

ЭКО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРЕСС-УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ, КАК СТРАТЕГИЯ И ТАКТИКА: СУПЕР-МОЛЕКУЛЯРНО-ПРОТЕОМНОГО, МОРФО-ДИНАМИЧЕСКОГО ДИЗАЙНА ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

Иванова Э.А.

Уфимский институт биологии РАН,
пр. Октября 69, г. Уфа, 450054, РФ; e-mail: fiona_belobor@mail.ru
Поступила в редакцию 13.07.2022. DOI: 10.29039/tusjbpс.2022.0500

Аннотация. В ракурсе эко-генетической адаптации растений, с позиции междисциплинарной науки – супрамолекулярной физико-химии, рассмотрена динамика супрамолекулярных топологически ассоциированных структур тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ): Нп-нуклеоплазмы, ХрI-эу-, ХрII-гетеро- хроматинов и ядерного матрикса. На поверхности раздела которых, представлена протео-супермолекулярная реорганизация ансамблей: «линкерных», «коровых» гистонов и негистонов, макрокинетика которых имеет важное значение для понимания особенностей биохимических процессов в генетических подсистемах растения (корень→мезокотиль→колеоптиль) переходного периода от гетеротрофного к автотрофному развитию растений. Показан алгоритм особенностей биологической специфичности морфогенеза и структурной устойчивости генетико-протеомной основы ТХМ, как модельной системы коллекционных зародышей семян пшениц, в процессе их органоспецифического, координированно-закономерного роста при переключении подпрограмм развития, где проведен экспериментальный анализ протеомного позиционирования в супермолекулярных ансамблях: «линкерных», «коровых» и «негистоновых» белков в разных генетических подсистемах (мезокотиль→корень→высокодифференцированный зародыш) соответственно: донора (яровой)→переведенного в озимый (донор озимый-фенотип)→переведенного вновь в яровой-фенотип. На основании распределения нуклеосомного аргинин-богатого «корового» гистона (H3-H4)' на поверхности раздела ТХМ: донора (яровой) Нп=ХрI (мезокотиль)→переведенного в озимый (донор озимый-фенотип) Нп>ХрII≥ЯМ (корень)→переведенного вновь в яровой-фенотип Нп>ХрI>ЯМ>ХрII (высокодифференцированный зародыш); предполагается возможное переключение генетических подпрограмм развития в генетических подсистемах целостного организма, которое осуществляется за счёт комбинаторного принципа протеомных ансамблей, потенциальных эпигенетических сетей «гистонового кода», в условиях экосистемы окружающей среды.

Ключевые слова: протеомика, интерфазная топология хроматина, супрамолекулярная биохимия, карิโอгеномика, пшеница, сигнальные системы

В монографии [1] с восхищением описано, как решаются в мире растений многие проблемы из области экологии, энергетики, передачи информации и так далее. Эти проблемы, выполняемые растениями, рассматриваются в качестве модельных систем, по выражению автора [1]: «лучшими, в мире инженерами». Они эффективны, экологически безупречны и одновременно просты. Человек учится у растений, постигает их способы и методы в решении уже своих проблем. Молекулярная физико-химия, занимающаяся строением и свойствами биологически функциональных молекул и атомно-молекулярным истолкованием явлений жизнедеятельности, за короткое время стала широко развитой наукой, активно делающей шаги навстречу возрастающей сложности изучения запрограммированных супрамолекулярных систем, вплоть до экосистем [2,3].

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. Фундаментальной базовой, основой этого направления, бесспорно, является супрамолекулярная физико-химия-биохимия, которая развивается как физико-химия ансамблей, удерживаемых нековалентными взаимодействиями. Через понятия распознавания и самопроцессов она пришла к концепции информации (пассивной и активной) и запрограммированных систем, всё более становясь физико-химией молекулярной информации [4], изучающей её хранение на молекулярном уровне, а также считывание, передачу и обработку информации на супрамолекулярном уровне. Таким образом, супрамолекулярная химия – в высшей степени междисциплинарная область науки, включающая химические, физические, биологические аспекты рассмотрения более сложных, чем молекулы, физико-химических систем, связанных в единое целое посредством межмолекулярных (нековалентных) взаимодействий. Она стремительно расширяет границы химической науки до физических и биологических явлений. Три главных: понятия – 1) фиксация (связывание), 2) распознавание и 3) координация – заложили фундамент супрамолекулярной химии [3].

В настоящее время современная генетика находится на взлёте [5]. Как пишет автор [5], новые факты обнаруживаются настолько быстро, что едва хватает времени на то, чтобы просто осознать их появление. Ещё труднее уловить многочисленные связи между ними. По словам [5], с известной долей субъективности, он

отмечает несколько новых направлений генетических исследований, которые достаточно явно обозначились к настоящему времени, и могут определять некоторые будущие направления генетических исследований.

Информационной макромолекулой генома эукариот является ДНК, которая неравномерно распределена по нескольким хромосомам в виде комплексов с многочисленными белками. ДНК – белковые комплексы эукариот получили название хроматина. На протяжении клеточного цикла хроматин претерпевает высокоупорядоченные структурные морфогенетические преобразования в виде последовательных конденсаций – деконденсаций, где экспрессией генов управляют большие надмолекулярные комплексы [5].

В данной работе представлен растительный объект кариогеномной природы, выбранный селекционерами для рассмотрения его адаптационных возможностей морфогенетической реорганизации жизнедеятельности в разных условиях окружающей среды. Совокупность внешних признаков хромосомного набора эукариот получила название кариотипа. Эти признаки широко используются в биологической систематике.

Цель данной работы представить анализ адаптационно-фенотипически-морфо-динамической системы ядерного протеома на уровне топологически ассоциированных зон тотального хроматина в целых зародышах пшениц, после их проклёвывания во временном интервале: 24ч, 30ч, 36ч и последующего дифференцированного роста генетических подсистем (мезокотиль, корень→колеоптиль) во временном интервале (42ч, 48ч), как возможных конформационно-локальных зон, способных к восприятию и преобразованию стресс сигналов окружающей среды.

