

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕЙКОЦИТОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, РАЗВОДИМЫХ В НЕВОЛЕ В УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

Л. Б. УЗЕНБАЕВА, А. Г. ГОЛУБЕВА, В. А. ИЛЮХА, Н. Н. ТЮТЮННИК, С. А. КОРОСОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Представлены данные о морфофункциональных особенностях лейкоцитов крови различных видов животных из отряда *Carnivora* — норок, песцов, лисиц и енотовидных собак, разводимых в неволе в условиях Карелии. Выявлены различия в составе крови, морфологии и активности щелочной фосфатазы лейкоцитов у некоторых видов плотоядных и по сравнению с растительноядными млекопитающими. Установлено, что енотовидные собаки по ряду параметров значительно отличаются от других видов хищных пушных зверей из семейства *Canidae*.

**L. B. UZENBAEVA, A. G. GOLUBEVA, V. A. ILUKHA, N. N. TYUTYUNNIK, S. A. KOROSOV.
MORPHOFUNCTIONAL SPECIFICITY OF BLOOD LEUCOCYTES IN MAMMALS BRED IN
CAPTIVITY UNDER CONDITIONS OF THE EUROPEAN NORTH**

The paper presents the data on morphofunctional specificities of blood leucocytes in different *Canidae* species (mink, polar fox, silver fox and raccoon dog) bred in captivity in Karelia. Differences in blood composition, morphology and activity of leucocyte alkaline phosphatase in some carnivores and in comparison with herbivores were demonstrated. It was established that raccoon dog differs significantly from other species of *Canidae* fur animals.

Введение

Лейкоцитам, обладающим широким набором биологически активных соединений, принадлежит важная роль в сохранении гомеостаза организма и поддержании его устойчивости. Вследствие уникальных свойств, в частности, подвижности, способности к клеточному обновлению и высокой реактивности, они являются чувствительными индикаторами состояния организма. Изменения в системе крови, возникающие под влиянием факторов среды, служат надежным критерием степени неблагоприятных воздействий. Исследования функций лейкоцитов позволяют проводить прижизненное наблюдение за большими группами животных как в условиях неволи, так и в естественной среде обитания. Использование цитохимического анализа, сочетающего чувствительность биохимических методов и наглядность цитологических, позволило получить данные о химическом со-

ставе и метаболизме лейкоцитов у лабораторных, сельскохозяйственных животных и человека и установить видовые различия (Лецкий, 1973; Бутенко и др., 1974).

Физиология лейкоцитов животных из природных популяций исследована недостаточно. Введенные в зоокультуру животные, имеющие различный экогенез и сохранившие при разведении в неволе многие особенности диких предков, представляют хорошую экспериментальную модель для изучения механизмов устойчивости в сравнительно-видовом и эволюционном аспектах. Цель настоящей работы состояла в изучении морфофункциональных особенностей лейкоцитов крови у млекопитающих из отряда *Carnivora*, приспособленных к вынужденной гипоксии норок (*Mustela vison* Br.), а также типичных сухопутных животных — песцов (*Alopex lagopus* L.), лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и способных впадать в зимний сон енотовидных собак (*Nyctereutes procyonoides*).

Материалы и методы

Исследование проведено на половозрелых темно-коричневых стандартных норках (сем. *Mustelidae*), а также вуалевых песцах, серебристо-черных лисицах и енотовидных собаках (сем. *Canidae*). Содержание лейкоцитов в крови и состав лейкоформулы определяли общепринятыми методами, используя для окраски мазков краситель Мая–Грюнвальда и Романовского–Гимза (Справочник ..., 1975). Щелочную фосфатазу (ЩФ) выявляли цитохимическим методом одновременного азосочетания по М. Берстону (1965) в модификации. В качестве субстрата использовали фосфат-нафтола-AS, а в качестве сочетающего агента — гранатовый прочный GBC или прочный синий ВВ. Подсчитывали количество ферментопозитивных лейкоцитов в процентах, а также средний цитохимический коэффициент (СЦК). В каждом образце производили оценку 100 сегментоядерных лейкоцитов, выделяя среди фосфатазопозитивных 4 типа: 1-, 2-, 3- и 4-й — соответственно с низкой (+), умеренной (++) , высокой (+++) и очень высокой (++++) степенью активности. Лейкоциты, в которых фермент не был обнаружен, относили к нулевому типу. Для получения микрофотографий использовали компьютерную систему анализа изображений с цветной цифровой видеокамерой и программным пакетом «Ви-деотест».

