

КЛЕТОЧНАЯ ИММУННАЯ СИСТЕМА ХИРУРГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК *LUCILIA SERICATA* (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)

© Т. В. Кинд

Биологический институт С.-Петербургского государственного университета;
электронный адрес: tatiana.kind@mail.ru

В гемолимфе личинок зеленой мясной мухи *Lucilia sericata* выявлены те же 7 типов гемоцитов, что и у *Calliphora*, т. е. прогемоциты, плазматоциты I—IV, ювенильные плазматоциты, нестабильные профенолоксидазные гиалиновые клетки (эноцитойды), стабильные гиалиновые клетки (протромбоцитойды), тромбоцитойды и круглые и веретенновидные предметаморфозные гиалиновые клетки. В отличие от *Calliphora* гиалиновые клетки опустошающих зоб личинок *Lucilia* приобретают вытянутую или червеобразную форму. Гиалиновые клетки могут преобразовываться как в нестабильные профенолоксидазные клетки, так и в тромбоцитойды. Появление и дифференцировка каждого типа гемоцитов строго привязаны к определенным этапам роста и развития личинок. В клеточном иммунном ответе основное участие принимают ювенильные плазматоциты, плазматоциты II и III и тромбоцитойды. Ювенильные плазматоциты являются наиболее активными. После инъекции частиц угля они моментально окружаются толстой оболочкой из адгезированных чужеродных частиц и объединяются либо в однородные морулы-скопления, либо в конгломераты тромбоцитойдных агглютинатов с плазматоцитами, окруженными прилипшими частицами. Плазматоциты II и III на ранних этапах дифференцировки могут осуществлять адгезию и фагоцитоз чужеродных элементов, а на поздних принимать участие в поглощении апоптотных тканей, разрушающихся при метаморфозе. Таким образом, в клеточной защитной реакции принимают участие 4 типа гемоцитов — профенолоксидазосодержащие нестабильные гиалиновые клетки, тромбоцитойды, ювенильные плазматоциты и плазматоциты I—III.

Ключевые слова: *Lucilia sericata*, защитная реакция, гемоциты, морулы, фагоцитоз, инкапсуляция.

В последнее время личинки зеленых (бутылочно-зеленых) мясных мух все чаще используются для лечения остеомиелита, а также незаживающих и трофических язв, особенно при диабете. Сегодня «хирургические личинки» широко применяются на практике, составляя основу современной биотерапии. В частности, они эффективно очищают тяжелые хирургические раны от некротических и нежизнеспособных тканей. Кроме того, личинки способны стерилизовать раны, инфицированные резистентными штаммами микроорганизмов. Зачастую такое лечение оказывается эффективнее хирургического вмешательства и антибиотикотерапии. Это связано с тем, что хирургические личинки питаются строго некротическими тканями (Pechter, Sherman, 1983; Sherman, Pechter, 1988; Norobin et al., 2003; Steenvoorde, Jukema, 2004) и удаляют из раны гной и отмершие клетки. Таким образом, при очистке раны они позволяют избежать значительно более травмирующего хирургического вмешательства. В то же время несмотря на значительное снижение в ранах септических бактерий, некоторые из них способны не только поддерживать воспалительный процесс, но и негативно влиять на жизнеспособность самих хирургических личинок (Andersen et al., 2010). Поэтому личинки продолжают нуждаться в сохранении собственной иммунной реакции — как гуморальной, так и клеточной.

Удивительно, но гемоциты *Lucilia* остались практически неисследованными. Исключение составляет лишь работа по сравнительному анализу гемоцитов мух, важных в медицинском плане (Kaaya, Ratcliffe, 1982), но и в последнем случае была изучена гемолимфа только взрослых мух, а статья снабжена схематическими рисунками, но не фотографиями. *Lucilia* принадлежит к семейству *Calliphoridae*, т. е. к тому же семейству, что и хорошо изученная в плане гемоцитарного состава, динамики и гемоцитарной реакции на инфекцию *Calliphora vicina* (Zachary, Hoffmann, 1973; Zachary et al., 1975; Кинд, 2003, 2007, 2012).

Эта родственная связь наряду с возможной разницей в иммунной реакции двух видов побудила нас исследовать гемоциты *Lucilia* и их защитную реакцию на попадание в гемоцель чужеродных элементов.

Материал и методика

Для работы использовали природную популяцию зеленых мясных мух (Петергоф). Взрослых мух снабжали сахаром, сухим молоком и водой. Яйцекладка осуществлялась на кусочки свиных почек. Для синхронизации развития отбирали яйца, отложенные на протяжении 2 ч. Отродившиеся личинки выращивали на свиных

почках при 13 °С и 12 ч света в сутки, т. е. при условиях, индуцирующих диапаузу. Период питания личинок составлял 8 сут, период опустошения зоба — 4 сут, период блуждающих личинок — 2—4 сут. К пупаризации приступали около 80 % личинок, остальные оставались в состоянии диапаузы. Личинки в диапаузе переносили в 5 °С для последующей холодовой реактивации.

Гемоциты исследовали под микроскопом Jenaed (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Германия) с использованием дифференциально-интерференционного контраста (ДИК) по Номарскому при увеличении 400× (объектив 40×). Эта методика позволяет получить прижизненные полихромные барельефные изображения клеток и ряда клеточных структур, включая ядра, ядрышки, катаболические включения и вакуоли. В каждом варианте использовали по 2 временных препарата гемолимфы. Капли гемолимфы, взятые после прокола в передних сегментах 5 личинок, смешивали на предметном стекле и немедленно исследовали под микроскопом. Изображения монослоя гемоцитов получили с использованием цифровой видеокамеры Digital CDSP, их захватывали с помощью программы iuVCR и редактировали в Adobe Photoshop (v. 7).

Для анализа фагоцитарной активности производили инъекцию 10 мкл стерильной 2—5%-ной суспензии растертого медицинского активированного угля с величиной частиц 0.1—0.5 мкм в физиологическом растворе (NaCl — 0.65 г, KCl — 0.014 г, CaCl₂ — 0.012 г, дистиллированная вода до 100 мл). Пробы отбирали через 3, 7, 15, 30 мин, 1, 2 и 4 ч, а также через 1 и 2 сут после инъекции.

