

БИОФИЗИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ В РАКУРСЕ КОНЦЕПЦИИ СУПРАМОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОХИМИИ

Иванова Э.А.

Уфимский институт биологии РАН
пр. Октября, 69, г. Уфа, 450054, РФ; e-mail: fiona_belobor@mail.ru
Поступила в редакцию: 17.06.2020

Аннотация. Впервые рассмотрена динамика супрамолекулярных топологически ассоциированных ансамблей (Нп-нуклеоплазмы, ХрI-хроматина непрочного и ХрII-прочносвязанного с ядерным матриксом и самого ЯМ), на поверхности раздела которых, представлена *супер*молекулярная реорганизация негистонового и гистонового протеома интерфазной-гетерополимерной хроматиновой матрицы, макрокинетика которого имеет важное значение для понимания особенностей биохимических процессов в переходный период от гетеротрофного к автотрофному развитию растений. Приведенные данные могут быть интересны биофизикам и тем, кто занимается разработкой логико-математических схем теории и практики биологической специфичности и могут войти в базу данных онтологии стадий роста и развития кариогеномных растений.

Ключевые слова: Протеомика, Интерфазная топология ядра, Супрамолекулярная биохимия, Кариогеномика, пшеница, сигнальные системы.

Существуют различные подходы к изучению экологии. Традиционно экология рассматривается как биоэкология. Однако проблемы мирознания «Природы» интересуют ученых многих направлений. На эволюцию и поведение биологических систем можно смотреть с разных точек зрения. Так, классическая термодинамика устанавливает направление процессов и критерии степени их протекания. И мало, что говорит конкретно о механизмах. Их исследует кинетика [2]. Эволюция создавала химические соединения, исключительная организация которых обеспечивала выполнение наиболее сложных и точных задач. В настоящее время, усовершенствуются методы конформационного анализа, позволяющие не только предсказывать, но и объяснять экспериментальные данные, находящиеся на стыке физики и биохимии, чтобы выйти на нужный уровень приближения к пониманию морфогенетических процессов онтогенетического развития организма. В частности, перед физикохимиками открывается огромная космического масштаба система механизмов и их взаимодействий. В свою очередь биологи, рассматривая молекулярно-генетические процессы адаптации к условиям окружающей среды просто констатируют результаты эксперимента, оставляя на рассмотрение физикохимикам механизмы супраструктурной-гетерополимерной реорганизации хроматиновой матрицы, в условиях внутреннего равновесия систем онтогенетического развития, а также понимание адаптационной фенотипической пластичности к стресс факторам окружающей среды.

Цель работы представить интерфазную хроматиновую матрицу в виде супраструктур: Нп-нуклеоплазмы, Хр-I-непрочной, Хр-II –прочносвязанных с ядерным матриксом-ЯМ и собственно самого ЯМ ; на поверхности раздела которых, происходит динамическая реорганизация ядерного протеома, в условиях окружающей среды биологии развития.

Объект исследования – яровая пшеница, которая стала донором перехода в условиях стресса в озимую. Экспериментальная фаза онтогенеза – инициация ростового морфогенеза показана в схеме 1. Весь экспериментальный объем работы проведен на патентах (указаны в [8]) разработанных в лаборатории математической и молекулярной генетики, где представлены особенности выделения клеточных ядер, их супраструктур и элюирование из последних, *супер*молекулярного протеома - негистоновых и гистоновых белков.

Результаты эксперимента представлены на схеме 2.

Расшифровка генетических основ адаптации организма или популяции, воспринимающей и преобразующей стресс-сигналы – фундаментальная тема эволюционной экологии, прокладывающая путь в понимании и реализации прикладных задач управления устойчивостью растений. В последнее время, молекулярно-биологический анализ морфогенеза [13], все активнее рассматривается с позиции структурной устойчивости [19]. Что касается концепции супрамолекулярного анализа [14, 18], то такой подход позволяет не только предсказывать, но и объяснять экспериментальные данные, находящиеся на стыке физики и биохимии, чтобы выйти на нужный уровень приближения к пониманию фенотипической пластичности не только морфогенетических процессов онтогенетического развития организма, но и взаимодействия с окружающей средой [23, 25].

