

ORIGINAL ARTICLE



Genetic-Proteomic Basis as a Morpho-Dynamic System, Strategies and Tactics of Plant Ecogenetic-Stress Resistance

Ivanova E.A.

¹ 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 June 3, 2022

The historical path from the analysis of morphological adaptation to morphogenetic, but with a new information content: morphogenetic → molecular → supramolecular → ... is increasingly acquiring not only a physico-chemical interpretation, but also the path to ecological biotechnology, aimed at the goals and objectives of the developed protective equipment, which contribute to the development in the understanding of the general patterns that biology faces.

In this paper, the features of the biological specificity of morphogenesis and structural stability are considered from the perspective of supramolecular biochemistry of the genetic and proteomic basis of total chromatin.

It is noted that in the model system, collection germs of wheat seeds, and in the process of their organ-specific, coordinated-regular growth when switching development subprograms: "donor" spring → winter "donor" → again spring, respectively, positioning occurs, in the time period of growth, core histone (H3+H4)": spring-mesocoty1 (42 h) → winter-root system (42 h) → spring-whole highly differentiated embryo (24 h, 30 h).

Based on the data obtained, a targeted approach to assessing and predicting the prospects of ecogenetic-biotechnological developments is possible.

Key words: proteomics, interphase topology of the nucleus, supramolecular biochemistry, wheat, stress signaled systems, ecogenetic-biotechnology

В последние годы биоинформационный анализ сетей белковых взаимодействий позволил сделать несколько важных предсказаний, получивших экспериментальное подтверждение. В работе (Булгаков, Цициашвили, 2013) как пишут авторы, представлено своё видение на эту проблему, согласно которому, топология белковых цепей по свойствам, существенно отличается от популярной модели теории безразмерных белковых биологических сетей.

Для того, чтобы успешно развивать биотехнологию, необходимо изучить и знать: фундаментальные основы проектируемых задач направления исследования, вплоть до уровня наномолекулярно-генетических адаптаций. С этой целью было выбрано несколько экспериментально-методических подходов в данном направлении (Иванова, Вафина, 1992; Иванова *и др.*, 2014). Фундаментальной «стартовой площадкой» которых, стали идеи и работы в области белковой химии (Конарев, 1966; 1998) для дальнейшего углубленного анализа хроматинового протеома в регуляции молекулярно-генетических основ адаптации растений. Известно, что филогенетика работает на полногеномном анализе, куда входят транскриптомика и протеомика.

В настоящее время в области, существования в эукариотических хромосомах доменов, имеющих разную степень организации, находящихся в непосредственной близости друг от друга транскрипционно активных и неактивных генов, привело к предположению о наличии так называемых «барьерных элементов» (Шабарина, Глазков, 2013). Предполагаются возможные механизмы функционирования границ структурно-функциональных единиц эукариотических хромосом у различных организмов. Считают, что границы между «активным» и «неактивным» хроматином представляют собой не один тип последовательностей ДНК, а скорее совокупность разных участков ДНК, выполняющих различные функции. Вероятно, «барьерные элементы» хроматиновых доменов могут осуществляться за

счет определенных конформационных изменений домена, которые могут опознаваться специальными белками. Считают, что особенности конформации ДНК могут также обуславливать ее топологическо-координационную локализацию в пространстве клеточного ядра (Шабарина, Глазков, 2013).

Особый интерес представляет анализ образовавшихся адаптационных фенотипов при участии ядерного протеома, как «барьерных элементов», в процессе реорганизации **супрамолекулярных** структур интерфазной тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ) между протеомными **супер**структурами на поверхности раздела **супра**блоков: нуклеоплазмы, эу-, гетерохроматина, ядерного матрикса, с позиции **супрамолекулярной** биохимии (Лен, 1998; Сидд, Этвуд, 2007; Рене, 2002) и эпигенетики (Чураев, 2006; Галимзянов *и др.*, 2019).

