

DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-1-725

УДК 591.111.1: 632.722



Научная статья | Физиология человека и животных

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕРПОВИДНЫХ ГЕМОЦИТОВ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА BLABERIDAE

Е.А. Гребцова, А.А. Присный

Цель исследования: поиск представителей семейства *Blaberidae*, характеризующихся наличием серповидных клеток в гемолимфе. Изучить структурные особенности этих гемоцитов и их происхождение.

Материалы и методы. Исследована гемолимфа нимф и имаго *Blaberus craniifer*, *Eublaberus marajoara*, *Blaptica dubia*, *Gromphadorhina portentosa*, *Perisphaerus serville*, *Archimandrita tessellata*, *Pycnoscelus indicus*, *Gyna lurida*, *Pseudoglomeris magnifica*, *Simandoa conserfariam*. С помощью световой микроскопии определено количественное содержание серповидных клеток и их морфологические особенности. Кислые гликозаминогликаны обнаруживали посредством окрашивания альциановым синим (рН 1,0). Измерение гемоцитов осуществляли с помощью программного обеспечения NIS-Elements. Применение сканирующей зондовой микроскопии позволило изучить топографию поверхности клеток. Сканирование клеток, а также анализ и обработку данных АСМ проводили приложениях Nova и Image Analysis P9.

Результаты. Среди 10 видов семейства *Blaberidae* только у трех в гемолимфе обнаружены серповидные клетки: *Gromphadorhina portentosa*, *Blaptica dubia*, *Archimandrita tessellata*. Все они относятся к одному подсемейству *Blaberinae*. Исследование насекомых разных возрастов позволило обнаружить промежуточные формы, проследить этапы развития серповидных клеток и выявить их родство со сферулоцитами. Сканирование клеток дало дополнительную информацию о площади поверхности. Определено изменение параметров шероховатости сферулоцитов, промежуточных форм клеток вплоть до достижения характерной серповидной формы.

Ключевые слова: гемоциты насекомых; сферулоциты; серповидные клетки; гемолимфа

Для цитирования. Гребцова Е.А., Присный А.А. Структурные особенности и происхождение серповидных гемоцитов у некоторых представителей семейства Blaberidae // Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. 2024. Т. 16, №1. С. 61-74. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-1-725

Original article | Human and Animal Physiology

STRUCTURAL FEATURES AND ORIGIN OF CRESCENT CELLS OF SOME BLABERIDAE

E.A. Grebtsova, A.A. Prisnyi

The purpose of the research is search for species of the family Blaberidae, which hemolymph includes crescent cells. To study the structural features of these hemocytes and their origin.

Materials and methods. The hemolymph of nymphs and imagos of *Blaberus craniifer*, *Blaberus marajoara*, *Blaptica dubia*, *Gromphadorhina portentosa*, *Perisphaerus serville*, *Archimandrita tessellata*, *Pycnoscelus indicus*, *Gyna lurida*, *Pseudoglomeris magnifica*, *Simandoa conserfariam* were studied. Using light microscopy we determined the quantitative content of crescent cells and their morphological features. Glycosaminglycans were detected by staining with alcyan blue (pH 1.0). Hemocytes were measured using NIS-Elements software. Due to the AFM scanning it possible to study the topography of the cell surface. Cell scanning, analysis and processing of AFM data in Nova and Image Analysis P9 applications.

Results. Among 10 species of the family Blaberidae, only three have sickle-shaped cells in the hemolymph: *Gromphadorhina portentosa*, *Blaptica dubia*, *Archimandrita tessellata*. They all belong to the same subfamily Blaberidae. The study of insects of different ages allows to identify intermediate forms and trace the stages of development of crescent cells and their relationship with spherulocytes. Scanning of cells gave additional information about size of hemocytes and their surface area. The change in the roughness parameters of spherulocytes, intermediate cells of nymph up to the characteristic crescent shape was determined.

