Усп. соврем. биологии. 1974. Т. 77. Вып. 1. С. 3–17.

Коростышевский М.А., Штабной М.Р., Ратнер В.А. О некоторых стохастических закономерностях эволюционного процесса // Вопросы математической генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1974. С. 5–32.

Ратнер В.А., Фрисман Е.Я. О возможности дивергенции генетической структуры двух частично изолированных популяций // Вопросы математической генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1974. С. 56–72.

Бачинский А.Г., Ратнер В.А. Оптимальность и помехоустойчивость генетического кода // Вопросы математической генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1974. С. 242–263.

Куличков В.А., Ратнер В.А. О некоторых эволюционных особенностях полирепликонных систем // Вопросы математической генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1974. С. 272–304.

Korostyshevsky M.A., Shtabnoy M.R., Ratner V.A. On some principles of evolution viewed as a stochastic process // J. Theor. Biol. 1974. T. 48. P. 85–103.

Чураев Р.Н., Ратнер В.А. Моделирование динамики системы управления развитием λ-фага // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. С. 5–66.

Ратнер В.А., Кананян Г.Х. Построение филогенетических древ для функциональных центров глобинов // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. С. 125–168.

Ратнер В.А., Куличков В.А. Возможный путь возникновения сцепленных многооперонных систем путем объединения кольцевых плазмид // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. С. 169–190.

Ратнер В.А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск: Наука, 1975. 287 с.

Bachinsky A.G., Ratner V.A. Noise immunity of the genetic code // Biometrische Zeitschrift. 1976. B. 18, N 1. Z. 53–67.

Ratner V.A., Rodin S.N. Theoretical aspects of genetic complementation // Progress in Theoretical Biology / Eds R. Rosen, F.M. Snel. N.Y.: Acad. Press, 1976. V. 4. P. 1–63.

Ratner V.A., Bachinsky A.G. A cybernetic approach to the origin of genetic coding mechanism. I. Methodological principles // Origins of Life. 1976. V. 7, N 3. P. 225–228.

Bachinsky A.G., Ratner V.A. A cybernetic approach to the origin of genetic coding mechanism. II. Formation of the code series // Origins of Life. 1976. V. 7, N 3. P. 229–233.

Ратнер В.А. О некоторых теоретических проблемах молекулярной эволюции // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 18–29.

Ratner V.A., Rodin S.N. Theoretical aspects of genetic complementation // Progr. Theor. Biol. N.Y.: Acad. Press., 1976. V. 4. P. 1–163.

Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика (элементарный курс). Новосибирск: Наука, 1977. 126 с.

Ратнер В.А. Кратность заражения бактериальной культуры умеренным бактериофагом и доля лизогенных ответов // Вопросы теории молекулярно-генетических систем. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1977. С. 24–35.

Ратнер В.А., Макарова С.И. Кинетическая мо-

дель системы, состоящей из репрессируемого и индуцируемого оперонов, связанных через общий метаболит // Вопросы теории молекулярно-генетических систем. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1977. С. 62–98.

Фурман Д.П., Ратнер В.А. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster*. Сообщение 2. Влияние температуры на мутационные проявления гетерозигот // Генетика. 1977. Т. 13, № 4. С. 667–680.

Фурман Д.П., Родин С.Н., Ратнер В.А. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster*. Сообщение 3. Влияние температуры на карты функциональных проявлений гомозигот // Генетика. 1977. Т. 13, № 6. С. 1042–1053.

Фурман Д.П., Родин С.Н., Ратнер В.А. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster*. Сообщение 4. Влияние температуры на функциональные проявления гетерозигот // Генетика. 1977. Т. 13, № 7. С. 1220–1232.

Фурман Д.П., Родин С.Н., Ратнер В.А. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster*. Сообщение 5. Карты функциональных проявлений гетерозигот и модель явления // Генетика. 1977. Т. 13, № 8. С. 1387–1396.

Ратнер В.А., Родин С.Н., Жарких А.А. Исследование молекулярной филогении глобинов уточненным методом // Математические модели эволюции и селекции. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1977. С. 53–96.