Результаты и обсуждение

Морфо-цитохимическое исследование лейкоцитов показало, что хищные пушные звери имеют эволюционно сложившийся состав крови. Данные о содержании лейкоцитов и характере лейкоцитарной формулы у норок, песцов, лисиц и енотовидных собак представлены на рис. 1. Количество лейкоцитов у этих видов изменяется в достаточно больших пределах, зависит от физиологического состояния и уменьшается или увеличивается при патологии. Из четырех исследованных нами видов хищных пушных зверей у енотовидных собак наблюдается самое высокое количество лейкоцитов, которое колеблется от $12,5 \cdot 10^9/\text{л}$ до $14,2 \cdot 10^9/\text{л}$, что выше, чем у лисиц в — 2, а песцов — в 1,5 раза. Сходные значения приведены В. 3. Газизовым и др. (2007), показавшими, что в крови у самок енотовидных собак шестимесячного возраста содержится в среднем $12,42 \pm 0,12 \cdot 10^9/\text{л}$, у самцов — $13,3 \pm 0,12 \cdot 10^9/\text{л}$ лейкоцитов.

Изученные виды плотоядных млекопитающих различаются между собой и по соотношению отдельных клеточных элементов в перифе-

рической крови. У норок в лейкоцитарной формуле среди различных типов клеток преобладают нейтрофилы (рис. 2а). Представители семейства собачьих — песцы и особенно лисицы по сравнению с норками отличаются более низким уровнем нейтрофильных лейкоцитов (рис. 2б, в) и соответственно высоким количеством лимфоцитов. Наибольшее относительное содержание лимфоцитов характерно для лисиц, что может быть обусловлено анатомо-физиологическими особенностями лимфоидной и гипофизарно-адреналовой системы, которой принадлежит важная роль в адаптации организма к факторам внешней среды.

Для енотовидных собак характерно высокое относительное (от 9 до 27%) и абсолютное (от $1,3 \cdot 10^9/\text{л}$ до $3,6 \cdot 10^9/\text{л}$) содержание эозинофилов. По некоторым данным у домашних собак (Бутенко и др., 1974) наблюдается более низкое количество лейкоцитов ($8,37 \pm 2,37 \cdot 10^9/\text{л}$) и эозинофилов ($10 \pm 7\%$). Повышенный по сравнению с наземными млекопитающими уровень эозинофилов в среднем до $19,3 \pm 2,6\%$ выявлен у гренландских тюленей (Кавцевич, Ерохина, 1996).

В абсолютном выражении соотношение отдельных форменных элементов в крови у исследованных нами видов выглядит иначе, чем в относительных величинах, вследствие различного общего количества лейкоцитов. Однако из рис. 1 видно, что енотовидные собаки превосходят другие виды хищных пушных зверей по отношению к абсолютному содержанию эозинофилов.

Известно, что количество, размер, а в некоторых случаях и форма гранул в эозинофильных лейкоцитах не одинаковы у различных видов животных. У плотоядных млекопитающих параметры цитоплазматических гранул в эозинофилах также варьируют. Это подтверждают данные В. А. Берестова (1971), который обратил внимание на особенности морфологии эозинофилов крови норок по сравнению с песцами и лисицами. Существует мнение, что свойства гранул в лейкоцитах могут изменяться в зависимости от состояния организма. Гранулы эозинофильных лейкоцитов норок имеют округлую форму, ярко розового цвета, полностью заполняют свободную от ядра цитоплазму (рис. 2д). Величина их намного меньше, а количество больше, чем у песцов, лисиц и енотовидных собак. Из трех видов семейства собачьих наибольшее сходство обнаружено у лисиц и песцов, в эозинофилах которых содержатся крупные гранулы розовато-коричневого цвета, округлой или продолговатой формы, иногда разного размера.