В качестве модельного объекта исследования взяты семена суперэлиты пшеницы (*Triticum aestivum L.*) сорта Артемовка (*liform* – яровая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), из которой был выведен стрессоустойчивый озимый сорт Мироновской 808 (*liform* – озимая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), а затем Мироновской яровой (*liform* – яровая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), по данным Украинского Мироновского научно-исследовательского института селекции и семеноводства этот сорт был получен путём «расшатывания» наследственности озимой Мироновской 808, то есть, изменением цикла развития озимой формы. Семена любезно получены из коллекции Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова. Весь экспериментальный объем работы представлен в виде таблицы 1 [6,7], а также таблиц 2-3. Методические особенности работы подробно изложены в ссылках на патенты в статьях [8-16]. В работе подробно приводится анализ экспериментальных данных супермолекулярной протеомики, на поверхности раздела, архитектурной организации тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ), клеточных ядер донора [14] яровой пшеницы-Артемовки, фенотипическая пластичность которой позволила селекционерам вывести из неё стрессоустойчивый озимый сорт [15,16], а далее была предпринята попытка вновь из выведенного озимого сорта, вывести яровой.

Фенотип организма представляет собой результат взаимодействий между генотипом и средой в каждый данный момент его жизни и на каждом этапе его индивидуального развития [17]. Чтобы осознать во всей полноте роль генетических факторов в жизни и эволюции организмов необходимо знать и понимать, в какой степени окружающая среда может влиять на проявление наследственных потенций, в которых формируется молекулярно-генетическая (трёхгеномная: ядро, митохондрии [18], хлоропласты [19]) система интегративно-физиологической биологии развития.

«Свойства сорта – его генотип – важнейшее условие урожая. Сорт всегда результат многолетней работы. Иногда для его создания требуется до 20 лет упорного и кропотливого труда. И ускорить этот процесс никак нельзя. Очень сомнительно, что сорт можно вывести за 2-3 года. Такова вообще специфика творчества, имеющего дело с биологическими объектами. Как считал крупный советский селекционер В.Н. Ремесло, выведенный хороший сорт однолетних культур, сохраняя свои исходные ценные качества, живет очень недолго – каких-нибудь 5-8 лет. Потом он нуждается в поддержке и обновлении» [20].

В связи с этим в данной работе, на живой модельной системе сортов пшениц: донора Яровой→ озимый→ вновь яровой, предлагается рассмотреть свойства супра-блоковой организации ТХМ клеточных ядер, как системы, способной обеспечить возможность выбора части информации, реализуемой в признаки адаптации к окружающей среде. Одной из важнейших задач биологии развития является представление о живом организме как целостной системе на каждом этапе его онтогенеза. То есть, в задачу данной работы входило, ни много - ни мало, представить онто-морфо-физиолого-интегративную, пространственно-временную целостность фазовых алгоритмов развития организма, в основе которых произошли топологические перестройки ТХМ клеточных ядер (табл. 1). Естественно, что такие перестройки осуществляются координировано, и их результатом является переход в новое стационарное состояние всей системы в целом. Однако, многие детальные механизмы таких процессов пока не совсем ясны. Общая методология подобного анализа живого организма, как целостной системы, заключается в разложении биологических событий на ряд фазовых дискретных, гено-морфо-физиолого-, контролируемых составляющих (табл. 1).

Чтобы разобраться, каким образом происходит самоорганизация супермолекулярного протеома хроматиновых фибрилл, выбран способ анализа разделения тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ) клеточных ядер на относительно независимые супра-блоки, с применением обычных методов свойственных для белковой химии (табл. 1), [6,7]. То-есть, клеточное ядро представлено в виде 4х разделённых поверхностных зон, представляющих собой супра-блоки гетерополимерных супрамолекулярных структур: Нп, ХрI, ХрII, ЯМ, из которых выделены поверхностные протеомные супермолекулярные комплексы, представленные 5-тью суперкомпонентным ядерным протеомом: Нгб; Н1; (Н2А+Н2В), (Н3+Н4)', (Н3+Н4)" (табл. 1).

Рассмотрение структурно-топологических переходов генетической матрицы растений с позиции супрамолекулярных блоков, имеющих разную степень кампактизации (лабильный, эу-, гетеро - хроматин), имеет давнюю историю [21,22]. Однако, в настоящее время, ученых интересует, как формируются на тотальной хроматиновой матрице, непосредственно друг от друга транскрипционно активные и неактивные зоны, при участии протеомных – линкерных и коровых «барьерных» нуклеосомных элементов, отделяющих их друг от друга. Считают, что этот процесс обеспечивается не результатом первичной нуклеотидной последовательности, а особенностями вторичной структуры ДНК [23]. С этой позиции, ученые всё больше начинают присматриваться, что же происходит внутри нуклеосомного кора, а также, и на поверхности его сближения с коровой и линкерной ДНК в процессах развития и формирования стресс-сигнальных систем. То-есть, рассматривается регуляция хроматина с позиции «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-полиэдр гистонового октамера, вокруг которого обёрнута коровая ДНК.

Рассмотрение, глобулярных коровых доменов: 2(H2A+H2B)+2(H3+H4), на уровне их взаимосвязи с ДНК с позиции неструктурированных хвостов выступающих из нуклеосомы, как боковой поверхности сигнальной системы, находятся в ракурсе внимания биоинформационного анализа эволюции топологии боковых сетей [24], а также рассмотрения перспектив регулирования тотального хроматина в процессе взаимодействия с факторами окружающей среды. Считают, что структура хроматина является единственным прямым фенотипическим признаком, в становлении которого принимают участие как кодирующие, так и не кодирующие последовательности ДНК.