Ранее опубликованные работы по анализу эпигенетических механизмов [8, 26], на примере выведенного сорта озимой пшеницы Мироновской 808, показали, согласно литературным данным [8], насколько долгим и сложным был этот путь, при выборе донорно-матричного ярового сорта, который способствовал получению озимого «шедевра мировой селекции Мироновской 808». В этом отношении, возник интерес, более подробно проанализировать динамику протеомики архитектурной организации интерфазного клеточного ядра яровой пшеницы сорта Артемовки, фенотипическая пластичность которого позволила селекционерам вывести озимый сорт. Что касается «Протеомики», то она комплементарна геномике, так как дает дополнительную информацию

Схема 1. Биохимический анализ клеточных ядер, индуцированных к органоспецифическому, координированно-закономерному, росту проклюнувшихся зародышей пшеницы

1.1. Возраст проклюнувшихся зародышей, ч					
24	30	36	42	органы	48
Целый зародыш			Колеоптиль Мезокотиль Корень		
1.2. Выделение клеточных ядер					
1.3. Выделение супраструктур при повышении ионной силы солевого градиента, способствующего ослаблению электростатического взаимодействия					
0,14 М NaCl		0,35 М NaCl		2М NaCl	6М GuHCl
Нуклеоплазма, Лабильный хроматин (Hn)		«Эу»хроматин, непрочносвязанный с ЯМ (XpI)		«Гетеро»хроматин, прочносвязанный с ЯМ (XpII)	Ядерный мате́рикс (ЯМ)
1.4. Градиентное элюирование GuHCl-гуанидингидрохлоридом, на поверхности раздела негистоновых и гистоновых - <i>супер</i> блоков из супраструктур, методом ионнообменной хроматографии на IRC-50 (Heidelberg), подготовленной к работе по описанию [10]					
Ступенчатые концентрации - GuHCl, %					
6,0 - негистоновые "кислые" белки - (Hгб) 8,9 - лизинбогатый, линкерный гистон - (H1) 10,6 - умеренно-лизинбогатые гистоны - (H2A+H2B) 13,0 - обогащенные аргинином гистоны- (H3+H4)' 40,0 - аргинин-богатые гистоны - (H3+H4)''					

Схема 2. Пространственно-временная реорганизация *супер*структур-протеома на поверхности раздела супраструктур интерфазного хроматина клеточных ядер

Супраструктуры клеточных ядер	Временные интервалы	Реорганизация гистоновых и негистоновых белков в процессе прорастания зародыша пшеницы
Hn : XpI: XpII: ЯМ :	24ч- 24ч- 24ч- 24ч-	$(H3+H4)' \geq Hгб > (H2A+H2B) > H1$ $(H3+H4)' \geq H1 > Hгб \geq (H2A+H2B)$ $Hгб = (H2A+H2B) > H1 > \dots$ $(H2A+H2B) > Hгб > H1 > \dots$
Hn : XpI: XpII: ЯМ :	30ч- 30ч- 30ч- 30ч-	$(H3+H4)' > (H2A+H2B) > H1 > Hгб$ $Hгб > \dots$ $Hгб = (H2A+H2B) > (H3+H4)' > H1$ $H1 > Hгб = (H2A+H2B) \geq (H3+H4)'$
Hn : XpI: XpII: ЯМ :	36ч - 36ч - 36ч - 36ч -	$Hгб > \dots$ $H1 > Hгб > \dots$ $Hгб > \dots$ $H1 > Hгб > \dots$

и является прямым свидетельством или отражением генетической экспрессии и её регуляции в разных тканях или клетках в пространственно-временном аспекте хроматиновой матрицы клеточного ядра и влияния окружающей среды на организм. За время эволюции возник ряд механизмов, позволяющих уйти от проблем, создаваемых макромолекулярным окружением. Формируется впечатление, что самоорганизация белковых поверхностей представляет собой мост между законами физики и результатами эволюционного отбора, составляющего сущность биологических процессов.

Рассмотрение структурных переходов хроматиновой матрицы растений с позиции супрамолекулярных блоков, имеющих разную степень кампактизации (лабильный, эу-, гетеро- хроматин) имеют давнюю историю [12,13]. Однако в настоящее время, ученых интересует, как формируются на тотальной интерфазной хроматиновой матрице, непосредственно друг от друга транскрипционно активные и неактивные зоны, при участии барьерных элементов, отделяющих их друг от друга. Считают, что этот процесс обеспечивается не

результатом первичной нуклеотидной последовательности, а особенностями вторичной структуры ДНК [21]. С этой позиции, ученые всё больше начинают присматриваться, что же происходит внутри нуклеосомного кора, а также и на поверхности его сближения с ДНК в процессах развития и формирования стресс-сигнальных систем [30]. То есть, рассматривается регуляция хроматина с позиции новой идеи – «функциональности в хроматин-зависимых процессах», которые базируются на боковой поверхности глобулярного октамера всех четырёх коровых гистонов: $2(H2A+H2B)2(H3+H4)$, совместно образующих скаффелд гистонового октамера, вокруг которого обёрнута ДНК.