Результаты

У питающихся личинок III возраста гемоцитов в гемолимфе немного, они представлены в основном небольшими кластерами и дисперсно лежащими прогемоцитами, крупными стабильными гиалиновыми клетками округлой формы и немногочисленными ювенильными плазматоцитами — крупными, с небольшими, но отчетливо видимыми филоподиями (рис. 1, а—г). Тромбоциты в виде больших грубогранулированных неправильной формы фрагментов цитоплазмы, немногочисленных округлых филаментов и отдельных «голых» ядер также встречаются в значительном количестве (рис. 1, д, е). Нестабильных гиалиновых клеток на данном этапе выявлено не было. С ростом личинок количество гемоцитов увеличивается в основном за счет прогемоцитов и стабильных гиалиновых клеток, но состав остается постоянным. Многие гиалиновые клетки становятся овальными или веретеновидными, встречаются и двудерные клетки. Исчезают крупные безъядерные фрагменты тромбоцитозидов и появляется значительное количество вытянутых мелких филаментов. В ювенильных плазматоцитах возрастает количество включений, а филоподии становятся менее выраженными.

После завершения питания, в период опустошения зоба и резорбции кишечника, наступают очень заметные изменения состава и функций форменных элементов гемолимфы. Во-первых, наконец-то проявляются ранее неотличимые от остальных энцитозидов нестабильные профенолоксидазные гиалиновые клетки. Заметны разрушение мембраны и образование периферических пузырей, а затем формирование «теней» или «скелетов» на месте этих гемоцитарных элементов (рис. 2, д).

Во-вторых, резко изменяется форма стабильных гиалиновых клеток. Они становятся веретеновидными, вытянутыми или червеобразными. У веретеновидных клеток на концах образуются подвижные отростки (рис. 2, б, г). Отмечена и дифференцировка стабильных гиалиновых клеток в протромбоцитозиды с отслаиванием периферических слоев цитоплазмы и формированием системы мелких филаментов и «голых» ядер. Нестабильные гиалиновые профенолоксидазные клетки у опустошающих зоб личинок наиболее многочисленны. Они могут формироваться из клеток разной формы — от округлых до червеобразных (рис. 2, г, д).

Эти характеристики гиалиновых клеток сохраняются и после опустошения зоба, но в это время начинается дифференцировка другого типа гемоцитов — плазматоцитов второго поколения. В многочисленных небольших кластерах прогемоцитов отчетливо видно образование как гиалиновых клеток, так и плазматоцитов I с пока еще немногочисленными катаболическими включениями. Ювенильные плазматоциты пока еще тоже присутствуют. Они забиты включениями, но сохраняют цитоплазматическое выросты — ворсинки (рис. 2, а, в).

С момента опустошения зоба начинается новый период нарастания общей популяции гемоцитов за счет новообразования плазматоцитов I, которые вскоре становятся самым многочисленным типом форменных элементов гемолимфы. У личинок, перешедших в стадию бродяжничества, плазматоциты быстро дифференцируются в фазы II и III, увеличиваясь в размерах от 13—15 до 16—19 мкм (рис. 3, б, г, д) и заполняясь маскирующими ядра включениями. У неразвивающихся личинок, находящихся в состоянии диапаузы, можно видеть крупные кластеры прогемоцитов, в которых наблюдаются начальные этапы дифференцировки плазматоцитов до стадий I и II, но количество последних сохраняется на низком уровне. Зато в гемолимфе остаются ювенильные плазматоциты и многочисленные гиалиновые клетки разнообразной формы.

Картина гемолимфы молодых пупариев почти такая же, как у зрелых личинок. Гемоциты в основном представлены плазматоцитами II и III, заполненными включениями. Гиалиновых клеток немного; стабильные в основном небольших размеров, овальные или веретеновидные. Почти полностью исчезают нестабильные гиалиновые клетки. Через 2—3 сут после пупаризации плазматоциты переходят в стадию макрофагов (рис. 3, е). Одновременно появляется новая генерация прогемоцитов, образующих небольшие кластеры. Тромбоцитозидных фрагментов после пупаризации становится заметно меньше, а на более поздних стадиях они практически исчезают из гемолимфы.

Для оценки фагоцитарной активности разных типов гемоцитов в процессе развития *L. sericata* была проведена инъекция суспензии частичек угля в гемоцель личинок разного возраста в период опустошения зоба и у блуждающих личинок, т. е. при перестройке форменных элементов клеточной иммунной реакции в связи с подготовкой к метаморфозу.

У опустошающих зоб личинок, когда гемолимфа заполнена прогемоцитами и плазматоцитами I, уже через 3—4 мин после инъекции взвеси угля он концентрируется в агглютинатах (иногда окруженных плазматоцитами) или вокруг ювенильных плазматоцитов (морулы) (рис. 4, а, б). В свободной гемолимфе остается небольшое количество несвязанных частиц угля. Через 15—30 мин аг-