Цель данной работы представить анализ адаптационно-фенотипически-морфодинамической 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.

MATERIALS AND METHODS

В данной работе в качестве модельного объекта исследования взяты семена суперэлиты пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Артемовка (*Iiform* – яровая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), из которой был выведен стрессоустойчивый озимый сорт Мироновской 808 (*Iiform* – озимая; *SUBTAXA* – *lutescens*; *ORIGIN_COUNTR* – Украина), а затем Мироновской яровой (*Iiform* – 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 схемы 1 (Иванова, 1972; Иванова, Ахметов 1987). Методические особенности работы подробно изложены в ссылках на патенты в статьях (Иванова, Вафина, 1992; Иванова *и др.*, 2014, Ivanova *et al.*; Ivanova, 2017; 2019; 2020; 2021; Иванова, 2021). Количественные данные по выходу протеома из **супраструктур** хроматиновой матрицы на поверхности раздела представлены в таблицах 1-3, которые также оформлены в виде схем 2-3.

RESULTS AND DISCUSSION

Фенотип организма представляет собой результат взаимодействий между генотипом и средой в каждый данный момент его жизни и на каждом этапе его индивидуального развития (Реймерс, 1991). 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 (Колесников, 2016), хлоропласты (Кузнецов, 2018) система интегративно - физиологической биологии развития.

Многие реакции растений на условия окружающей среды непосредственно связаны с изменениями внутриклеточной программы развития. В число таких изменений входит и превращение плюрипотентной стволовой клетки в окончательно дифференцированную клетку. Активные плюрипотентные стволовые клетки – нормальное явление для растений. Они находятся на кончиках стеблей и корней. В подходящих условиях эти стволовые клетки могут продолжать делиться, что позволяет растению расти. А в других условиях стволовые клетки будут дифференцироваться в специализированные типы клеток. Как только какая либо из таких клеток «примет решение» стать частью, например, лепестка, она больше не сможет

превратиться опять в стволовую клетку (Кери, 2012). Эпигенетические процессы играют важную роль в обоих этих случаях и взаимодействуют с другими происходящими в клетке явлениями с целью успешного размножения. Не все растения прибегают к одним и тем же эпигенетическим стратегиям.

Считают, что как феномен, яровизация выглядит очень похожим на эпигенетику. За последние годы ряд лабораторий подтвердили, что в основе яровизации, на уровне модификации хроматина, лежат именно эпигенетические процессы (Кери, 2012).

Под термином яровизация подразумевается, что растение должно пережить длительный холодный период (обычно зиму), прежде чем может зацвести. Во многих случаях для цветения растений необходимо, чтобы за продолжительным холодным периодом следовало увеличение длины светового дня. Именно сочетание этих двух факторов гарантирует, что цветение начнется в наиболее благоприятное для этого время года. Новым растениям, которые вырастут из этих семян, тоже придётся пройти через холодное время года, прежде чем они сами смогут зацвести. Идет закрепление адаптационных изменений – памяти стресса. На Мироновскую 808 потребовалось 7 лет закрепления некой формы молекулярной памяти, так как раздражитель и конечная реакция на него отделены друг от друга недели или месяцы. Эта память может и утрачиваться в следующем поколении у семян. То есть, стирается в соматических тканях. Так что, наследование по Ламарку является исключением, а не правилом (Кери, 2012). Кто-то из умных сказал: «Наука – это как раз то, что не может быть, а то, что может быть – это научно-технический прогресс», То есть, биотехнология.

В данной работе подробно приводится анализ экспериментальных данных **супермолекулярной** протеомики, на поверхности раздела, архитектурной организации тотальной хроматиновой матрицы (ТХМ), клеточных ядер донора (Ivanova, 2020) яровой пшеницы-Артёмовки, фенотипическая пластичность которой позволила селекционерам вывести из неё стрессоустойчивой озимый сорт

(Ivanova, 2021; Иванова, 2021), а далее была предпринята попытка вновь из выведенного озимого сорта, вывести яровой.

