

Stress Resistance on the Example of Supramolecular-Genetic Level of Plant Development

Ivanova E.A.

Ufa Institute of Biology, Ufa Research Centre, Russian Academy of Sciences, UFIC UIB RAS, Ufa, 450054 pr. October 69, Ufa, Russia

*E-Mail: fiona_belobor@mail.ru

Received May 25, 2021

The molecular-genetic dynamics of the proteome reorganization of the total chromatin matrix of winter wheat removed from the spring wheat is considered from the perspective of the concept of supramolecular chemistry, which is emerging as an interdisciplinary science. The zones of localization of linker and core histones of nucleosomes in genetic subsystems (mesocotyl, root → coleoptile) are shown. A morphogenetic feature of the localization of the core histone (H3 + H4) ", which claims to be structural stability under stress conditions, was revealed. Perhaps, through the analysis of the physicochemical points of localization of the interaction of histones with the "linker" and "core" DNA of nucleosomes, an approach can be developed according to R. Tom's terminology: "logical and mathematical schemes of the theory and practice of biological specificity."

Key words: Proteomics, Interphase topology of the nucleus, Supramolecular biochemistry, wheat, signaling stress systems

Вопросы адаптации и морфогенетической стрессоустойчивости растений были в концепции интересов В.Г. Конарева [Конарев, 2004]. Ещё в 1954г, опубликованная им статья в журнале «Биохимия» - «Влияние яровизации на поведение нуклеопротеидов и нуклеиновых кислот в зародышах злаков», часто цитировалась [Конарев, 2004]. Впоследствии были даже договоренности, об углубленном изучении этого интересного морфогенетического явления, с В.Н. Ремесло [Ремесло, 1964, Ремесло, Коломацкий, 1980] и В.С. Шевелуха [Шевелуха, 1986]. Однако по ряду причин осуществить это в 1966г не удалось [Конарев, 2004], несмотря на то, что были все условия для проведения электронномикроскопической цитохимии белков и нуклеиновых кислот [Ахметов, 1971]. Кроме того, было отчетливо сформулировано представление о «лабильном», «стабильном» и «остаточном» состояниях хроматина и ДНК, наиболее полно отражающих их функциональную активность, а также выявлены главные черты структурной и функциональной организации хромосом с предложением модели, в основе которой представлены структурные переходы в хроматине [Конарев, 2004, Ахметов, 1971]. Даже были получены фотографии тотального хроматина, из которого вытягиваются ДНК-овые петли в виде «бусы на нитке». Но, как говорил Р.Р. Ахметов [Ахметов, 1971, Ахметов и др., 1976], что таких снимков было много, однако, к сожалению в 1965г, они не смогли их расшифровать. Это был период, когда многие химики стали обращать своё внимание на биохимию высокомолекулярных соединений [Тонгур и др., 1962] и биологические макромолекулы [Киселёв, 1965]. И только в 1974, Олинсы сделали поистине историческое открытие, расшифровав свои снимки, с выводом, что ДНК упаковывается в клеточном ядре в виде «нуклеосомной» организации [Olins, Olins, 1974]. Я спонтанно подошла к молекулярно-генетическому подходу исследования адаптации и морфогенетической стрессоустойчивости растений. Так как, везде на конференциях только и говорили, что молекулярно-генетическая природа этого

феномена неизвестна. О том, что это явление необходимо знать, как будущее биотехнологии заявлял и академик В.С. Шевелуха [Шевелуха, 1986].

Все идеи и экспериментальные работы по белковой химии, Конаревского уфимского периода и последующих постоянных консультаций с ним, послужили фундаментальной «стартовой площадкой» для дальнейшего углубленного анализа хроматинового протеома в регуляции молекулярно-генетических основ адаптации растений в ракурсе рассмотрения наследования характера репликации, при участии протеома **супер**молекулярных структур, как барьерных элементов, в процессе реорганизации хроматиновых **супра**молекулярных структур на поверхности раздела: Нп, ХрI, ХрII, ЯМ (схема 1) с позиции **супра**молекулярной биохимии [Лен, 1998, Сид, Этвуд, 2007] и подступов к эпигенетике [Голубовский, Чураев, 1997, Чураев, 2006, Галимзянов, Чураев и др., 2019, Гилязетдинов и др., 2013, Вахитов, Хазиев, 2001].

Цель работы представить анализ динамики тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ) в виде топологически ассоциированных **супра**-блоков: Нп-нуклеоплазмы; Хр-I хроматина-непрочно; Хр-II – хроматина- прочносвязанных с ядерным матриксом-ЯМ; и собственно самого ЯМ: на поверхности раздела которых, происходит реорганизация ядерного **супер**молекулярного протеома - в пространственно-временном интервале: 24ч, 30ч, 36ч после проклевывания зародыша пшеницы, а также при дальнейшем ростовом морфогенезе генетических организменных подсистем: (колеоптиль, мезокотиль, корень) во временном интервале (42ч 48ч), как возможных конформационно-локальных зон, способных к восприятию и преобразованию стресс сигналов окружающей среды биологии развития.