Работами [15-17] продемонстрировано, что геном разделяется на относительно независимые топологически ассоциированные домены (ТАДы), которые ограничивают сферу действия регуляторных элементов, одновременно являясь регуляторными доменами генома. Исследование формирования доменов продемонстрировало, что они направляются простыми физическими законами и обусловлено межнуклеосомными контактами в неактивном хроматине. Возникает вопрос: какова организация протеомного блока в качестве барьерных элементов между лабильным, эу- и гетерохроматином. С этой позиции рассматривают глобулярные домены-коры: $2(H2A+H2B)+2(H3+H4)$ на уровне их связи с ДНК с позиции неструктурированных хвостов выступающих из нуклеосомы, как боковой поверхности сигнальной системы, в процессе развития организма. То есть, на боковой наружной поверхности глобулярного октамера, образуется сильно положительно заряженный скаффелд, находящийся в контакте с отрицательно заряженным остовом ДНК. Эти работы находятся в ракурсе внимания биоинформационного анализа эволюции топологии боковых сетей [20], а также рассмотрения перспектив регулирования тотального хроматина в процессе взаимодействия с факторами окружающей среды.

Таким образом, в последнее время проявился интерес к особенностям, самоорганизующихся пространственно-временных ансамблей, в которых у поверхностных групп белковых компонентов (системы, эволюционно отобранной для реализации морфогенетических процессов), осуществляются флуктуационные динамики. Известно, что боковые группы аминокислотных остатков колеблются заметно сильнее, чем главная цепь [20]. В настоящее время, усовершенствуются методические подходы к конформационному анализу *супер*-молекул, входящих в супрамолекулярные ансамбли, что позволяет не только предсказывать, но и объяснять экспериментальные данные, находящиеся на стыке физики и биохимии, приближаясь к пониманию морфогенетических процессов на уровне жизненных циклов и фаз онтогенетического развития организма. В этом отношении супрамолекулярная химия может рассматриваться как химическая или молекулярная информатика [22]. Что касается биологической эволюции, то она многократно усиливает, закрепляет и предъявляет исследователям, последствия тех физических принципов, на которых основываются молекулярные взаимодействия отдельно в белке, а далее в её *супер*-молекулах, входящих в супрамолекулярные ансамбли.

Чтобы разобраться, каким образом происходит самоорганизация протеома хроматиновых фибрилл тотального интерфазного хроматина, выбран способ анализа разделения генома на относительно независимые блоки, с применением обычных методов свойственных для белковой химии. То есть, интерфазное ядро представлено в виде 4х разделённых поверхностных зон, представляющих собой супрамолекулярные гетерополимерные структуры: Нп, ХрI, ХрII, ЯМ, из которых выделены поверхностные протеомные *супер*молекулярные блоки, представленные 5-тью блоками ядерного протеома: Нгб; Н1; $(H2A+H2B)$, $(H3+H4)$, $(H3+H4)'$.

В данном контексте рассмотрена локализация и динамика периодов распределения протеомных *супер*блоков в супрамолекулярных гетерополимерных структурах в течение физиологических особенностей целого зародыша, развивающегося в сторону органоспецифического, координированно-закономерного роста проростка (схема 2; 24ч-36ч), а также в энергетически активных периодах мезокотила, взаимосвязанного с инициацией роста и развития сигнальных систем колеоптиля и корня (схема 1; 42ч-48ч).

На схеме 2 показано, что проклюнувшийся зародыш (24ч), в котором физиолого-ростовые процессы происходят, как за счёт растяжения клеток, так и на глубоком уровне отдельных сайтов инициации репликации (ориджинов); характеризуются тем, что на поверхности раздела топологически ассоциированных зон позиционируют следующие взаимосвязанные *супер*молекулярные блоки: $(H3+H4)'=Hгб-[Hп] \rightarrow (H3+H4)'=H1-[ХрI] \rightarrow Hгб=(H2A+H2B)-[ХрII] \rightarrow (H2A+H2B)-[ЯМ]$. То есть, на уровне клеточного ядра на поверхности раздела интерфазной хроматиновой матрицы-(24ч) находится коровый октамер $2(H2A+H2B)2(H3+H4)$ с неструктурированными хвостами при взаимосвязи с $Hгб > H1$.