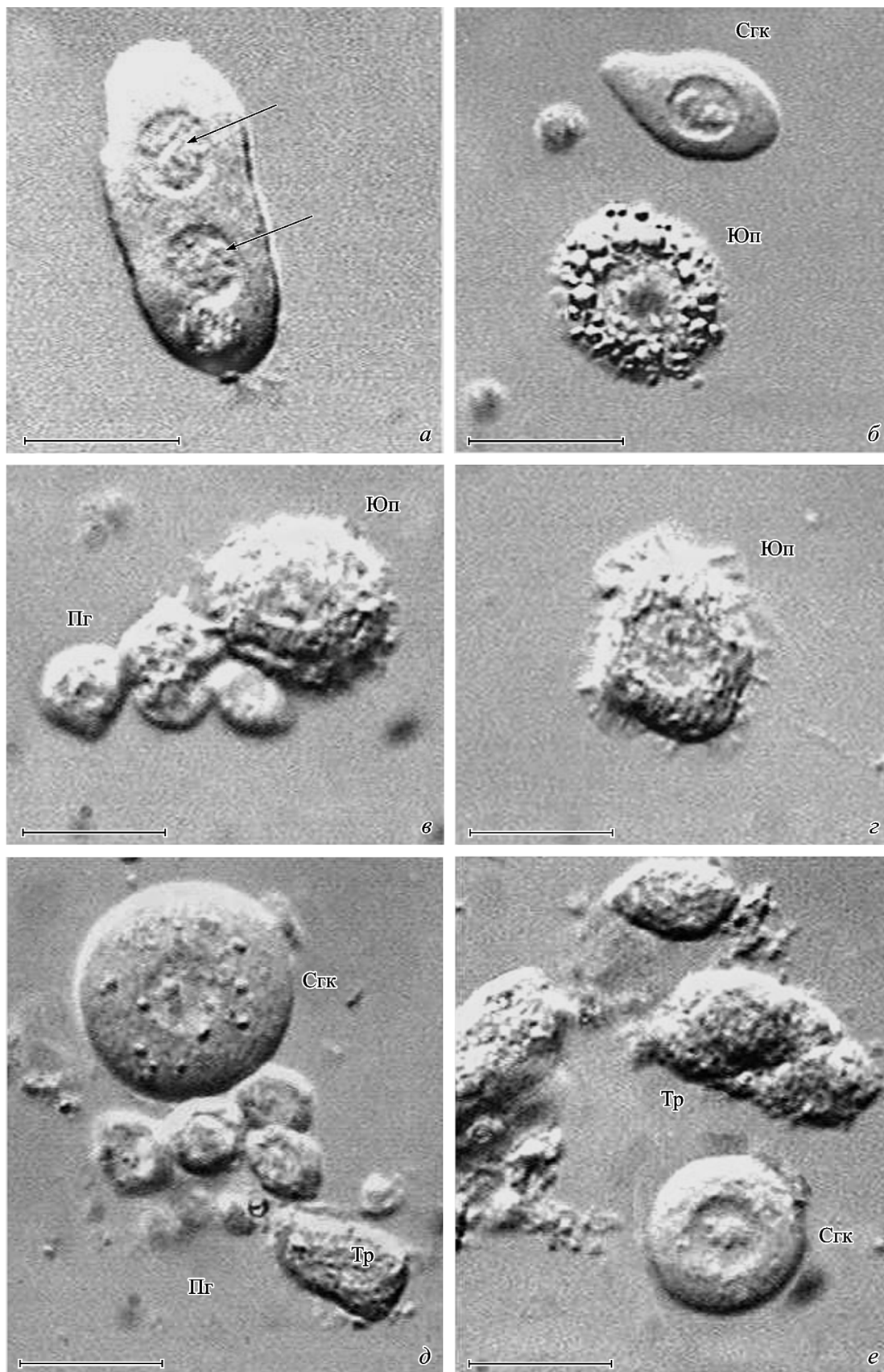


Рис. 1. Гемоциты питающихся личинок *Lucilia sericata*.

a — двуядерная гиалиновая клетка; *стрелками* отмечены ядра. *б* — стабильная гиалиновая клетка и ювенильный плазматоцит. *в* — прогемоциты и ювенильный плазматоцит. *г* — ювенильный плазматоцит. *д* — стабильная гиалиновая клетка и небольшой кластер прогемоцитов. *е* — стабильная гиалиновая клетка и безъядерные тромбоциты. Пг — кластер прогемоцитов, Сгк — стабильная гиалиновая клетка, Тр — тромбоцит, Юп — ювенильный плазматоцит. Масштабные отрезки — 20 мкм.