MATERIALS AND METHODS

В данной работе в качестве модельного объекта исследования взяты семена суперэлиты пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Артемовка (*liform* – яровая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), из которой по методу [Ремесло, 1964] был

выведен озимый сорт Мироновской 808. Используемые для эксперимента семена Артемовки и Мироновской 808 (liform – озимая; SUBTAXA - lutescens; ORIGIN_ COUNTR – Украина), любезно получены из коллекции Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова.

Весь экспериментальный объем работы представлен в виде схемы 1. Методические подходы по физиолого-биохимическим особенностям работы с объектом исследования, подробно изложены в ссылках на патенты в статьях [Иванова, Вафина, 1992, Иванова *и др.*, 2014; Ivanova *et al.*, 2015; Ivanova 2017, 2019]. Относительно количественных цифровых данных по протеому, супрамолекулярных блочных ансамблей ТХМ, подробно представлено и обсуждено в статье [Ivanova, 2020], а также оформлено в данной статье в виде схем 2-3.

RESULTS

На представленных схемах 2-3 показаны особенности супермолекулярного протеома топологически ассоциированных ансамблей, на поверхности раздела тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ), супрамолекулярных-блоков: Нп, ХрI, ХрII, ЯМ, согласно методам белковой химии, указанной в схеме 1.

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 супрамолекулярных блоков позиционируют у ярового сорта следующие протеомно - взаимосвязанные супермолекулярные ансамбли: $(НЗ+Н4)' \geq Нгб-[Нп] \rightarrow (НЗ+Н4)' = Н1-[ХрI] \rightarrow Нгб=(Н2А+Н2В)-[ХрII] \rightarrow (Н2А+Н2В)-[ЯМ]$. Что касается озимого сорта, то коровый протеом октамера $2(Н2А+Н2В)2(НЗ+Н4)'$ функционально соединён только с двумя блоками: ХрI и ЯМ в единое целое при участии протеома: Н1-Нгб соответственно блоков Нп и ХрII.

Следующий период ярового сорта (30ч), на уровне целостности клеточного ядра, соответственно характеризуется сохранением поверхностной позиции коровых гистонов $(НЗ+Н4)'$ -[Нп] \rightarrow и $Нгб=(Н2А+Н2В)-[ХрII]$ соединённое в единое целое при участии протеома Нгб-Н1-соответственно двух супра-блоков ХрI и ЯМ. Что касается озимого сорта (30ч), то его функциональное состояние характеризуется позиционированием коровых гистонов $(НЗ+Н4)'$ на супра-блоках Нп, ХрI и $(Н2А+Н2В)$ ЯМ при участии Нгб супра-блока ХрII.

Физиологические особенности проклюнувшегося ярового проростка (36ч) характеризуются усилением ростовых процессов за счёт деления клеток. Протеомная поверхность раздела топологически ассоциированных супра-блоков тотального хроматина представляет собой периодичность, где соответственно, в основном позиционируют $Нгб-[Нп] \rightarrow Н1-[ХрI] \rightarrow Нгб-[ХрII] \rightarrow Н1-[ЯМ]$. Что касается озимого сорта (36ч), то в этом случае четкая периодичность наблюдается в функционировании корового октамера соответственно во взаимосвязи супра-блоков: ХрI $(Н2А+ Н2В)$ и ХрII $(НЗ+Н4)'$ в единое целое при участии соответственно протеома Н1 и Нгб супра-блоков: Нп и ЯМ. Физиологические особенности (36ч) проростков характеризуются переходным периодом от условий гетеротрофного обмена к формированию органогенеза в условиях автотрофного питания.

Следующая фаза прорастания, представленная на схеме 1(42ч-48ч), характеризуется ярко выраженным органоспецифическим, координированно-закономерным ростом проростка на уровне мезокотыля и активным ростом зародышевой оси, морфогенетической основы «сигнального языка» побега (колеоптиль) и корня, где ростовые процессы осуществляются вследствие деления клеток.

В этом контексте (схема 3) основное внимание уделено только ярко выраженному результату эксперимента [Ivanova, 2020], который получен у ярового сорта с мезокотилем (42ч), так как именно

в этот период удалось выделить коровый **(Н3+Н4)"**-[Нп] → **(Н3+Н4)"**[ХрI]. Выявленный аргинин-богатый протеом **(Н3+Н4)"** выделяется при жёстком экстрагировании 40% GuHCl , в то время как, обогащенные аргинином гистоны **(Н3+Н4)'**, выделяются при экстракции в три раза слабее (схема 1). Ранние данные [Иванова, Ахметов, 1987] показали, что фракция **(Н3+Н4)'** представляет собой полный комплект нуклеосомных белков, обогащенных аргинином, в то время как 40% GuHCl , показывает широкий электрофореграммный фронт полосы аргинин-богатых гистонов.

На схеме 3 данной статьи представлены результаты органоспецифического молекулярно-генетического анализа распределения ядерного протеома в морфо-генетических подсистемах проростков ярового сорта в сравнении с озимым сортом пшеницы.