Keywords: spherulocytes; crescent-cells; hemolymph; AFM

For citation. Grebtsova E.A., Prisnyi A.A. Structural Features and Origin of Crescent Cells of Some Blaberidae. Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture, 2024, vol. 16, no. 1, pp. 61-74. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-1-725

Введение

Первое упоминание о необычных клеточных элементах гемолимфы *Gromphadorhina portentosa* появилось в работе Ritter в 1965 году [29]. Ritter предположил, что происходит процесс, аналогичный фагоцитозу, когда серповидная безъядерная структура способна поглотить маленькую клетку с ядром и продолжить дальнейшее совместное существование. Gupta отнес этот гемоцитарный тип к эноцитоидам, отвергнув предположение Jones о том, что эти клетки являются вариацией сферулоцитов [13; 20]. Единственным основанием такой гипотезы была положительная ШИК-реакция серповидного тела [14; 15].

Сегодня не существует общепринятых цитохимических тестов, позволяющих идентифицировать эноцитоиды насекомых даже внутри одного отряда [8; 13]. Морфологические описания клеток существенно отличаются в разных работах. Единственным примером мечения личиночных эноцитоидов *Drosophila melanogaster* и *Tribolium castaneum* является методика Burns с соавт., основанная на применении конъюгированного с флуорофором стрептовицина. Положительная ШИК-реакция не является уникальной для эноцитоидов, она свойственна и гранулоцитам, поэтому не может служить единственным критерием для идентификации клеток [6; 7; 9].

Материалы и методы

Проведен анализ гемоцитарного состава представителей 10 видов семейства Blaberidae: *Blaberus craniifer*, *Eublaberus marajoara*, *Blaptica dubia*, *Gromphadorhina portentosa*, *Perisphaerus serville*, *Archimandrita tessellata*, *Pycnoscelus indicus*, *Gyna lurida*, *Pseudoglomeris magnifica*, *Simandoa conserfariam*. Изучена гемолимфа как нимф, так и имаго – это позволило отследить превращения клеток вплоть до достижения ими серповидной формы. Виды, во внутренней среде которых были обнаружены серповидные клетки, отобраны для дальнейшего исследования. Особенности морфологии гемоцитов определяли с применением световой и сканирующей зондовой микроскопии.

Каплю гемолимфы помещали в физиологический раствор для насекомых и изучали с помощью инвертированного микроскопа Nikon Eclipse Ti-E. Обнаружение кислых мукополисахаридов в гранулах промежуточных форм клеток осуществлено путем окрашивания альциановым синим (pH 1,0) [4; 30; 32].

Информацию об особенностях топографии поверхности клеток, а также о величине площади поверхности гемоцитов получили с помощью ска-

нирующего зондового микроскопа «Интегра Вита» (NT-MDT, Россия) [1; 3]. Работу проводили с мазками гемолимфы, высушенными на воздухе.

Анализ амплитудных среднестатистических параметров, служащих для характеристики нерегулярности поверхности в вертикальном направлении, проводили в приложении Image Analysis P9 [2].

Средняя квадратическая шероховатость Sq (Square Roughness) является определяющей характеристикой шероховатости.

Параметр Sz – параметр, характеризующий толщину поверхностного, возмущенного слоя, не полностью заполненного материалом, в котором происходит изменение рельефа.

Так же были определены значения одного из функциональных параметров, характеризующих рельеф в локальной области и степень гладкости поверхности – плотность вершин (пиков) Sds ($1/\mu\text{m}^2$). Данный показатель демонстрирует количество возвышений на единице площади.

Результаты

Анализ гемоцитарного состава 10 видов семейства Blaberidae показал наличие серповидных клеток лишь у трех: *G. portentosa*, *B. dubia*, *A. tessellata*. В гемолимфе нимф обнаружены промежуточные формы гемоцитов (Inter), которые имеют морфологическое сходство как со сферулоцитами (Sph), так и с собственно серповидными клетками (Cr) имаго. Сферулоциты указанных видов насекомых крупные (таблица 1.), овальной или круглой формы. Форма гранул варьирует от палочковидной до круглой у *G. portentosa*, сферулоциты *B. dubia* и *A. tessellata* имеют только округлые гранулы ($d \approx 1,5 \mu\text{m}$), что согласуется с ранними исследованиями [19; 21; 22; 23]

Таблица 1.