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

1.1. Возраст проросших зародышей, ч (коллекционные семена из ВИРа)					
24	30	36	42	органы	48
Цельный высокодифференцированный зародыш			Колеоптиль Мезокотиль Корень		
1.2. Выделение клеточных ядер					
1.3. Выделение супра -структур-блоков 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 (Xp II)	
Ядерный матрикс (ЯМ)					
1.4. Градиентное элюирование GuHCl-гуанидингидрохлоридом, на поверхности раздела негистоновых и гистоновых – супер -комплексов-ансамблей из супра -структур-блоков, методом ионнообменной хроматографии на IRC-50 (Heidelberg), подготовленной к работе по описанию [6-8]					
Ступенчатые концентрации - GuHCl, %					
6,0 - негистоновые "кислые" белки - (Hгб) 8,9 - лизинбогатый, линкерный гистон - (Hl) 10,6 - умеренно-лизинбогатые «коровые» гистоны - (H2A+H2B) 13,0 - обогащенные аргинином «коровые» гистоны - (H3+H4) 40,0 - аргинин-богатые «коровые» гистоны - (H3+H4)"					

Изменение ионных параметров среды, окружающей клетки, приводит к изменению организации хроматина и изменению выхода мутаций в несколько раз. В свою очередь, некодирующие последовательности ДНК, через структуру хроматина, способны обеспечить выбор спектра экспрессируемых генов.

С функциональной точки зрения различают эухроматин и гетерохроматин. Эухроматин характеризуется меньшей, по сравнению с гетерохроматином, компактизацией ДНК. В нём, главным образом, локализуются активно экспрессирующие гены. Что касается гетерохроматина, то было мнение о его генетической инертности. Однако, сейчас в нём находят активно экспрессирующиеся гены. В процессе гетерохроматизации могут быть вовлечены протяженные участки хромосом и даже целые хромосомы. Гетерохроматизация определенных участков хромосом часто сопровождается подавлением транскрипции имеющихся в них генов. Вопрос о структурной организации хроматина в интерфазных ядрах всё ещё далек от своего разрешения. Так как, это прежде всего, связано со сложностью и морфо-динамичностью его структуры, которая легко меняется даже при незначительных экзогенных воздействиях. Большинство знаний о структуре хроматина было получено *in vitro* на препаратах фрагментированного хроматина.

В соответствии с распространенной точкой зрения различают три уровня морфогенетической организации ДНК хроматина у эукариот: 1) нуклеосомная фибрилла - *10-нм фибриллы «бусы на нитке»*- наиболее изученной; нити которой компактизируются в 2) соленоид – точная структура его пока неизвестна, или нуклеомер; *30 нм фибриллы*, которые сворачиваются в петли 3) петельно-доменная структура, включающая хромомеры, *300 нм – в гигантские (в 50-200 т.п.н.) петельные домены*, закрепленные на белковой скелетной структуре ядра – ядерном матриксе [25].

Нуклеосомные фибриллярные структуры, в которых нуклеосомы расположены как бусы на нитке рассматриваются в качестве низшего уровня упаковки ДНК эукариот в хроматине. Экспериментально нуклеосомные фибриллы можно выделить при низкой ионной силе и в присутствии двухвалентных ионов металлов. Нуклеосомы, входящие в состав фибрилл, диаметром 10 нм, расположены более или менее равномерно вдоль молекулы ДНК на расстоянии 10-20 нм друг от друга. В их состав входят по четыре пары молекул 2(Н2А+ Н2В), 2(Н3+ Н4) и одна молекула гистона Н1 [5]. В работе [25] большое внимание уделено «гистоновому коду» эпигенетическим механизмам. Нуклеосомная глобула состоит из восьми молекул гистонов: **тетрамера (Н3-Н4)₂**, находящегося в центре глобулы и двух димеров (Н2А-Н2В) по её бокам. Между «бусами на нитке» находится спейсерная ДНК. Важным принципом организации гистонового октамера является построение его из двух модулей: двух гетеродимеров гистонов Н2А-Н2В и тетрамера (Н3-Н4). Расположение гистонов по ходу молекулы ДНК является следующим; димеры Н2А-Н2В контактируют с ДНК на входе и выходе из нуклеосомной частицы, а тетрамер (Н3-Н4), соприкасается с центральной частью накрученного на нуклеосомную глобулу фрагмента ДНК. Гистоны контактируют с фосфодиэфирным остовом молекулы ДНК.

Важно, что азотистые основания не участвуют во взаимодействиях с гистонами, поэтому связывание ДНК с нуклеосомной глобулой не является специфичным в отношении последовательности ДНК. Два витка ДНК расположены на нуклеосомной глобуле параллельно, так, что бороздки ориентированы одинаково. Благодаря этому между витками ДНК остается достаточно места для прохождения наружу N-хвостовых доменов гистонов Н2В и Н3; N –хвостовые домены гистонов Н2А и Н4 выходят за пределы глобулы со стороны плоских поверхностей нуклеосомной глобулы. Гистон Н1 связывается с концами молекулы ДНК, входящей и выходящей из минимальной нуклеосомы, замыкая два полных витка двойной спирали [25]. Совокупность сигналов, экспонированных на поверхности нуклеосом (включая как присутствие вариантов гистонов, так и наличие того или иного спектра модификаций основных и вариантных форм гистонов), представляет особый эпигенетический код, называемый также гистоновым кодом. Этот код может считываться различными белками, регулирующими конденсацию хроматиновой фибриллы и участвующими тем или иным образом в репликации, транскрипции, репарации ДНК и других генетических процессах. Значение различных комбинаций сигналов гистонового кода ещё только начинает изучаться [25]. Стабильность комплекса гистонов в составе коровой частицы определяется взаимодействием их глобулярных частей, поэтому удаление гибких плеч в условиях мягкого протеолиза не сопровождается разрушением комплекса. N-концевые плечи гистонов, по-видимому, обеспечивают их взаимодействие со специфическими участками ДНК. Так, N-концевые домены гистона Н3 контактируют с участками ДНК на входе в коровую частицу и выходе из неё, тогда как соответствующий домен гистона Н4 связывается с внутренней частью ДНК нуклеосомы [5].

Фибриллярная цепь нуклеосом на втором уровне упаковки хроматина свернута в симметрично построенный соленоид, содержащий нуклеомеры. Симметрия соленоида нарушается при взаимодействии с ним негистоновых белков. Следует иметь в виду, что точная структура соленоида пока неизвестна. Считается, что в физиологических условиях Н1 стабилизирует 30-нм фибриллу, не изменяя существенным образом характер упаковки нуклеосомных глобул. Какова бы ни была структура 30-нм хроматиновой фибриллы, существуют убедительные данные, показывающие, что для обеспечения компактной упаковки нуклеосомных глобул важны взаимодействия с соседними глобулами. Особенно важным для формирования 30-нм фибриллы является взаимодействие семи экспонированных на поверхности нуклеосомы отрицательно заряженных аминокислотных остатков (большая часть которых принадлежит молекуле гистона Н2А) с N-концевым доменом (аминокислотные остатки 16-25) гистона Н4 соседней нуклеосомы. Способность к формированию 30-нм фибриллы может существенным образом измениться посредством различных модификаций этих доменов. Наибольший эффект имеет ацетилирование Н4 по позиции К16; эта модификация полностью препятствует образованию 30-нм фибриллы [25].