Ratner V.A. Molekulargenetische Steuerungssysteme. Berlin: Akademie-Verlag, 1977.

Ratner V.A., Tchuraev R.N. Simplest genetic systems controlling ontogenesis: organization principles and models of their function // Progress in Theoretical Biology. N.Y.: Acad. Press., 1978. V. 5. P. 82–127.

Ратнер В.А. Теоретические исследования молекулярно-генетических систем управления // Методологические и теоретические проблемы биофизики. М.: Наука, 1978. С. 67–78.

Ратнер В.А. Математические модели в теории молекулярной эволюции // Итоги науки и техники. Сер. Математическая биология и медицина. Т. 1. М.: ВИНИТИ, 1978. С. 210–257.

Ратнер В.А., Фурман Д.П. Исследование генетической топографии локуса *scute* у *Drosophila melanogaster*. VI. Возможная роль хромосомных перестроек и эффекта положения // Генетика. 1978. Т. 14, № 9. С. 1661–1664.

Ratner V.A. Simpliest genetic systems controlling ontogenesis organization principles and models of their functions // Progress in Theoretical Biology. Acad. Press, N.Y., 1978. V. 5. P. 82–127.

Ратнер В.А. Теоретические исследования молекулярно-генетических систем управления // Методологические и теоретические проблемы биофизики. М.: Наука, 1979. С. 67–78.

Кананян Г.Х., Ратнер В.А., Чураев Р.Н. Расширенная модель онтогенеза фага λ. 2. Описание модели // Математические модели молекулярно-генетических систем управления. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1979. С. 5–48.

Кананян Г.Х., Ратнер В.А., Чураев Р.Н. Расширенная модель онтогенеза фага λ. 3. Нормальные режимы онтогенеза при различных кратностях заражения // Математические модели молекулярно-генетических систем управления. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1979. С. 49–75.

Кананян Г.Х., Ратнер В.А., Чураев Р.Н. Расширенная модель онтогенеза фага λ. Сообщение 4. Влияние делеций регуляторных генов на функционирование СУРФ λ-2 // Математические модели молекулярно-генетических систем управления. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1979. С. 76–102.

Кананян Г.Х., Ратнер В.А. Расширенная модель онтогенеза фага λ. 5. Моделирование динамики функционирования и воспроизведения субплазмид // Математические модели молекулярно-генетических систем управления. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1979. С. 103–123.

Кананян Г.Х., Ратнер В.А., Чураев Р.Н. Расширенная модель онтогенеза фага λ // Генетика. 1980. Т. 16, № 11. С. 2009–2017.

Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологической организации. 1. Сайзеры с несцепленными матрицами // Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. С. 66–90.

Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры. 2. Мини-сайзер со сцепленными матрицами // Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. С. 91–110.

Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры. 3. Некоторые общие свойства сайзеров и замечания о возможных путях их возникновения // Математические модели эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. С. 111–126.

Kananyan G.K., Ratner V.A., Tchuraev R.N. Enlarged model of lambda phage ontogenesis // J. Theor. Biol. 1981. T. 90. P. 301–315.

Ratner V.A., Rodin S.N. Modelling of coevolution of contacting proteins in the «phage-bacteria» ecosystem // Proc. Intern. Symp. «Evolution and Environment», CAS, Praha, 1982. V. 1. P. 125–130.

Ratner V.A., Zharkikh A.A. Phylogenetic trees of macromolecules and the rates of replacement fixations // Proc. Intern. Symp. «Evolution and Environment». CAS. Praha, 1982. V. 1. P. 195–203.

Ratner V.A., Shamin V.V. Kinetic models of sysers – universal molecular systems of self-reproduction // Proc. Intern. Symp. «Evolution and Environment». CAS. Praha, 1982. V. 2. P. 639–645.

Родин С.Н., Ратнер В.А. Теоретический анализ коэволюции белков в системе фаг–бактерия. I. Проблема // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 1. С. 56–64.

Родин С.Н., Ратнер В.А. Теоретический анализ коэволюции белков в системе фаг–бактерия. 2. Детерминированная модель отдельного этапа микроэволюции // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 2. С. 175–185.