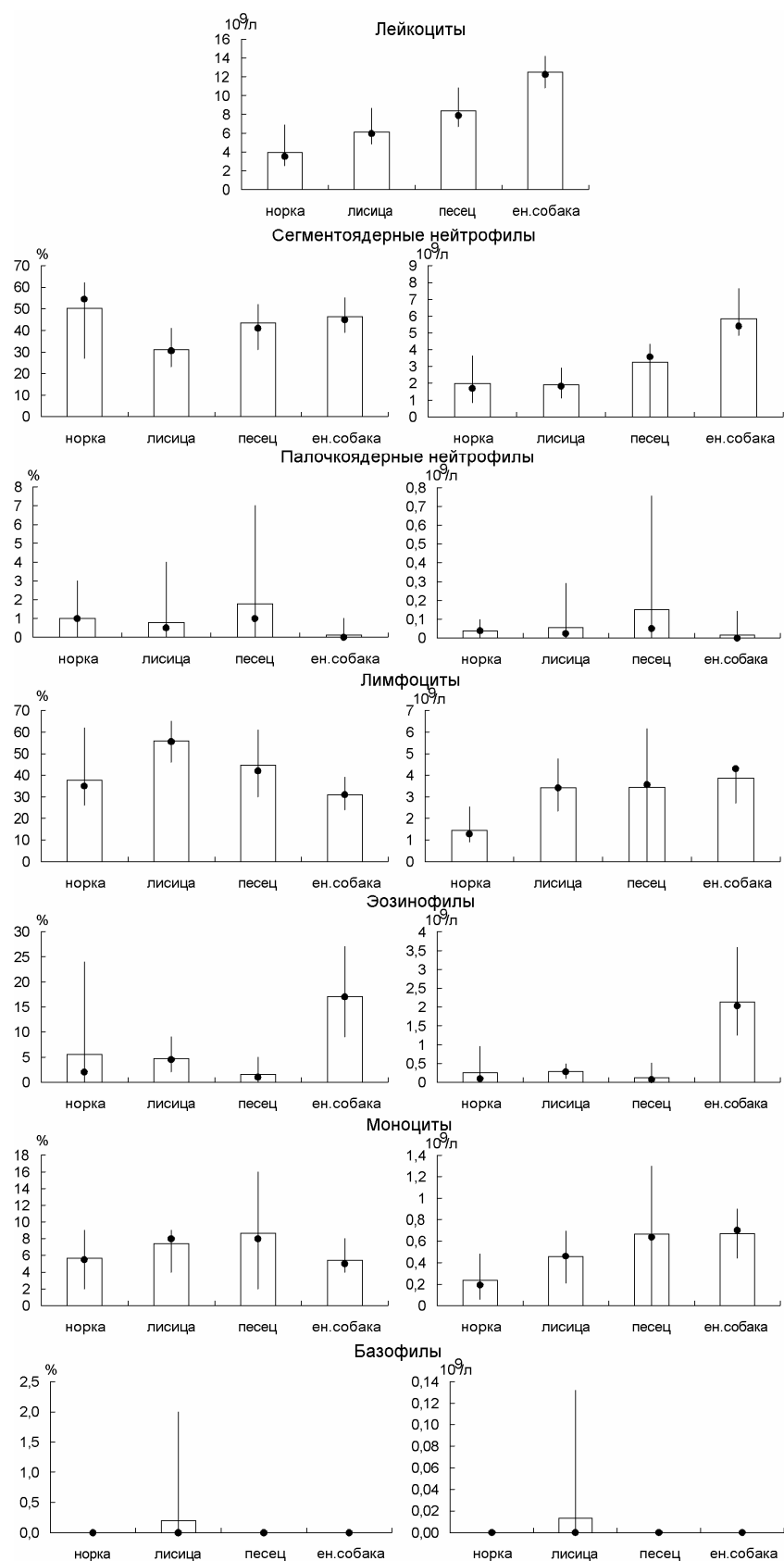


Рис. 1. Количество лейкоцитов ($\cdot 10^9/\text{л}$), относительное (%) и абсолютное ($\cdot 10^9/\text{л}$) содержание форменных элементов крови у различных видов млекопитающих из отряда *Carnivora*. Представлено среднее значение (столбики), медиана (точка) и границы колебаний