«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 – какихнибудь 5-8 лет, Потом он нуждается в поддержке и обновлении» (Реймерс, 1987).

В связи с этим в данной работе, на живой модельной системе сортов пшениц: донора Яровой → озимый → 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 (схема 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 (схема 1).

Чтобы разобраться, каким образом происходит самоорганизация **супер**молекулярного 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 (схема 1: (Иванова, 1972; Иванова, Ахметов 1987). То есть, клеточное ядро представлено в виде 4х разделённых поверхностных зон, представляющих собой **супра**-блоки гетерополимерных **супра**молекулярных структур: Нп, ХрI, ХрII, ЯМ, из которых выделены поверхностные протеомные **супер**молекулярные комплексы, представленные 5-тью **супер**компонентным ядерным протеомом: Нгб; Н1; (Н2А+Н2В), (Н3+Н4)', (Н3+Н4)" (схема 1).

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

Супрамолекулярный подход к анализу темы.

Рассмотрение структурно-топологических 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 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 (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 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 (Финкельштейн, Птицин, 2019), 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, 2019). 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 предъясняет 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.

Таким образом, *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 – 1) фиксация (связывание), 2) распознавание и 3) 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,

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. 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 стадийспецифичность, 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). Именно здесь активно локализуются процессы репликации хроматина и деления клеток, 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). 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 (Рене, 2002; 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.

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, не кодирующие последовательности ДНК, через

структуру хроматина, способны обеспечить выбор спектра экспрессируемых генов.

Особенности реализации стрессоустойчивости на модельном объекте озимого сорта пшеницы подробно представлены в работе (Ivanova, 2021; Иванова, 2021). Следует ещё раз учесть, что для получения стрессоустойчивого озимого сорта из ярового донора - Артемовки, селекционерам потребовалось около семи лет. При этом оказалось, что накопленное сортом собственное информационное время и пластичность донора (Ivanova, 2020), являются 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. Кроме того, ученых интересует, а возможно ли «расшатать» сложившуюся стрессоустойчивость (таблицы 1-3, схемы 2-3) и вновь обрести яровой сорт. 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 *et al.*, 1970) 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 структурирующих упаковку ДНК. Следует отметить, что интересным было сообщение М. С. Гельфанда (Гельфанд, 2015) по поводу аминокислот, из которых только аргинин способен связываться с ДНК. 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 *et al.*, 1970).

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 (Рене, 2002), основная проблема биологии - топологическая, основное понятие которой гомеоморфизм. Однако, в данном случае у растений согласно (Рене, 2002) 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 пилиэдра 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.

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 донорской яровой - Артемовки и озимой культур, четко прослеживается различие на поверхности раздела всех **супра**-блоков ТХМ и их протеомных **супер**молекулярных 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 ДНК, так и с коровой ДНК (где фигурирует ((H2A+H2B) (H3+H4)) коровый протеом. То есть, протеомные **супер**молекулярные 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 сложившийся стрессоустойчивости Мироновской 808, то при перепрограммировании, на фенотипическом уровне **супер**молекулярной реорганизации, этот сорт, в качестве озимого донора, так просто не сдает свои позиции сорту Мироновской яровой (таблица 1, схема 2), которая сразу фиксируется при участии **(НЗ+Н4)'**- в период 24-30ч роста проростка и только в период активного деления клеток 36ч передает свои функциональные возможности линкерному протеому Нгб, Н1 - нуклеоплазмы и коровым $(Н2А+Н2В)$ $(НЗ+Н4)'$ гистонам ХрI, ХрII и ЯМ.

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. Меняется не просто протеом, но и его взаимосвязи. Идут фазовые тектонические сдвиги в плане, алгоритмических физико-химических свойств, последовательного процессинга биологии развития (анатомо-физиолого- биологические особенности этого процесса остаются в ракурсе специалистов интегративной биологии).