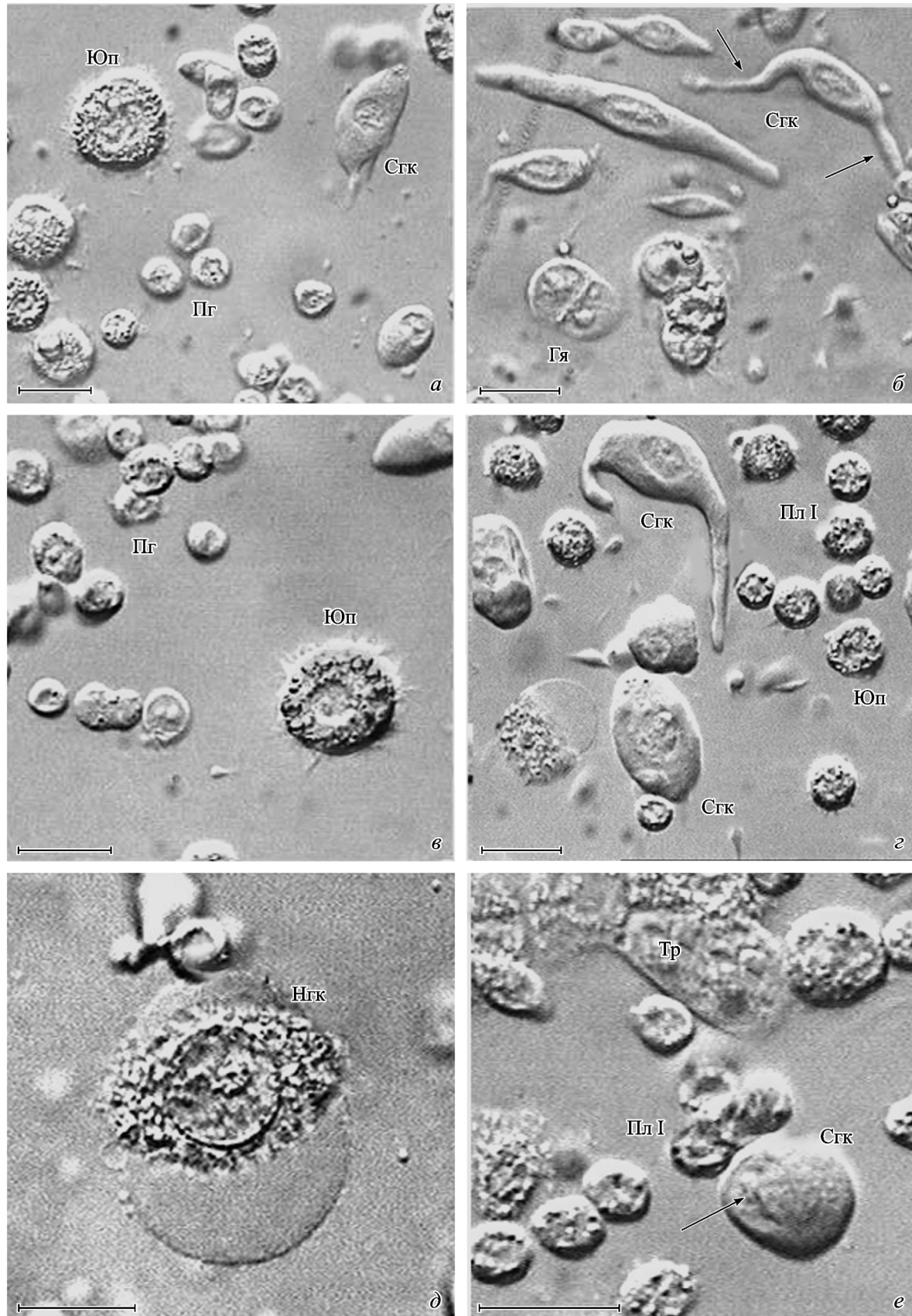


Рис. 2. Гемоциты личинок, опустошающих зоб.

a — начало опустошения зоба — прогемоциты, ювенильные плазматоциты и стабильные гиалиновые клетки. *б* — веретеновидные гиалиновые клетки у личинок в конце периода опустошения зоба; *стрелками* отмечены подвижные отростки. *в* — ювенильный плазматоцит и прогемоциты у личинок в конце периода опустошения зоба. *г* — молодые плазматоциты и стабильные гиалиновые клетки у только что освободивших зоб личинок. *д* — нестабильные гиалиновые клетки, выбрасывающие профенолоксидазу. *е* — дифференцировка плазматоцитов и появление гиалиновых клеток с серповидным ядром (*стрелка*) у опустошивших зоб личинок. Гя — «голое» ядро, Нгк — нестабильная гиалиновая клетка, Пл I — плазматоцит I, Пг — кластер прогемоцитов, Сгк — стабильная гиалиновая клетка, Тр — тромбоцитойд, Юп — ювенильный плазматоцит. Масштабные отрезки — 20 мкм.

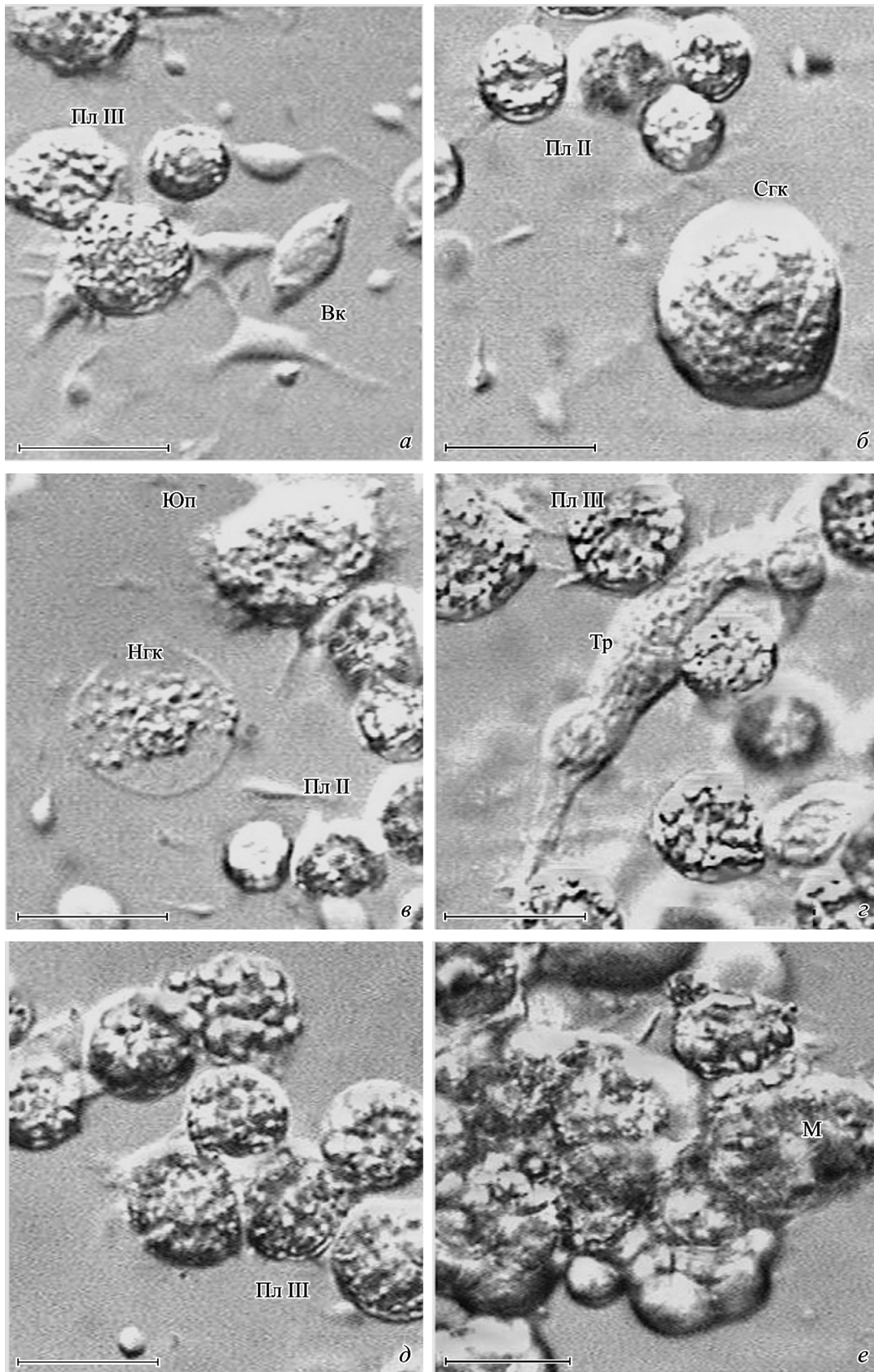


Рис. 3. Гемоциты личинок при запуске пупаризации и молодых пупариев.

a — плазматочиты III (Пл III) и веретенновидные клетки. *б* — плазматочиты II (Пл II) и стабильная гиалиновая клетка (протромбоцитонд). *в* — ювенильный плазматочит, плазматочиты II и нестабильная гиалиновая клетка. *г* — плазматочиты III и тромбоцитондный тяж. *д* — молодой пупарий; плазматочиты III. *е* — через 6—8 ч после пупаризации; макрофаги (М). Вк — веретенновидные клетки, Нгк — нестабильная гиалиновая клетка, Сгк — стабильная гиалиновая клетка, Тр — тромбоцитонд, Юп — ювенильный плазматочит. Масштабные отрезки — 20 мкм.