Следующий период (30ч), на уровне клеточного ядра, соответственно характеризуется сохранением первой поверхностной позиции коровых гистонов $(H3+H4)'-[Hп] \rightarrow$ и $Hгб=(H2A+H2B)-[ХрII]$.

Физиологические особенности проклюнувшегося проростка (36ч) характеризуются усилением ростовых процессов за счёт деления клеток и, по-видимому, включения регуляции репликации на уровне протяженных хроматиновых доменов. Протеомная поверхность раздела топологически ассоциированных зон тотального интерфазного хроматина представляет собой периодичность, где соответственно, в основном позиционируют $Hгб-[Hп] \rightarrow H1-[ХрI] \rightarrow Hгб-[ХрII] \rightarrow H1-[ЯМ]$.

Рассматривая экспериментальные данные (схема 2) в ракурсе информации [15-17] возможных барьеров, отделяющих геном-активные зоны от неактивных, с позиции особенностей формирования ТАДов, можно предположить, что в супраструктурах (24ч-30ч) на поверхности раздела $(H3+H4)'-[Hп] \rightarrow$ и $Hгб=(H2A+H2B)-[ХрII]$, имеют место межнуклеосомные контакты типичные для ТАДов граничных участков. Возможно, они выступают как главный двигатель неактивных участков хроматиновой матрицы.

В случае **(30ч)- Нгб-[ХрI]**, возможно, имеет место самоорганизация хроматиновой фибриллы за счет активности НМГ-белков взаимодействующих с ДНК или образования белок-белковых комплексов. Известно, что НМГ – хромосомные белки выделяются экстракцией 0,35 М NaCl и представляют собой структурные нуклеосомные белки, активно транскрибируемых генов [29,5]. Вероятно, в период **ХрI(30ч)** имеет место наличие свободных от нуклеосом участков или инсерции коротких участков активного хроматина в неактивную область. Экспериментально фракцию хроматина (0,35 М NaCl) связывают с формированием «30-нм фибриллы» [26]. При высоких концентрациях экстракции хроматина (2М NaCl, 6М GuHCl) возможны взаимодействия межфибрилярных контактов: **ХрII→ ЯМ (24ч→30ч)**. Пространственно-временной период физиологического развития зародыша **(24ч→30ч)**, представленный на схеме 2, характеризуется подготовкой к инициации репликации S-фазы клеточного цикла. По информации литературного обзора [11], этот период находится под эпигенетическим контролем и имеет, как правило, ранние активированные ориджины.

Физиологические особенности проростка (36ч) характеризуются переходным периодом от условий гетеротрофного обмена к формированию органогенеза в условиях автотрофного питания. По-видимому, это пространственно-временной период **(36ч)** репликационных процессов поздней S-фазы клеточного цикла, где обычно активируются ориджины молчащего хроматина [11], при включении в работу экспрессирующихся генов «домашнего хозяйства», сосредоточенные в интер-ТАДах. В этот период **(36ч)** на поверхности раздела происходит четкое чередование *супер*молекулярного протеома: $\text{Нгб-[Нп]} \rightarrow \text{Н1-[ХI]} \rightarrow \text{Нгб-[ХрII]} \rightarrow \text{Н1[ЯМ]}$. В работах [17] показано, что у млекопитающих внутри ТАДов часто присутствуют петлевые домены, это относится и растениям [7]. Существуют достаточно убедительные свидетельства того, что процесс выпетливания фрагментов хроматиновой фибриллы играет важную роль в формировании ТАДов и суб-ТАДов. Всё это [17] не отменяет значения межнуклеосомных взаимодействий, которые являются главным «двигателем компактизации» неактивных участков хроматиновой фибриллы. В основе разделения хромосомы на ТАДы и интер-ТАДы лежит различная способность нуклеосом активного и неактивного хроматина к установлению межнуклеосомных контактов. В значительной мере ТАДы являются «хранилищами» не востребуемых генов. Постоянно экспрессирующиеся гены (гены «домашнего хозяйства») сосредоточены в интер-ТАДах. Активации транскрипции внутри ТАДа приводит к его декомпактизации, завершающейся в ряде случаев формированием нового интер-ТАДа. Что касается компактно упакованных хроматиновых структур, то они формируются за счет ассоциации нуклеосомных цепей. Ассоциация нуклеосом поддерживается электростатическими взаимодействиями между положительно заряженными N-концевыми доменами гистонов (в первую очередь, гистона Н4) одной нуклеосомы и отрицательно заряженной площадкой на поверхности другой нуклеосомы. Следует иметь в виду, что обычные экспериментальные данные приводятся в виде усредненных результатов анализа пространственной организации генома в сотнях тысяч клеток.

Следующая фенологическая фаза прорастания, представленная на **схеме 1 (42ч-48ч)**, характеризуется ярко выраженным органоспецифическим, координированно-закономерным ростом проростка на уровне мезокотила и активным ростом зародышевой оси, морфогенетической основы «сигнального языка» побега и корня, где ростовые процессы осуществляются вследствие деления клеток (анатомо-физиолого- биологические особенности этого процесса остаются в ракурсе специалистов интегративной биологии). В этом контексте я останавливаюсь только на ярко выраженном результате эксперимента, который получен с **мезокотилем (42ч)**, так как именно в этот период удалось выделить коровый **(Н3+Н4)"-[Нп] → (Н3+Н4)"[ХрI]** гистон почти свободный от другого протеома клеточного ядра. Выявленный блок выделяется при жёстком экстрагировании, в то время как, обогащенные аргинином гистоны **(Н3+Н4)'**, выделяются при экстракции в три раза слабее (схема 1.4). Ранние данные [5] показали, что фракция **(Н3+Н4)'** представляет собой полный комплект нуклеосомных белков, обогащенных аргинин-богатой фракцией. Обсуждая клеточный аспект формообразования по [1], где сообщается, что клеточные стенки и связанный с ними цитоскелет (включая и ядерный матрикс-ЯМ), вместе взятые, «являются источником эпигенетической информации для морфогенеза, который определяется как процесс развития органа». *Возможно, морфогенетические процессы, связанные с инициацией развития органов и объясняют наличие в мезокотиле (42ч) Нп→ХрI блока коровых гистонов (Н3+Н4)"*, которые на уровне клеточного ядра заякорены в ЯМ **Нгб-мезокотиле(42ч) и Нгб=Н1 корня(42ч)**. Как известно, протеом генетических структур про- и эукариот обогащен белками, богатыми аргинином. По данным [29] отмечается высокая консервативность аргининбогатого гистона - Н4 по аминокислотной последовательности во всех 3-х представителях эукариотических царств, что свидетельствует о его важной роли в сохранении и реализации генетической информации в процессах структурирующих упаковку ДНК. К тому самым интересным было сообщение М. С. Гельфанда, что из всех аминокислот только аргинин способен связываться с ДНК [3]. Интересной особенностью эукариотического аргинин-богатого гистона Н4 является наличие определённых повторяющихся последовательностей, значение которых находится в стадии расшифровки. Есть мнение, что Н4 образуется из коротких пептидов [28]. В интерфазной хроматиновой организации эукариот боковые группы гистона Н4 выходят на функциональную поверхность нуклеосом. Известно, что боковые группы колеблются заметно сильнее, чем главная цепь [20]. Все эти данные в настоящее время стали объектом внимания супрамолекулярной химии, которую характеризуют, как междисциплинарную область науки, имеющей дело с *супер*-молекулами и супрамолекулярными ансамблями. Эта наука стремительно расширяет границы химической науки до физических и биологических явлений. Она охватывает все типы супрамолекулярных ансамблей. Биохимия и молекулярная биология полностью входят туда и занимают в ней отдельную нишу.

Если, изначально любая информация это форма, то значение этой информации, это топологическое соотношение режима локальных динамик между формами. Каждый прошедший клеточный цикл оставляет на хроматиновой матрице след перфокарты биохимического преобразования, чтобы пройти в следующий этап цикла развития организма. С позиции теоретико-математического подхода к клетке [19], видит проблему клеточной организации в геометрических и динамических рамках, допускающих количественный анализ. В работе [19] делается акцент на том, что метаболической форме присущи свойства внутренней кинетики, связанные с динамикой её аттрактора, например, собственных периодов фазового роста и развития. Математики [19] считают, что самый простой (и возможно, в конечном счете, единственный) способ размножения форм в пространстве основывается на механическом явлении резонанса. В связи с этим можно предположить, что аргинин способен выступать как резонирующий фактор. По мнению [19], основная проблема биологии топологическая, основное понятие которой гомеоморфизм. В данном случае у растений согласно [19] можно говорить только по отношению к отдельным органам, таким как: лист, мозокоотиль, корень и так далее, а там уже своя специфика математического анализа. Об аргинине можно сказать, что он выступает в роли биохимической связи, воспроизводящей механическое соотношение. Что касается ядерного матрикса, то это полиэндр, основание, поверхность, геометрический многоугольник проявляет себя тем, что запускает динамику и кинетику специфики биологии развития.

Экспериментальный этап, представленный на **схеме 1 (42ч-48ч)**, по-видимому, лучше всего рассматривать с позиции активной взаимосвязи митохондриальной энергетики электронной помпы [6], в ракурсе с антероградной и ретроградной регуляцией [24].

Расшифровка молекулярно-генетических основ адаптации организма или популяции остаётся фундаментальной темой в поисках подходов к их анализу и знанию локальных стресс адаптаций в понимании пути от генома, генотипа к фенотипу. Эти знания в настоящее время фокусируются в рамках новой дисциплины – интегративной биологии, которая занимается исследованием или модулированием генома в ответ на воздействие окружающей среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № НИОКТР АААА-А18-118022190104-7 В работе использована приборная база Центра коллективного пользования «Агидель» УФИЦ РАН.

Список литературы / References:

1. Барлоу П.У. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. *Онтогенез*, 1994, № 25 (5), с. 5-38. [Barlou P.U. Cell division in meristems and the importance of this process for plant organogenesis and morphogenesis. *Ontouenez*, 1994, vol. 25 (5), pp. 5-38. (In Russ.)]
2. Гладышев Г.П. Мысленно заглянул в космос. *Наука в России*, 1993, т. (3/4), с. 14-19. [Gladichov G.P. Mentally looked into space. *Science in Russia*, 1993, vol. (3/4), pp. 14-19. (In Russ.)]
3. Гельфанд М.С. Эволюция регуляторных систем. *Материалы докладов V съезда биофизиков России. Ростов –на-Дону: Издательство Южного федерального университета*, 2015, т. 1, с. 19. [Gelfand M.C. The evolution of regulatory systems. *Materials of reports of the V Congress of Biophysicists of Russia. Rostov-on-Don: Publishing House of the Southern Federal University*, 2015, vol. 1, p. 19. (In Russ.)]
4. Иванова Э.А. Особенности «структурированных процессов» в интерфазных ядрах у пшеницы, выведенной в условиях холодового стресса. *Экобиотех*, 2019, т. 2 (4), с. 1-6. [Ivanova E.A. Features of “structured processes” in interphase nuclei in wheat, bred under conditions of cold stress. *Ecobiotech*, 2019, vol. 2 (4), pp. 1-6, DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-4-000-000 (In Russ.)]
5. Иванова Э.А., Ахметов Р.Р. Модификация негистоновых белков в проростках растений. *Физиология растений*, 1987, т. 34 (3), с. 507-512. [Ivanova E.A., Akhmetov R.R. Modification of non-histon proteins in plant seedlings. *Physiology plant*, 1987, vol. 34 (3), pp. 507-512. (In Russ.)]
6. Иванова Э.А., Вафина Г.Х. Антиоксидантная активность пероксидазной системы надмолекулярных структур клеточных ядер в постэмбриональной фазе онтогенеза пшеницы. *Вести национальной академии наук Беларуси, серия биологических наук*, 1999, т. 2, с. 25-29. [Ivanova E.A., Vafina G.Ch. Antioxidant activity of the peroxidase system of the supramolecular structures of cell nuclei in the postembryonic phase of ontogenesis of wheat. *Vesti nacional'noj akademii nauk Belarusi, seriya biologicheskikh nauk*, 1999, vol. 2, pp. 25-29. (In Russ.)]
7. Иванова Э.А., Вафина Г.Х. Анализ надмолекулярных структур клеточного ядра при активации хроматина. *Доклады Академии Наук*, 2006, т. 406(3), с. 419-421. [Ivanova E.A., Vafina G.Ch. Analysis of supramolecular structures of the cell nucleus upon chromatin activation. *Reports of the Academy of Sciences*, 2006, vol. 406(3), pp. 419-421. (In Russ.)]
8. Иванова Э.А., Вафина Г.Х., Иванов Р.С. Анализ локализации протеазочувствительных сайтов Арг-Х в динамике супраструктур интерфазного хроматина при индукции ростового морфогенеза зрелых зародышей яровой и озимой пшеницы. *Физиология и генетика*, 2014, т. 46 (3), с. 202-211. [Ivanova E.A., Vafina G.Ch., Ivanov R.C. Analysis of the localization of protease-sensitive sites of Arg-X in the dynamics of interphase chromatin suprastructures during the induction of growth morphogenesis of mature embryos of spring and winter wheat. *Physiology and Genetics*, 2014, vol. 46 (3), pp. 202-211. (In Russ.)]
9. Иванова Э.А., Вафина Г.Х., Ямалеев А.М. Исследование функциональной активности клеточных ядер при патогенезе пшеницы. *Микология и фитопатология*, 1989, т. 23 (2), с. 141-146. [Ivanova E.A., Vafina G.Ch.,

- Ymaleev A.M. The study of the functional activity of cell nuclei in the pathogenesis of wheat. *Mycology and phytopathology*, vol. 23 (2), pp. 141-146. (In Russ.)]
10. Иванова Э.А., Гилязетдинов Ш.Я., Ахметов Р.Р. Модификация гистонов растений и влияние фитогормонов на интенсивность этого процесса. *Растительные белки и их биосинтез*. М.: Наука, 1975, с. 301-305. [Ivanova E.A., Gilyzidinov Ch.Y., Akhmetov R.R. Modification of plant histones and the effect of phytohormones on the intensity of this process. *Plant proteins and their biosynthesis*. M.: Science, 1975, pp. 301-305. (In Russ.)]
11. Колесникова Т.Д. Механизмы пространственно-временной регуляции репликации. *Молекулярная биология*, 2013, т. 47 (1), с. 12-37. [Kolesnicova T.D. Mechanisms of spatio-temporal regulation of replication. *Molecular biology*, 2013, vol. 47 (1), pp. 12-37. (In Russ.)]
12. Конарев В.Г. *Цитохимия и гистохимия растений*. М.: Высшая школа, 1966. [Konarev V.G. *Cytochemistry and histochemistry of plants*. Israel program for scientific translation, Jerusalem, 1972].
13. Конарев В.Г. *Морфогенез растений и молекулярно-биологический анализ*. Санкт-Петербург: РАСХН, ВИР им. Н.И.Вавилова, 1998, 370 с. [Konarev V.G. *Morphogenesis and molecular-biological analysis of plants*. Sanct Peterburg, VIR, 1998, 370 p. (In Russ.)]
14. Лен Ж.-М. *Супрамолекулярная химия*. Новосибирск: Наука, 1998, 333 с. [Lehn J.-M. *Supramolecular chemistry*. Novosibirsk: Science, 1998, 333 p. (In Russ.)]
15. Разин С.В. Структурно-функциональная организация клеточного ядра и регуляция транскрипции: вводные замечания к специальному выпуску журнала. *Биохимия*, 2018, т. 83, с. 437-439. [Razin C.V. Structural and functional organization of the cell nucleus and regulation of transcription: introductory notes to the special issue of the journal. *Biochemistry*, 2018, vol. 83, pp. 437-439. (In Russ.)]
16. Разин С.В., Гаврилов А.А. Структурно-функциональные домены эукариотического генома. *Биохимия*, 2018, т. 83, с. 440-451. [Razin C.V., Gavrilov A.A. Structurally functional domains of the eukaryotic genome. *Biochemistry*, 2018, vol. 83, pp. 440-451. (In Russ.)]
17. Разин С.В., Гаврилов А.А., Кос П., Ульянов С.В. Самоорганизация хроматиновой фибриллы в топологически-ассоциированные домены. *Биоорганическая химия*, 2017, т. 43 (2), с. 115-123. [Razin C.V., Gavrilov A.A., Kos P., Ulyanov C.V. Self-organization of chromatin fibrils into topologically associated domains. *Bioorganic chemistry*, 2017, vol. 43 (2), pp. 115-123. (In Russ.)]
18. Стид Дж. В., Этвуд Дж., Л. *Супрамолекулярная химия (супрамолекулярная биохимия)*. М.: ИКЦ «Академкнига», 2007, т. 2, 416 с. [Stid D.V., Etvud D.L. *Supramolecular chemistry (supramolecular biochemistry)*. M.: ИКС, Academic book, 2007, vol. 2, 416 p. (In Russ.)]
19. Том Р. *Структурная устойчивость и морфогенез*. М.: Логос, 2002, 280 с. [Tom R. *Structural Stability and Morphogenesis*. M.: Logos, 2002, 280 p. (In Russ.)]
20. Финкельштейн А.В., Птицин О.Б. *Физика белка*. Москва: Книжный дом, 2005, 460 с. [Finkelstein A.V., Ptitsin O.B. *Physics of protein*. Moscow: Book house, 2005, 460 p. (In Russ.)]
21. Шабарина А.Н., Глазков М.В. Барьерные элементы хроматиновых доменов и ядерная оболочка. *Генетика*, 2013, т. 49 (1), с. 30-36. [Shabarina A.N., Glazkov M.V. Barrier elements of chromatin domains and nuclear envelope. *Genetics*, 2013, vol. 49 (1), pp. 30-36. (In Russ.)]
22. Шайтан К.В. Фундаментальные закономерности формирования пространственных структур конформационно подвижных молекул. *Сборник научных трудов VI съезда биофизиков России*. Сочи: Кубанский государственный университет, 2019, т. 1, с. 36. [Shaitan K.V. The fundamental laws of the formation of spatial structures of conformationally mobile molecules. *Collection of scientific papers of the VI Congress of Biophysicists of Russia*. Sochi: Kuban State University, 2019, vol. 1, p. 36. (In Russ.)]
23. Ivanova E.A. Arg-X proteo-processing as model system for organization of karyogenomics Interphase chromatin of mature germs of wheats, formed in the conditions of cold stress. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2017, vol. 13 (4), pp. 65-73. (In Russ.)
24. Ivanova E.A. Anterograde to adjusting, as system organization to localization of Arg-X of, proteo-processing in the topological associated ensembles of karyogenomics suprastructure interphase nucleus, at induction of growth morphogenesis of mature germs of wheat. *Journal of applied microbiology and biochemistry*, 2018, vol. 2 (1:4).
25. Ivanova E.A. On the question of epigenetic mechanisms of kariogenomic winter wheat in the concept of supramolecular biochemistry. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2019, vol. 15 (3), pp. 14-20. (In Russ.)
26. Ivanova E.A., Vafina G.H., Ivanov R.S. Initial morphogenetic features of proteome of suprastructures of interphase chromatin for germination of mature germs in conditions of adapting to winter in wheat. *Journal of stress physiology and biochemistry*, 2015, vol. 11 (4), pp. 29-42. (In Russ.)
27. Schubert I., Shaw P. Organization and dynamics of plant interphase chromosomes. *Trends in plant science*, 2011, vol. 16 (5), pp. 273-281.
28. Smith K.L., De Lange R.J., Bonner J. Chemistry and biology of the histones. *Physiol. Revs.*, 1970, vol. 50 (2), pp. 159-170.
29. Spicer S. High-mobility group chromosomal proteins of wheat. *The journal of biological chemistry*, 1984, vol. 259 (19), pp. 12007-12013.
30. Tropberger P., Schneider R. Scratching the (lateral) surface of chromatin regulation by histone modifications. *Nature structural and molecular biology*, 2013, vol. 20 (6).

BIOPHYSICAL ECOLOGY FROM THE VIEW OF THE CONCEPT OF SUPRAMOLECULAR CHEMISTRY**Ivanova E.A.**

Ufa institute of Biology, Ufa Research Centre, Russian Academy of Sciences,
pr. Oktyabrya, 69, 450054, Ufa, Russia; e-mail: fiona_belobor@mail.ru

Abstract. For the first time, the dynamics of supramolecular topologically associated ensembles (Hn-nucleoplasms, Chr-I-chromatin loosely and Chr-II tightly bound to the nuclear matrix and the NM itself) is examined, on the interface of which a *super*molecular reorganization of the non-histone and histone proteomes with an interphase-heteropolymeric chromatin matrix is presented, whose important for understanding the characteristics of biochemical processes in the transition from heterotrophic to autotrophic plant development. The data presented may be of interest to biophysicists and those who are engaged in the development of logical-mathematical schemes of the theory and practice of biological specificity and may be included in the ontology database of the stages of growth and development of karyogenomic plants.

Key words: *Proteomics, Interphase nuclear topology, Supramolecular biochemistry, Karyogenomics, wheat, signaling systems.*