Корень → Колеоптиль (42ч)

Яровая

Озимая

ЯМ : $\text{Hгб} \geq \text{H1} \rightarrow (\text{H2A} + \text{H2B})$ _____ $\text{Hгб} \geq \text{H1} \geq (\text{H3} + \text{H4})" \rightarrow (\text{H3} + \text{H4})'$
 ХрII : $\text{H1} \rightarrow (\text{H3} + \text{H4})'$ _____ $(\text{H3} + \text{H4})' + (\text{H3} + \text{H4})" \rightarrow \text{H1} \geq \text{Hгб}$
 ХрI : $(\text{H2A} + \text{H2B}) \rightarrow (\text{H2A} + \text{H2B})$ _____ $(\text{H2A} + \text{H2B}) \geq \text{H1} \rightarrow (\text{H3} + \text{H4})'$
 Нп : $\text{H1} \rightarrow \text{H1}$ _____ $(\text{H3} + \text{H4})" \geq (\text{H3} + \text{H4})' \rightarrow (\text{H2A} + \text{H2B}) \geq \text{H1} \geq \text{Hгб}$

Мезокотиль (42ч)

Яровая

Озимая

ЯМ : Hгб _____ Hгб
 ХрII : H1 _____ $(\text{H3} + \text{H4})'$
 ХрI : **(Н3+Н4)"** _____ $(\text{H2A} + \text{H2B})$
 Нп : **(Н3+Н4)"** _____ $\text{H1} \geq \text{Hгб}$

Таким образом, у озимого сорта активный рост зародышевой оси, морфогенетической основы «сигнального языка»: корня → побега (колеоптиля) (42ч), сопровождается выявлением в корневой

системе **аргинин-богатого протеома (Н3+Н4)"** в **супра-блоках**: Нп, ХрII, ЯМ.

В следующий период (схема 3): **Корень → Колеоптиль ярового сорта (48ч)** показывает, что активный рост зародышевой оси начинается соответственно с протеома **Н1 супра-блока Нп корневой системы** с последующим переходом на **колеоптильный протеом Нгб супра-блока ХрI** и далее в **колеоптильный протеом Н1 ≥ Нгб супра-блока ЯМ**.

Озимый сорт (48ч), корневой системы соответственно начинается с протеома **Н1 супра-блока ЯМ**, протеома **Н1 ≥ Нгб супра-блока ХрII**, протеома **(Н3+Н4)' супра-блока ХрI** и протеома **(Н2А+Н2В) ≥ Нгб супра-блока Нп** с переходом на протеом **колеоптиля Нгб супра-блока Нп** и протеом **колеоптиля Нгб супра-блока ЯМ**.

Мезокотиль (48ч). У **ярового сорта** отмечается функционирование протеома **Нгб ≥ (Н3+Н4)'** в **супра-блоке ХрI**, корового протеома **(Н3+Н4)'** в **супра-блоках ХрII и ЯМ**, а также корового протеома **(Н2А+Н2В)** в **супра-блоке Нп**.

Озимый сорт характеризуется функционированием протеома **Н1** в **супра-блоке Нп**, протеома **Нгб ≥ Н1 ≥ (Н2А+Н2В)** в **супра-блоке ЯМ**, корового протеома **(Н2А+Н2В) ≥ (Н3+Н4)'** в **супра-блоке ХрII** и **(Н3+Н4)'** в **супра-блоке ХрI**.

В этом пространственно-временном периоде (48ч), ростового морфогенетического периода роста и развития проростков, акцентировано внимание только на *динамику протеома линкерного гистона и негистоновых белков*, так как предположено, на основании собственных данных [Иванова, Вафина, 1999] и литературных [Колесников А.А. 2016], [Голани-Армон А., Арава Й. 2016], в этот период в функционирование активно вступает энергетика митохондриального генома.

Схема 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		
Целый 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 [Иванова, 1972; Иванова и др., 1975]							
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)''							

Схема 2. Особенности позиционирования протеомных супермолекулярных ансамблей на поверхности раздела топологически - ассоциированных супрамолекулярных блоков хроматина в пространственно-временных периодах роста и развития зародышей яровой и выведенной из неё озимой пшеницы

Супраблоки тотального хроматина	Протеомные супер молекулярные ансамбли-структуры	
	Яровая	Озимая
	24ч	
Hn	(H3+H4)' ≥ Hгб	Hl
Xp I	(H3+H4)' ≥ Hl	(H2A+H2B)
Xp II	Hгб = (H2A+H2B)	Hгб
ЯМ	(H2A+H2B)	(H3+H4)'
	30 ч	
Hn	(H3+H4)'	(H3+H4)'
Xp I	Hгб	(H3+H4)'
Xp II	Hгб = (H2A+H2B)	Hгб
ЯМ	Hl	(H2A+H2B)
	36 ч	
Hn	Hгб	Hl
Xp I	Hl	(H2A+H2B)
Xp II	Hгб	(H3+H4)'
ЯМ	Hl	Hгб

Схема 3. Особенности реорганизации супермолекулярного протеома на поверхности раздела топологически-ассоциированных супра-блоков тотальной хрматиновой матрицы (ТХМ) в процессе инициации ростового морфогенеза генетических подсистем целостного организма яровой и выведенной из неё озимой пшеницы