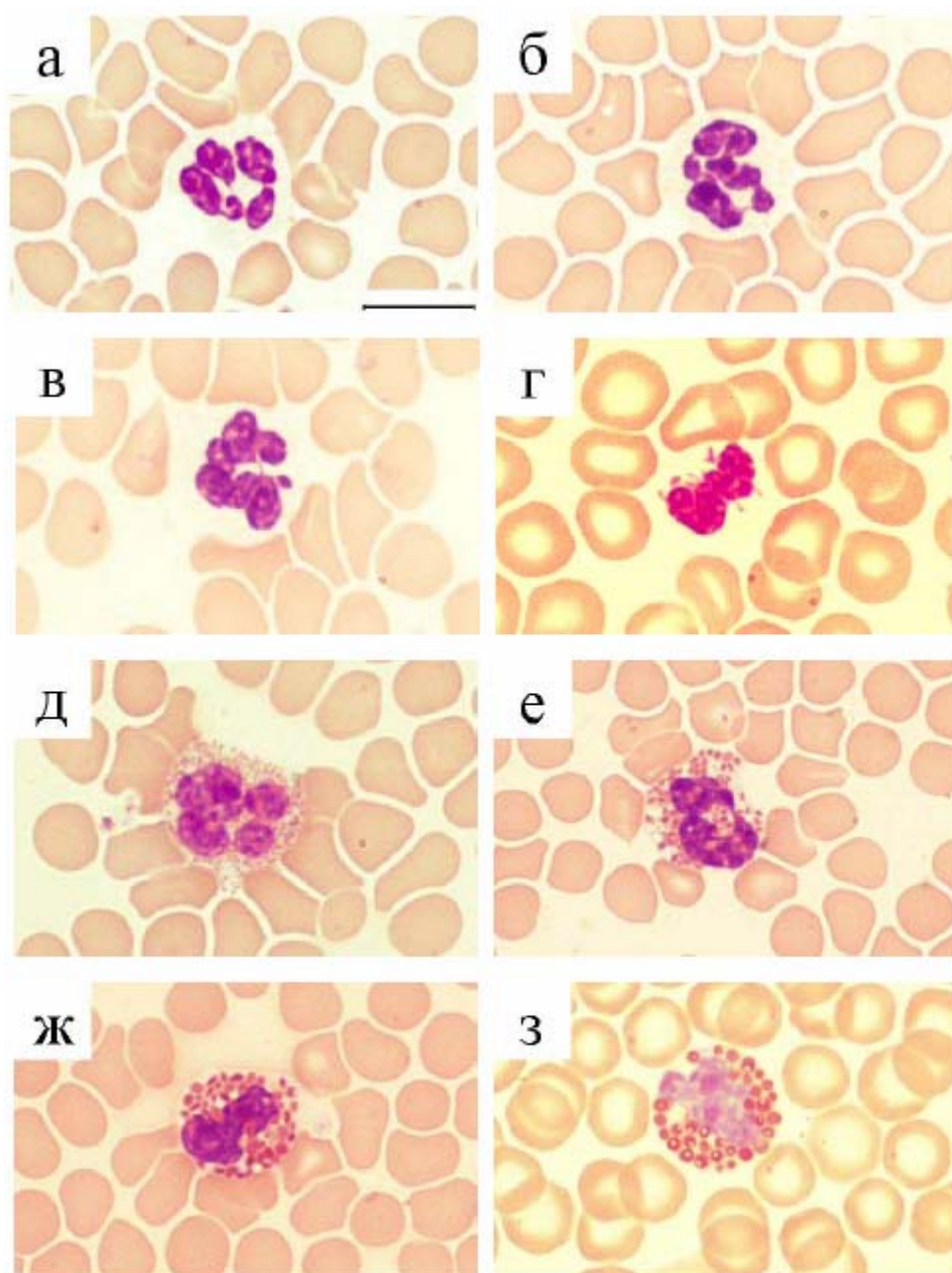


Рис. 2. Периферическая кровь млекопитающих различных видов из отряда *Carnivora*. Окраска по Паппенгейму, иммерсия, об.×100, ок.×10. Масштаб 10 мкм. а, д – соответственно нейтрофилы и эозинофилы норки, б, е – песца, в, ж – лисицы и г, з – енотовидной собаки

Однако при тщательном просмотре отчетливо видно, что эозинофильные гранулы у песцов (рис. 2е) чаще продолговатые, иногда с расплывчатыми контурами, а у лисиц — круглые или эллипсовидные (рис. 2ж). У енотовидных собак они круглые и крупнее, чем у других изученных хищников (рис. 2з).

Изменение уровня эозинофилов является одним из самых чувствительных показателей иммунореактивности организма. Обычно повышение их количества ассоциируется с защитой

организма от паразитических гельминтов (Кей, 1983). Эозинофилия — у человека это повышение в крови более 5% — сопровождает многие инфекционные заболевания вирусной и бактериальной этиологии, глистные инвазии, а также аллергические, воспалительные и аутоиммунные процессы (Лебедева, Понякина, 1990). С одной стороны, высокое содержание эозинофилов у енотовидных собак можно рассматривать как более интенсивную по сравнению с другими видами животных ответную реакцию на патоген-

ны. С другой, необходимо учитывать и экологическую специализацию видов, относящихся к двум семействам отряда хищных и находящихся в неволе в одинаковых условиях. Не исключено, что цитознимологические свойства в определенной степени зависят от экологии видов, их приспособленности к естественной среде обитания, и в частности к существованию в условиях зимнего сна, как енотовидные собаки или вынужденной гипоксии, как норки. Эти состояния, как известно, связаны со значительными изменениями в системе крови. Так, во время зимней спячки тромбообразованию препятствует повышение содержания гепарина в крови за счет увеличения продукции тучными клетками. Предполагается, что в качестве пускового момента, усиливающего их функциональную активность, выступает низкая температура (Слоним, 1979).