В интерфазных ядрах эукариот нити хроматина, в которых ДНК упакована в форме солеоида, содержащего нуклеомеры, организованы в виде топологически независимых петель, длина которых в среднем составляет 50-100 т.п.о. Такой способ пространственной укладки нитей хроматина рассматривается как следующий уровень конденсации хроматина (и ДНК) у эукариот, а *сами петли получили название хромомеров*. С помощью электронного микроскопа обнаружено, что нити хроматина в хромомерах имеют дополнительную специфическую укладку в виде розеток [26], собранных у основания, от которого отходят малые петли длиной ~ 5 т.п.о. Образование хромомеров становится возможным благодаря наличию у их оснований определенных последовательностей нуклеотидов, которые специфически взаимодействуют с ядерным матриксом, называемым скеффолдом (скелетом) – сетчатообразной структурой внутри интерфазных ядер, образованный белками и РНК, гексозами [27]. Эти участки хромосомной ДНК, взаимодействующие с ядерным матриксом MAR (Matrix Associated Region) или SAR (Scaffold Associated Region) и часто обозначаются как MAR/ SAR последовательности [5]. Выяснилось, что активно транскрибируемые гены организованы в петли небольшого размера (~ 10 т.п.о.), тогда как «молчащие» гены находятся преимущественно в составе более крупных петель, которые содержат несколько транскрипционных единиц и, в свою очередь, образуют дополнительные петли в виде розеток. Как правило, MAR/SAR последовательности фланкируют гены, однако в ряде случаев их обнаруживают и внутри генов, но в составе интронов. Представлены данные обобщающие характеристики MAR/SAR последовательностей: длина которых составляет 300-1000 п.о. - все они содержат многочисленные сайты ДНК-белкового взаимодействия и обогащены АТ-парами. MAR/SAR последовательности являются чрезвычайно важными в функциональном отношении последовательностями геномной ДНК эукариот. Одной из основных функций, которую им приписывают в настоящее время, может быть, пространственное разграничение функциональных доменов хроматина в интерфазных ядрах эукариот, необходимое для эффективной и независимой экспрессии генов, находящихся в этих доменах.

Как известно, протеом генетических структур про- и эукариот обогащен белками, богатыми аргинином. По данным [28] отмечается высокая консервативность аргинин-богатого гистона - H4 по аминокислотной последовательности у всех 3-х представителей эукариотических царств. Это свидетельствует о его важной роли в сохранении и реализации генетической информации в процессах, возможно, видовой структуризационной упаковки ДНК. Следует отметить, что интересным было сообщение М. С. Гельфанда [29] по поводу аминокислот, из которых только аргинин способен связываться с ДНК. Интересной особенностью эукариотического аргинин-богатого гистона H4 является наличие определенных повторяющихся последовательностей, значение которых находится в стадии расшифровки. Есть мнение, что H4 образуется из коротких пептидов [28]. В интерфазной хроматиновой организации эукариот боковые группы гистона H4 выходят на функциональную поверхность нуклеосом. Все эти данные в настоящее время стали объектом внимания супрамолекулярной химии, имеющей дело с *супер*-молекулярными ансамблями и супрамолекулярными блоками.

По мнению [2], основная проблема биологии - топологическая, основное понятие которой гомеоморфизм. Однако, в данном случае у растений, согласно [2] о гомеоморфизме, можно говорить только по отношению к отдельным органам, таким как: лист, мезокотиль, корень. Что касается аргинина, то можно сказать, что он выступает в роли биохимической связи, воспроизводящей механическое и резонансное соотношение. Относительно ядерного матрикса, как полиэдра, можно сказать, что это основание - поверхность геометрического многоугольника, который проявляет себя тем, что запускает динамику и кинетику специфики особенностей биологии развития. Следует иметь в виду, что обычные экспериментальные данные приводятся в виде усредненных результатов анализа пространственной организации генома в сотнях тысяч клеток.

В данном контексте рассмотрена локализация и динамика периодов распределения протеомных, возможно «барьерных», суперкомплексов на поверхности раздела в *супра*-блоках гетерополимерных структур в течение физиологических особенностей целого зародыша развивающегося в сторону органоспецифического, координированно-закономерного роста проростка (табл. 2: 24ч-30ч-36ч), а также в его активных энерго-генетических периодах генетических подсистем органогенеза: мезокотили, взаимосвязанного с инициацией роста и развития сигнальных систем: корень-колеоптиль (табл. 3: 42ч-48ч).

Топологическому аспекту биологического морфогенеза, на уровне пространственной формы и фенотипа гомеоморфизма [2,15,16], обращает внимание то, что в таблице 2 в органогенезе 36ч зародышей донорской яровой-Артемовки и озимой культур, четко прослеживается различие на поверхности раздела всех *супра*-блоков ТХМ и их протеомных супермолекулярных ансамблей, которое выражено в том, что у Артемовки-яровой ТХМ функционирует во взаимосвязи с линкерной ДНК (где фигурируют только протеом H1, H6), а у озимой ТХМ взаимосвязана, как с линкерной, так и с коровой ДНК (где фигурирует ((H2A+H2B)(H3+H4')) коровый протеом. То-есть, протеомные супермолекулярные ансамбли ТХМ донорских яровой и озимой 36ч зародышей имеют разные точки локализации взаимосвязей с линкерной и коровой ДНК. По-видимому, это локальные зоны физико-химических взаимосвязей. Что касается долговременно сложившейся стрессоустойчивости Мироновской 808, то при репрограммировании, на фенотипическом уровне супермолекулярной реорганизации, этот сорт, в качестве озимого донора, так просто не сдает свои позиции сорту Мироновской яровой (табл. 2), которая сразу фиксируется при участии (H3+H4)"- в период 24-30ч роста проростка и только в период активного деления клеток 36ч передает свои функциональные возможности линкерному протеому, H6, H1 - нуклеоплазмы и коровым (H2A+H2B) (H3+H4)' гистонам соответственно в: ХрII, ХрI, ЯМ.