В контексте данной статьи, я останавливаюсь только на ярко выраженном результате эксперимента, который получен у **яровой – Артемовки** (схема 3, таблица 2) с **мезокотилем (42ч)**, так как именно в этот период на поверхности раздела удалось выделить коровые **(НЗ+Н4)'**-[Нп] → **(НЗ+Н4)'**[ХрI] гистоны в функциональной взаимосвязке с протеомом Н1 – Нгб соответственно (мезокотиль → корень) **супра**-блоков: ХрII и ЯМ. Выявленный в мезокотиле аргинин-богатый протеом **(НЗ+Н4)'** выделяется при жёстком экстрагировании, в то время как, обогащенные аргинином гистоны $(НЗ+Н4)'$, выделяются при экстракции в три раза слабее (схема 1.4). Ранние данные (Иванова, Ахметов, 1987) показали, что фракция $(НЗ+Н4)'$

представляет собой полный комплект нуклеосомных белков, обогащенных аргинин-богатой фракцией, в то время как, **(НЗ+Н4)'** представляет собой блок аргинин-богатых гистонов, только со следами других нуклеосомных гистонов.

Выведенный из ярового донора Артемовки **озимый сорт – Мироновская 808** (схема 3, таблица 2) **характеризуется активным ростом зародышевой оси, как морфогенетической основы «сигнального языка» побега и корня (42ч)**, и сопровождается выявлением **в корневой системе аргинин-богатого протеома (НЗ+Н4)'** в блоках **Нп, ХрII, ЯМ** в соединении с коровым протеомом $(Н2А+Н2В) \geq Н1$ блока ХрI.

Следуя рассуждениям (Барлоу, 1994), 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 **супер**молекулярном уровне генетической подсистемы – мезокотила у Артемовки (42ч), проявляется с позиции локализации **(НЗ+Н4)'** Нп – ХрI. При перепрограммировании пшеницы: донора яровой → озимую, наиболее восприимчивой становится корневая генетическая подсистема **(НЗ+Н4)'** Нп, ХрII, ЯМ (42ч), представляя собой локальные стресс зоны адаптации, на пути от генома, генотипа к фенотипу, формируя свой паттерн фиксации самопроцессирования в структурную устойчивость.

Что касается долговременно сложившийся стрессоустойчивости Мироновской 808, то она, на фенотипическом уровне **супер**молекулярной реорганизации, так просто не сдает свои позиции в роли сорта **Мироновской яровой** (таблица 1, схема 2), которая фиксируется при участии **(НЗ+Н4)'**- в период **24-30ч** роста проростка и только в период активного деления клеток 36ч передает свои функциональные возможности линкерному протеому Нгб, Н1 и коровым $(НЗ+Н4)'$. 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, где происходит непосредственная взаимосвязь с внутриклеточной митохондриальной системой..

В фенологической 48ч фазе на поверхности раздела протеомных **супер**молекулярных ансамблей в **супра**-блоках ТХМ не выявлены коровые **(H3+H4)"** (таблица 3, схема 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 всё-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 (Кери, 2012), а сам ритм регулируется, по меньшей мере, еще и другими эпигенетическими факторами. Мы слишком привыкли думать о геноме в линейных терминах, представляя его состоящим из оснований в виде цепочки, которая может прочитана только последовательно и без заты. Реальность же состоит в том, что разные области генома согнуты и свернуты, и, контактируя между собой, они создают новые комбинации и регуляторные подгруппы.

Свой образный эпигенетический ландшафт Уодингтон представил в 1957г для иллюстрации концепций биологии развития (Кери, 2012). Это модель, помогающая нам проникнуть в новые способы мышления. Всё, что нам нужно, это клетки, обладающие потенциалом превращаться в клетки других биологических типов развития. Это внутриклеточные генетические подсистемы эпигенеза – органогенеза формирующие внутриклеточную – субклеточную реорганизацию, в зависимости от окружающей среды биологии развития или подавления этого процессирования.

