

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЗЕЛЕННОГО КРИОКОРМА В ЯКУТИИ* (обзор)

К.А. ПЕТРОВ¹, А.А. ПЕРК¹, В.А. ЧЕПАЛОВ¹, В.Е. СОФРОНОВА¹,
А.Н. ИЛЬИН², Р.В. ИВАНОВ²

Корм, выращенный в условиях Якутии, может быть дополнением к рациону многих сельскохозяйственных животных в Сибири, на Дальнем Востоке и Европейском Севере. Понимание механизмов адаптации растений к холоду, кроме общебиологического значения, имеет и прикладное, связанное с использованием этого практически неограниченного естественного кормового ресурса. В обзоре рассмотрены эколого-физиологические и биохимические аспекты формирования питательной ценности у замороженных естественным холодом осенневегетирующих травянистых растений, являющихся высокопитательным осенне-зимним наживочным кормом (зеленый криокорм) для травоядных животных в крайне суровых условиях Севера. Наиболее полно результаты исследования физиологических основ адаптации растений к низкотемпературному стрессу представлены в ряде обзоров (Т.И. Трунова, 2007; L.V. Gusta с соавт., 2013; K. Miura с соавт., 2013). Приводятся данные по реакции растений на действие низких температур и адаптации к ним. В результате обобщения собственных многолетних исследований (А.Я. Перк с соавт., 1987; К.А. Петров с соавт., 2010; А.Н. Ильин с соавт., 2015) и данных литературы разработана общая теория механизмов устойчивости растений и животных к длительной гипотермии в условиях многолетней мерзлоты (криолитозоны) Якутии. Предполагается, что адаптация растений к длительному низкотемпературному стрессу теснейшим образом связана с основным источником их энергии (липидами, полиеновыми жирными кислотами), играющим основную роль в формировании высокой питательной ценности замороженной естественным холодом осенневегетирующей растительности криолитозоны. Одна из особенностей холодового закалывания многолетних травянистых растений в криолитозоне Якутии, очевидно, заключается в высоком накоплении в клетках первичных и вторичных каротиноидов с наиболее выраженными антиоксидантными свойствами (В. Demmig-Adams с соавт., 2006). Зеленый криокорм обеспечивает жизнедеятельность травоядных животных, в том числе сельскохозяйственных (якутская лошадь, северный олень и др.), в условиях длительного и экстремально холодного зимнего периода. Технология производства зеленого криокорма позволяет удовлетворить потребность животных в белке, жирных маслах, углеводах и витаминах в течение всей зимовки. В результате научно-производственных опытов показана высокая питательная ценность зеленого криокорма, например, для табунного коневодства, что позволяет рекомендовать его для широкого внедрения в сельскохозяйственную практику регионов, где имеются фактически неограниченные холодовые ресурсы.

Ключевые слова: Якутия, адаптация к холоду, зеленый криокорм, питательная ценность.

Под холодостойкостью понимается способность растений переносить низкие положительные температуры, под морозостойкостью (морозоустойчивостью) — толерантность к действию температур ниже нуля в зимний период. Зимостойкость, в число показателей которой входит морозоустойчивость, подразумевает комплексную устойчивость против неблагоприятных факторов зимнего периода — морозов, оттепелей, ледяной корки, выпревания, выпирания, вымокания и т.д. (1-4). В последние десятилетия морозоустойчивость рассматривают как свойство растений предотвращать образование льда внутри клеток и повышать устойчивость к межклеточному льду при действии отрицательных температур (5-7). Большое значение также имеет заморозкоустойчивость (способность противостоять относительно кратковременному действию отрицательных температур) (2).

Республика Саха (Якутия) относится к числу самых холодных регионов мира. Температура зимой может опускаться ниже -60 °С. Тем не менее, якутские лошади и другие травоядные животные выживают здесь круглый год на открытом воздухе. Истоки эволюции якутских лошадей и

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБПК СО РАН (рег. № АААА-А17-117020110054-6).

генетические основы их адаптации остаются до сих пор спорными (8), вероятнее всего, эти лошади появились после миграции якутского народа несколько веков назад и представляют собой один из самых ярких примеров быстрой адаптации к экстремальным условиям криолитозоны. По нашему мнению, ключевую роль в регуляции адаптации млекопитающих к холоду играют богатые энергией биологически активные вещества, накопленные в органах зеленого криокорма в осенне-зимний период. Понимание механизмов адаптации к холоду, кроме общебиологического значения, имеет и прикладное, связанное с использованием этого практически неограниченного естественного кормового ресурса. Корм, выращенный в условиях Якутии, может использоваться как дополнение к рациону многих сельскохозяйственных животных в Сибири, на Дальнем Востоке и Европейском Севере. Следует отметить, что якутская порода лошадей считается уникальной по высокому содержанию в мясе незаменимых жирных кислот, принимающих важное участие в метаболизме человека (9-11).