Площадь поверхности сферулоцитов и серповидных клеток *G. portentosa*, *B. dubia*, *A. tessellata*

вид	S поверхности (μm^2) сферулоцитов	S поверхности (μm^2) серповидных клеток
<i>G. portentosa</i>	247,3±33,3	338,1±28,1
<i>B. dubia</i>	380,8±49,4	734,7±120,2
<i>A. tessellata</i>	312,2±45,3	535,1±65,5

В гемолимфе имаго обнаружены как сферулоциты, так и серповидные клетки, а в гемолимфе нимф сферулоциты и промежуточные типы гемоцитов, сферулы которых частично слились и появилась способность фор-

мировать псевдоподии. Среди промежуточных форм также существовали отличия – некоторые клетки имели большее сходство со сферулоцитами, некоторые – с серповидными гемоцитами.

Характерная серповидная форма свойственна лишь клеткам имаго *G. portentosa*, а гемоциты *B. dubia* и *A. tessellata* более полиморфны (рис. 1).

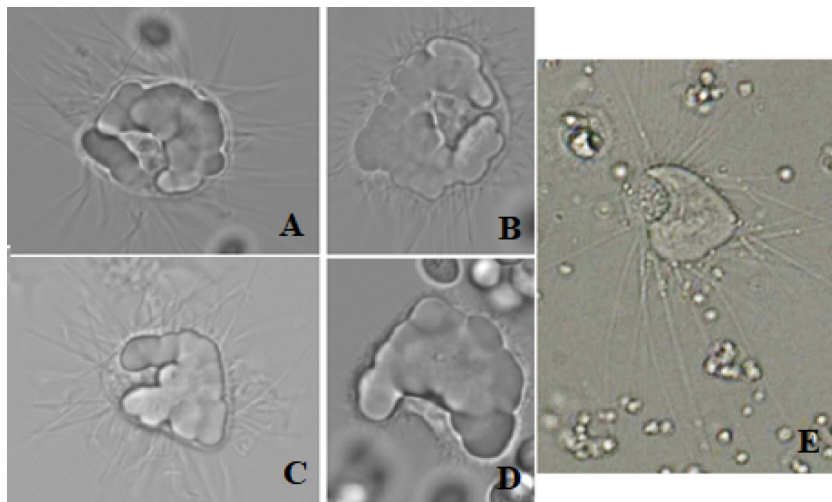


Рис. 1. Разнообразие серповидных гемоцитов: A-D – клетки *B. dubia*, *A. tessellata*, E – гемоцит *G. portentosa*.

По мере превращения сферулоцитов *G. portentosa* в серповидные клетки происходит увеличение площади поверхности клеток на 36%, у гемоцитов *B. dubia* этот параметр возрастает вдвое, а у клеток *A. tessellata* на 70%. Увеличение площади поверхности обеспечивается значительным увеличением диаметра, при этом клетки уплощаются. Высота сферулоцитов составляет $1,6 \pm 0,2 \mu\text{m}$, данный показатель серповидных клеток не превышает $1,1 \pm 0,2 \mu\text{m}$. Уменьшение размеров клеток по оси Z, вероятно, связано со слиянием сферул и потерей ими содержимого. Дополнительным подтверждением происхождения серповидных клеток от сферулоцитов является положительная реакция переходных форм клеток на альциановый синий (рН 1,0). Окрашивание сферул в сильно кислой среде в синий цвет является реакцией на высокосульфатированные гликозаминогликаны, она свойственна и сферулоцитам, и клеткам нимф, где еще не произошло полного слияния сферул в серповидное тело. Зрелые серповидные клетки

не окрашиваются. Вероятно, группа клеток «сферулоциты + переходная форма клеток + серповидные клетки» вовлечена в процесс формирования кутикулы при линьке [12; 18]. Продуктом гидролиза кислых гликозаминогликанов сферул является гликозамин, который необходим для синтеза хитина [4; 5; 10; 11; 15; 17].

Слияние сферул сопровождается изменением топографии поверхности клеток. Для всех трех видов тараканов значительно снижается величина средней квадратической шероховатости по мере превращения сферулоцитов в серповидные клетки (рис. 2).