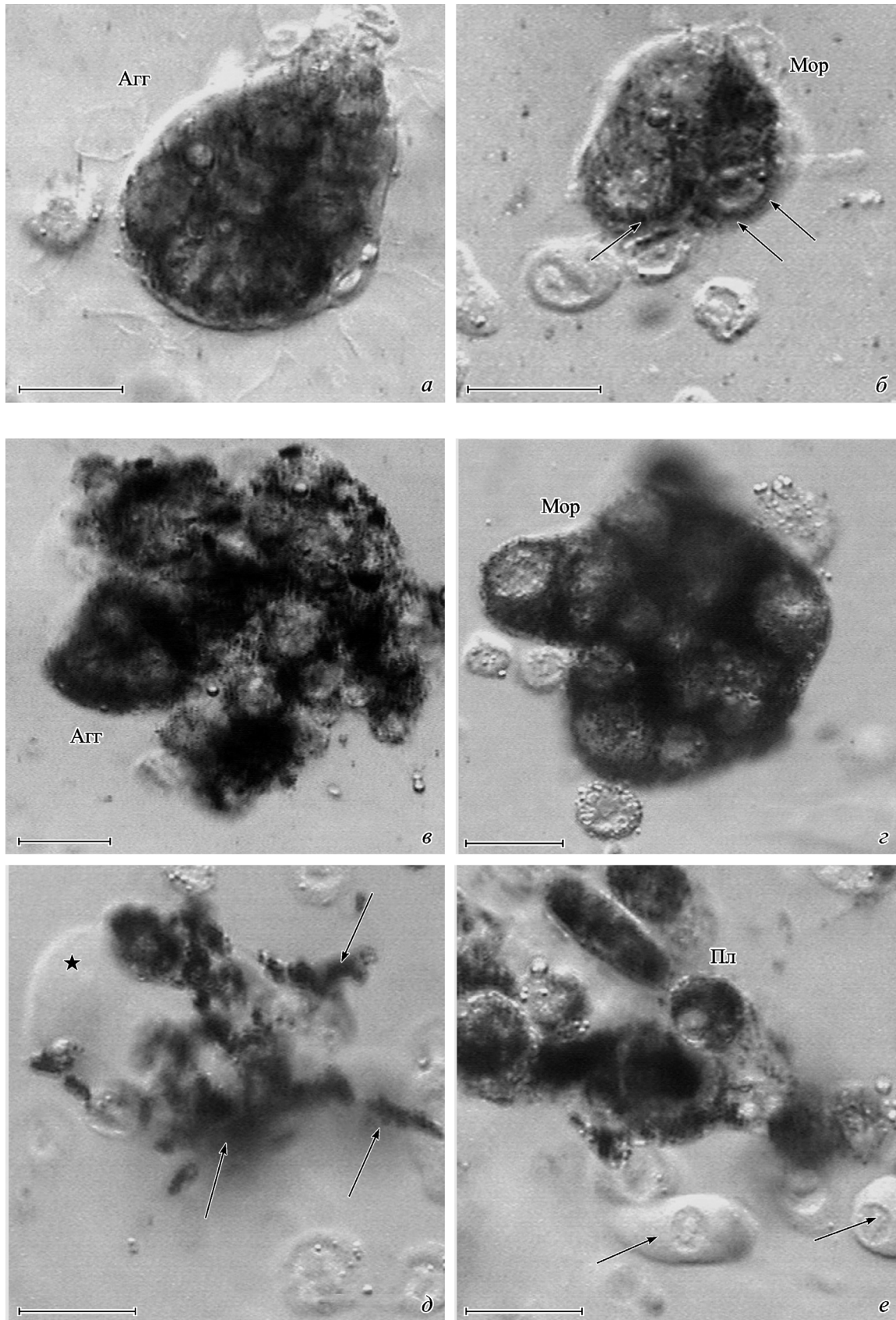


Рис. 4. Реакция гемоцитов личинки, опустошившей зоб, на инъекцию суспензии частиц угля.

a — через 3 мин после инъекции, тромбоцитонный агглютинат, заполненный частицами. *б* — небольшая морула из трех плазматочитов, окруженных по периферии толстым слоем адгезированных частиц (стрелки). *в* — через 15 мин после инъекции; скопление частиц в небольшом агглютинате и вокруг плазматочитов. *г* — через 1 ч после инъекции; морула из плазматочитов, почти полностью заполненная углем. *д* — через 48 ч после инъекции; система заполненных углем тромбоцитонных тяжей (стрелки) около гиалиновой клетки (звездочка). *е* — через 48 ч после инъекции; забитые углем плазматочиты и молодые гиалиновые клетки (стрелки). Агг — агглютинат, Мор — морула, Пл — плазматочит. Масштабные отрезки — 20 мкм.

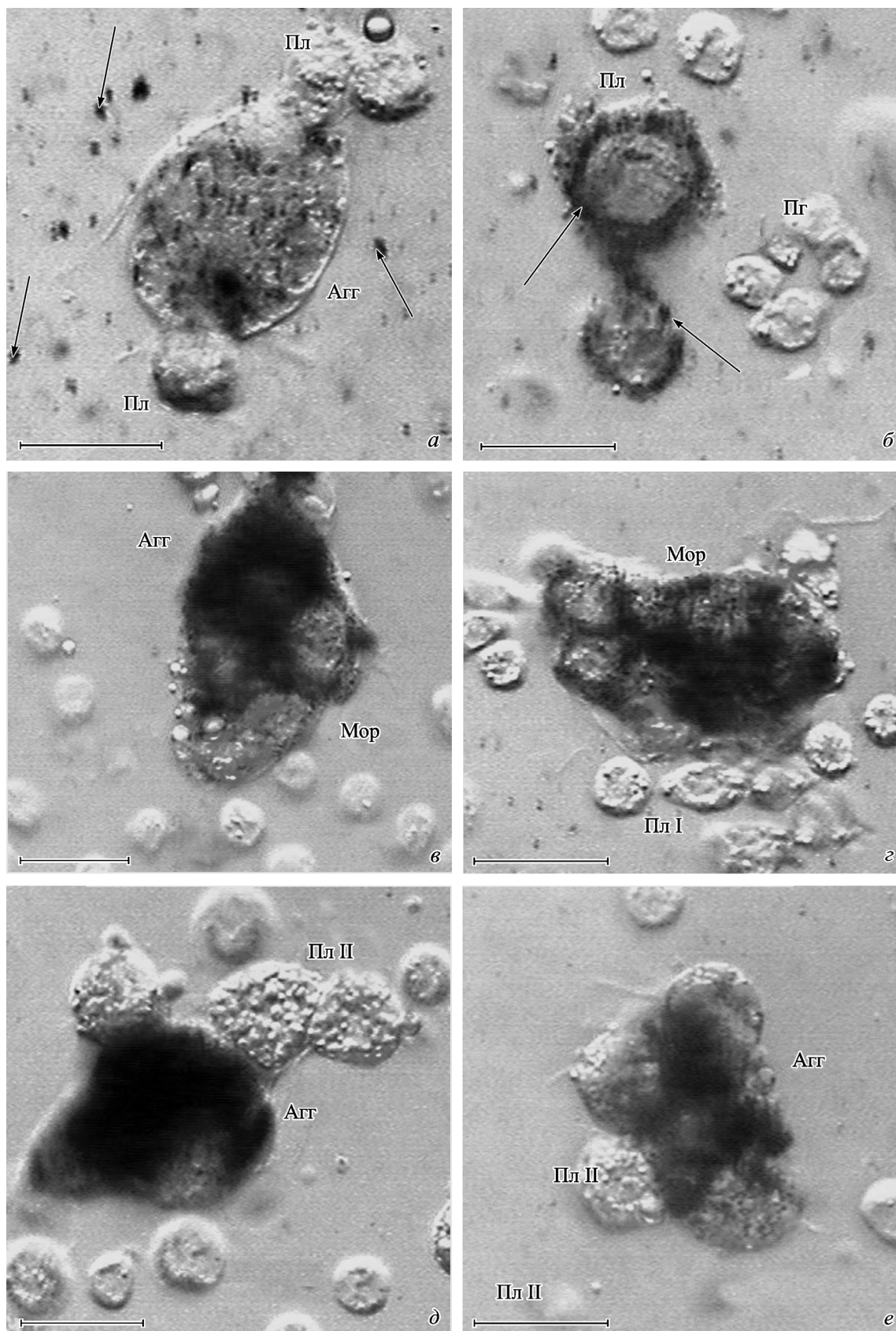


Рис. 5. Реакция на инъекцию суспензии частиц угля гемоцитов личинок, опустошивших зоб 2 (*a–в*) и 4 (*г–е*) сут тому назад. *a* — через 3 мин после инъекции; агглютинат, рыхло заполненный углем и 3 плазматоцита; в гемолимфе много свободных частиц (стрелки). *б* — через 15 мин после инъекции; 2 плазматоцита с широкой каймой адгезированных частиц (стрелки). *в* — через 4 ч после инъекции; агглютинат и примыкающая к нему морула. *г* — через 7 мин после инъекции; морула и окружающие ее плазматоциты I (Пл I) без признаков фагоцитированного угля. *д* — через 1 ч после инъекции; тромбоцитоподобный агглютинат с углем и припкнувшие к нему плазматоциты II (Пл II). *е* — через 4 ч после инъекции; небольшая капсула из агглютината и плазматоцитов II. Агг — агглютинат, Мор — морула, Пл — плазматоцит, Пг — кластер прогемоцитов. Масштабные отрезки — 20 мкм.

глютинаты полностью заполняются углем, а плазматочиты в морулах окружаются толстым слоем частиц, так что ядра становятся едва заметными, а свободные частицы угля практически исчезают (рис. 4, з). Имеет место и фагоцитоз с переходом частиц в периферические слои цитоплазмы. Через 1—4 ч видно накопление угля в немногочисленных плазматочитах I. Через 2 сут после инъекции морулы распадаются, полностью забитые углем плазматочиты лежат дисперсно, а тромбоциты приобретают вид тяжей (рис. 4, д, е).

После начала подготовки к пупаризации фагоцитарная активность заметно снижается. В первые минуты после инъекции в гемолимфе остается масса свободно плавающих частиц угля. Тромбоциты хотя и сформированы, но содержат немного рыхло расположенного угля (рис. 5, а). Только через 0.5 ч агглютинаты заполняются углем, а вокруг плазматочитов образуются слои адгезированных частиц и формируются морулы. И лишь через 1—2 ч гемолимфа полностью очищается от чужеродных элементов (рис. 5, б, в).

Через 4 сут после опустошения зоба, когда начинается массовая трансформация плазматочитов I в плазматочиты II и III, инъекционный уголь все равно продолжает преимущественно связываться тромбоцитами. В первые минуты образуются небольшие агглютинаты (рис. 5, з), и уже потом, через 15—30 мин, начинается адгезия частиц к плазматочитам и образование рыхлых нодул (рис. 5, д, е). При этом адгезия частиц наблюдается только по отношению к более мелким плазматочитам II, а заполненные катаболическими включениями плазматочиты III в этом процессе не участвуют. На следующем этапе к заполненным чужеродными частицами тромбоцитами начинают прилипать плазматочиты III. В эти плазматочиты могут переходить частицы угля, причем не скапливаясь вокруг клеток, а сразу проникая в глубокие слои цитоплазмы.