В этом обзоре мы рассмотрели эколого-физиологические и биохимические основы формирования питательной ценности у замороженных естественным холодом осенневегетирующих травянистых растений Севера, которые служат высокопитательным осенне-зимним нажировочным кормом (зеленый криокорм) для травоядных животных в крайне суровых условиях местообитания.

Реакции растений на действие низких температур. Изучение проблемы зимостойкости растений имеет очень длительную историю, и причины гибели от мороза (потеря тепла, разрыв сосудов, обезвоживание, льдообразование, повышение кислотности и концентрации клеточного сока, достижение специфического минимума температуры и др.) многократно обсуждались. Наиболее полно результаты исследования физиологических основ адаптации растений к низкотемпературному стрессу представлены в ряде обзоров (6, 11-18).

Отмечают три типа вымерзания клеток (5): гибель после быстрого образования внутриклеточного льда, очаги которого возникают сначала в цитоплазме, а потом в вакуоли; при формировании межклеточного льда вследствие обезвоживания и деформации; в результате образования меж- и внутриклеточного льда. Тип вымерзания зависит от физиологического состояния растений от их готовности к перезимовке. Повреждение растений при образовании льда, главным образом внеклеточного, приводит к обезвоживанию и механической деформации цитоплазмы, а в итоге — к нарушению структуры белковых и липидных компонентов мембран вследствие ферментативного гидролиза фосфолипидов и образования фосфорной кислоты. Первопричина повреждения и гибели холодоустойчивых и теплолюбивых растений от низкотемпературного воздействия — превращение жидкокристаллических мембранных липидов в твердый гель. Фазовый переход в липидах приводит к увеличению размера пор в мембранах, что сопровождается как потерей их полупроницаемости, так и инактивацией систем активного транспорта сахаров и ионов K^+ , а также ускорением выхода воды из клеток, вызывая гибель растения (19).

Адаптация растений к низкотемпературному стрессу. Формирование физиологического механизма устойчивости к неблагоприятным условиям перезимовки включает этапы покоя и закаливания (20). Этот механизм обеспечивает предотвращение образования льда внутри клетки при отрицательных температурах и повышение устойчивости к межклеточному льду, что уменьшает обезвоживание и механическую деформацию протопласта. Криорезистентность реализуется на уровнях от организмен-

ного до молекулярного, причем у древесных и травянистых растений ее механизмы имеют определенные особенности. Так, в конце вегетационного периода с укорочением длины дня все почки древесных растений в средних и высоких широтах переходят в состояние глубокого физиологического покоя, что позволяет им пережить неблагоприятный период. В отличие от древесных видов, травянистые растения не входят в состояние физиологического покоя, а приостановка роста у них происходит под действием пониженных температур (0–5 °С). Для их закаливания нужны не только низкие положительные температуры, но и свет. При этом у озимых злаков на разных этапах онтогенеза способность к закаливанию неодинакова: она тем меньше, чем ближе репродуктивная фаза развития (21, 22).

При холододовом закаливании в травянистых растениях существенно изменяется метаболизм, на основании чего И.И. Тумановым (20) были выделены две последовательные фазы закаливания. В соответствии с этим оно происходит только в том случае, когда первые отрицательные температуры (вторая фаза) действуют после низких положительных (первая фаза). В течение первой фазы закаливания наиболее выражен процесс образования криопротекторов. Их роль выполняют низко- и высокомолекулярные соединения: углеводы, липиды, белки и др. Благодаря криопротекторам клетка становится более защищенной от формирования внутриклеточного льда и обезвоживания. При этом особенно интенсивно увеличивается содержание сахаров и липидов, основных энергетических субстратов дыхания у растений. Повышение содержания сахаров способствует удержанию воды в клетке в незамерзшем состоянии, что предотвращает денатурацию белков (6). Кроме того, при холододовом закаливании значительно повышается содержание липидов, фосфолипидов, ненасыщенных жирных кислот, что обуславливает снижение температуры перехода мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в гелеобразное (23–26). У морозостойких растений эта температура ниже точки замерзания, у неустойчивых — выше 0 °С.