Изменения затрагивают и толщину поверхностного возмущенного слоя, что связано с исчезновением на поверхности клеток пиков и впадин (рис. 3), которые свойственны сферулоцитам из-за наличия большого количества гранул. В процессе их слияния и избавления от содержимого, клетки уплощаются, поверхность их становится более гладкой и однородной, остаются лишь единичные борозды, которые заметны даже при наблюдении в светлом поле.

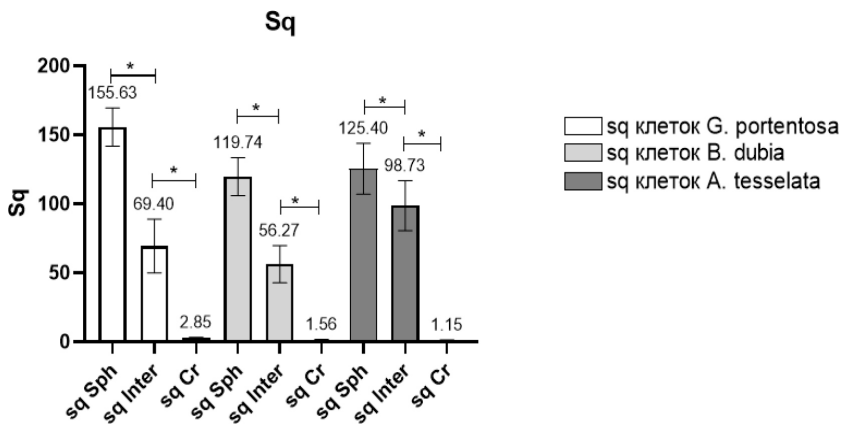


Рис. 2. Изменение величины Sq клеток в ряду: сферулоциты (Sph) – промежуточные гемоциты нимф (Inter) – серповидные клетки имаго (Cr) у трёх видов насекомых

В нуклеарной зоне наблюдается общее понижение рельефа. Глубина микровпадин на поверхности клеток *G. portentosa* не превышает 11 nm, на поверхности гемоцитов *B. dubia* и *A. tessellata* выделяются борозды, разграничивающие отдельные фрагменты серповидного тела. Глубина борозд колеблется от 14 до 22 nm.

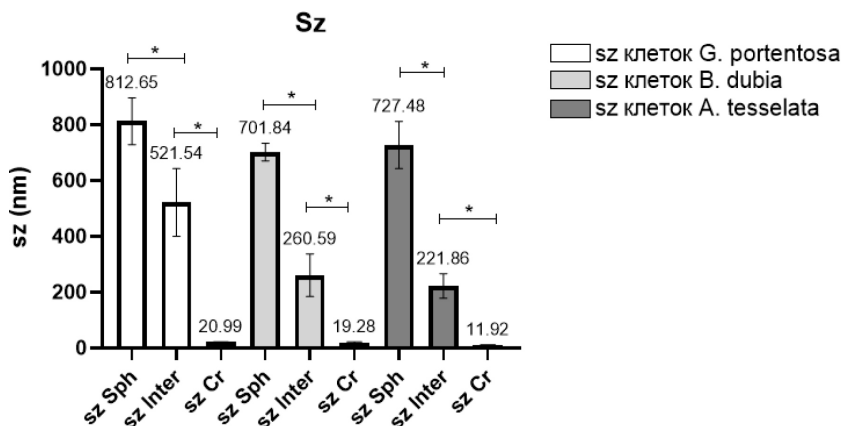


Рис. 3. Изменение величины Sz клеток в ряду: сферулоциты (Sph) с промежуточные гемоциты нимф (Inter) – серповидные клетки имаго (Cr) у трёх видов насекомых