Эозинофилы, по-видимому, также могут участвовать в адаптационных механизмах, влияя на свертываемость крови и фибринолиз, так как по имеющимся данным содержат профибринолизин, или вследствие способности связывать гепарин (Алмазов и др., 1979; Паркер, 1989). Несмотря на известные факты о роли эозинофилов в иммунологических процессах, их функция изучена недостаточно из-за отсутствия модели животных с их высоким уровнем и трудностью выделения. В обзоре В. В. Роговина и др. (1977) представлены сведения об участии эозинофилов, имеющих пероксидазосодержащие гранулы, в метаболизме эстрогенов, катехоламинов и меланина. Кроме того, известно, что эозинофилы способны участвовать в нейтрализации серотонина (Александр, Гуд, 1974; Мовэт, 1975), которому принадлежит существенная роль в возникновении и поддержании зимней спячки (Попова и др., 1978). Необходимо также учитывать и особенности физиологии енотовидной собаки, выделяющейся не только среди исследуемых животных, но и в семействе собачьих в связи с их способностью переносить неблагоприятные условия, впадая в зимний сон наряду с такими животными, как барсуки и медведи (Яковлев, 1986).

И еще один важный момент, касающийся центральной регуляции в системе крови у животных, адаптированных к низким температурам и недостатку корма. Известно, что в период спячки повышается чувствительность парасимпатического, а при выходе из нее — симпатического отдела вегетативной нервной системы (Слоним, 1979; Яковлев, 1986). Возможно, подобные механизмы действуют и у енотовидной собаки, уровень метаболизма которой снижается в течение зимнего сна, состояния, близкого к спячке. Вследствие этого особенности состава

лейкоформулы и главное высокое количество эозинофилов у енотовидных собак можно объяснить изменением функционального состояния нервной системы. В частности, повышение тонуса ее симпатического отдела приводит к уменьшению, а парасимпатического, наоборот, к повышению содержания эозинофилов в крови (Степанова, 1986).

У енотовидных собак кроме высокого уровня лейкоцитов и эозинофилов и более крупных, чем у других видов собачьих, эозинофильных гранул выявлена весьма интересная особенность морфологии ядра нейтрофилов. У этих животных ядро кроме сегментов, как и у других видов хищных, содержит довольно многочисленные, чаще нитевидной или в форме капли, отростки (рис. 2г). Эти образования, по-видимому, не имеют ничего общего с половым хроматином, так как наблюдаются и у самок, и у самцов. Показано, что у человека дифференцирует несколько разновидностей ядерных отростков — А, В, С и Д, но только, по одним данным, тип А — в виде барабанной палочки, а, по другим, тип В — в виде сидящих на ядерном сегменте узелков или капель, связаны с женским полом и представляют спирализованный участок одной X-хромосомы (Гольдберг, Гольдберг, 1975; Алмазов и др., 1979). Определение половых сателлитов, частота которых зависит от физиологического состояния, в том числе и от гормональной активности, используется в различных областях теоретической и практической медицины. Причины появления ядерных образований, отличных от полового хроматина, до настоящего времени не изучены.

В целом сравнительно-видовой анализ свидетельствует о том, что енотовидная собака — представитель рода *Nyctereutes* занимает особое место в семействе *Canidae*. По морфологическим и биологическим признакам она представляет собой сильно уклонившуюся от других видов этого семейства форму (Насимович, 1985). Исходя из проведенных нами морфохимических исследований, лейкоциты половозрелых молодых енотовидных собак характеризуются рядом свойств, отличающих их от таксономически близких видов. На биохимическом уровне также выявлены особенности, заключающиеся в большей аэробизации изоферментного спектра ЛДГ печени, почек и сердца енотовидной собаки по сравнению с песцами и лисицами (Тютюнник и др., 2005).

Межвидовые различия отчетливо проявляются при исследовании активности лейкоцитарной ЩФ у млекопитающих. Хорошо известно, что этому ферменту принадлежит исключительно важная роль в осуществлении фагоцитарной функции нейтрофилов. Согласно результатам

электронно-цитохимического и биохимического анализа ЩФ обнаружена во вторичной или так называемой специфической зернистости нейтрофильных лейкоцитов совместно с другими ферментами — нейтральными протеиназами, лизоцимом, а также неэнзиматическим компонентом — лактоферрином. Это послужило основанием для использования ЩФ в качестве маркера вторичных гранул нейтрофилов. В других гранулоцитах — эозинофилах и базофилах — фосфатазная активность отсутствует или очень низкая. Как следует из данных, полученных на лабораторных, сельскохозяйственных животных и у человека, изменение уровня ЩФ и соответственно функционального состояния нейтрофильных лейкоцитов наблюдается при некоторых патологиях (Шубич, Нагоев, 1980).

У хищных пушных зверей обнаружен низкий уровень лейкоцитарной фосфатазы. Так, в период полового созревания у норок, песцов и лисиц цитохимическая реакция на ЩФ присутствует только в незначительной части сегментоядерных лейкоцитов (рис. 3А). Причем наблюдается не только низкое содержание фосфатазоположительных лейкоцитов, но и активность фермента в отдельных клетках невысокая (рис. 3Б, 4а, б). У енотовидных собак по крайней мере в этот период вообще не удалось обнаружить фосфатазопозитивных лейкоцитов. Слабая активность или отсутствие ЩФ в лейкоцитах характерно и для других хищных — кошек и собак (Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985; Styrt, 1989).