Свободные жирные кислоты (СЖК), находясь не в составе липидов мембран, могут влиять на энергетическую активность митохондрий. Переход митохондрий в низкоэнергетическое состояние у морозостойких озимых злаков был показан почти 30 лет назад В.К. Войниковым с соавт. (27, 28). При таком переходе содержание СЖК в митохондриях возрастало в 2–3 раза, а проростки в течение получаса удерживали температуру на 7–10 °С выше, чем температура воздуха. У яровых злаков все эти эффекты не наблюдались. При гипотермии, как и в контроле, СЖК были представлены в основном C_{16} – C_{20} : на их долю приходилось 84 % суммарной фракции, причем среди C_{16} – C_{20} ненасыщенные составляли большую часть от общего количества кислот. При понижении температуры активируется фосфолипаза A_2 , что приводит к накоплению СЖК и изменениям энергетических процессов в клетке. Жирные кислоты в митохондриях становятся не только основными субстратами окисления, но и важнейшим регулятором — разобщителем дыхания и фосфолирирования, упрощающим превращение энергии дыхательных субстратов в тепло при гипотермии (29, 30). В первую очередь происходит активация альтернативной оксидазы, митохондриально-разобщающего белка PUMP и стрессового белка CSP 310, вызывающих термогенез и локальное повышение температуры. Это позволяет растениям выиграть время для адаптационной перестройки метаболизма — изменения состава и структуры мембран, транспорта необходимых метаболитов через мембраны, синтеза стрессовых белков дегидратации клетки (антифризных, шаперонов, дегидринов и разобщителей) и т.д. (27, 28, 31, 32).

Вторая фаза закаливания у травянистых растений характеризуется значительными структурными изменениями клеток. У осенневегетирующих видов под действием отрицательных температур образуется межклеточный лед, что предотвращает его формирование в клетках. В этот период действуют два основных приспособительных механизма: усиление оттока свободной воды из клеток растений через мембраны и защита клеточных компонентов от последствий обезвоживания. Отток воды через мембраны осуществляется посредством повышения содержания ненасыщенных жирных кислот (33, 6). Изменения содержания фосфолипидов также влияют на свойство мембран и повышают их проницаемость для воды, а быстрое снижение содержания фосфолипидов при замораживании вызывает усиленный отток воды в межклетники и защищает клетку от внутриклеточного льдообразования (34).

Зеленый криокорм. В средних широтах температура воздуха часто опускается до $-20...-40$ °С. Севернее лежит зона многолетней мерзлоты, где температура воздуха еще ниже. Особенность сезонной динамики роста и развития растительности криолитозоны состоит в том, что прекращение ростовых процессов и вхождение многолетних растений в состояние глубокого физиологического покоя с одновременным резким снижением фотосинтетической активности приходится на вторую половину августа—начало сентября и совпадает с периодом максимальной интенсивности почвенного дыхания и наибольшего формирования сезонного талого слоя. Отава и большинство осенневегетирующих травянистых растений, подвергаясь закаливанию, сохраняются до поздней осени в зеленом виде и в таком состоянии уходят под снег. Следует отметить, что в условиях криолитозоны Якутии, а также в других районах Сибири с похожим климатом, в начале зимнего сезона сведены к минимуму такие неблагоприятные явления как вымокание, выпревание и выпирание растений, связанные с отсутствием возвратных потеплений, широко распространенных в регионах с мягким климатом.

Основные и специфические особенности климата Центральной и Северо-Восточной Якутии — экстраконтинентальность с малым количеством осадков (200-250 мм), резко укороченным (до 80-120 сут) безморозным периодом за счет поздних и ранних заморозков, значительными колебаниями температуры в течение года (до -60 °С зимой и до $+40$ °С летом), необычайной сухостью холодного воздуха, а также наличием многолетней мерзлоты. Поэтому в Якутии широко распространено понятие зеленый криокорм — зимнезеленые травянистые растения, которые служат зимним тебеновочным кормом для многих животных (35, 36).

Изучение особенностей роста и развития (37), а также питательной ценности травянистых растений Якутии (38-41) показало, что злаково-осоковые фитоценозы здесь часто подвергаются механическим повреждениям (стравливание животными, хозяйственное скашивание и т.д.) и длительному затоплению паводковыми водами. Vegetация поврежденных и оказавшихся под водой растений начинается поздно, они часто не успевают пройти весь цикл роста и развития и, уходя под снег, сохраняют значительную часть в зеленом замороженном состоянии, при этом происходит криоконсервация зеленой массы в виде нажировочного криокорма (41).

Питательная ценность зеленого криокорма. На большом материале было показано, что зимнезеленые части дикорастущих травянистых растений всегда сохраняют на зиму повышенное содержание питательных и биологически активных веществ (39-42), что важно для северного сельского хозяйства, особенно кормопроизводства. Первые зоотехни-

ческие опыты, подтвердившие эффективность использования зеленых растений позднего и летнего посева, законсервированных естественным холодом, были проведены в Хакасии в 1947 году на Красноярской опытной станции (43, 44). В дальнейшем уже в условиях Центральной Якутии был разработан и опробован способ заготовки зеленого криокорма, защищенный патентом (45, 46). Он заключается в позднелетних сроках сева (8-20 июля) районированных сортов однолетних холодоустойчивых травянистых растений — овса (*Avena sativa* L.), рапса (*Brassica napus* L.), гороха (*Pisum sativum* L.), хорошо переносящих воздействие температур до -7°C . Растения, замороженные естественным холодом, уходят под снег в зеленом состоянии, затем их убирают и используются на корм скоту.

Осенью в Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для повышения термоустойчивости осенневегетирующих травянистых растений. Преобладающими метеорологическими элементами служит наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. По средним многолетним данным, в Центральной Якутии период с температурами, подходящими для прохождения первой фазы закаливания (дневные температуры до $+10...+15^{\circ}\text{C}$, ночные — до $-1...-2^{\circ}\text{C}$), приходится на II-V пентады сентября (47, 48). Именно в этот период у растений постепенно формируется свойство переносить первые отрицательные температуры за счет холодого закаливания.

Нами выполнены комплексные эколого-физиологические и биохимические исследования холодоустойчивости у районированных в Якутии сортов одно- и многолетних травянистых растений местной селекции: овса посевного (*A. sativa* L.) сорта Нюрбинский и костреца безостого (*Bromopsis inermis* Leys) сорта Амчаан. Выращиваемые в условиях Центральной Якутии злаки подвергались к естественному холодому закаливанию во второй половине сентября. Для этого кострец безостый высевался в оптимальные для климатического региона сроки (конец мая—начало июня), затем в фазу начала колошения (II декада июля) растения скашивали, чтобы стимулировать закладку новых вегетативных побегов. Овес посевной, наоборот, сеяли в более поздние сроки (в середине июля), значительно сдвинутые относительно общепринятых (конец мая—начало июня). Отрастающие побеги костреца безостого и овса посевного подвергались естественному закаливанию низкими положительными температурами (от 0 до $+5^{\circ}\text{C}$). В начале октября замороженные естественным холодом растения уходили под снег в фазу выхода в трубку. Эти эксперименты позволили изучить действие первой и второй фаз холодовой адаптации на травянистые растения в условиях криолитозоны Якутии.

В высоких широтах приспособление зимостойких растений к низкой температуре связано с адаптацией фотосинтетического аппарата (ФСА) — сдвигом оптимума ассимиляции CO_2 в низкотемпературную область и увеличением скоростей ассимиляции CO_2 в этой области (49). Закаливающиеся клетки морозоустойчивых растений содержат большое количество продуктов фотосинтеза, поскольку у них (в отличие от неустойчивых видов) его интенсивность при околонулевых температурах значительно превышает активность дыхания (49-53). Это приводит к накоплению большого количества сахаров, играющих полифункциональную роль при низкотемпературной адаптации растений (6).

В полевом опыте показано, что у всех исследованных видов многолетних злаковых трав Центральной Якутии с началом осеннего похолодания одновременно с ростом количества хлорофиллов наблюдалось суще-

ственное повышение содержания каротиноидов виолаксантинового цикла. Ту же закономерность обнаружили у хвощей в регионе Полюса холода, причем количество каротиноидов здесь повысилось в 1,2-3,0 раза по сравнению с летними показателями при одновременном увеличении содержания кислородсодержащих форм и снижении количества хлорофиллов относительно ксантофиллов и каротиноидов. В целом хвощи характеризовались малым содержанием хлорофиллов и каротиноидов, что определяется не только экстремально суровыми условиями региона, но и спецификой растений семейства *Equisetaceae*. Ближе к зиме у изученных видов хвощей происходило новообразование вторичного каротиноида — родоксантина. Вероятно, в этих условиях родоксантин играет более важную антиоксидантную роль, чем виолаксантиновый цикл, который не способен работать при постоянных низких температурах (39).

Следовательно, одна из особенностей холодого закаливания многолетних травянистых растений в криолитозоне Якутии, очевидно, заключается в высоком накоплении в клетках первичных и вторичных каротиноидов с наиболее выраженными антиоксидантными свойствами. Каротиноиды защищают светособирающий комплекс ФСА от излишков энергии возбуждения при высокой интенсивности света (54), что в условиях осенних низких положительных температур позволяет растениям своевременно завершить первую фазу холодого закаливания. Последнее приводит к аккумуляции большого количества самых энергоемких соединений, важных пластических субстратов и биоактивных веществ — сахаров, протеинов, жирных кислот суммарных липидов и антиоксидантов (полиеновые ЖК, витамин С, β -каротин, лютеиновый комплекс и др.) (6, 39-41), которые существенно повышают питательную ценность осенневегетирующих и зимнезеленых травянистых растений криолитозоны.

Таким образом, технология производства зеленого криокорма позволяет удовлетворить потребность животных в белке, жирных маслах, углеводах и витаминах в течение всей зимовки. Она включает позднелетний посев (середина-конец июля) наиболее морозоустойчивых однолетних кормовых культур и их смесей (овес, овес + горох, овес + рапс) с уборкой зеленой массы примерно через 60-70 сут (кошение в валки в сентябре, пресование и складирование на хранение в октябре) (45, 46). С той же целью можно использовать многолетние сеяные и естественные луговые травы, законсервированные холодом. Также возможна тебеневка лошадей якутской породы, приспособленной к круглогодичному вольному выпасу в этих условиях (55, 56).