Следующая фенологическая фаза прорастания, представленная в таблице 1 (42ч-48ч), характеризуется ярко выраженным органоспецифическим, координированно-закономерным ростом проростка на уровне мезокотили и

активным ростом зародышевой оси, морфогенетической основы «сигнального языка» побега и корня, где ростовые процессы осуществляются вследствие деления клеток. Меняется не просто протеомом, но и его взаимосвязи. Идут фазовые тектонические протеомные сдвиги в плане, алгоритмических физико-химических свойств, последовательного процессинга биологии развития.

В контексте данной статьи, я останавливаюсь только на ярко выраженном результате эксперимента, который получен у **яровой (донора) – Артемовки** (табл. 3) с **мезокотилем (42ч)**, так как именно в этот период, на поверхности раздела, удалось выделить коровые $(H3+H4)''-[Hп] \rightarrow (H3+H4)''[ХрI]$ гистоны в функциональной взаимосвязке с протеомом $H1 - Hгб$ соответственно (мезокотиль→корень) **супра-блоков**: **Hп, ХрII и ЯМ**. Выявленный в мезокотиле аргинин-богатый протеом $(H3+H4)''$ выделяется при жёстком экстрагировании, в то время как, обогащенные аргинином гистоны $(H3+H4)'$, выделяются при экстракции в три раза слабее (табл. 1., 4). Ранние данные [7,8] показали, что фракция $(H3+H4)'$ представляет собой полный комплект нуклеосомных белков, обогащенных аргинин-богатой фракцией, в то время как $(H3+H4)''$ представляет собой блок аргинин-богатых гистонов, только со следами других нуклеосомных гистонов.

Выведенный из ярового донора Артемовки **озимый сорт – Мироновская 808** (табл. 3) характеризуется **активным ростом зародышевой оси, как морфогенетической основы «сигнального языка» побега и корня (42ч)**, и сопровождается выявлением **в корневой системе аргинин-богатого протеома $(H3+H4)''$** в блоках **Hп, ХрII, ЯМ** в соединении с коровым протеомом $(H2A+H2B) \geq H1$ блока ХрI.

Следуя рассуждениям [30], можно предположить, что именно в 42ч период, все вместе взятые генетические подсистемы (мезокотиль, корень→колеоптиль) целостного организма могут являться источником эпигенетической информации для ростового морфогенеза, который на супермолекулярном уровне генетической подсистемы – мезокотилия у Артемовки (42ч), проявляется с позиции локализации $(H3+H4)'' Hп \rightarrow ХрI$. При перепрограммировании пшеницы: донора яровой → озимую, наиболее восприимчивой становится корневая генетическая подсистема $(H3+H4)''$ Hп, ХрII, ЯМ (42ч), представляя собой локальные стресс зоны адаптации, на пути от генома, генотипа к фенотипу, формируя свой паттерн фиксации самопроцессирования в структурную устойчивость.

Таблица 2. Особенности позиционирования протеомных супермолекулярных ансамблей на поверхности раздела топологически – ассоциированных супрамолекулярных блоков тотального хроматина в пространственно-временных периодах роста и развития зародышей яровой и выведенной из неё озимой пшеницы, из которой вновь вывели яровой сорт

Супраблоки тотального хроматина	Протеомные супермолекулярные структуры-ансамбли		
	24ч Артемовка-яровая-донор	Мироновская 808	Мироновская яровая
Hп	$(H3+H4) \geq Hгб$	H1	$(H3+H4)'' \geq (H3+H4)' > Hгб \geq H1 > (H2A+H2B)$
Хр I	$(H3+H4)' \geq H1$	$(H2A+H2B)$	$Hгб \geq (H3+H4)' > (H3+H4)'' \geq H1 > \dots$
Хр II	$Hгб = (H2A+H2B)$	Hгб	$(H2A+H2B) > H1 > (H3+H4)' > (H3+H4)'' > Hгб$
ЯМ	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) \geq H1 \geq (H3+H4)'' > Hгб > \dots$
30 ч			
Hп	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)'' > Hгб > (H2A+H2B) > H1 \geq (H3+H4)'$
Хр I	Hгб	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) > Hгб > H1 \geq (H3+H4)' > \dots$
Хр II	$Hгб = (H2A+H2B)$	Hгб	$(H3+H4)'' > (H3+H4)' > H1 > (H2A+H2B) > Hгб$
ЯМ	H1	$(H2A+H2B)$	$H1 > Hгб \geq (H3+H4)' > (H2A+H2B) > \dots$
36 ч			
Hп	Hгб	H1	$Hгб > H1 > (H2A+H2B) > \dots$
Хр I	H1	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)' \geq H1 \geq Hгб > \dots$
Хр II	Hгб	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) > (H3+H4)' > H1 > Hгб > \dots$
ЯМ	H1	Hгб	$(H3+H4)' \geq Hгб > (H2A+H2B) = H1 > \dots$

Таблица 3. Особенности реорганизации *супер*молекулярного протеома на поверхности раздела топологически-ассоциированных *супра*-блоков ТХМ в процессе инициации ростового морфогенеза генетических подсистем целостного организма яровой и выведенной из неё озимой пшеницы, из которой вновь выведен яровой сорт

Блоки тотального хроматина	Органогенез	Протеомные <i>супер</i> молекулярные ансамбли-структуры		
		Яровая-донор	Озимая	Яровая
		42 ч.		
Нп	Колеоптиль	HI	$(H2A+H2B) \geq HI \geq Hгб$	$(H3+H4) > Hгб \geq HI \geq (H2A+H2B) > \dots$
	Мезокотиль	$(H3+H4)''$	$HI \geq Hгб$	$Hгб \geq (H2A+H2B) > HI > \dots$
	Корень	HI	$(H3+H4)'' \geq (H3+H4)'$	$(H3+H4) > (H2A+H2B) > Hгб > HI > \dots$
Хр I	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) > HI \geq Hгб > (H3+H4) > \dots$
	Мезокотиль	$(H3+H4)''$	$(H2A+H2B)$	$HI = Hгб > \dots$
	Корень	$(H2A+H2B)$	$(H2A+H2B) \geq HI$	$(H3+H4) > HI \geq (H2A+H2B) > Hгб > \dots$
Хр II	Колеоптиль	$(H3+H4)'$	$HI \geq Hгб$	$(H2A+H2B) \geq (H3+H4) > Hгб > HI > \dots$
	Мезокотиль	HI	$(H3+H4)'$	$(H3+H4) > HI > (H2A+H2B) > Hгб > \dots$
	Корень	HI	$(H3+H4)' + (H3+H4)''$	$Hгб > HI > \dots$
ЯМ	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$	$HI \geq Hгб > (H3+H4)' > (H2A+H2B) > \dots$
	Мезокотиль	Hгб	Hгб	$(H2A+H2B) > Hгб \geq (H3+H4)' > HI > \dots$
	Корень	$Hгб \geq HI$	$Hгб \geq HI \geq (H3+H4)''$	$Hгб = HI > (H2A+H2B) > \dots$
48 ч.				
Нп	Колеоптиль	$(H3+H4)'$	Hгб	$Hгб > HI > \dots$
	Мезокотиль	$(H2A+H2B)$	HI	$Hгб \geq (H2A+H2B) > (H3+H4)' > HI > \dots$
	Корень	HI	$(H2A+H2B) \geq Hгб$	$HI > Hгб > (H2A+H2B) > (H3+H4)' > \dots$
Хр I	Колеоптиль	Hгб	$HI \geq (H3+H4)' \geq Hгб$	$HI > Hгб > \dots$
	Мезокотиль	$Hгб \geq (H3+H4)'$	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)' > Hгб > (H2A+H2B) \geq HI > \dots$
	Корень	$(H2A+H2B) \geq HI \geq (H3+H4)'$	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)' > (H2A+H2B) > Hгб \geq HI > \dots$
Хр II	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$HI \geq (H3+H4)'$	$(H3+H4)' > (H2A+H2B) > Hгб \geq HI > \dots$
	Мезокотиль	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) \geq (H3+H4)'$	$HI > (H2A+H2B) > (H3+H4)' > Hгб > \dots$
	Корень	$(H3+H4)'$	$HI \geq Hгб$	$(H2A+H2B) > (H3+H4)' > HI > Hгб > \dots$
ЯМ	Колеоптиль	$HI \geq Hгб$	Hгб	$HI > (H2A+H2B) > Hгб > \dots$
	Мезокотиль	$(H3+H4)'$	$Hгб \geq HI \geq (H2A+H2B)$	$(H3+H4)' > HI \geq (H2A+H2B) = Hгб > \dots$
	Корень	$(H2A+H2B)$	HI	$Hгб > (H3+H4)' > (H2A+H2B) > HI > \dots$

Что касается долговременно сложившейся стрессоустойчивости Мироновской 808, в качестве донора для сорта *Мироновской яровой* (табл. 2), то последний фиксируется при участии $(H3+H4)''$ - только в период **24-30ч** роста проростка. То-есть, протеомные супермолекулярные ансамбли ТХМ озимой и выведенного из неё ярового сорта, во временн- 36ч периоде высокодифференцированном развитии зародышей, имеют разные точки локализации взаимосвязей с ДНК. По-видимому, это локальные зоны физико-химических взаимосвязей, где в период активного деления клеток происходит непосредственная взаимосвязь с энергетической внутриклеточной

митохондриальной системой. В фенологической 48ч фазе Мироновской яровой, на поверхности раздела протеомных супермолекулярных ансамблей в супра-блоках ТХМ, не выявлены коровые ($H3+H4$)" (табл. 3).

Вопросы о том, как происходит перепрограммирование клеток и механизмы, контролируемые это процессирование, по-прежнему находятся в центре внимания исследователей. Считают, что фундаментальная эпигенетика является той научной дисциплиной, в которой наиболее сложно делать какие-либо прогнозы.

И все же можно утверждать лишь то, что эпигенетические механизмы будут продолжать неожиданно проявлять себя в самых непредсказуемых областях науки. Например, в области природы циркадных ритмов – естественных околосуточных циклических колебаний физиологических и биохимических процессов, свойственных подавляющему большинству клеток. Доказано, что гистоновая ацетилтрансфераза является ключевым белком, участвующим в установлении этого ритма [31], а сам ритм регулируется, по меньшей мере, еще и другими эпигенетическими факторами. Мы слышком привыкли думать о геноме в линейных терминах, представляя его состоящим из оснований в виде цепочки, которая может прочитана только последовательно и без затей. Реальность же состоит в том, что разные области генома согнуты и свернуты, и, контактируя между собой, они создают новые комбинации и регуляторные подгруппы.

Исторический путь от анализа морфологической адаптации к морфогенетической [21,22], но уже с новым информационным содержанием: морфогенетический→молекулярный→надмолекулярный→... всё больше приобретает физико-химическое истолкование [32] в области молекулярной биологии развития [33-36], что сближает эти познания с физикой, наукой издавна опирающейся на математику, способствовавшей развитию в понимании общих закономерностей, с которыми сталкивается биология [2,3,32].

Эти биофизические закономерности могут рассматриваться как структуры в многомерном пространстве, куда внесён топологический подход, как способ мышления в «определении и создании логических схем биологической специфичности морфогенеза и структурной устойчивости» [2]. Весь этот арсенал мыслей и знаний биологии развития вплотную подходит к плодотворному использованию возможностей, которые открывает супрамолекулярная химия [3] как «химия запрограммированных несущих информацию молекул» [3].

Предполагается, что топологическая динамика реорганизации нуклеосомного протеома, на поверхности доменов ТХМ, может выполнять функцию «барьерных комбинаторного принципа [5] элементов» на уровне «белковых ансамблей биологических сетей» [37] при переключении подпрограмм развития, вызванных условиями 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. Благодарю сотрудников, которые ранее помогли в выполнении данного направления работы.