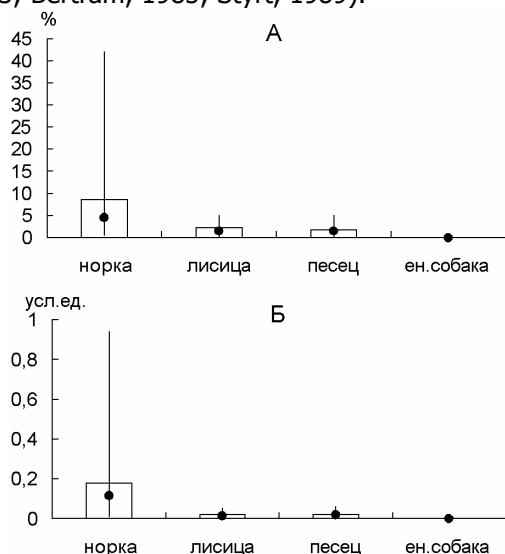


Рис. 3. Количество фосфатазоположительных (А) и средний цитохимический коэффициент ЩФ лейкоцитов крови (Б) у различных видов млекопитающих из отряда *Carnivora*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Данные о внутриклеточном распределении фермента также свидетельствуют о межвидовых различиях в его локализации. Даже на светооптическом уровне видно, что у норок, песцов и лисиц активность ЩФ сосредоточена вне специфических гранул в эозинофилах.

Предыдущее исследование (Узенбаева и др., 2004) показало, что такое же распределение ЩФ имеют и норки других генотипов, в частности, серебристо-голубые, отличающиеся от темно-коричневых более высоким уровнем эозинофилов. Применение корреляционного анализа позволило установить у них тесную связь между количеством эозинофилов, фосфатазопозитивных лейкоцитов ($r = 0,78$, $p < 0,01$) и величиной СЦК ЩФ ($r = 0,80$, $p < 0,01$). У песцов и лисиц, несмотря на то, что не удалось выявить корреляцию между этими показателями, в большинстве случаев цитохимическая реакция на ЩФ наблюдалась в эозинофильных лейкоцитах — клетках с большим сегментированным ядром и специфическими гранулами. Аналогичные данные получены нами у норок сапфирового окраса, имеющих генетический дефект лейкоцитов. Наличие аномально увеличенных гранул дало возможность изучить распределение некоторых биологически активных соединений в лейкоцитах у этих норок. Так, удалось показать, что ЩФ не входит в состав эозинофильных гранул, а локализована в других цитоплазматических структурах.

В отличие от хищников лейкоциты животных с преимущественно растительноядным типом питания, разводимых в неволе (шиншиллы и новозеландские белые кролики) и лабораторных (крысы линии ЛИО), характеризуются высокой фосфатазной активностью (неопубл. данные). При этом в нейтрофилах интенсивная цитохимическая реакция на ЩФ выявлена у шиншилл (рис. 4в, г), кроликов (рис. 4д, е) и крыс (рис. 4ж, з), а в эозинофилах — у крыс. Из обследованных нами видов растительноядных млекопитающих отрицательная реакция на ЩФ характерна для содержащихся в неволе нутрий (стандартные и перламутровые), которые, как и норки, относятся к полуводным животным. Из литературы известно, что исключение из числа видов из отряда грызунов, характеризующихся, как правило, высокой фосфатазной активностью, составляют белые мыши, у которых данный фермент или не обнаружен или наблюдается его низкий уровень (Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styrt, 1989).

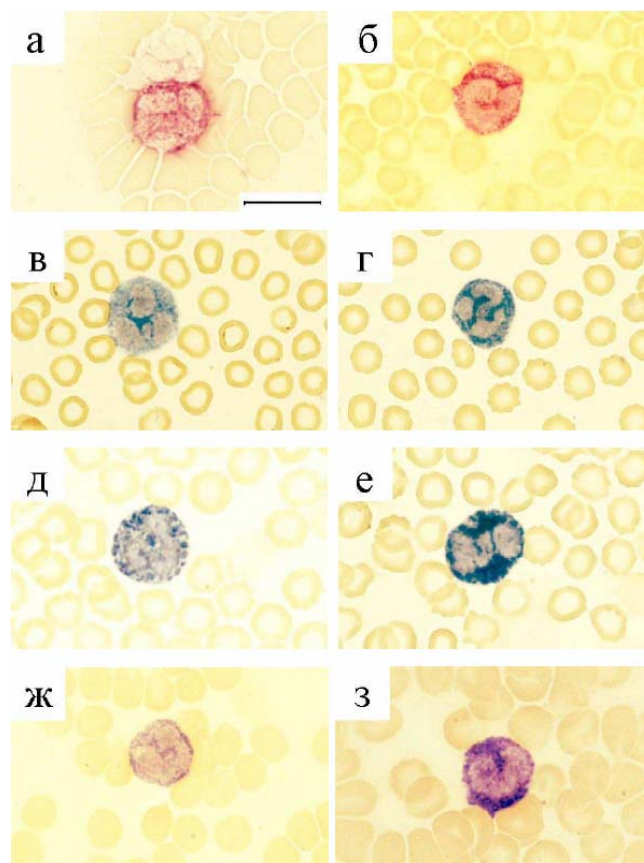


Рис. 4. Щелочная фосфатаза лейкоцитов периферической крови у различных видов млекопитающих из отрядов *Carnivora*, *Rodentia* и *Lagomorpha*. Реакция одновременного азосочетания нафтола-AS-фосфата с гранатовым прочным GBC (а, б) и прочным синим BB (в–з). Ядро докрашено гематоксилином (в–з). Иммерсия, об.×100, ок.×10. Масштаб 10 мкм.

Лейкоциты: а – норки с низкой (вверху) и с умеренной (внизу), б – песца с умеренной, в – шиншиллы с умеренной и г – с высокой, д – кролика с умеренной и е – с очень высокой, ж – крысы с низкой и з – с высокой степенью активности

Результаты исследований лейкоцитов у млекопитающих, относящихся к двум систематически близким семействам отряда хищных, дополнили данные о существовании межвидовых различий в уровне активности ЩФ. Норки, песцы и лисы занимают особое место, отличаясь как от животных, имеющих в лейкоцитах высокую фосфатазную активность (кролики, крысы, морские свинки), так и от тех видов, у которых она цитохимически практически не обнаружена (собаки, кошки, белые мыши). Видовые различия в содержании ЩФ в лейкоцитах показаны и в биохимических исследованиях, результаты которых тесно коррелируют с таковыми при использовании гистохимических методов (Styrt, 1989).

Анализ полученных разными авторами данных и результатов собственных исследований показал, что в большинстве случаев интенсивность цитохимической реакции на ЩФ в лейкоцитах коррелирует с таковой при использовании гистохимических методов (Styrt, 1989). Активность щелочной фосфатазы нейтрофильных лейкоцитов крови

у растительноядных животных (грызуны и зайцеобразные) выше, чем у хищных (табл.). Однако наличие исключений не позволяет сделать какое-либо предположение о причинах, вызывающих видовые различия в активности ЩФ. Вследствие этого Ф. Г. Дж. Хейхоу и Д. Кваглино (1983) из 18 видов животных не удалось найти модель для изучения изменений ЩФ у человека. Какое отношение межвидовые вариации в содержании и локализации ЩФ в лейкоцитах имеют к устойчивости животных, до конца не выяснено. Однако известно, что особенности молекулярного строения в некоторых случаях определяют наследственную конституциональную устойчивость. Так, исследованиями, проведенными на полуденных песчанках, установлена зависимость врожденной иммунности к чуме от уровня активности ферментов, в том числе пероксидазы, амилазы и фосфатдегидрогеназы (Румянцев, 1984).

у различных видов млекопитающих

Вид	Активность ЩФ	Авторы
Норка	Низкая	Узенбаева, 2000
Песец	«	Собств. неопубл. данные
Лисица	«	«
Енотовидная собака	Отсутствует	«
Собака	Низкая или отсутствует	Бутенко и др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985
Кошка	«	Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985; Styr, 1989
Кролик	Высокая	Бутенко и др., 1974; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; собств. неопубл. данные
Шиншилла	«	Собств. неопубл. данные
Крыса	«	Бутенко и др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; собств. неопубл. данные
Мышь белая	Низкая или отсутствует	Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styr, 1989
Хомяк	Очень высокая	Бутенко и др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983
Морская свинка	«	Бутенко и др., 1974; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styr, 1989
Нутрия	Отсутствует	Собств. неопубл. данные

Таким образом, у норок, песцов, лисиц и енотовидных собак, относящихся к двум семействам отряда *Carnivora*, установлены особенности морфологической организации лейкоцитов крови, играющих важную роль в защитных реакциях организма. Несмотря на одинаковые условия содержания в неволе, у этих животных выявлены некоторые различия в характере лейкоформулы, количестве лейкоцитов, уровне активности лейкоцитарной ЩФ, а также величине и форме цитоплазматических гранул в эозинофилах. Из исследованных видов пушных зверей выделяется енотовидная собака, у которой в период подготовки к зиме наблюдаются наиболее высокий уровень лейкоцитов, эозинофилов, отсутствие в лейкоцитах ЩФ и, что весьма интересно, своеобразная форма ядра нейтрофилов, с четкой, как и у других млекопитающих, сегментацией, но имеющих многочисленные выступающие отростки. Исследование лейкоцитов у различных видов животных, введенных в зоокультуру, и в первую очередь у енотовидной собаки, обладающей целым рядом физиологических особенностей, перспективно с точки зрения изучения механизмов устойчивости при адаптации организма к факторам внешней среды.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ НШ-4310.2006.04.