При сравнительной зоотехнической оценке продуктивности отавы в естественном травостое и позднего посева овса на криокорм при зимней тебеневке лошадей было установлено превосходство криокорма (57). Лучшая переваримость питательных веществ зимнезеленой массы овса по сравнению отавой травостоя обусловлена высоким содержанием каротина и провитамина Е в растениях, законсервированных на корню естественным холодом. Кормовая емкость 1 га под криокормом при тебеневке взрослых особей составляла 129-142 сут/гол. При этом обеспеченность обменной энергией в расчете на 100 кг живой массы достигала 32,6 МДж, что больше нормы на 14,5 %, потребление переваримого протеина составляло 242,4 г, что превышает норму на 31,0 %. При производственной проверке тебеневки маточного поголовья лошадей на криокорме в декабре-январе в течение 30 сут деловой выход жеребят составил 72 %, что на 12 % выше, чем в контроле (выпас на естественном травостое). В целом экономическая эффективность составила 2,18 руб. на 1 руб. затрат (57). В науч-

но-производственных опытах на молодняке якутской лошади в возрасте 1,5 года выявлена высокая эффективность тебеневки по овсу с декабря по февраль (85 сут). В опытной группе прирост живой массы по сравнению с контрольной, которую содержали на подкормке сеном в сочетании с тебеневкой на естественных пастбищах, составил 16,9 кг/гол. Себестоимость 1 ц живой массы молодняка в опытной группе на 51,2 % ниже, чем в контрольной. Следовательно, использование замороженного на корню овса летнего срока сева эффективно, абсолютно безвредно для молодняка лошадей и позволяет обеспечить прирост живой массы в самые холодные зимние месяцы. Проведенные исследования свидетельствуют об изменениях некоторых биохимических показателей сыворотки крови у молодняка, указывающих на улучшение белкового, жирового и углеводного обмена в опытной группе, что позволяет рекомендовать этот способ для широкого применения в табунном коневодстве (58-60).

Особая роль СЖК зеленого криокорма в регуляции адаптации травоядных животных к холодному климату в криолитозоне Якутии, по-видимому, связана с влиянием на термогенез млекопитающих при длительном низкотемпературном стрессе, выполняя функции основного субстрата для окисления в митохондриях и разобщителя дыхания и фосфорилирования (29, 30).

Проведенные исследования позволили нам впервые сформулировать общую теорию механизмов устойчивости растений и животных к длительной гипотермии в условиях криолитозоны Якутии (61-65).

Итак, адаптация растений к продолжительному низкотемпературному стрессу тесно связана с основными источниками энергии — липидами и полиеновыми жирными кислотами, играющими основную роль в формировании высокой питательной ценности зеленого криокорма — замороженной естественным холодом растительности криолитозоны. Зеленый криокорм обеспечивает жизнедеятельность травоядных животных, в том числе сельскохозяйственных (якутская лошадь, северный олень и др.), в условиях долгой экстремально холодной зимы. Для сельскохозяйственного производства в криолитозоне важно применять особые ресурсо- и энерго-сберегающие технологии, адаптированные к местным особенностям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. Berlin, Springer-Verlag, 1987.
2. Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск, 2003.
3. Larcher W. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Berlin, Heidelberg, NY, Springer, 2003.
4. Frost protection: fundamentals, practice, and economics. Vol. 1, 2 /R.L. Snyder, J.P. de Melo-Abreu, S. Matulich (vol. 2) (eds.). Rome, FAO, 2005.
5. Самыгин Г.А. Образование льда в растениях. Физиология растений, 1997, 44: 275-286.
6. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М., 2007.
7. Yadav S.K. Cold stress tolerance mechanisms in plants. A review. Agron. Sustain. Dev., 2010, 30(3): 515-527 (doi: 10.1051/agro/2009050).
8. Librado P., Sarkissian C.D., Ermini L., Schubert M., Jonsson H., Albrechtsen A., Fumagalli M., Yang M.A., Gamba C., Seguin-Orlando A., Mortensen C.D., Petersen B., Hoover C.A., Lorente-Galdos B., Nedoluzhko A., Boulygina E., Tsygankova S., Neuditschko M., Jagannathan V., Theves C., Alfarhan A.H., Alquraishi S.A., Al-Rasheid A.S., Sicheritz-Ponten T., Popov R., Grigoriev S., Alekseev A.N., Rubin E.M., McCue M., Rieder S., Leeb T., Tikhonov A., Crubezy E., Slatkin M., Marques-Bonet T., Nielsen R., Willerslev E., Kantanen J., Prokhorchouk E., Orlando L. Tracking the origins of Yakutian horses and the genetic basis for their fast adaptation to subarctic en-

- vironments. PNAS, 2015, 112(50): E6889-E6897 (doi: 10.1073/pnas.1513696112).
9. Лось Д.А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений. Вестник РАН, 2005, 75: 338-345.
 10. Абрамов А.Ф., Петрова Л.В. Содержание жирных кислот в мясе жеребят якутской лошади. Доклады РАСХН, 2010, 3: 56-57.
 11. Слободчикова М.Н., Иванов Р.В., Степанов К.М., Пустовой В.Ф., Осипов В.Г., Миронов С.М. Жирнокислотный состав липидов жировой ткани якутской лошади. Коневодство и конный спорт, 2011, 6: 28-30.
 12. Ouellet F., Charron J.-B. Cold acclimation and freezing tolerance in plants. Encyclopedia of life sciences. John Wiley & Sons, Ltd., 2007 (doi: 10.1002/9780470015902.a0020093.pub2).
 13. Chinnusamy V., Zhu J.K., Sunkar R. Gene regulation during cold stress acclimation in plants. Methods Mol. Biol., 2010, 639: 39-55 (doi: 10.1007/978-1-60761-702-0_3).
 14. Wang Y., Frei M. Stressed food — the impact of abiotic environmental stresses on crop quality. Agric. Ecosyst. Environ., 2011, 141: 271-286 (doi: 10.1016/j.agee.2011.03.017).
 15. Колесниченко А.В., Войников В.К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск, 2003.
 16. Gusta L.V., Wisniewski M. Understanding plant cold hardiness: an opinion. Physiologia Plantarum, 2013, 147: 4-14 (doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x).
 17. Miura K., Furumoto T. Cold signaling and cold response in plants. Review. Int. J. Mol. Sci., 2013, 14: 5312-5337 (doi: 10.3390/ijms14035312).
 18. Dolferus R. To grow or not to grow: A stressful decision for plants. Plant Sci., 2014, 229: 247-261 (doi: 10.1016/j.plantsci.2014.10.002).
 19. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Chilling, freezing, and high temperature stresses. Academic Press, NY, 1980 (doi: 10.1016/B978-0-12-445501-6.50016-6).
 20. Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979.
 21. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991.
 22. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб, 2002.
 23. Hazel J.R. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? Annu. Rev. Physiol., 1995, 57: 19-42 (doi: 10.1146/annurev.ph.57.030195.000315).
 24. Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений. М., 2007.
 25. Van Meer G., Voelker D.R., Feigenson G.W. Membrane lipids: where they are and how they behave. Nat. Rev. Mol. Cell. Biol., 2008, 9(2): 112-124 (doi: 10.1038/nrm2330).
 26. Макаренко С.П., Дударева Л.В., Катышев А.И., Коненкина Т.А., Назарова А.В., Рудиковская Е.Г., Соколова Н.А., Черникова В.В., Константинов Ю.М. Влияние низких температур на жирнокислотный состав контрастных по холодоустойчивости видов злаков. Биологические мембраны, 2010, 6: 482-488.
 27. Войников В.К. Митохондрии растений при температурном стрессе. Новосибирск, 2011.
 28. Войников В.К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии. Новосибирск, 2013.
 29. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М., 1989.
 30. Скулачев В.П., Богачев А.В., Каспаринский Ф.О. Мембранная биоэнергетика. М., 2010.
 31. Pobezhimova T., Grabelnych O., Kolenichenko A., Voinikov V. The comparison of uncoupling activity of constitutently synthesized and stress-induced forms of winter rye stress uncoupling protein CSP 310. J. Therm. Biol., 2001, 26: 95-101 (doi: 10.1016/S0306-4565(00)00027-9).
 32. Xiong L., Schumaker K.S., Zhu J.-K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. Plant Cell, 2002, 14(suppl. 1): S165-S183 (doi: 10.1105/tpc.000596).
 33. Smolenska G., Kuiper P.J. Effect of low temperature upon lipid and fatty acid composition of roots and leaves of winter rape plants. Physiologia Plantaru, 1977, 41: 29-35 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1977.tb01517.x).
 34. Kasperska-Palacz A. Mechanism of cold acclimation in herbaceous plants. In: Plant cold hardiness and freezing stress: Mechanisms and crop implications. V. 1 /P.H. Li (ed.). Academic Press, NY, 1978: 139-152 (doi: 10.1016/B978-0-12-447650-9.50014-9).
 35. Габышев М.Ф., Казанский А.В. Кормовые травы Якутии. Характеристика химического состава и питательности кормовых трав Якутской АССР. Якутск, 1957.
 36. Румянцев В.А. Особенности возделывания однолетних кормовых культур на зеленый криокорм в Якутии. Главный зоотехник, 2009, 6: 57-60.
 37. Денисов Г.В., Стрельцова В.С. Адаптивность луговых растений в криолитозоне. Новосибирск, 1991.
 38. Абрамов А.Ф. Эколого-биохимические основы производства кормов и рациональное использование пастбищ в Якутии. Новосибирск, 2000.
 39. Petrov K.A., Sofronova V.E., Chepalov V.A., Perk A.A., Maksimov T.K. Seasonal changes in the content of photosynthetic pigments in perennial grasses of cryolithic zone. Russ. J. Plant Physiol., 2010, 57(2): 181-188 (doi: 10.1134/S1021443710020044).
 40. Petrov K.A., Perk A.A., Chepalov V.A. Linoleic and other fatty acids, cryoresistance,

- and fodder value of Yakutian plants. In: Linoleic acids, sources, biochemical properties and health effects /I. Onakpoya (ed.). NY, 2012: 83-96.
41. Петров К.А., Перк А.А., Осипова В.В. Криорезистентность и формирование кормовой ценности растений Якутии. Якутск, 2011.
 42. Алексеев В.Г. Устойчивость растений в условиях Севера: эколого-биохимические аспекты. Новосибирск, 1994.
 43. Мейснер А.Ф. Новое в заготовке зеленых кормов. М., 1980.
 44. Мейснер А.Ф. Новый подход к решению проблемы кормового белка. Вестник сельскохозяйственной науки, 1981, 10: 58-67.
 45. Румянцев В.А. Способ заготовки зеленого корма. Патент 1835996 (СССР). № 4852435/15. Заявл. 01.08.90. Оpubл. 23.08.93. Бюл. № 31.
 46. Румянцев В.А., Григорьев М.Ф. Высокоэффективные зеленые корма в зимний период для животноводства Якутии. Актуальные вопросы современной науки, 2014, 38: 155-161.
 47. Перк А.А., Коробкова Т.С. Эколого-физиологические особенности черной смородины в периоды роста и покоя в связи с морозоустойчивостью при выращивании в Центральной Якутии. В сб.: Интродукционные исследования растений в Якутии. Якутск, 1987: 52-64.
 48. Гаврилова М.К. Климаты холодных регионов Земли. Якутск, 1998.
 49. Дымова О.В., Головкин Т.К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* в холодном климате. Физиология растений, 2001, 48: 406-413.
 50. Креславский В.Д., Карпентер Р., Климов В.В., Мурата Н., Аллахвердиев С.И. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу. Биологические мембраны, 2007, 24: 195-217.
 51. Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам. Успехи современной биологии, 2001, 121: 3-22.
 52. Климов С.В. Холодовое закаливание растений результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах. Известия АН, 2003, 1: 57-62.
 53. Климов С.В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации. Успехи современной биологии, 2008, 128: 282-300.
 54. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. New Phytol., 2006, 172: 11-21 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01835.x).
 55. Алексеев Н.Д., Неустроев М.П., Иванов Р.В. Биологические основы повышения продуктивности лошадей. Якутск, 2006.
 56. Соломонов Н.Г., Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф., Исаев А.П. Изменения температуры тела у чистопородных и гибридных якутских лошадей в условиях Якутии. Доклады АН, 2009, 427(3): 426-429.
 57. Ильин А.Н. Оценка продуктивности сеяных зимних пастбищ из овса для лошадей якутской породы. Кормопроизводство, 2009, 10: 8-11.
 58. Иванов Р.В., Ильин А.Н. Переваримость основных питательных веществ и энергетическая ценность овса разных сроков посева при тебеневке лошадей. Коневодство и конный спорт, 2010, 1: 28-30.
 59. Ильин А.Н., Иванов Р.В., Пермьякова П.Ф., Васильева Р.Е. Способ использования посевов овса на корню при тебеневке молодняка лошадей якутской породы. Кормление сельскохозяйственных животных и кормопроизводство, 2015, 1: 28-33.
 60. Иванов Б.И., Румянцев В.А., Петров К.А. Современные аспекты развития полевого кормопроизводства в Якутии. Наука и техника в Якутии, 2009, 1: 16-20.
 61. Петров К.А. Зеленый криокорм и адаптация животных к холодному климату Якутии. Наука и техника в Якутии, 2014, 2: 12-15.
 62. Петров К.А., Перк А.А. Зеленый криокорм и криорезистентность организмов Якутии. В сб.: Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий. Петрозаводск, 2015: 419.
 63. Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верховуров В.В., Перк А.А., Петров К.А. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии. Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова, 2015, 38(1): 127-134.
 64. Petrov K.A., Dudareva L.V., Nokhsorov V.V., Perk A.A., Chepalov V.A., Sophronova V.E., Voinikov V.K., Zulfugarov I.S., Lee C.-H. The role of plant fatty acids in regulation of the adaptation of organisms to the cold climate in cryolithic zone of Yakutia. Journal of Life Science, 2016, 26(5): 519-530 (doi: 10.5352/JLS.2016.26.5.519).
 65. Петров К.А. Криорезистентность растений: эколого-физиологические и биохимические аспекты. Новосибирск, 2016.

677000 Россия, Республика Саха (Якутия), г. Якутск, пр. Ленина, 41,
e-mail: kap_75@bk.ru;
2ФГБНУ Якутский НИИ сельского хозяйства
им. М.Г. Софронова,
677001 Россия, Республика Саха (Якутия), г. Якутск,
ул. Бестужева-Марлинского, 23/1

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2017, V. 52, № 6, pp. 1129-1138

ECO-PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL BASES OF THE GREEN CRYO-FEED FORMING IN YAKUTIA (review)

K.A. Petrov¹, A.A. Perk¹, V.A. Chepalov¹, V.E. Sofronova¹, A.N. Ilyin², R.V. Ivanov²

¹*Institute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 41, pr. Lenina, Yakutsk, Sakha Republic (Yakutia), 677000 Russia, e-mail kap_75@bk.ru (corresponding author K.A. Petrov);*

²*M.G. Sofrononov Yakutsk Research Institute of Agriculture, Federal Agency of Scientific Organizations, 23/1, ul. Bestuzheva-Marlinskogo, Yakutsk, Sakha Republic (Yakutia), 677001 Russia*

ORCID:

Petrov K.A. orcid.org/0000-0002-1227-5277

Sofronova V.E. orcid.org/0000-0002-0095-9620

Perk A.A. orcid.org/0000-0002-6234-8753

Ilyin A.N. orcid.org/0000-0002-8999-822X

Chepalov V.A. orcid.org/0000-0003-3499-1829

Ivanov R.V. orcid.org/0000-0001-9940-2162

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported from the federal budget, the state program IBPK SB RAS № AAAA-A17-117020110054-6

Received July 8, 2016

doi: 10.15389/agrobiology.2017.6.1129eng

Abstract

Food grown in Yakutia can be used as a supplement to the diet of many farm animals in Siberia, the Far East and the European North. Understanding mechanisms of cold adaptation in plants, being of general biological significance, also makes basis for use of this practically unlimited natural forage resource. Here, we summarized ecological, physiological and biochemical aspects for the formation of nutritional value of autumn-vegetating herbaceous plants which were frozen with natural cold have been considered. These plants are highly nutritious, autumn/winter fattening food (green cryo-feed), for herbivores in the extremely harsh conditions of the North. In the article an overview data on plant response to low temperatures and their adaptation is provided (T.I. Trunova, 2007; L.V. Gusta et al., 2013; K. Miura et al., 2013). As a result of generalization of long-term authors' investigations (A.Ya. Perk et al., 1987; K.A. Petrov et al., 2010; A.N. Ilyin et al., 2015) and other publications, the general theory is developed of the mechanisms of resistance of plants and animals to prolonged hypothermia in the conditions of permafrost (cryolithozone) in Yakutia. It is assumed that adaptation of plants to long-term low temperature stress have closely connected with their main source of energy (lipids, unsaturated fatty acids), which plays a major role in the formation of high nutritional value of autumn-vegetating plants which were frozen with natural cold in the permafrost zone. Cold hardening of perennial herbaceous plants in the cryolithozone of Yakutia is evidently due to cell accumulation of primary and secondary carotenoids with the most pronounced antioxidant properties (B. Demmig-Adams et al., 2006). Green cryo-feed provides vital activity of herbivores, including livestock (the Yakut horse, reindeer, etc.), under conditions of prolonged and extremely cold winter. Green cryocorm technology allows to provide animals with protein, fatty oils, carbohydrates and vitamins throughout the whole wintering period. As a result of our experiments have been shown highly nutritional value of green cryo-feed for feeding of livestock, for example for herd horse breeding, that allows to recommend the cryo-feed for wide introduction into agricultural practices in regions where unlimited resources of cold could be used.

Keywords: Yakutia, adaptation to cold, green cryo-feed, nutritional value.

Научные собрания

XIV ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА И КОНФЕРЕНЦИЯ «БОТАНИКА В СОВРЕМЕННОМ МИРЕ»

(18-23 июня 2018 года, г. Махачкала)

Тематика: систематика сосудистых растений; флористика и география растений; геоботаника; палеоботаника; споровые растения; микология; структурная ботаника; физиология и биохимия растений; эмбриология растений; ботаническое ресурсосведение; охрана растительного мира; интродукция растений; ботаническое образование.

Контакты и информация: <https://www.binran.ru/rbo/>