Блоки тотального хроматина	Органогенез	Протеомные супер молекулярные ансамбли-структуры	
		Яровая	Озимая
		42 ч.	
Нп	Колеоптиль	НI	$(H2A+H2B) \geq H1 \geq Hгб$
	Мезокотиль	$(H3+H4)''$	$H1 \geq Hгб$
	Корень	НI	$(H3+H4)'' \geq (H3+H4)'$
Хр I	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$
	Мезокотиль	$(H3+H4)''$	$(H2A+H2B)$
	Корень	$(H2A+H2B)$	$(H2A+H2B) \geq H1$
Хр II	Колеоптиль	$(H3+H4)'$	$H1 \geq Hгб$
	Мезокотиль	НI	$(H3+H4)'$
	Корень	НI	$(H3+H4)'+(H3+H4)''$
ЯМ	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$
	Мезокотиль	Нгб	Нгб
	Корень	$Hгб \geq H1$	$Hгб \geq H1 \geq (H3+H4)''$
48 ч.			
Нп	Колеоптиль	$(H3+H4)'$	Нгб
	Мезокотиль	$(H2A+H2B)$	НI
	Корень	НI	$(H2A+H2B) \geq Hгб$
Хр I	Колеоптиль	Нгб	$H1 \geq (H3+H4) \geq Hгб$
	Мезокотиль	$Hгб \geq (H3+H4)'$	$(H3+H4)'$
	Корень	$(H2A+H2B) \geq H1 \geq H3+H4)'$	$(H3+H4)'$
Хр II	Колеоптиль	$(H2A+H2B)$	$H1 \geq (H3+H4)'$
	Мезокотиль	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) \geq (H3+H4)'$
	Корень	$(H3+H4)'$	$H1 \geq Hгб$
ЯМ	Колеоптиль	$H1 \geq Hгб$	Нгб
	Мезокотиль	$(H3+H4)'$	$Hгб \geq H1 \geq (H2A+H2B)$
	Корень	$(H2A+H2B)$	НI

DISCUSSION

Рассмотрение структурных переходов генетической матрицы растений с позиции **супра**молекулярных блоков, имеющих разную степень кампактизации (лабильный, эу-, гетеро-, хроматин), имеет давнюю историю [Конарев, 1966, 1998]. Однако, в настоящее время, ученых интересует, как формируются на тотальной хрматиновой матрице, непосредственно друг от друга транскрипционно активные и неактивные зоны, при участии протеомных барьерных элементов отделяющих их друг от друга. Считают, что этот процесс обеспечивается не результатом первичной нуклеотидной последовательности, а особенностями вторичной структуры ДНК [Шабарина, Глазков, 2013]. 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 гистонного октамера, вокруг которого обёрнута 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 [Финкельштейн, Птицин, 2005], 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 [Финкельштейн, Птицин, 2005]. В настоящее время, усовершенствуются методические подходы к конформационному анализу **супер**-молекулярных ансамблей, входящих в **супрамолекулярные**-блоки, 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 [Шайтан, 2019]. 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**-молекулярных ансамблях, входящих в **супрамолекулярные**-блоки.

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** химия-биохимия, которая развивается как химия ансамблей, удерживаемых нековалентными взаимодействиями. Через понятия распознавания и самопроцессов она пришла к концепции информации (пассивной и активной) и запрограммированных систем, всё более становясь

химией молекулярной информации, изучающей хранение информации на молекулярном уровне, а также считывание, передачу и обработку информации на **супрамолекулярном** уровне.

Супрамолекулярная химия – в высшей степени междисциплинарная область науки, включающая химические, физические, биологические аспекты рассмотрения более сложных, чем молекулы, химических систем, связанных в единое целое посредством межмолекулярных (нековалентных) взаимодействий. Она стремительно расширяет границы химической науки до физических и биологических явлений. Три главных: понятия – фиксация (связывание), распознавание и координация – заложили фундамент **супрамолекулярной** химии [Лен, 1998].

Онто-морфо-физиолого-интегративная, пространственно-временная система целостности биологии развития. Эпигенез и эпигенетика.

Процесс развития организма и его органов из проклюнувшего высокодифференцированного зародыша адекватно рассматривать как ростовой морфогенез, где происходит перестройка межклеточного, во взаимосвязи, с клеточным цитоскелетом, и совместно с ядерным матриксом-полиэдром (схема 1). В связи с этим возникает вопрос о сигнальных системах (молекулярных): первичных, вторичных (схема 2,3) и так далее уровней развития. На фоне представленного интегрированного ростового морфогенеза у проклюнувшегося высокодифференцированного зародыша (схема 2) осуществляется пространственно-временное движение онтогенеза, которое биологически состоит из трёх тесно связанных, но в известной степени самостоятельных процессов: увеличения числа клеток, их морфогенетической специализации тканей и организма в целом.

Объединяющий их макромолекулярный состав внеклеточного матрикса имеет определённую пространственно-временную организацию, то есть качественно различную характеристику на разных участках организма, который в развитии изменяется

(схема 2). Он во многом обуславливает ткане- и стадиоспецифичность, являясь реальным претендентом на роль носителя позиционной информации в организме, который рассматривают как локальный эпигенетический фактор [Конторова, 1994], причастный к движущим силам ростового морфогенеза [Белоусов, 1987].