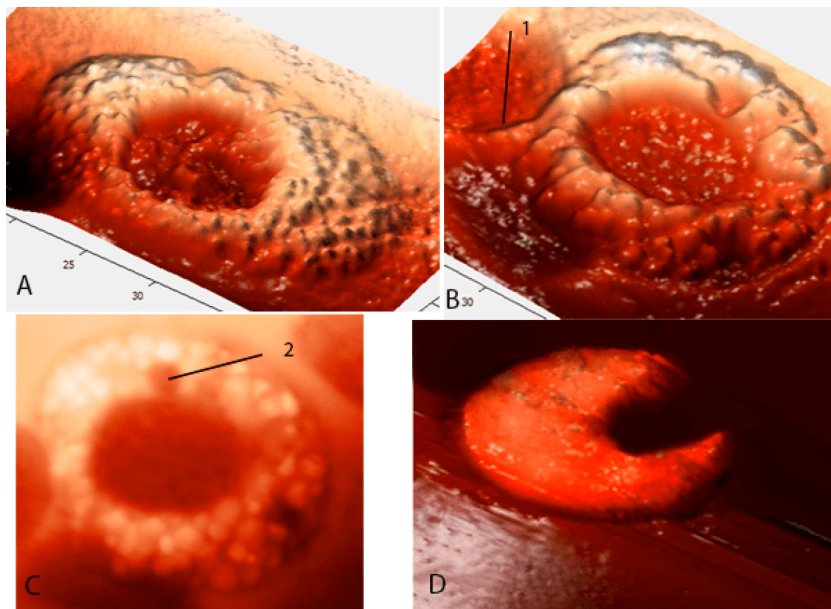


Рис. 4. Топография поверхности клеток: А – сферулоцит (3D); В – промежуточный гемоцит, появление небольшого количества псевдоподий (1); С – разрушение сферул (2); D – серповидный гемоцит имаго (3D)

По мере превращения клеток происходит вытеснение ядра из центральной части к периферии вплоть до его полной экструзии вместе с тонким ободком цитоплазмы. Толщина возмущенного слоя сферулоцитов составляет практически половину от высоты всей клетки, а у серповидных клеток sz не превышает 22 nm при высоте клеток $1,1 \pm 0,2 \mu\text{m}$ (рис. 4).

Данные процессы влекут за собой и понижение числа микровозвышений на единицу площади. Для трех изученных видов значение SDS сферулоцитов составляет $0,64 \pm 0,02/\mu\text{m}^2$, у промежуточных гемоцитов $0,61 \pm 0,03/\mu\text{m}^2$ и у серповидных клеток имаго значение падает до $0,50 \pm 0,02/\mu\text{m}^2$.

Заключение

Анализ гемоцитарного состава 10 видов семейства Blaberidae показал наличие серповидных клеток только у трех представителей: *G. portentosa*, *B. dubia*, *A. tessellata*. Сочетание микроскопии светлого поля и сканирующей зондовой микроскопии позволило изучить морфологические особенности. В гемолимфе нимф данных насекомых присутствуют как сферулоциты, так и переходные формы клеток. По достижении половозрелого возраста переходные формы постепенно утрачивают сходство со сферулоцитами и превращаются в серповидные клетки, которые не имеют отдельных сферул и не окрашиваются альциановым синим. Данные превращения сопровождаются изменением топографии поверхности клеток: значительно уменьшается средняя квадратическая шероховатость, выравнивается поверхностный возмущенный слой и снижается число микровозвышений на единицу площади.

Список литературы

1. Гребцова Е.А. Морфофункциональная характеристика и осморегуляторные реакции гемоцитов представителей отряда Dictyoptera: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.03.01 / Гребцова Елена Александровна; [Место защиты: Белгород. гос. аграр. ун-т им. В.Я. Горина]. Белгород, 2017. 184 с.
2. Новак А.В. Шероховатость пленок аморфного, поликристаллического кремния и поликристаллического кремния с полусферическими зернами / А.В. Новак, В.Р. Новак // Письма в ЖТФ. 2013. Т. 39, вып. 19. С. 32-40.
3. Присный А.А. Сравнительный анализ морфофункционального статуса клеточных элементов циркулирующих жидкостей беспозвоночных животных: дис. ... докт. биол. наук: 03.03.01 / Присный Андрей Андреевич. Белгород, 2016. 403 с.

4. Ashhurst D.E. Histochemical properties of the spherulocytes of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1982. Vol. 11. P. 285-292. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(82\)90017-4](https://doi.org/10.1016/0020-7322(82)90017-4).
5. Akesson B. Observations on the haemocytes during the metamorphosis of *Calliphora erythrocephala* (Meig.) // Ark. Zool. 1954. Vol. 6, №12. P. 203-11.
6. Ben Dhahbi A., