



УДК 591.52:574.24

DOI: 10.36718/1819-4036-2021-3-71-79

Арина Сергеевна Федотова

Красноярский государственный аграрный университет, доцент кафедры внутренних незаразных болезней, акушерства и физиологии сельскохозяйственных животных, кандидат биологических наук, Красноярск, Россия

E-mail: krasfas@mail.ru

Галина Владимировна Макарская

Институт вычислительного моделирования – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, старший научный сотрудник отдела технологий мониторинга природной среды, кандидат биологических наук, Красноярск, Россия

E-mail: mgv@icm.krasn.ru

Светлана Вениаминовна Тарских

Международный научный центр исследований экстремальных состояний организма при Президиуме ФИЦ КНЦ СО РАН, ведущий инженер сектора иммунологии, Красноярск, Россия

E-mail: s.tarskikh@inbox.ru

ИММУНОГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОК КРОВИ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА ПРИ ДЕЙСТВИИ МАЛЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ

*Цель исследования – оценка уровня и интенсивности продукции АФК в периферической крови сельскохозяйственных животных в условиях низкодозовой радиационной нагрузки. Исследование проведено на лактирующих коровах (черно-пестрая и красно-пестрая порода). В п. Момотово было исследовано 20 проб крови (средний возраст животных 71 ± 14 мес.), в с. Б. Балчуг – 11 проб (средний возраст животных 60 мес.), в п. Борск – 20 проб крови (средний возраст животных 72 ± 6 мес.). Выявлено, что у лактирующих коров под воздействием малых доз ионизирующей радиации (1,3 и 1,6 мГр/год) и при действии фоновых значений (0,9 мГр/год) статистически не отличаются: СОЭ, количество эритроцитов, лейкоцитов и их фагоцитарная активность. Суммарное количество первичных радикалов, спонтанно генерирующихся в крови крупного рогатого скота, под воздействием дозы облучения в 1,3 и 1,6 мГр/год достоверно выше, а вторичных, образованных при антигенной активации *in vitro*, достоверно ниже, чем у животных при действии дозы облучения в 0,9 мГр/год. Индекс активации генерации люминол- и люцигенинзависимых АФК у крупного рогатого скота с территории с дозой облучения в 1,3 мГр/год в 1,4 раза меньше, чем у животных при действии дозы 0,9 мГр/год, что указывает на снижение резервных возможностей нейтрофилов к генерации АФК. На основании полученных результатов можно заключить, что в периферической крови лактирующих коров под воздействием доз облучения 1,3 и 1,6 мГр/год достоверно увеличивается суммарное количество спонтанно генерируемых первичных радикалов и снижается суммарное количество вторичных радикалов, генерируемых анигенактивированными клетками.*

Ключевые слова: фагоцитарная активность лейкоцитов, периферическая кровь, хемилюминесценция, активные формы кислорода, свободные радикалы.

Arina S. Fedotova

Cand. Biol. Sci., Assoc. Prof., Chair of Internal Non-contagious Diseases, Obstetrics and Physiology of Farm Animals, Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

E-mail: krasfas@mail.ru

Galina V. Makarskaya

Cand. Biol. Sci., Senior Researcher, Department of Environmental Monitoring Technologies, Institute for Computational Modeling - a Separate Subdivision of the Federal Research Center of the KSC SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

E-mail: mgv@icm.krasn.ru

Svetlana V. Tarskikh

Leading Engineer, Sector of Immunology, International Scientific Research Center for Extreme Conditions of Organism, Presidium of the Federal Research Center of the KSC SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

E-mail: s.tarskikh@inbox.ru

IMMUNE HEMATOLOGICAL CHARACTERISTICS AND FUNCTIONAL ACTIVITY OF CATTLE'S BLOOD CELLS UNDER THE IMPACT OF LOW RADIATION DOSES

The aim of the study is to assess the level and intensity of ROS production in the peripheral blood of farm animals under conditions of a low-dose radiation load. The study was carried out on lactating cows (black-and-white and red-and-white breed). In the village of Momotovo, 20 blood samples were examined (the average age of the animals was 71 ± 14 months); in the village of B. Balchug – 11 samples (the average age of the animals is 60 months), in the village of Borsk – 20 blood samples (the average age of the animals is 72 ± 6 months). It was found that datum of lactating cows under the influence of low doses of ionizing radiation (1.3 and 1.6 mGy/year) and under the action of background values (0.9 mGy/year) did not differ statistically: ESR, the number of erythrocytes, leukocytes and their phagocytic activity. The total amount of primary radicals spontaneously generated in the blood of cattle under the influence of a radiation dose of 1.3 and 1.6 mGy/year is significantly higher, and the secondary radicals formed during antigenic activation in vitro are significantly lower than in animals when exposed to a radiation dose of 0.9 mGy/year. The activation index of the generation of luminol- and lucigenin-dependent ROS in cattle from the territory with an irradiation dose of 1.3 mGy/year is 1.4 times less than in animals under the action of a dose of 0.9 mGy/year; it indicates a reduction in stand-by capacity of neutrophils to the active forms of oxygen generation. On the basis of the results it may be concluded, that under the impact of 1.3 and 1.6 mGy/year radiation doses, the total number of spontaneous primary radicals in peripheral blood of lactating cows significantly increases; the total number of secondary radicals generated by antigen-activated cells decreases.

Keywords: phagocytic activity of leukocytes, peripheral blood, chemiluminescence, reactive oxygen species, free radicals.

Введение. Ионизирующее излучение от техногенных радионуклидов, находящихся в экосистеме, входит в перечень факторов, оказывающих негативное действие на человека и биологические объекты. На территории РФ есть регионы с напряженной радиационной ситуацией, это определяется размещением радиационно опасных объектов, Красноярский край относится к таким территориям. На основе сведений ежегодного мониторинга радиационной ситуации на большей части Красноярского края радиационная обстановка оценивается как благополучная. На территории края выявлено очаговое, точечное загрязнение поймы р. Енисей антропогенными радионуклидами, загрязнение было сформировано в результате деятельности ФГУП «Горно-химический комбинат». Установленное

техногенное загрязнение точечное, имеет различный радионуклидный состав, оно регистрируется в р. Енисей на всем протяжении от Горно-химического комбината до Карского моря [1].

Вопросам оценки миграционной способности техногенных радионуклидов между компонентами биосистем, моделированию ее активности на загрязненных территориях в настоящее время уделяется значительное внимание радиоэкологов. На многих загрязненных территориях детально изучена миграционная активность основных дозообразующих техногенных радионуклидов [2, 3]. При инкорпорировании и накоплении радионуклидов в биологических объектах разного уровня трофической цепи создается опасность их повреждения в результате внутреннего облу-

чения даже при уровне загрязнения среды ниже допустимого, но выше фонового.

Ионизирующее излучение, даже в малых дозах, активно действует на гемопоэтическую ткань, изменяет биохимические показатели крови у сельскохозяйственных животных [4]. У коров, содержащихся в условиях низкодозового облучения, выявлено увеличение фагоцитарного индекса нейтрофилов периферической крови [5]. Установлено, что процессы генерации активных форм кислорода (АФК) клетками организма являются чувствительными к воздействию незначительных доз радиации [6]. Процесс формирования АФК клетками организма в ответ на антигенное внедрение *in vitro*, фиксируемый хемилюминесцентным методом в крови, отражает динамичность функционирования каскадно-действующих про- и антиоксидантных ферментов клеточных клеток крови [7, 8]. В связи с недостаточностью знаний о механизмах воздействия низкоинтенсивной радиации существуют трудности с прогнозированием результатов этих воздействий на организмы, преодолением их негативных последствий и использованием их положительных результатов.

Цель исследования: определение уровня и интенсивности продукции АФК в периферической крови лактирующих коров при воздействии низких поглощенных доз ионизирующего излучения.

Материалы и методика исследования. Исследование было проведено в 2018–2020 гг. в среде агробиоценозов трех населенных пунктов Красноярского края. Населенные пункты имеют различный радиозкологический статус, с. Б. Балчуг и с. Момотово территориально принадлежат ЗН ФГУП ГХК, в агробиоценозах, расположенных на берегу р. Енисей, этих населенных пунктов выявлены участки с дополнительной техногенной нагрузкой. Поселок Борск являлся контрольным, почвы и вода этого пункта не имеют дополнительного техногенного загрязнения.

В периоды санитарно-ветеринарного обследования у лактирующих коров черно-пестрой и красно-пестрой пород были отобраны пробы периферической крови. В п. Момотово было исследовано 20 проб крови (средний возраст животных – 71 ± 14 мес.), в с. Б. Балчуг – 11 проб (средний возраст животных – 60 мес.), животные принадлежали частным владельцам. В п. Борск исследовано 20 проб крови (средний возраст животных – 72 ± 6 мес.), животные принадлежали ООО «Миндерлинское». Населенные пункты и ООО «Миндерлинское» являются благополучными по заразным заболеваниям, животные соматически здоровы.

Анализ гематологических показателей выполнялся по общепринятым методикам [9]. Фагоцитарную активность клеток венозной крови исследовали через 3 ч после антигенной активации *in vitro* частицами латекса, опсонизированными белками пуловои сыворотки крови крупного рогатого скота, при окраске 0,25 % генцианвиолетом в 3 % растворе уксусной кислоты по окончании фиксации хемилюминесцентным способом по методу В.М. Земскова образования первичных и вторичных радикалов клетками венозной крови [8]. Хемилюминесцентная кинетика спонтанной и активированной генерации первичных и вторичных радикалов определялась на «Хемилюминометр 3604-ПЭВМ». Для усиления люминесценции применяли люцигенин и люминол, которые обладают селективностью к первичным и вторичным радикалам кислорода соответственно. Регистрация хемилюминесцентной кривой проводилась в течение 3 ч, при температуре +38 °С. Для сравнительного анализа использовали основные параметры хемилюминесцентной кинетики генерации АФК: время достижения максимума (T_{max} , мин); амплитуду пиков генерации АФК (I_{max} , имп/с); светосумму под хемилюминесцентной кривой (S , имп/180 мин); индекс активации ($IA = S_{акт}/S_{спонт}$, усл. ед.).

Дозы облучения лактирующих коров рассчитывали согласно ветеринарным правилам 13.73.13/12-00 «Оценка доз облучения сельскохозяйственных животных на территории, загрязненной радионуклидами». Для статистической обработки полученных данных использовали методы вариационной статистики: критерий Манна-Уитни, t-критерий Стьюдента на базе программ MS Office Excel 2007. Достоверные отличия параметров хемилюминесценции считали достоверными при $P \leq 0,05$.

Результаты исследования и их обсуждение. В результате определения поглощенных доз установлено, что суммарная поглощенная доза воздействия (внешнее и внутреннее облучение) у молочных коров в с. Б. Балчуг составила 1,6 мГр/год, в с. Момотово – 1,3 мГр/год, в п. Борск – 0,9 мГр/год. В п. Борск величина поглощенной дозы находилась в пределах значений, характеризующих глобальный техногенный фон, который регистрируется на всей территории Красноярского края. В результате расчета выявлено, что доза облучения лактирующих коров в с. Момотово в 1,5 раза, с. Б. Балчуге в 1,7 раза выше, чем в п. Борске. Полученные значения поглощенных доз принадлежат диапазону низких доз, согласно рекомендации научного комитета по атомной энергии при ООН.

На основании гематологического анализа периферической крови выявлено, что СОЭ, количество форменных элементов крови у лактирующих коров при дозах 1,6; 1,3 и 0,9 мГр/год находятся в одном диапазоне изменчивости, соответственно не отличаются. Фагоцитарный индекс лейкоцитов крови коров при дозе 0,9 мГр/год составил $36,6 \pm 1,5$ %, при дозе 1,3 мГр/год – $37,8 \pm 2,3$ %, при воздействии 1,6 мГр/год – $43,6 \pm 2,5$ %. Полученные данные принадлежат одному диапазону изменчивости, соответственно статистически не отличаются.

Хемилюминесцентная кинетика генерации первичных и вторичных АФК клетками венозной крови у лактирующих коров характеризовалась двумя максимумами и имела специфические особенности для крови животных с территорией с различной дозой нагрузки.

Значения времени достижения максимумов генерации первичных АФК клетками крови у млекопитающих, находящихся под воздействием доз облучения 1,3; 1,6 и 0,9 мГр/год, достоверно не отличались. У всех животных величина времени достижения первого максимума спонтанной продукции люцигенинзависимых радикалов в среднем регистрировалась на 22-й мин, второго максимума – на 132-й мин. При антигенной активации *in vitro* клеток крови частицами опсонизированного латекса выход кинетики генерации люцигенинзависимых АФК на первый максимум регистрировался в среднем к 23-й мин, второй максимум достигался на 139-й мин.

Первый максимум интенсивности спонтанной генерации вторичных АФК у всех животных не-

зависимо от дозы облучения регистрировался на 18,6-й мин. Значение времени достижения второго максимума интенсивности генерации вторичных радикалов у крупного рогатого скота при воздействии доз 1,6 и 0,9 мГр/год находилось в одном диапазоне изменчивости и в среднем составляло 169 мин. У крупного рогатого скота при дозе 1,3 мГр/год выявлено достоверное (критерий Стьюдента $P < 0,01$) сокращение времени формирования второго максимума кинетики спонтанной генерации люминолзависимых АФК до $138,1 \pm 6,5$ мин. При активации клеток крови *in vitro* частицами латекса самое короткое время образования первого максимума хемилюминесцентной кинетики генерации люминолзависимых АФК ($17,4 \pm 2,2$ мин) было выявлено у коров при дозе 0,9 мГр/год. У крупного рогатого скота при воздействии доз облучения 1,3 и 1,6 мГр/год наблюдалась достоверная ($P < 0,01$) задержка на $7,5 \pm 1,5$ мин выхода на первый пик хемилюминесцентной кривой. Время достижения второго пика хемилюминесцентной кривой генерации вторичных люминолзависимых АФК антигенактивированными клетками не зависело от дозы облучения и в среднем регистрировалось на 135 мин.

При оценке амплитуды первого максимума интенсивности генерации ($I_{max}(I)$, имп./с) первичных радикалов было установлено, что ее значение при спонтанной и активированной генерации АФК в крови у животных достоверно не изменяется (рис. 1). Но для антигенактивированной продукции АФК проявляется тенденция снижения величины максимума с увеличением дозы облучения.

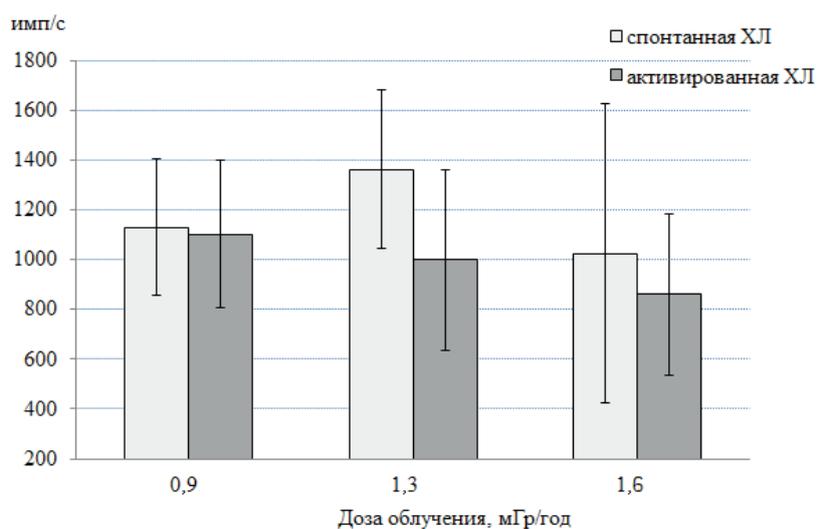


Рис. 1. Амплитуда первого максимума хемилюминесцентной кинетики генерации первичных АФК

При увеличении дозы облучения отмечалось увеличение амплитуды второго максимума ($I_{\max(II)}$, имп/с) кинетики спонтанной и активированной генерации первичных АФК в крови (табл.), особенно ярко это проявлялось при спонтанной

генерации АФК. У лактирующих коров при поглощенной дозе в 0,9 мГр/год значения амплитуды второго максимума кинетики спонтанной и антигенактивированной генерации АФК совпадали.

Амплитуда второго максимума хемилюминесцентной кинетики генерации люцигенинзависимых АФК

Доза облучения, мГр/год	$I_{\max(II)}$, имп/с	
	Спонтанная генерация	Активированная генерация
0,9	919,4±138,3	913,2±102,53
1,3	1383,0±252,1	824,7±85,6 *
1,6	1582,0±284,3	1355,7±215,8

* $P < 0,05$.

Особенность изменения кинетики генерации люцигенинзависимых АФК при антигенной стимуляции клеток крови частицами латекса относительно кинетики их спонтанной продукции выражалась в снижении величины и первого, и второго максимума, наиболее ярко выражена у животных, находящихся под воздействием дозы облучения в 1,6 мГр/год ($P < 0,05$).

Амплитуда первого максимума ($I_{\max(I)}$, имп/с) спонтанного образования вторичных радикалов у лактирующих коров, находящихся под

воздействием доз 1,3 и 1,6 мГр/год, была достоверно ниже (критерий Стьюдента – $P < 0,05$, критерий Манна-Уитни – $P < 0,01$) по сравнению с данными, полученными при воздействии дозы 0,9 мГр/год. Активация частицами латекса обуславливает увеличение генерации вторичных радикалов, наиболее ярко этот процесс протекает у животных при воздействии дозы в 0,9 и 1,6 мГр/год (рис. 2), критерий Манна-Уитни для поглощенной дозы 1,3 мГр/год составил $P < 0,01$, для дозы в 1,6 мГр/год – $P < 0,01$.

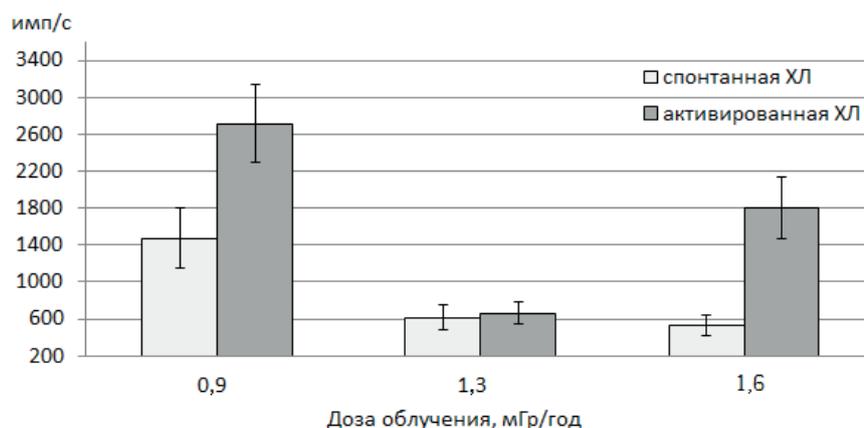


Рис. 2. Амплитуда первого максимума ($I_{\max(I)}$) хемилюминесцентной кинетики генерации люминолзависимых АФК

Значение амплитуды второго максимума образования ($I_{\max(II)}$, имп/с) спонтанных и активированных вторичных активных форм кислорода (люминолзависимых) у лактирующих коров не имела зависимости от значений поглощенной дозы облучения.

Суммарное количество спонтанно генерирующихся первичных радикалов в периферической крови молочных коров при поглощенных дозах в

1,6 и 1,3 мГр/год значимо ($P < 0,05$ по Стьюденту) выше, чем при воздействии поглощенной дозы в 0,9 мГр/год (рис. 3). При инициации фагоцитарной активности клеток крови введением частиц латекса суммарная продукция АФК в крови у животных под воздействием дозы в 0,9 мГр/год возрастает в 1,26 раза, тогда как у животных под воздействием доз 1,3 и 1,6 мГр/год наблюдается угнетение образования АФК.

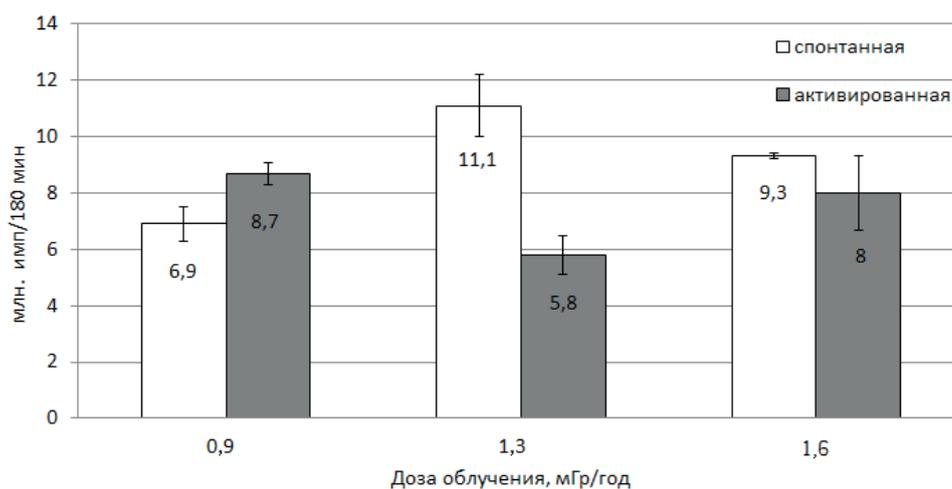


Рис. 3. Светосумма первичных радикалов при спонтанном и антигенактивированном образовании АФК

Суммарное число спонтанно генерирующихся вторичных активных форм кислорода, формирующихся в венозной крови при дозах 0,9; 1,3 и 1,6 мГр/год статистически не отличаются. При воздействии антигена в условиях *in vitro* в венозной крови регистрируется увеличение продукции вторичных радикалов, наиболее ярко это наблюдается при дозе 0,9 мГр/год (увеличение на 4,1 раза). Увеличение продукции вторичных радикалов в ответ на антигенное воздействие является физиологическим процессом. У животных при

действии доз 1,3 и 1,6 мГр/год увеличение АФК менее выражено, при этих дозах рост АФК составил 1,9 и 3,6 раза соответственно. Суммарный объем вторичных антигенактивированных радикалов, образующихся в периферической крови при дозах 1,3 и 1,6 мГр/год, достоверно (критерий Стьюдента – $P < 0,01$) ниже, чем у животных при дозе 0,9 мГр/год (рис. 4), что указывает на снижение реактивной способности клеток венозной крови.

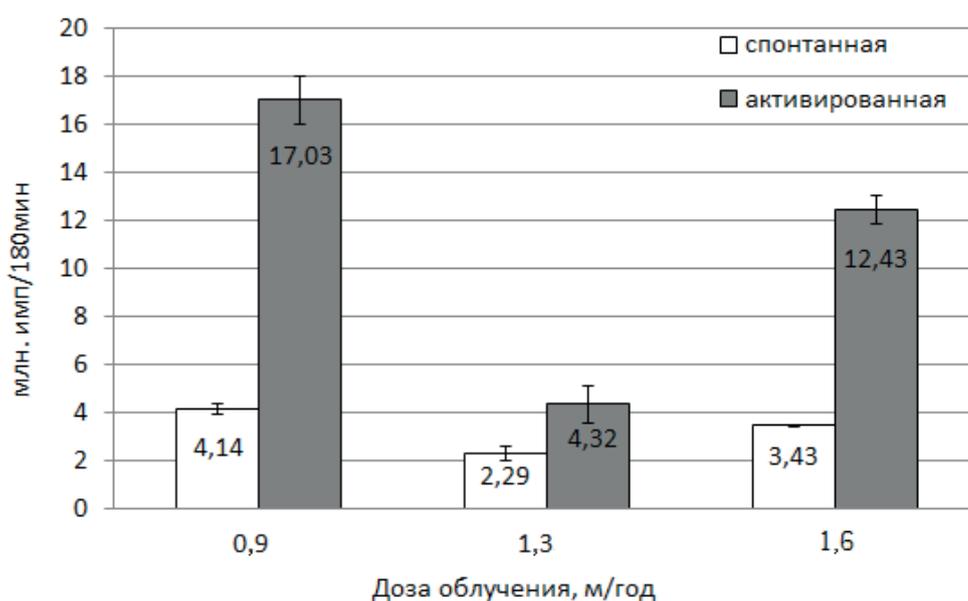


Рис. 4. Светосумма вторичных радикалов при спонтанном и антигенактивированном образовании АФК

На основе данных по суммарному объему образованных за 3 ч в венозной крови крупного рогатого скота первичных, вторичных радикалов при спонтанной и антигенактивированной генерации было определено значение индекса

активации процесса хемилюминесценции, индекс показывает реактивную способность клеток периферической крови организма к продукции свободных радикалов в ответ на внедрение антигена (рис. 5).

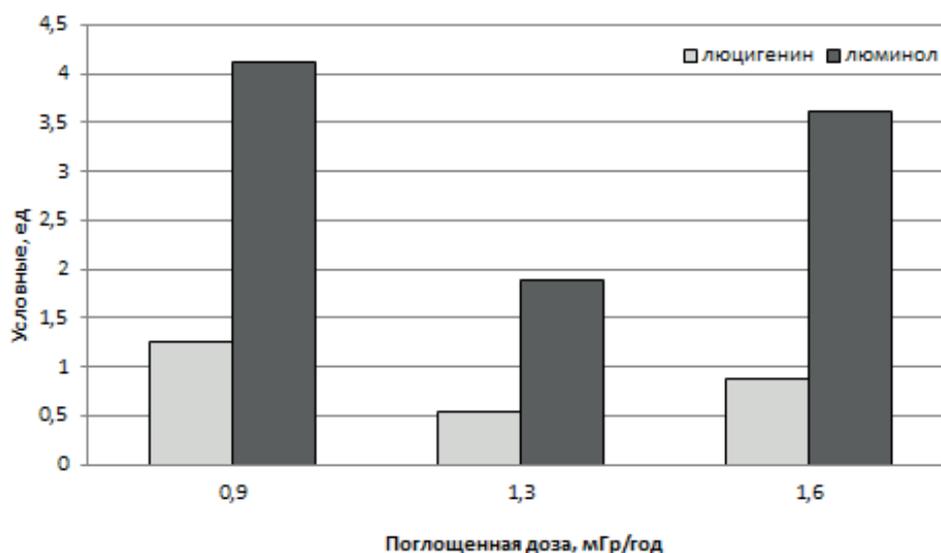


Рис 5. Индекс активации генерации АФК клетками периферической крови крупного рогатого скота

При воздействии поглощенных доз в значениях 0,9; 1,3 и 1,6 мГр/год индекс активации генерации первичных и вторичных радикалов принадлежит одному диапазону изменчивости. Однако установлена тенденция к снижению индекса активации люминолзависимых радикалов.

При действии малого ионизирующего излучения в диапазоне низких доз – 1,3 и 1,6 мГр/год у крупного рогатого скота в венозной крови выявлены отличия хемилюминесцентной кинетики генерации АФК, которая интегрально отражает кинетику последовательной активации про- и антиоксидантных составляющих системы крови при антигенной активации и без нее. При малых разведениях крови первый максимум характеризует кинетику респираторного взрыва при активации фагоцитирующих клеток крови опсонизированными частицами латекса (адгезия, поглощения частиц латекса), а без антигенной активации – реакцию фагоцитирующих клеток на собственные, «деформированные» молекулярные структуры при инкубации крови вне организма. Второй пик антигенстимулированной генерации АФК обусловлен эндогенной активацией «резервных» нейтрофилов [10, 11], а также образованием липидных и белковых пероксидов [7].

Кинетика спонтанной генерации первичных люцигенинзависимых радикалов в крови животных под воздействием доз 1,3 и 1,6 мГр/год по интегральному объему АФК (S) достоверно превышала показатели животных при действии дозы 0,9 мГр/год. Антигенная активация клеток крови *in vivo* сопровождалась снижением генерации люцигенинзависимых АФК у животных при действии доз 1,3 и 1,6 мГр/год, тогда как у животных при дозе 0,9 мГр/год сохранялась на том же уровне.

Повышение дозы облучения сопровождалось увеличением продукции свободных радикалов, не связанной с процессом фагоцитоза эндогенного антигена, это ярко выражено для животных с дозой облучения 1,6 мГр/год. Очевидно, это следствие истощения компонентов антиоксидантной активности венозной крови.

Суммарное число первичных АФК, спонтанно образующихся в крови лактирующих коров под воздействием дозы облучения в 1,3 и 1,6 мГр/год, достоверно (критерий Стьюдента – $P < 0,05$) выше, а вторичных, образованных при антигенной активации *in vitro*, достоверно (критерий Стьюдента – $P < 0,01$) ниже, чем у коров при поглощенной дозе 0,9 мГр/год.

Индекс активации образования первичных и вторичных АФК у крупного рогатого скота с территории с дозой облучения в 1,3 мГр/год в 1,4 раза меньше, чем у животных при действии дозы 0,9 мГр/год, что указывает на снижение резервных возможностей нейтрофилов к генерации АФК.

Увеличение значения ИА генерации вторичных радикалов при дозе облучения в 1,6 мГр/год связано либо с резким увеличением продукции липидных перекисных радикалов, либо с присутствием «незрелых» нейтрофилов [10, 11], либо с недостаточной активностью антиоксидантной системы клеток и плазмы крови, под контролем которой находится образование липоперекисей [7].

Выводы. В результате исследования выявлено, что у крупного рогатого скота при поглощенных дозах 1,3 и 1,6 мГр/год и при дозе 0,9 мГр/год статистически не отличаются: СОЭ, количество эритроцитов, лейкоцитов и их фагоцитарная активность. У крупного рогатого скота, находящегося под воздействием доз облучения в 1,3 и 1,6 мГр/год, выявлено снижение суммарного количества вторичных АФК, генерируемых анигенактивированными клетками, и увеличение суммарного количества спонтанно генерируемых первичных АФК.

Из выявленных закономерностей следует, что у крупного рогатого скота процессы генерации активных форм кислорода, играющие ведущую роль в противомикробном и противоопухолевом иммунитете иммунокомпетентными клетками в процессе функционирования (например фагоцитоз) и регулируемые активностью про- и антиоксидантных систем организма, являются чувствительными к воздействию слабых доз ионизирующего излучения.

Литература

1. Атлас современной радиационной обстановки на территории Красноярского края / М-во экологии и рационального природопользования Красноярского края. Красноярск, 2019. 84 с.
2. Simon S.L., Graham J.C., Terp S.D. Uptake of ^{40}K and ^{137}Cs in native plants of the Marshall Islands // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2002. Vol. 59. P. 223–243.
3. Федотова А.С. Миграционная способность техногенных радионуклидов в агробиоценозах лесостепной зоны Красноярского края / Краснояр. гос. аграрн. ун-т. Красноярск, 2017. 138 с.