Корни, стебли листья растений в конечном счёте развиваются из специализированных областей – меристем (схема 3). Новые органы растений развиваются из меристем всю жизнь (схема 3). Меристемы органов растения представляют собой зоны, совокупности биохимических процессов, направленных на образование новых тканей и клеток. Именно здесь активно локализуются процессы репликации хроматина и деления клеток, синтезируются вещества цитоплазмы способствующие образованию фрагмопластов и новых клеточных стенок, что непосредственно связано с образованием в растущем органе трёхмерной сети стенок. В чем собственно и состоит одна из главных функций меристем [Барлоу, 1994].

Клеточные деления, определяющие основные ткани, по преимуществу протекают в раннем эмбриогенезе, достигнутая в этот период дифференциация закрепляется в ходе последующего развития и роста полюсов зародыша (схема 2) – его корневого полюса и полюса побега (схема 3). Одновременно происходит закладка будущих апикальных меристем с их специфическими паттернами деления. Таким образом, процессы формирования структурной сети клеточных стенок в сжатом виде вновь воспроизводятся в неоэмбриональных участках примордиев боковых корней и побега (схема 3).

Обсуждая клеточный аспект формообразования следует подчеркнуть также, что клеточные стенки и связанный с ними цитоскелет [Барлоу, 1994], а значит и ядерный матрикс - полиэдр [Белоусов, 1987], вместе взятые, являются источником эпигенетической информации для морфогенеза, который определяется как процесс развития органа. Паттерн делений в меристеме может играть важную роль в создании опорной подсистемы с оптимальной

жесткостью. В тех случаях, когда в результате специфических делений определенные стенки приобретают возможность расти быстрее других, последовательность заложения новых стенок может приобрести существенное значение для морфогенеза органа (схема 3). Паттерн клеточных стенок и цитоскелета в точках роста органа рассматривается [Барлоу, 1994] в качестве дополнительного источника эпигенетической информации для морфогенеза. Процесс перехода от одного паттерна к другому может быть формализован и представлен в виде алгоритма развития.

Молекулярная биология открыла «целый космический мир» взаимосвязанных внутриклеточных процессов, лежащих в основе цитоскелетно-мембранных преобразований (ЦСМП) ростового морфогенеза [Белоусов, 1987] на уровне клеток, их специализации в ракурсе пространственно-временной организации внеклеточного матрикса и их морфогенетических процессов органа и организма в целом (схема 2-3). Однако понимание проблемы на каких принципах основана формообразовательная самоорганизация живых систем продолжает оставаться дискуссионным. Особенно остро стоит вопрос о биологической организации индивидуального развития организма во взаимосвязи с механизмами генетических и эпигенетических процессов (схема 2-3). По [Robin, 1994] эпигенез определяется как изменение экспрессии генов в организме с дифференцированными клетками, наследуемыми митотически.

Таким образом в целом, молекулярная эпигенетика это составная часть эпигенеза в целом.

Экспериментальный супра- и протеомный супермолекулярный анализ морфогенетической стрессоустойчивости.

Считают, что структура хроматина является единственным прямым фенотипическим признаком, в становлении которого принимают участие как кодирующие, так и не кодирующие последовательности ДНК. 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.

Как было сказано выше, в представленной работе показаны особенности реализации стрессоустойчивости на модельном объекте озимого сорта пшеницы. Следует учесть, что для получения стрессоустойчивого озимого сорта из ярового, селекционерам потребовалось около семи лет [Ремесло, 1964,1980]. При этом оказалось, что накопленное собственное информационное время является одним из существенных показателей, определяющих структурно-функциональную устойчивость организации системы, которая образуется в результате считывания и переработки информации, заложенной в ней самой и её же реорганизующей, что приводит систему к считыванию новой информации, и так далее, до установления некоторого стационарного состояния. Молекулярно-генетические основы такой фиксации и координации до сих пор находятся в центре внимания исследователей.

Как известно, протеом генетических структур про- и эукариот обогащен белками, богатыми аргинином. По данным [Smith, De Lange, Bonner, 1970] отмечается высокая консервативность аргинин-богатого гистона - H4 по аминокислотной последовательности у всех 3-х представителей 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 [Гельфанд, 2015]. Интересной особенностью эукариотического аргинин-богатого гистона H4 является наличие определённых повторяющихся последовательностей, значение которых находится в стадии расшифровки. Есть мнение, что H4 образуется из коротких пептидов [Smith, De Lange, Bonner, 1970]. В интерфазной хроматиновой организации эукариот боковые группы