Ратнер В.А. О некоторых проблемах теории молекулярной эволюции // Эволюционная генетика. Л.: ЛГУ, 1983. С. 160–177.

Ратнер В.А. Молекулярная генетика: принципы и механизмы. Новосибирск: Наука, 1983. 256 с.

Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологической функции. Соответствие общих свойств генетических процессов и конструктивных особенностей коллективов макромолекул // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 51–61.

Rodin S.N., Ratner V.A. Some theoretical aspects of protein coevolution in the ecosystem «phage–bacteria». I. Problem // J. Theor. Biol. 1983. V. 100. P. 185–195.

Rodin S.N., Ratner V.A. Some theoretical aspects of protein coevolution in the ecosystem «phage–bacteria». II. The deterministic model of microevolution // J. Theor. Biol. 1983. V. 100. P. 197–210.

Ратнер В.А., Колчанов Н.А. Роль банков данных и комплексов исследовательских программ в развитии теории молекулярно-генетических систем управления: опыт работы, состояние теории, проблемы, перспективы. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1984. 42 с.

Solovyov V.V., Zharkikh A.A., Kolchanov N.A., Ratner V.A. The template RNAs of RNA polymerases can have compact secondary structure, formed by long double helices with partial violations of complementarity // FEBS Letters. 1984. V. 165, N 1. P. 72–78.

Ratner V.A., Rodin S.N. Coevolution of directly contacting proteins in phage-bacterium ecosystem: possibility or fiction? // J. Theor. Biol. 1984. V. 103. P. 405–412.

Ратнер В.А. Структура и эволюция генетического кода // Итоги науки и техники. Сер. Молекулярная биология. М.: ВИНИТИ, 1985. Т. 21. С. 158–193.

Ратнер В.А., Омельянчук Л.В., Жарких А.А., Колчанов Н.А. Теоретический анализ структурных особенностей и эволюции транспортных РНК // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6. С. 732–742.

Родин С.Н., Матушкин Ю.Г., Ратнер В.А. Теоретический анализ коэволюции белков в системе фаг–бактерия. III. Модель экосистемы умеренный фаг–бактерия // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 5. С. 596–605.

Ратнер В.А., Жарких А.А., Колчанов Н.А., Родин С.Н., Соловьев В.В., Шамин В.В. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск: Наука, 1985. 263 с.

Ратнер В.А. Банк молекулярно-генетических данных ИЦиГ СО АН СССР и комплексы исследовательских программ // Теоретические исследования и банки данных по молекулярной биологии и генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1986. С. 15–19.

Матушкин Ю.Г., Родин С.Н., Ратнер В.А. Теоретический анализ коэволюции белков в системе фаг–бактерия. 4. О возможности коэволюции в проточной экосистеме вирулентный фаг-бактерия // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 1. С. 64–71.

Шахмурадов И.А., Колчанов Н.А., Соловьёв В.В., Ратнер В.А. Энхансероподобные структуры и умеренно повторяющиеся последовательности эукариотических геномов // Генетика. 1986. Т. 22, № 3. С. 357–367.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А. Экспрессия количественного признака radius incompletus, температурные эффекты и локализация мобильных генетических элементов у дрозофилы. Сообщение 1. Свойства исследуемых субпопуляций // Генетика. 1987. Т. 23, № 1. С. 71–80.

Васильева Л.А., Забанов С.А., Ратнер В.А. и др. Экспрессия количественного признака radius incompletus, температурные эффекты и локализация мобильных генетических элементов у дрозофилы. Сообщение 2. Мобильные генетические элементы *Dm-412* // Генетика. 1987. Т. 23, № 1. С. 81–92.

Vasilyeva L.A., Zabanov S.A., Ratner V.A. *et al.* Expression of a quantitative character *radius incompletus*, temperature effects, and localization of mobile genetic element DM-412 in *Drosophila melanogaster* // Genetics, Selection, Evolution. 1988. V. 20, N 2. P. 159–180.

Омельянчук Л.В., Колчанов Н.А., Ратнер В.А. Филогенетический анализ генов вируса гриппа. Филогенетические деревья и скорости фиксации // Генетика. 1989. Т. 25, № 8. С. 1391–1401.