Список литературы / References

1. Патури Ф. *Растения – гениальные инженеры природы* (перевод с немецкого Ю.И. Куколёва). Москва: Издательство «Прогресс», 1982, 271 с. [Paturi F.R. *Geniale ingenieure der natur*. Econ Verlag Dusseldorf-Wien, 1974, 271p. (In Russ.)]
2. Том Р. *Структурная устойчивость и морфогенез*. М.: Логос, 2002, 117 p. [Tom R. *Structural Stability and Morphogenesis*. М.: Logos, 2002, 280 p. (In Russ.)]
3. Лен Ж.М. *Супрамолекулярная химия*. Новосибирск: «Наука», 1998, 334 с. [Lehn J.M. *Supramolecular chemistry*. Novosibirsk: Science, 1998, 333 p. (In Russ.)]
4. 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.)]
5. Патрушев Л.И. *Экспрессия генов*. М.: Наука, 2000, 830 с. [Patrushev L.I. *Gene expression*. Moscow: Nauka, 2000, 800 p. (In Russ.)]
6. Иванова Э.А. Фракционирование растительных гистонов на колонках с амберлитом ИРЦ-50. *Материалы третьей научной конференции молодых учёных*, Башкирский филиал АН СССР, Совет молодых учёных, Уфа, 1972, с. 54-55. [Ivanova E.A. Fractionation of plant histones on columns with amberlite IRC-50. *Materials of the third scientific conference of young scientists*, Bashkir Branch of the USSR Academy of Sciences, Council of Young Scientists, Ufa, 1972, pp. 54-55. (In Russ.)]
7. 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*, М.: Science, 1975, pp. 301-305. (In Russ.)]
8. 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 plants*, 1987, vol. 34, no. 3, pp. 507-512. (In Russ.)]

9. Иванова Э.А., Вафина Г.Х. Физиолого-биохимический анализ интерфазных ядер в процессе прорастания семян пшеницы. *Физиология и биохимия культурных растений*, Киев, 1992, т. 24, № 6, с. 577- 583. [Ivanova E.A., Vafina G.H., Physiological and biochemical analysis interphase nuclei in the process of wheat seed germination. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 1992, vol. 24, no. 6, pp. 577-583. (In Russ.)]
10. Иванова Э.А., Вафина Г.Х., Иванов Р.С. Анализ локализации протеазочувствительных сайтов Arg-X в динамике супраструктур интерфазного хроматина при индукции ростового морфогенеза зрелых зародышей яровой и озимой пшеницы. *Физиология и генетика*, Киев, 2014, т. 46, № 3, с. 202-211. [Ivanova E.A., Vafina G.H., Ivanov R.S. Analysis of localization of protease-sensitive sites of Arg-X in the dynamics of suprastructures of interphase chromatin during induction of growth morphogenesis of mature embryos of spring and winter wheat. *Physiology and genetic*, 2014, vol. 46, no. 3, pp. 202-211. (In Russ.)]
11. 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, no. 4, pp. 29-42. (In Russ.)
12. Ivanova E.A. Arg-X proteo-processing as model system for organization of karyogenomics Interphase chromatin of mature germs of wheat, formed in the conditions of cold stress. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2017, vol. 13, no. 4, pp. 65-73. (In Russ.)
13. 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, no. 3, pp. 14-20. (In Russ.)
14. Ivanova E.A. Analysis of the proteomics of chromatin suprastructures as areas of replication (origins) and perception of signal and stress systems in the development of spring wheat. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2020, vol. 16, no. 4, pp. 22-34. (In Russ.)
15. Ivanova E.A. Stress resistance on the example of supramolecular-genetic level of plant development. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*, 2021, vol. 17, no. 4, pp. 17-29. (In Russ.)
16. Иванова Э.А. Супермолекулярная реорганизация протеомных ансамблей супрамолекулярных структур хроматина растений в стрессовых условиях окружающей среды. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*, 2021, т. 6, № 1, с. 179-185. [Ivanova E.A. Supermolecular reorganization of proteomic ensembles of supramolecular structures of plant chromatin under stress environmental conditions. *Russian Journal of Biological and Physics and Chemistry*, 2021, vol. 6, no. 1, pp. 179-185. (In Russ.)]
17. Реймерс Н.Ф. *Популярный биологический словарь*. М.: Наука, 1991, 235 с. [Reimers N.F. *Popular biological dictionary*. М.: Nauka, 1991, 235 p. (In Russ.)]
18. Колесников А.А. Митохондриальный геном. Нуклеоид. *Биохимия*, 2016, т. 81, № 10, с. 1322-1331. [Kolesnikov A.A. Mitochondrial genome. Nucleoid. *Biochemistry*, 2016, vol. 81, no. 10, pp. 1322-1331. (In Russ.)]
19. Кузнецов В.В. Хлоропласты. Структура и экспрессия пластидного генома. *Физиология растений*, 2018, 65, № 4, с. 243-255. [Kuznetsov V.V. Chloroplasts. Structure and expression of the plastid genome. *Plant Physiology*, 2018, vol. 65, no. 4, pp. 243-255. (In Russ.)]
20. Реймерс Ф.Э. *Растение во младенчестве*. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1987, с. 11. [Reimers F.E. *Plant in infancy*. Novosibirsk: Science, Siberian branch, 1987, p. 11. (In Russ.)]
21. Конарев В.Г. *Цитохимия и гистохимия растений*. М.: Высшая школа, 1966. [Cytochemistry and histochemistry of plants. Israel program for scientific translation, Jerusalem 1972.]
22. 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.)]
23. 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 the nuclear envelope. *Genetics*, 2013, vol. 49, no. 1, pp. 30-36. (In Russ.)]
24. Финкельштейн А.В., Птицин О.Б. *Физика белка*. Москва: Книжный дом, 2005, 460 с. [Finkelstein A.V., Ptitsin O.V. *Physics of protein*. Moscow: Book house, 2005, 460 c. (In Russ.)]
25. Разин С.В., Быстрицкий А.А. *Хроматин: упакованный геном*. Москва. БИНОМ. Лаборатория знаний. 2009, 170 с. [Razin S.V., Bystritsky A.A. *Chromatin: packed genome*. Moscow. BINOMIAL. Laboratory of knowledge. 2009, 170 c. (In Russ.)]
26. Иванова Э.А., Вафина Г.Х. Особенности анализа ядерных «трипсиноподобных» и «ингибитор-трипсиновых» комплексов колеоптилей в течение постэмбриональной фазы онтогенеза пшеницы. *Известия АН серия биологическая*, 2000, № 5, с. 624-630. [Ivanova E.A., Vafina G.H. Features of the analysis of nuclear "trypsin-like" and "inhibitor-trypsin" complexes of coleoptiles during the postembryonic phase of wheat ontogenesis. *Izvestiya AN biological series*, 2000, no. 5, pp. 624-630. (In Russ.)]
27. 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.H. Analysis of supramolecular structures of the cell nucleus during chromatin activation. *Reports of the Academy of Sciences*, 2006, vol. 406, no. 3, pp. 419-421. (In Russ.)]
28. Smith E.L., De Lange R.J., Bonner J. Chemistry and biology of the histones. *Physiol. Revs.*, 1970, vol. 50, no. 2, pp. 159-170.
29. 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.)]

30. Барлоу П.У. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. *Онтогенез*, 1994, т. 25, № 5, с. 5-38. [Barlou P.U. Cell division in meristems and the importance of this process for plant organogenesis and morphogenesis. *Ontogenesis*, 1994, vol. 25, no. 5, pp. 5-38. (In Russ.)]

31. Кери Н. *Эпигенетика*, Ростов-на-Дону, Феникс, 2012, с. 324. [Carey N. *Epigenetics*, Rostov-on-Don, Phoenix, 2012, p. 324. (In Russ.)]

32. Волькенштейн М.В. *Горизонты теоретической биофизики. Будущее науки* (международный ежегодник, вып. 13). М.: «Знание», 1980, с. 118-134. [Volkenstein M.V. *Horizons of theoretical biophysics. The future of science* (International Yearbook, issue 13). М.: "Knowledge", 1980, pp. 118-134. (In Russ.)]

33. Боннер Д.Ж. *Молекулярная биология развития*. М.: «Мир», 1967, 178 с. [Bonner D.J. *Molecular biology of development*. М.: "Mir", 1967, 178 p. (In Russ.)]

34. Подгорная О.И. *Роль структурированности ядра в морфогенезе. Теоретические и математические аспекты морфогенеза*. М.: Наука, 1987, с. 106-115. [Podgornaya O.I. *The role of the structuring of the nucleus in morphogenesis. Theoretical and mathematical aspects of morphogenesis*. М.: Nauka, 1987, pp. 106-115. (In Russ.)]

35. Иванова Э.А. Особенности «структурированных процессов» в интерфазных ядрах у пшеницы, выведенной в условиях холодового стресса. *Экобиотех*, 2019, т. 2, № 4, pp. 1-6. [Ivanova E.A. Features of "structured processes" in interphase nucleus wheat bread under cold stress. *Ecobiotech*, 2019, vol. 2, no. 4, pp. 1-6, doi: 10.3 1163/2618-964X-2019-2-4-000-000. (In Russ.)]

36. Ivanova E.A. *Stress resistance on the example of supramolecular-genetic level of plant development*. doi: 10.18699/PlantGen2021-082. (In Russ.)

37. Булгаков В.П., Цициашвили Г.Ш. Биоинформационный анализ белковых сетей: поиск статистик и топологий, наиболее адекватно отвечающих запросам экспериментальных биологов. *Биохимия*, 2013, т. 78, № 10, с. 1405-1411. [Bulgakov V.P., Tsitsiashvili G.Sh. Bioinformatic analysis of protein networks: search for statistics and topologies that most adequately meet the needs of experimental biologists. *Biochemistry*, 2013, vol. 78, no. 10, pp. 1405-1411. (In Russ.)]

ECO-GENETIC STRESS-RESISTANCE OF PLANTS AS STRATEGY AND TACTICS: SUPERMOLECULAR-PROTEOMIC, MORPHO-DYNAMIC DESIGN OF PHYSICO-CHEMICAL NATURE OF DEVELOPMENTAL BIOLOGY

Ivanova E.A.

Ufa Institute of Biology, Ufa Research Centre, Russian Academy of Sciences,

69 Oktyabrya Ave., Ufa, 450054, Russia; e-mail: fiona_belobor@mail.ru

Received 13.07.2022. DOI: 10.29039/rusjbpс.2022.0500

Abstract. From the standpoint of eco-genetic adaptation of plants, from the position of interdisciplinary science – supramolecular physical chemistry, the dynamics of supramolecular topologically associated structures of the total chromatin matrix (TChrM) is considered: Np-nucleoplasm, ChrI-eu-, ChrII-heterochromatin and nuclear matrix. On the interface of which, the proteo-supramolecular reorganization of ensembles is presented: "linker", "core" histones and non-histones, the macrokinetics of which is important for understanding the features of biochemical processes in the genetic subsystems of a plant (root → mesocotyl → coleoptile) of the transition period from heterotrophic to autotrophic plant development. An algorithm for the features of the biological specificity of morphogenesis and structural stability of the genetic and proteomic basis of the TChrM model system, collection germs of wheat seeds, in the process of their organ-specific, coordinated-regular growth when switching development subprograms is shown where an experimental analysis of proteomic positioning in supermolecular assemblies was carried out: "linker", "core" and "non-histone" proteins in different genetic subsystems (mesocotyl → root → highly differentiated embryo), respectively: donor (spring) → transferred to winter (donor winter-phenotype) → transferred back to spring-phenotype. Based on the distribution of nucleosomal arginine-rich "core" histone (H3-H4) on the TChrM interface: donor (spring) Np=ChrI (mesocotyl) → transferred to winter (donor winter-phenotype) Np>ChrII≥NM (root)→transferred again into the spring phenotype Np>ChrI>NM>ChrII (highly differentiated embryo); possible switching of genetic subroutines of development in the genetic subsystems of the whole organism is assumed, which is carried out due to the combinatorial principle of proteomic ensembles, potential epigenetic networks of the "histone code", in the conditions of environmental ecosystems.

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