гистона H4 выходят на функциональную поверхность нуклеосом. Особо отмечено, что боковые группы колеблются заметно сильнее, чем главная цепь [Финкельштейн, Птицин, 2005]. Все эти данные в настоящее время стали объектом внимания **супрамолекулярной** химии, которую характеризуют, как междисциплинарную область науки, имеющей дело с **супер**-молекулярными ансамблями и **супрамолекулярными** блоками. Эта наука стремительно расширяет границы химической науки до физических и биологических явлений, охватывая все типы **супрамолекулярных** блоков и их **супермолекулярных** ансамблей. Биохимия и молекулярная биология полностью входят туда и занимают в ней отдельную нишу, по мнению [Том, 2002], основная проблема биологии топологическая, основное понятие которой гомеоморфизм. Однако, в данном случае у растений согласно [Том, 2002] о гомеоморфизме можно говорить только по отношению к отдельным органам, таким как: лист, мозокопиль, корень. Что касается аргинина, то можно сказать, что он выступает в роли биохимической связи, воспроизводящей механическое и резонансное соотношение. Относительно ядерного матрикса, как пилиэдра можно сказать, что это основание - поверхность геометрического многоугольника, который проявляет себя тем, что запускает динамику и кинетику специфики особенностей биологии развития.

Ассоциация нуклеосом поддерживается электростатическими взаимодействиями между положительно заряженными N-концевыми доменами гистонов (в первую очередь, гистона H4) одной нуклеосомы и отрицательно заряженной площадкой на поверхности другой нуклеосомы. Следует иметь ввиду, что обычные экспериментальные данные приводятся в виде усредненных результатов анализа пространственной организации генома в сотнях тысяч клеток.

Таким образом, в топологическом аспекте биологического морфогенеза на уровне пространственной формы и фенотипа есть основное понятие гомеоморфизм. Следуя этому, обращает внимание, что в схеме 2 в органогенезе 36ч

зародышей яровой и озимой культур, четко прослеживается различие на поверхности раздела всех **супра**-блоков ТХМ и их протеомных **супер**молекулярных ансамблей, которое выражено в том, что яровая ТХМ функционирует во взаимосвязи с линкерной ДНК, а озимая ТХМ как с линкерной, так и коровой ДНК. То есть, протеомные **супер**молекулярные ансамбли ТХМ яровых и озимых 36ч зародышей имеют разные точки локализации взаимосвязей с ДНК. По-видимому, это локальные зоны физико-химических взаимосвязей.

Следующая фенологическая фаза прорастания, представленная на **схеме 1; (42ч-48ч)**, характеризуется ярко выраженным органоспецифическим, координированно-закономерным ростом проростка на уровне мезокотилиа 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 у **ярового сорта с мезокотилем (42ч)**, так как именно в этот период удалось выделить коровые **(Н3+Н4)"-[Нп] → (Н3+Н4)"[ХрI]** гистоны в функциональной взаимосвязке с протеомом Н1 – Нгб соответственно **супра**-блоков: **ХрII** и **ЯМ**. Выявленный аргинин-богатый протеом **(Н3+Н4)"** выделяется при жёстком экстрагировании, в то время как, обогащенные аргинином гистоны (Н3+Н4)', выделяются при экстракции в три раза слабее (схема 1.4). **У озимого сорта активный рост зародышевой оси, морфогенетической основы «сигнального языка» побега и корня (42ч)**, сопровождается выявлением **в корневой системе аргинин-богатого протеома (Н3+Н4)"** в блоках **Нп, ХрII, ЯМ** в соединении с коровым протеомом $(Н2А+Н2В) \geq Н1$ блока **ХрI**. Ранние данные [Иванова, Ахметов, 1987] показали, что фракция (Н3+Н4)' представляет собой полный комплект нуклеосомных белков, обогащенных аргинин-богатой фракцией, в

то время как **(Н3+Н4)"** представляет собой блок аргинин-богатых гистонов, со следами других нуклеосомных гистонов. *Возможно, морфогенетические процессы яровости и озимости, связанные с инициацией развития органов и объясняют наличие у ярового сорта в мезокотиле (42ч)Нп → ХрI блока коровых гистонов (Н3+Н4)"*, которые на уровне целостности организма и клеточного ядра закорены в **ЯМ Нгб-мезокотилиа(42ч) и Нгб=Н1 корня(42ч)**. **В то время как у озимого сорта, протеомный комплекс коровых гистонов (Н3+Н4)" на уровне функциональной целостности организма проявляется только в корневой системе.**

С этой позиции можно предположить, следуя рассуждениям [Барлоу, 1994], что именно в период 42ч все вместе взятые генетические подсистемы (мезокотиль, корень → колеоптиль) целостного организма могут являться источником эпигенетической информации для ростового морфогенеза, который на **супер**молекулярном уровне проявляется с позиции **(Н3+Н4)"**, представляя собой локальные стресс зоны адаптации, на пути от генома, генотипа к фенотипу, формируя свой паттерн фиксации самопроцессирования в структурную устойчивость.