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что личинки *Lucilia sericata* обладают тем же базовым набором гемоцитов, что и остальные исследованные в этом плане *Calliphoridae* — *Calliphora vicina* и *C. vomitoria* (Кинд, 2003, 2007, 2012). Это прогемоциты, ювенильные плазматочиты, плазматочиты I—IV, нестабильные и стабильные гиалиновые клетки (эноциты) и тромбоциты. С функциональной точки зрения можно объединить тромбоциты со стабильными гиалиновыми клетками (протромбоцитами), которые путем фрагментации цитоплазмы дают начало иммуноактивной форме. У зрелых личинок перед наступлением метаморфоза становятся заметными еще 2 типа гемоцитов, явно принадлежащих к гиалиновым клеткам, с сильно преломляющей свет гомогенной цитоплазмой. Это небольшие веретеновидные клетки и крупные округлые клетки с ацентрическим ядром серповидной или бобовидной формы. Подобные же клетки были выявлены и у *C. vicina* (Кинд, 2003, 2007). Появление и дифференцировка каждого типа гемоцитов строго привязаны к определенным этапам роста и развития личинок — питанию и его окончанию, опустошению зоба и запуску пупаризации. В этом плане *L. sericata* также мало отличается от *Calliphora*. В то же время между представителями двух родов заметны и четкие различия. Они касаются в основном состояния гиалиновых клеток.

У питающихся личинок и личинок в начальный период опустошения зоба эти клетки сохраняют округлую форму и ничем не отличаются от таковых у *Calliphora*. Но на последних этапах опустошения зоба их форма резко изменяется. Гиалиновые клетки сильно удлинняются, приобретают овальную, бутылковидную, веретеновидную или червеобразную форму. На одном из полюсов может появляться гибкий вытянутый постоянно движущийся отросток. Как связаны эти трансформации с функциями клеток, неизвестно. Некоторые из них показывают все признаки нестабильных вырабатывающих профенолоксидазу гемоцитов. В то же время отслоения периферической зоны цитоплазмы, характерной для начальных стадий образования протромбоцитов, обнаружено не было. Вообще на протяжении всего периода опустошения зоба количество фрагментов цитоплазмы тромбоцитов оставалось на низком уровне и повышалось только у предметаморфозных особей.

Различия между динамикой состояния плазматочитов у *Calliphora* и *Lucilia* также имеют место, хотя они и не столь впечатляющи, как у гиалиновых клеток. Ювенильные плазматочиты появляются у питающихся личинок, но дегенерируют только через 2—3 сут после опустошения зоба. В то же время дифференцировка плазматочитов I в плазматочиты II начинается уже на 2-е сут. Поэтому существует краткий период, когда в гемолимфе сосуществуют две формы иммуноактивных плазматочитов — ювенильные плазматочиты и плазматочиты II.

Очевидно, что клеточная защитная реакция напрямую зависит как от гемоцитарного состава на определенной стадии развития, так и от степени активности каждого типа. У исследованных ранее *C. vicina* и *C. vomitoria* (Кинд, 2007) в элиминации чужеродных элементов основную роль играют многочисленные тромбоциты, появляющиеся очень рано и в больших количествах. Они практически моментально начинают поглощать инвайдеров, образуя синцитиальные агглютинаты. Ювенильные плазматочиты также принимают участие в фагоцитозе, но только на вторых, вспомогательных, ролях, постепенно заполняя фагоцитируемыми частицами (Кинд, 2005, 2010). У *L. sericata* вектор активности смещается в сторону ювенильных плазматочитов. Они моментально окружаются толстой оболочкой из адгезированных чужеродных частиц, притягивая их, как магнит, и образуют либо однородные морулы-скопления, либо конгломераты тромбоцитидных агглютинатов с окруженными прилипшими частицами плазматочитами. Подобных морул почти никогда не выявляют у *Calliphora*, где плазматочиты с адгезированными частицами практически всегда лежат дисперсно и образуют скопления только после предварительной иммунизации (Кинд, 2010).

У постдиапаузных или изначально активно развивающихся личинок роль ювенильных плазматочитов начинают исполнять плазматочиты II, которые также сначала адгезируют на поверхности, а затем фагоцитируют частицы. Что же касается крупных плазматочитов III, то они полностью переключаются на накопление катаболических веществ, никак не реагируя на частицы угля. Иногда эти плазматочиты могут прилипать к тромбоцитидным агглютинатам, но никогда не образуют капсул, характерных для личинок *C. vicina*.

Таким образом, в клеточной защитной функции принимают участие 4 типа гемоцитов — профенолоксидазосодержащие нестабильные гиалиновые клетки, тромбоциты, ювенильные плазматочиты и плазматочиты

I—IV. Последняя клеточная линия на ранних этапах дифференцировки может осуществлять адгезию и фагоцитоз чужеродных элементов, а на поздних — принимать участие в поглощении апоптозных тканей, разрушающихся при метаморфозе.

Каллифориды представляют собой одно из немногочисленных семейств, для представителей которых не только определены типы гемоцитов, обладающих определенными иммунными функциями, но и выявлены межвидовые вариации в проявлении этих функций. Это очень важно, в связи с тем что до настоящего времени точно неизвестны специализация гемоцитов (Lavine, Strand, 2002; Ribeiro, Brehelin, 2006) и тем более динамика их активности в процессе развития. Лишь в очень редких случаях анализ тонких механизмов распознавания чужеродных веществ и исследование реакции на патогены привязаны к конкретным типам клеток (McKenzie, Preston, 1992a, 1992b; Ribeiro, Brehelin, 2006), значительно чаще упоминаются гемоциты «как таковые» (Ottaviani, 2005). Поэтому они могут служить великолепным модельным объектом для глубокого изучения тонких механизмов клеточного иммунитета.