Литература

Александр Дж. У., Гуд Р. А. 1974. Иммунология для хирургов / Пер. с англ. М.: Медицина. С. 17.

- Алмазов В. А., Афанасьев Б. В., Зарицкий А. Ю. и др. 1979. Физиология лейкоцитов человека. Л.: Наука. 135 с.
- Берестов В. А. 1971. Биохимия и морфология крови у пушных зверей. Петрозаводск. 291 с.
- Берстон М. 1965. Гистохимия ферментов / Пер. с англ. М.: Мир. 464 с.
- Бутенко З. А., Глузман Д. Ф., Зак К. П. и др. 1974. Цитохимия и электронная микроскопия клеток крови и кроветворных органов. Киев. 246 с.
- Газизов В. З., Жданов С. Л., Бояринцев Л. Е. 2007. Физиологические и зооигиенические основы повышения продуктивности пушных зверей клеточного содержания. Киров. 912 с.
- Гольдберг Д. И., Гольдберг Э. Д. 1975. Справочник по гематологии. Томск. С. 113-114.
- Кавцевич Н. Н., Ерохина И. А. 1996. Биохимические и цитологические исследования морских млекопитающих в Арктике. Апатиты. 169 с.
- Кей А. Б. 1983. Роль эозинофилов в физиологических и патологических процессах // Последние достижения в клинической иммунологии. М.: Медицина. С. 159-200.
- Лебедева К. А., Понякина И. Д. 1990. Иммунограмма в клинической практике. М.: Наука. С. 155-158.
- Лецкий В. Б. 1973. Цитохимические исследования лейкоцитов. Возрастные колебания цитохимических показателей: Метод. рекомендации. Л.: 33 с.
- Мовэт Г. 1975. Острое воспаление // Воспаление, иммунитет и гиперчувствительность. М.: Медицина. С. 94.
- Насимович А. А. 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. С. 116-159.
- Паркер Ч. В. 1989. Медиаторы: высвобождение и функции // Иммунология. М.: Мир. Т. 3. С. 185-188.

- Попова Н. К., Науменко Е. В., Колпаков В. Г. 1978. Серотонин и поведение. Новосибирск, Наука. С. 181.
- Роговин В. В., Пирузян Л. А., Муравьев Р. А. 1977. Пероксидазосомы. М.: Наука. С. 138-140.
- Румянцев С. Н. 1984. Микробы, эволюция, иммунитет. Л.: Наука. С. 126-128.
- Слоним А. Д. 1979. Учение о физиологических адаптациях // Экологическая физиология животных. Л.: Наука. Ч. 1. С. 205-213.
- Справочник по клиническим лабораторным методам исследования. 1975 / Ред. Е. А. Кост. М.: Медицина. 383 с.
- Степанова С. И. 1986. Биоритмологические аспекты проблемы адаптации. М.: Наука. С. 43-92.
- Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. 2005. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы органов пушных зверей различного экогенеза // Журн. эвол. биох. и физиол. Т. 41. № 3. С. 240-246.
- Узенбаева Л. Б. 2000. Щелочная фосфатаза у норок в репродуктивный период // Проблемы экологической физиологии животных. Петрозаводск. Вып. 2. С. 43-52.
- Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Голубева А. Г. 2004. Особенности морфологии лейкоцитов крови у норок сапфирового окраса // Проблемы экологической физиологии животных. Петрозаводск. Вып. 3. С. 46-54.
- Хейхоу Ф. Г. Дж., Кваглино Д. 1983. Гематологическая цитохимия / Пер. с англ. М.: Медицина. 320 с.
- Шубич М. Г., Нагоев В. С. 1980. Щелочная фосфатаза лейкоцитов в норме и патологии. М.: Медицина. 224 с.
- Яковлев Н. Н. 1986. Живое и среда. Л.: Наука. 175 с.
- Bertram T. A. 1985. Neutrophilic leukocyte structure and function in domestic animals // Advances in Veterinary science and comparative medicine. V. 30. P. 91-129.
- Rausch P. G., Moore T. G. 1975. Granule Enzymes of Polymorphonuclear Neutrophils: A phylogenetic Comparison // Blood. V. 46. N 6. P. 913-919.
- Styrt B. 1989. Species variation in neutrophil biochemistry and function // J. Leukocyte Biol. V. 46. P. 63-74.