CONCLUSION

Исторический путь от анализа морфологической адаптации к морфогенетической [Конарев, 1998], но уже с новым информационным содержанием: морфогенетический → молекулярный → надмолекулярный → ... всё больше приобретает физико-химическое истолкование [Волькенштейн, 1980] в области молекулярной биологии развития [Боннер, 1967], что сближает эти познания с физикой, наукой издавна опиравшейся на математику, способствовавшей развитию в понимании общих закономерностей, с которыми сталкивается биология [Волькенштейн, 1980]. Эти биофизические закономерности могут рассматриваться как структуры в многомерном пространстве [Белоусов, 1987, Подгорная, 1987, Тьюринг, 1952], куда внесён топологический подход, как способ мышления в «определении и создании

логических схем биологической специфичности морфогенеза и структурной устойчивости» [Том, 2002]. Весь этот арсенал мыслей и знаний биологии развития вплотную подходит к плодотворному использованию возможностей, которые открывает супрамолекулярная химия [Лен, 1998] как «химия запрограммированных несущих информацию молекул» [Лен, 1998].

ACKNOWLEDGEMENT

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.

Выражаю благодарность д.б.н. Р.Н. Чураеву за то, что принял меня в свою лабораторию в качестве биолога-биохимика; а также и.о. руководителю группы математической и молекулярной генетики (ММГ) к.б.н. А.В. Галимзянову; и конечно директору института биологии д.б.н. В.Б. Мартыненко, сохранивший при дирекции группу ММГ, и при этом, дающий возможность экспериментально продумывать сложнейшую морфо-онтогенетическую биохимию в ракурсе супрамолекулярной и интегративной биологии. Особо следует подчеркнуть, что направление данного аспекта работы связано с позиции моих идейных учителей: биохимика В.Г. Конарева, его ученика Р.Р. Ахметова; химиков-высокомолекулярных соединений (ВМС): С.Р. Рафикова [Рафиков и др., 1978], его ученика Г.П. Гладышева [Гладышев, 1993].

CONFLICTS OF INTEREST

Author declared that she do not has any conflict of interest for publishing this research.

REFERENCES

- Ахметов Р.Р. (1971) Электронномикроскопическая цитохимия белков. В кн.: Электронномикроскопическая цитохимия. Под редакцией В.Г. Конарева, Уфа, С. 27-33.
- Ахметов Р.Р., Иванова Э.А., Ивлева Л.А (1976) Состав, структура и функциональная активность хроматина клеточного ядра при различных физиологических состояниях растений В сб.: Физиологические и биохимические аспекты гетерозиса и гомеостаза растений. Уфа, С.21-86.
- Барлоу П.У. (1994) Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. *Онтогенез*, **25(5)**, 5-38. [Barlou P.U. Cell division in meristems and the importance of this process for plant organogenesis and morphogenesis. *Ontouenez*, **25(5)**, 5-38. (In Russ.)].
- Белоусов Л.В. (1987) Биологический морфогенез. М.: МГУ. 234с.
- Боннер Д.ж. (1967) Молекулярная биология развития. М.: «Мир». 178с.
- Вахитов В.А., Хазиев Ф.Х. (2001) Биологическая наука в республике Башкортостан к началу третьего тысячелетия // Вестник Академии наук РБ., том 6, №2, С.42.
- Волькенштейн М.В. (1980) Горизонты теоретической биофизики. Будущее науки (международный ежегодник, вып. 13). М.: «Знание», С. 118-134.
- Галимзянов А.В., Ступак Е.Э., Чураев Р.Н. (2019) Эпигенные сети, теория, модели, эксперимент // Успехи современной биологии, 139, 2, С.107-113.
- Гельфанд М.С. (2015) Эволюция регуляторных систем. Материалы докладов V съезда биофизиков России. Ростов –на-Дону: Издательство Южного федерального университета., 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,.1, P.19. (In Russ.)].
- Гилязетдинов Ш.Я., Ибрагимов Р.И., Умаров И.А. (2013) О вкладе профессора Р.Р. Ахметова в развитие представлений о биологической природе эпигенетической изменчивости растений // Современные проблемы биохимии и биотехнологии. Уфа, РИЦ, БашГУ, С.13-15.
- Гладышев Г.П. (1993) Мысленно заглянул в космос. Наука в России, **(3/4)**, 14-19.

- Голани-Армон А., Арава Й. (2016) Локализация кодируемых ядерными генами мРНК у поверхности митохондрий. *Биохимия*, **81(10)**, 1299-1306.
- Голубовский М.Д., Чураев Р.Н. (1997) Динамическая наследственность и эпигены // *Природа*. №4, С.16-25.
- Иванова Э.А. (1972) Фракционирование растительных гистонов на колонках с амберлитом ИРЦ-50. Материалы третьей научной конференции молодых учёных. Башкирский филиал АН СССР. Совет молодых учёных. Уфа, С.54-55.
- Иванова Э.А. (2019) Особенности «структурированных процессов» в интерфазных ядрах у пшеницы, выведенной в условиях холодного стресса. *Экобиотех*, **2(4)**, 1-6.
- Иванова Э.А., Ахметов Р.Р. (1987) Модификация негистоновых белков в проростках растений. *Физиология растений*, **34(3)**, 507-512.
- Иванова Э.А., Вафина Г.Х. (1992). Физиолого-биохимический анализ интерфазных ядер в процессе прорастания семян пшеницы // *Физиология и биохимия культурных растений*. Т 24. С. 577- 583.
- Иванова Э.А., Вафина Г.Х. (1999) Антиоксидантная активность пероксидазной системы надмолекулярных структур клеточных ядер в постэмбриональной фазе онтогенеза пшеницы. *Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, серыя біялагічных навук*, **(2)**, 25-29.
- Иванова Э.А., Вафина Г.Х., Иванов Р.С. (2014) Анализ локализации протеазо-чувствительных сайтов Арг-Х в динамике супраструктур интерфазного хроматина при индукции ростового морфогенеза зрелых зародышей яровой и озимой пшеницы. *Физиология растений и генетика*, (Киев). **46(3)**, 202-211.
- Иванова Э.А., Гилязетдинов Ш.Я., Ахметов Р.Р. (1975) Модификация гистонов растений и влияние фитогормонов на интенсивность этого процесса. *Растительные белки и их биосинтез*. - М.: Наука, 301-305.
- Конарев В.Г. (1966) Цитохимия и гистохимия растений. – М.: Высшая школа. (1972) *Cytochemistry and histochemistry of plants*. - Israel program for scientific translation, Jerusalem.
- Конарев В.Г. (1998) Морфогенез растений и молекулярно-биологический анализ. - Санкт-Петербург: РАСХН, ВИР им. Н.И.Вавилова, 370 с.
- Конарев В.Г. (2004) «Научная биография с воспоминаниями о прошлом». Санкт-Петербург. 60с.
- Киселёв Н.А. (1965). *Электронная микроскопия биологических макромолекул*. М., «Наука».
- Конторова В.И. (1994) Пространственно-временная организация внеклеточного матрикса. *Онтогенез*. **25(1)**, С. 14-30
- Колесников А.А. (2016) Митохондриальный геном. *Нуклеоид*. *Биохимия*, **81(10)**, 1322-1331.
- Лен Ж-М. (1998). *Супрамолекулярная химия (концепции и перспективы)*. Новосибирск. «Наука». Сибирское предприятие РАН. 334с.
- Подгорная О.И. (1987) Роль структурированности ядра в морфогенезе. *Теоретические и математические аспекты морфогенеза*. М.: «Наука», С.106-115.
- Рафиков С.Р., Будтов В.П., Монаков Ю.Б. (1978) *Введение в физико-химию растворов полимеров*. – М.: Наука, -300 с.
- Ремесло В.Н. (1964) Озимая пшеница Мироновская 264 и Мироновская 808. – М.: Колос, – С. 52-53
- Ремесло В.Н., Коломацкий А.В. (1980) *Династия Мироновских пшениц*. В кн.: *Наука и человечество*. М.: Знание, С. 112; С. 115-116.
- Ремесло В.Н., Коломацкий А.В. (1980) *Селекция пшеницы: успехи и надежды // Будущее науки*. Издательство Знание. С.183-193.
- Стид Дж.В., Этвуд Дж.Л. (2007) *Супрамолекулярная химия*. **Т.2**. М.: ИКЦ «Академкнига». 416с.
- Том Р. (2002) *Структурная устойчивость и морфогенез*. – М.: Логос, - 280 с.
- Тонгур А. М., Зайдес А.Л., Стоянова И.Г., Пасынский А.Г. (1962) *Высокомолекулярные соединения*. 4,

- 140.
- Тьюринг (1952) Химические основы морфогенеза. // Turing A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis *Philosophical transactions of the Royal society of London. Ser. B, Biological sciences*. Vol. 237, N 641 P. 37-72.
- Финкельштейн А.В., Птицин О.Б. (2005) Физика белка. – Москва: Книжный дом, - 460 с.
- Чураев Р.Н. (2006) Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе. *Генетика*. Т.42, № 9, С.1276-1296.
- Шабарина А.Н., Глазков М.В. (2013) Барьерные элементы хроматиновых доменов и ядерная оболочка. *Генетика*, **49(1)**, 30-36.
- Шайтан К.В. (2019) Фундаментальные закономерности формирования пространственных структур конформационно подвижных молекул. Сборник научных трудов VI съезда биофизиков России. Сочи: Кубанский государственный университет, Том 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, V.1, P.36. (In Russ.)].
- Шевелуха В.С. (1986) Первые результаты, проблемы и перспективы новой биотехнологии в селекции и растениеводстве // Состояние и развитие сельскохозяйственной биотехнологии. Л. ВИР, С. 23-28.
- Ivanova E.A. (2017) 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*, **13(4)**, 65-73.
- Ivanova E.A. (2019) On the question of epigenetic mechanisms of kariogenomic winter wheat in the concept of supramolecular biochemistry. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, **15(3)**, 14-20.
- Ivanova E.A (2020). 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*. - V. 16, No 4, 2020, pp. 22-34.
- Ivanova E.A., Vafina G.H., Ivanov R.S. (2015) 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*, **11(4)**, 29-42.
- Olins A. L., Olins D.E., (1974). Spheroid chromatin units (v Bodies). "*Science*", **183**, 4122, P..330-331.
- Robin H. (1994) Epigenetics: An overview. *Dev. Genet.*, **15(6)**, 453-457.
- Smith E.L., De Lange R.J., Bonner J., (1970) Chemistry and biology of the histones. *Physiol. Revs.*, **50**, 2, P.159-170.