Список литературы

- Кинд Т. В. 2003. Гемоциты мясной мухи *Calliphora vicina* и их динамика при развитии личинок и индукции метаморфоза. Цитология. 45 (1) : 14—25. (Kind T. V. 2003. Hemocytes of blowfly *Calliphora vicina* and their dynamics in the development of larvae and induction of metamorphosis. Tsitologiya. 45 (1) : 14—25.)
- Кинд Т. В. 2005. Агглютинация и фагоцитоз чужеродных абиотических частиц гемоцитами мясной мухи *Calliphora vicina* in vivo. I. Динамика фагоцитарной активности гемоцитов в онтогенезе личинок. Цитология. 47 (7) : 609—622. (Kind T. V. 2005. Agglutination and phagocytosis of xenogenous abiotic particles by hemocytes of blowfly *Calliphora vicina* in vivo. I. The dynamics of the phagocytic activity of hemocytes in the ontogeny of the larvae. Tsitologiya. 47 (7) : 609—622.)
- Кинд Т. В. 2007. Гемоциты с различными типами защитной реакции в онтогенезе трех видов мясных мух рода *Calliphora*. Тр. БиНИИ СПбГУ. Вып. 53 «Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды». 306—335. (Kind T. V. 2007. Hemocytes demonstrating different types of protective response in the ontogeny of three species of blowfly genus *Calliphora*. ВНИИ St. Petersburg State University Proceedings. Vol. 53 «Strategies for adaptation of terrestrial arthropods to adverse environmental conditions». 306—335.)
- Кинд Т. В. 2010. Агглютинация и фагоцитоз чужеродных абиотических частиц гемоцитами мясной мухи *Calliphora vicina* in vivo. II. Влияние бактериальной иммунной инъекции на гемоцитарную активность. Цитология. 52 (6) : 440—449. (Kind T. V. 2010. Agglutination and phagocytosis of xenogenous abiotic particles by hemocytes of blowfly *Calliphora vicina* in vivo. II. The influence of bacterial immune injection over the activity of hemocytes. Tsitologiya. 52 (6) : 440—449.)
- Кинд Т. В. 2012. Функциональная морфология гемоцитов мясной мухи *Calliphora vicina*. Цитология. 54 (11) : 806—822. (Kind T. V. 2012. Functional morphology of blowfly *Calliphora vicina* hemocytes. Tsitologiya. 54 (11) : 806—822.)
- Andersen A. S., Joergensen B., Bjarnsholt T. 2010. Quorum-sensing-regulated virulence factors in *Pseudomonas aeruginosa* are toxic to *Lucilia sericata* maggots. Microbiology. 156 : 400—407.
- Horobin A. J., Horobin K. M., Shakesheff D. I., Pritchard C., Robinson A. J. 2003. Maggots and wound healing: an investigation of the effects of secretions from *Lucilia sericata* larvae upon interactions between human dermal fibroblasts and extracellular matrix components. Br. J. Dermatol. 148 : 923—933.
- Kaaya G. P., Ratcliffe N. A. 1982. Comparative study of hemocytes and associated cells of some medically important dipterans. J. Morphol. 73 (3) : 351—365.
- Lavine M. D., Strand M. R. 2002. Insect hemocytes and their role in immunity. Insect Biochem. Mol. Biol. 32 : 1295—1309.
- McKenzie A. N., Preston T. M. 1992a. Functional studies on *Calliphora vomitoria* haemocyte subpopulations defined by lectin staining and density centrifugation. Develop. Comp. Immunol. 16 : 19—30.
- McKenzie A. N., Preston T. M. 1992b. Biological characteristics of the *Calliphora vomitoria* agglutinin. Develop. Comp. Immunol. 16 : 85—93.
- Ottaviani E. 2005. Insect immunorecognition. Review ISJ. 2 : 142—151.
- Pechter E. A., Sherman R. A. 1983. Maggot therapy: the surgical metamorphosis. Plast. Reconstr. Surg. 72 : 567—570.
- Ribeiro C., Brehelin M. 2006. Insect haemocytes: what type of cell is that? J. Insect Physiol. 52 : 417—429.
- Sherman R. A., Pechter E. A. 1988. Maggot therapy: a review of the therapeutic applications of fly larvae in human medicine, especially for treating osteomyelitis. Med. Vet. Entomol. 2 : 225—230.
- Steenvoorde P., Jukema G. N. 2004. The antimicrobial activity of maggots: in vivo results. J. Tissue Viability. 14 : 97—101.
- Zachary D., Brehelin M., Hoffmann J. A. 1975. Role of the «thrombocytoids» in capsule formation in the dipteran *Calliphora erythrocephala*. Cell Tissue Res. 162 : 343—348.
- Zachary D., Hoffmann J. A. 1973. The haemocytes of *Calliphora erythrocephala* (Meig.) (Diptera). Z. Zellforsch. Mikr. Anat. 141 : 55—73.

Поступила 16 IX 2013

CELLULAR IMMUNE SYSTEM OF SURGICAL MAGGOTS *LUCILIA SERICATA* (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)

T. V. Kind

Department of Entomology, St. Petersburg State University;
e-mail: tatiana.kind@mail.ru

In the hemolymph of surgical maggots *Lucilia sericata* seven types of hemocytes were revealed. These are prohemocytes, stable and unstable hyaline cells, thrombocytoids, spindle cells, larval plasmatocytes and plasmatocytes I—IV, which represent sequential stages of one cell line differentiation. In contrast to *Calliphora* hyaline cells, this type of hemocytes in cropemptying larvae of *Lucilia* is elongated or vermiform in shape. Hyaline cells may be transformed to both prothrombocytoids and unstable prophenoloxylase-producing cells. Appearance and differentiation of each hemocyte type is rigidly linked with a definite stage of development. In

cellular defense the main role play juvenile plasmatocytes, plasmatocytes II and III and trombocytoides. Juvenile plasmatocytes are the most active ones. After charcoal particles injection they were instantly surrounded by the thick envelope of adhered alien particles and form uniform morules aggregations or conglomerates together with thrombocytoidal agglutinates. Plasmatocytes II and III during the early stages of differentiation may be involved in adhesion and phagocytosis of alien particles and during the last stages in the engulfing of apoptose desintegrated tissues. Thus the cellular defense reaction is assisted by 4 hemocyte types — prophenoloxydase-unstable hyaline cells, trombocytoids, juvenile plasmatocytes and plasmatocytes I—IV.

Key words: *Lucilia sericata*, defense reaction, hemocytes, morules, phagocytosis, incapsulation.