Ратнер В.А., Колчанов Н.А., Омельянчук Л.В.

Филогенетический анализ генов вируса гриппа. Соотношение адаптивности и нейтральности // Генетика. 1989. Т. 25, № 8. С. 1499–1507.

Ratner V.A., Vasilyeva L.A. Mobile genetic elements and quantitative character in Drosophila: quick heritable changes after temperature treatment // Evolutionary Biology of Transient Unstable Population. Springer-Verlag, 1989. P. 165–189.

Ratner V.A. Towards the unified theory of molecular evolution (TME) // Theor. Popul. Biol. 1990. V. 38, N 2. P. 233–261.

Колесникова О.В., Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm-412* в геноме дрозофилы при помощи теплового шока // Генетика. 1991. Т. 27, № 9. С. 1547–1555.

Ратнер В.А. Краткий очерк теории молекулярной эволюции. (Учебное пособие). Новосибирск: НГУ, 1992. 64 с.

Ратнер В.А., Забанов С.А., Колесникова О.В., Васильева Л.А. Анализ множественных транспозиций МГЭ *Dm-412*, индуцированных тяжелым тепловым шоком у дрозофилы // Генетика. 1992. Т. 28, № 3. С. 68–86.

Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы и количественные признаки: факты и гипотезы // Генетика. 1992. Т. 28, № 11. С. 15–27.

Ратнер В.А., Васильева Л.А. Роль мобильных генетических элементов (МГЭ) в микроэволюции // Генетика. 1992. Т. 28, № 12. С. 5–17.

Ratner V.A., Zabanov S.A., Kolesnikova O.A., Vasilyeva L.A. Induction of the mobile genetic element Dm-412 transpositions in the Drosophila genome by heat shock treatment // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1992. V. 89, N 12. P. 5650–5654.

Ratner V.A. Limiting factors and evolution of molecular genetic regulatory systems (MGRSs). // Modelling and Computer Methods in Molecular and Biology and Genetics / Eds V.A. Ratner, N.A. Kolchanov. N.Y.: Nova Science Publishers, 1992. P. 335–349.

Ратнер В.А. Концепция молекулярно-генетических систем управления. (Учебное пособие). Новосибирск: НГУ, 1993. 120 с.

Ратнер В.А. Математическая генетика как наука // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 2. С. 323–327.

Ратнер В.А. Генетический язык: грамматика, семантика, эволюция // Генетика. 1993. Т. 29, № 5. С. 709–719.

Ратнер В.А. Сравнительная иерархическая структура генетического языка // Генетика. 1993. Т. 29, № 5. С. 720–729.

Ратнер В.А. Внешние и внутренние факторы и ограничения молекулярной эволюции // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 60–80.

Ратнер В.А. Мамонт // Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. Очерки, воспоминания, материалы. М.: Наука, 1993. С. 291–300.

Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы (МГЭ) и эволюция геномов // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 43–59.

Ратнер В.А., Васильева Л.А. Критические ограничения геномной системы мобильных генетических элементов (МГЭ) // Генетика. 1994. Т. 30, № 5. С. 593–599.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Генетический анализ полигенной системы количественного признака после негативной и позитивной селекции. 1. Общая характеристика полигенной системы // Генетика. 1994. Т. 30, № 1. С. 62–65.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Генетический анализ полигенной системы количественного признака после негативной и позитивной селекции. 2. Вклады хромосом в экспрессию фрагментов радиальной жилки // Генетика. 1994. Т. 30, № 2. С. 185–191.

Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Множественная индукция транспозиций МГЭ B104 у дрозофилы тяжелым тепловым шоком // Генетика. 1994. Т. 30, № 2. С. 218–224.

Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А. Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // Генетика. 1995. Т. 31, № 3. С. 333–341.

Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm-412* при помощи g-облучения в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31, № 6. С. 798–803.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юданин А.Я. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31, № 7. С. 920–931.

Макарова К.С., Вульф Ю.И., Селедцов И.А., Ратнер В.А. Эволюция ретротранспозонов *gypsy*-группы: филогенетический анализ доменов, входящих в состав POL-полипротеина // Генетика. 1995. Т. 31, № 12. С. 1614–1629.