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

1.1. Возраст проклюнувшихся 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 M NaCl		0,35 M NaCl		2M NaCl	
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 - (Hfб)					
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 **супер**молекулярных ансамблей на поверхности раздела топологически - ассоциированных **супра**молекулярных 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 супер молекулярные структуры-ансамбли		
	24ч Артемовка-яровая-донор	Мироновская 808	Мироновская яровая
Нп	$(H3+H4) \geq Hгб$	HI	$(H3+H4)'' \geq (H3+H4)' > Hгб \geq HI > (H2A+H2B)$
Хр I	$(H3+H4)' \geq HI$	$(H2A+H2B)$	$Hгб \geq (H3+H4)' > (H3+H4)'' \geq HI > \dots$
Хр II	$Hгб = (H2A+H2B)$	Hгб	$(H2A+H2B) > HI > (H3+H4)' > (H3+H4)'' > Hгб$
ЯМ	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) \geq HI \geq (H3+H4)'' > Hгб > \dots$
30 ч			
Нп	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)'$	$(H3+H4)'' > Hгб > (H2A+H2B) > HI \geq (H3+H4)'$
Хр I	Hгб	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) > Hгб > HI \geq (H3+H4)' > \dots$
Хр II	$Hгб = (H2A+H2B)$	Hгб	$(H3+H4)'' > (H3+H4)' > HI > (H2A+H2B) > Hгб$
ЯМ	HI	$(H2A+H2B)$	$HI > Hгб \geq (H3+H4)' > (H2A+H2B) > \dots$
36 ч			
Нп	Hгб	HI	$Hгб > HI > (H2A+H2B) > \dots$
Хр I	HI	$(H2A+H2B)$	$(H3+H4) \geq HI \geq Hгб > \dots$
Хр II	Hгб	$(H3+H4)'$	$(H2A+H2B) > (H3+H4)' > HI > Hгб > \dots$
ЯМ	HI	Hгб	$(H3+H4) \geq Hгб > (H2A+H2B) = HI > \dots$

Схема 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 супер 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	$Hгб > (H3+H4)' > (H2A+H2B) > HI > \dots$

Table 1: Динамика содержания в супраструктурах интерфазного хроматина, на поверхности раздела ядерных белков (%), в зародышах пшеницы, после их прорастывания.**Артёмовка-яровая-донор**

Возраст прорастающего зародыша, ч	Супраструктуры клеточного ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером $Gn \cdot HCl$, %					
		6	8,9	10,6	13'	40"	
		Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4		
Целый зародыш	24	H п	42,3	27	32,5	48,2	0
		XpI	30	51	29,7	51,8	0
		XpII	18,4	15,1	18,2	0	0
		Я М	9,3	6,9	19,6	0	0
	30	H п	13,1	23,9	25,3	41,6	0
		XpI	10,5	0	0	0	0
		XpII	43,8	22,6	43,2	28,4	0
		Я М	32,6	53,5	31,5	30	0
	36	H п	28,9	0	0	0	0
		XpI	20	55,6	0	0	0
		XpII	16,9	0	0	0	0
		Я М	34,2	44,4	0	0	0

Мироновская 808 -озимая

Возраст прорастающего зародыша а, ч	Супраструктуры клеточного ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером $Gn \cdot HCl$, %					
		6	8,9	10,6	13'	40"	
		Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4		
Целый зародыш	24	H п	22,4	44,6	27,3	19,2	0
		XpI	23,4	14	49	14,7	0
		XpII	36	23,1	15,2	14,1	0
		Я М	18,2	18,3	8,5	52	0
	30	H п	16,7	22,3	13,5	35,5	0
		XpI	22,3	35,7	30,9	42,9	0
		XpII	43	25,6	0	0	0
		Я М	18	16,4	55,6	21,6	0
	36	H п	45	66,4	20,1	0	0
		XpI	11,7	0	21,5	0	0
		XpII	27,8	33,6	58,4	100	0
		Я М	15,5	0	0	0	0

Мироновская-яровая

Возраст прорастающего зародыша, ч	Супраструктуры клеточного ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером $Gu \cdot HCl$, %					
		6	8,9	10,6	13'	40"	
		Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4		
Целый зародыш	24	Н п	37,3	33,6	18,1	45,2	48,6
		ХрI	29,4	8,2	0	26,1	9,8
		ХрII	15,4	33,6	56,9	28,7	21,3
		Я М	17,9	24,6	25	0	20,3
	30	Н п	29,6	15,6	21,9	12,3	38,1
		ХрI	36,0	29,0	42,9	28,2	0
		ХрII	17,0	30,0	25,2	42,6	61,9
		Я М	17,4	25,4	10,0	16,9	0
	36	Н п	45,6	28,4	12,3	0	0
		ХрI	18,3	19,9	0	21,0	0
		ХрII	12,8	39,6	75,2	53,0	0
		Я М	23,3	12,1	12,5	26,0	0

Table 2: Содержание ядерного протеома (%) при инициации органоспецифического дифференцированного роста проростков пшеницы.

Артемовка-яровая-донор

Возраст проростка, ч	Органогенез	Супраструктуры ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером $Gu \cdot HCl$, %				
			6	8,9	10,6	13'	40"
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
42	Колеоптиль	Н п	27	51,9	0	38,6	0
		ХрI	22,4	27	55,6	0	0
		ХрII	22,8	0	0	36,7	0
		Я М	27,8	21,1	44,4	24,7	0
	Мезокотиль	Н п	46,1	34,6	76,6	37,3	60,3
		ХрI	32,3	36,6	23,4	45,5	39,7
		ХрII	11,9	28,8	0	17,2	0
		Я М	9,7	0	0	0	0
	Корень	Н п	18,9	26,8	0	0	0
		ХрI	31,8	0	61	0	0
		ХрII	19,4	45	39	0	0
		Я М	29,9	28,2	0	0	0

Мироновская 808 -озимая

Возраст прорастающего зародыша, ч	Органогенез	Супраструктуры ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером $Gu \cdot HCl$, %				
			6	8,9	10,6	13'	40"
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
42	Колеоптиль	Н п	22,2	26,9	29,4	0	0
		ХрI	13,7	0	18,6	27,4	0
		ХрII	34,6	57,8	16,5	11,5	0
		Я М	29,5	15,3	35,5	61,1	0
	Мезокотиль	Н п	20	22	16,1	0	0
		ХрI	12,9	14,1	46,1	0	0
		ХрII	41,8	48,9	21,4	100	0
		Я М	25,3	15	16,4	0	0
	Корень	Н п	13,1	0	0	28,2	30,4
		ХрI	29,5	45,6	49,6	17,4	0
		ХрII	15,6	13,9	26,7	36,7	30,7
		Я М	41,8	40,5	23,7	17,7	38,9

Мироновская- яровая

Возраст прорастающего зародыша, ч	Органогенез ³	Супраструктуры ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером Gu*HCl, %				
			6	8,9	10,6	13'	40"
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
42	Колеоптиль	H п	18,8	18,7	17,9	22,5	0
		XpI	21,1	24,0	33,0	17,2	0
		XpII	11,9	8,2	23,1	22,6	0
		Я М	48,2	49,1	26,0	37,7	0
	Мезокотиль	H п	25,2	12,3	23,7	0	0
		XpI	11,1	11,4	0	0	0
		XpII	35,4	53,0	40,0	72,7	0
		Я М	28,3	23,3	36,3	27,3	0
	Корень	H п	29,7	14,8	41,3	46,3	0
		XpI	27,3	48,1	47,7	53,7	0
		XpII	24,4	18,5	0	0	0
		Я М	18,6	18,6	11,0	0	0

Table 3: Содержание ядерного протеома (%) в процессе органоспецифического дифференцированного роста проростков пшеницы.

Артемовка-яровая- донор

Возраст проростка, ч	Органогенез	Супраструктуры ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером Gu*HCl, %				
			6	8,9	10,6	13'	40"
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
48	Колеоптиль	H п	14	17,6	38,9	100	0
		XpI	48,5	19,2	0	0	0
		XpII	23,8	48,9	61,1	0	0
		Я М	13,7	14,3	0	0	0
	Мезокотиль	H п	16,7	34,7	62,5	0	0
		XpI	41,8	27,4	37,5	40,1	0
		XpII	29,6	21,3	0	35,6	0
		Я М	11,9	16,6	0	24,3	0
	Корень	H п	31,3	42,4	19,1	20,4	0
		XpI	14	18,3	19,1	17,5	0
		XpII	33,3	19,2	23	40	0
		Я М	21,4	20,1	38,8	22,1	0

Мироновская 808-озимая

Возраст прорастающего проростка, ч	Органогенез ³	Супраструктуры ядра	Элюирование ядерных белков градиентным буфером Gu*HCl, %				
			6	8,9	10,6	13'	40"
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
48	Колеоптиль	H п	35,1	21,1	29,6	20,2	0
		XpI	17	21,1	14,9	20,4	0
		XpII	13,6	46,6	28,7	36,6	0
		Я М	34,3	11,2	26,8	22,8	0
	Мезокотиль	H п	46,7	47,7	23,5	34,9	0
		XpI	29,6	20,3	29,5	34,9	0
		XpII	9,2	17,8	33,7	30,2	0
		Я М	14,5	14,2	13,3	0	0
	Корень	H п	31,4	12,7	34	19,3	0
		XpI	21,0	27,5	34,8	47,5	0
		XpII	25,4	25,7	16,7	16,8	0
		Я М	22,2	34,1	14,5	16,4	0

Возраст прорастающего проростка, ч	Органогенез	Супраструктуры ядра	Мироновская-яровая				
			Элюирование ядерных белков градиентным буфером Gu^*HCl , %				
			6	8,9	10,6	13'	40''
			Hгб	HI	H2A+H2B	H3+H4	
48	Колеоптиль	H п	30,5	23,3	0	0	0
		XpI	14,4	24,2	0	0	0
		XpII	36,7	9,0	72,3	100	0
		Я М	18,4	43,5	27,7	0	0
	Мезокотиль	H п	42,0	13,8	41,2	17,6	0
		XpI	34,2	22,6	24,6	38,0	0
		XpII	13,6	51,6	22,8	19,0	0
		Я М	10,2	12,0	11,4	25,4	0
	Корень	H п	44,2	70,3	32,8	26,0	0
		XpI	8,4	6,7	16,0	20,6	0
		XpII	5,9	10,5	32,8	29,6	0
		Я М	41,5	12,5	18,4	23,8	0

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; Подгорная, 1987; Иванова, 2019; Ivanova, 2021), что сближает эти познания с физикой, наукой издавна опиравшейся на математику, способствовавшей развитию в понимании общих закономерностей, с которыми сталкивается биология (Лен, 1998; Рене, 2002; Волькенштейн, 1980). Эти биофизические закономерности могут рассматриваться как структуры в многомерном пространстве (Белоусов, 1987), куда внесён топологический подход, как способ мышления в «определении и создании логических схем биологической специфичности морфогенеза и структурной устойчивости» (Рене, 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».

Предполагается, что топологическая динамика реорганизации нуклеосомного протеома, на поверхности доменов ТХМ, может выполнять функцию «барьерных элементов» на уровне

«белковых ансамблей биологических сетей» при переключении подпрограмм развития, вызванных условиями окружающей среды.

ACKNOWLEDGMENT

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 помогали в выполнении данного направления работы.

CONFLICTS OF INTEREST

The author declare that they have no potential conflicts of interest.

REFERENCES

- Барлоу П.У. (1994) Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений. *Онтогенез*. **5(25)**, 5-38.
- Белоусов Л.В.(1987) Биологический морфогенез. М.: МГУ. 234с.
- Боннер Д.Ж. (1967) Молекулярная биология развития. М.: «Мир». 178с.
- Булгаков В.П., Цициашвили Г. Ш. (2013) Биоинформационный анализ белковых сетей: поиск статистик и топологий, наиболее адекватно отвечающих запросам экспериментальных биологов. *Биохимия*. **78(10)**. 1405-1411.

- Волькенштейн М.В. (1980) Горизонты теоретической биофизики. Будущее науки (международный ежегодник). **13**. М.: «Знание». 118-134.
- Галимзянов А.В., Ступак Е.Э., Чураев Р.Н. (2019) Эпигенные сети, теория, модели, эксперимент. *Успехи современной биологии*, **139(2)**. 107-113.
- Гельфанд М.С. (2015) Эволюция регуляторных систем. Материалы докладов пятого съезда биофизиков России. Ростов-на Дону. Издательство Южного федерального университета. **1**. 19.
- 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. 54-55.
- Иванова Э.А. (2021) Супермолекулярная реорганизация протеомных ансамблей супрамолекулярных структур хроматина растений в стрессовых условиях окружающей среды. *Научный журнал Актуальные вопросы биологической физики и химии*. Севастополь. **6(1)**. 179-185.
- Иванова Э.А. (2019) Особенности «структурированных процессов» в интерфазных ядрах у пшеницы, выведенной в условиях холодового стресса. *Экобиотех*. **2(4)**. 1-6. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-4-000-000.
- 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*. Киев. **24(6)**. 577- 583.
- Иванова Э.А., Вафина Г.Х., Иванов Р.С. (2014) Анализ локализации протеазочувствительных сайтов Арг-Х в динамике супраструктур интерфазного хроматина при индукции ростового морфогенеза зрелых зародышей яровой и озимой пшеницы. *Физиология и генетика*. Киев. **46(3)**. 202-211.
- Кери Несса. (2012) Эпигенетика. Ростов-на-Дону. Феникс. 324с.
- Колесников А.А. (2016) Митохондриальный геном. Нуклеоид. *Биохимия*. **81(10)**. 1322-1331.
- Конарев В.Г. (1966) Цитохимия и гистохимия растений. М.: *Высшая школа*. *Cytochemistry and histochemistry of plants (1972)*. *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.
- Конторова В.И. (1994) Пространственно-временная организация внеклеточного матрикса. *Онтогенез*. **25(1)**. 14-30.
- Кузнецов В.В. (2018) Хлоропласты. Структура и экспрессия пластидного генома. *Физиология растений*. **65(4)**. 243-255.
- 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. 106-115.
- Реймерс Н.Ф. (1991) Популярный биологический словарь. М.: Наука. 235с.
- Реймерс Ф.Э. (1987) Растение во младенчестве. Новосибирск. Наука. Сибирское отделение. С.11.
- Рене Том. (2002) Структурная устойчивость и морфогенез. М.: Логос. 280 с.
- Стид Дж.В., Этвуд Дж.Л. (2007) Супрамолекулярная химия. **2**. М.: ИКЦ «Академкнига». 416с.
- 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*. **42(9)**. С. 1276-1296.

- Шабарина А.Н., Глазков М.В. (2013) Барьерные элементы хроматиновых доменов и ядерная оболочка. *Генетика*. **49(1)**. С. 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*. **1**. С.36.
- Ivanova E.A. (2017) 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*. **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*. **16(4)**. 22-34.
- Ivanova E.A. (2021) Stress resistance on the example of supramolecular-genetic level of plant development. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. **17(4)**. 17-29.
- Ivanova E.A. (2021) Stress resistance on the example of supramolecular-genetic level of plant development. DOI 10.18699/PlantGen2021-082
- 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.
- Robin H. (1994) Epigenetics: An overview. *Dev. Genet*. **15(6)**. P. 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.