4. Кругликов Б.П. и др. Физиологическое состояние и продуктивные качества сельскохозяйственных животных, длительно содержащихся на загрязненной радионуклидами территории // Сб. докл. Первой Всесоюзной конф. Ядерного общества СССР (г. Обнинск, 26–29 июня 1990 г.). М., 1990. Т. 2. С. 96–98.
5. Михеева Е.А. Влияние малых доз ионизирующего излучения на показатели крови крупного рогатого скота // *Зоотехния*. 2006. № 7. С. 24–26.
6. Протас А.Ф. Активность антиоксидантных ферментов и уровень свободнорадикальных процессов в ядрах клеток нейронов при низких дозах облучения // *Биополимеры и клетка*. 1996. Т. 12, № 3. С. 47–53.
7. Vladimirov Yu.A., Proskurnina E.V. Free radicals and cell chemiluminescence // *Biochemistry (Moscow)*. 2009. Vol. 74, № 13. P. 1545–1566.
8. Земсков В.М., Барсуков А.А., Гнатенко Д.А. и др. Фундаментальные и прикладные аспекты анализа кислородного метаболизма фагоцитарных клеток // *Успехи современной биологии*. 2013. Т. 133, № 5. С. 469–480.
9. Смолин С.Г. Физиология системы крови: метод. указания / Краснояр. гос. аграр. ун-т. Красноярск, 2007. 48 с.
10. Герасимов И.Г., Игнатов Д.Ю. Свертывание крови активирует нейтрофилы к респираторному взрыву // *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 2005. Т. 140, № 7. С. 88–90.
11. Федоров Г.Н., Леонов С.Д. Особенности хемиллюминесценции цельной разведенной крови // *Математическая морфология*. 2007. Т. 6, вып. 4. URL: <http://www.smolensk.ru/user/sgma/MMORPH/N-16-html/cont.htm> (дата обращения: 14.01.2013).

Literatura

1. Atlas csovremennoj radiacionnoj obstanovki na territorii Krasnoyarskogo kraja / M-vo `ekologii i racional'nogo prirodopol'zovaniya Krasnoyarskogo kraja. Krasnoyarsk, 2019. 84 s.
2. Simon S.L., Graham J.C., Terp S.D. Uptake of ^{40}K and ^{137}Cs in native plants of the Marshall Islands // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2002. Vol. 59. P. 223–243.
3. Fedotova A.S. Migracionnaya sposobnost' tehnogennyh radionuklidov v agrobiocenozah lesostepnoj zony Krasnoyarskogo kraja / *Krasnoyar. gos. agrarn. un-t. Krasnoyarsk*, 2017. 138 s.

4. *Kruglikov B.P.* i dr. Fiziologicheskoe sostoyanie i produktivnye kachestva sel'skohozyajstvennyh zhivotnyh, dlitel'no sodержaschihsya na zagryaznennoj radionuklidami territorii // Sb. dokl. Pervoj Vsesoyuznoj konf. Yadernogo obschestva SSSR (g. Obninsk, 26–29 iyunya 1990 g.). M., 1990. T. 2. S. 96–98.
5. *Miheeva E.A.* Vliyanie malyh doz ioniziruyushego izlucheniya na pokazateli krovi krupnogo rogatogo skota // Zootehniya. 2006. № 7. S. 24–26.
6. *Protas A.F.* Aktivnost' antioksidantnyh fermentov i uroven' svobodnoradikal'nyh processov v yadrah kletok nejronov pri nizkih dozah oblucheniya // Biopolimery i kletka. 1996. T. 12, № 3. S. 47–53.
7. *Vladimirov Yu.A., Proskurnina E.V.* Free radicals and cell chemiluminescence // Biochemistry (Moscow). 2009. Vol. 74, № 13. P. 1545–1566.
8. *Zemskov V.M., Barsukov A.A., Gnatenko D.A.* i dr. Fundamental'nye i prikladnye aspekty analiza kislorodnogo metabolizma fagocitarnykh kletok // Uspehi sovremennoj biologii. 2013. T. 133, № 5. S. 469–480.
9. *Smolin S.G.* Fiziologiya sistemy krovi: metod ukazaniya / Krasnoyar. gos. agrar. un-t. Krasnoyarsk, 2007. 48 s.
10. *Gerasimov I.G., Ignatov D.Yu.* Svertyvanie krovi aktiviruet nejtrofily k respiratornomu vzryvu // Byulleten' `eksperimental'noj biologii i mediciny. 2005. T. 140, № 7. S. 88–90.
11. *Fedorov G.N., Leonov S.D.* Osobennosti hemilyuminescencii cel'noj razvedennoj krovi // Matematicheskaya morfologiya. 2007. T. 6, vyp. 4. URL: <http://www.smolensk.ru/user/sgma/MMOR-PH/N-16-html/cont.htm> (data obrascheniya: 14.01.2013).