Вульф Ю.И., Макарова К.С., Ратнер В.А. Режимы эволюции ретротранспозонов эукариот // Генетика. 1996. Т. 32, № 1. С. 35–41.

Ратнер В.А., Амикишиев В.Г. Распределение мотивов функциональных сайтов в последовательности ДНК МДГ-2 // Генетика. 1996. Т. 32, № 7. С. 896–901.

Ратнер В.А., Амикишиев В.Г. Анализ мотивов

функциональных сайтов *МДГ-2* в обеспечении его возможных молекулярных функций // Генетика. 1996. Т. 32, № 7. С. 902–913.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций и эксцизий мобильных генетических элементов у дрозофилы в процессе изогенизации // Генетика. 1996. Т. 32, № 7. С. 933–944.

Ratner V.A. Biologie moleculaire et evolution // Dictionnaire du Darwinisme et de 1'Evolution / Ed. P. Tort. Presses Universitaires de France, Paris, 1996. P. 309–318.

Ratner V.A., Zharkikh A.A., Kolchanov N.A., Rodin S.N., Solovyev V.V., Antonov A.S. Molecular Evolution. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 443 p.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Бубенщикова Е.В. Стрессовая индукция транспозиций ретротранспозонов дрозофилы: реальность явления, характерные особенности и возможная роль в быстрой эволюции // Генетика. 1997. Т. 33, № 8. С. 1083–1093.

Макарова К.С., Вульф Ю.И., Тереза Е.П., Ратнер В.А. Различие режимов молекулярной эволюции вирусов гриппа А в популяциях птиц и человека // Генетика, 1998. Т. 34, № 7. С. 890–896.

Васильева Л.А., Бубенщикова Е.В., Захаренко Л.П., Ратнер В.А. Популяционная динамика отклика геномного паттерна МГЭ *Dm-412* дрозофилы на отбор по количественному признаку // Генетика. 1998. Т. 34, № 7. С. 929–940.

Макарова К.С., Вульф Ю.И., Тереза Е.П., Ратнер В.А. Сравнение скорости накопления синонимических и несинонимических замен для различных районов генов нейраминидазы и гемагглютинина вируса гриппа А // Генетика. 1998. Т. 34, № 8. С. 1040–1044.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Бубенщикова Е.В. Сравнительные вклады различных генетических факторов в индукцию транспозиций МГЭ при изогенизации // Генетика. 1998. Т. 34, № 11. С. 1484–1492.

Ратнер В.А. Алексей Андреевич Ляпунов // Очерки истории информатики в России. Новосибирск: НИЦ ОИГГМ СО РАН, 1998. С. 379–386.

Ратнер В.А. Игорь Андреевич Полетаев // Очерки истории информатики в России. Новосибирск: НИЦ ОИГГМ СО РАН, 1998. С. 386–391.

Ратнер В.А. Хроника великого открытия: идеи и лица // Природа. 1998. № 4. С. 68–79; 1998. № 11. С. 18–29; 2000. № 6. С. 22–30.

Ратнер В.А. Впереди событий и в стороне от признания. Памяти С.М. Гершензона // Природа. 1998. № 8. С. 100–103.

Ратнер В.А., Юданин А.Я. Популяционная динамика аддитивной полигенной системы при отсекающем отборе // Генетика. 1999. Т. 35, № 5. С. 853–861.

Ратнер В.А. Математическая генетика в НГУ // Новосибирский государственный университет. Новосибирск: НГУ, 1999. В. 1. С. 296–302.

Ратнер В.А. Молекулярная эволюция // Энциклопедия современного естествознания. М.: Наука, 1999. С. 63–68.

Vasilyeva L.A., Bubenshchikova E.V., Ratner V.A. Heavy heat shock induced retrotransposon transpositions in Drosophila // Genet. Res. Cambr. 1999. V. 74, N 2. P. 111–119.

Ратнер В.А., Юданин А.Я. Компьютерная система для моделирования популяционной динамики паттернов полигенов и мобильных генетических элементов при отсекающем отборе по количественному признаку // Генетика. 2000. Т. 36, № 3. С. 399–406.

Ратнер В.А., Юданин А.Я. Отсекающий семейный отбор и бессистемный инбридинг приводят к быстрой фиксации паттерна мобильных генетических элементов в компьютерной модели // Генетика. 2000. Т. 36, № 3. С. 407–412.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Полигенная система количественного признака *radius incompletus* у дрозофилы: генетические особенности, взаимодействие с другими генами и паттерном МГЭ // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 117–127.

Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы (МГЭ): «эгоистическая ДНК» или функциональная часть генома? // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 128–150.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Тяжелый тепловой шок (ТТШ) индуцирует новую генетическую изменчивость полигенной системы количественного признака у дрозофилы // Генетика. 2000. Т. 36, № 4. С. 493–499.

Васильева Л.А., Бубенщикова Е.В., Антоненко О.В., Ратнер В.А. Отклик паттерна МГЭ 412 на отсекающий отбор количественного признака в изогенной линии дрозофил после тяжелого теплового шока (ТТШ) // Генетика. 2000. Т. 36, № 6. С. 774–781.

Бубенщикова Е.В., Ратнер В.А., Васильева Л.А. Пролонгация индукции транспозиций МГЭ 412 после γ-облучения в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2001. Т. 37, № 4. С. 485–493.

Ратнер В.А. Лимитирующие факторы организации молекулярно-генетических систем управления, «коридор» эволюции и эволюционные приобретения широкого профиля // Современные проблемы радиобиологии и эволюции. Дубна: ОИЯИ, 2001. С. 354–363.

Ратнер В.А. Самовоспроизведение ансамблей мак-

ромолекул: сравнительный анализ проблем // Современные проблемы радиобиологии и эволюции. Дубна: ОИЯИ, 2001. С. 364–373.

Егорова А.В., Ратнер В.А., Юданин А.Я. Компьютерное моделирование совместного отклика на отбор паттернов МГЭ и полигенной системы // Генетика. 2001. Т. 37, № 10. С. 1417–1429.

Ratner V.A. Nikolay Vladimirivich Timofeeff-Ressovsky (1900–1981): tween of the century of genetics // Genetics. 2001. V. 158. P. 933–939.

Ратнер В.А. Нить научной преемственности // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 112–120.

Ратнер В.А. Виртуальная реальность и система управления // Природа. 2002. № 2. С. 67–71.

Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика: личности и проблемы. Новосибирск: Наука, 2002. 272 с.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Сравнительный анализ паттернов МГЭ 412 в 18 изогенных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2003. Т. 39, № 3. С. 349–356.

Егорова А.В., Ратнер В.А., Юданин А.Я. Негативный отбор в компьютерной модели совместной эволюции паттернов полигенов, МГЭ и МИП // Генетика. 2003. Т. 39, № 4. С. 540–549.

Ратнер В.А., Егорова А.В., Юданин А.Я. Стабилизирующий отбор в компьютерной модели совместной эволюции паттернов полигенов, МГЭ и МИП // Генетика. 2003. Т. 39, № 4. С. 550–561.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Антоненко О.В. и др. Индукция транспозиций МГЭ 412 различными дозами паров этанола в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2003. Т. 39, № 5. С. 717–720.

Дейнеко И.В., Кель А.Э., Кель-Маргулис О.В., Вингендер Э., Ратнер В.А. Моделирование динамики генных сетей, регулирующих клеточный цикл в клетках млекопитающих // Генетика. 2003. Т. 39, № 9. С. 1285–1292.

Васильева Л.А., Ратнер В.А. Анализ экспрессии гена *radius incompletus* у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2004. Т. 40, № 5. С. 624–630.

Публикации о В.А. Ратнере

Шумный В.К., Васильева Л.А., Колчанов Н.А., Захаров И.К. Профессор Ратнер Вадим Александрович // Информационный вестник ВОГиС. 2002. № 21/22. С. 20–23.

Памяти Вадима Александровича Ратнера (01.08.1932–15.08.2002) // Генетика. 2003. Т. 39, № 1. С. 113–115.

Н.А. Колчанов, И.К. Захаров
Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск,
Новосибирский государственный университет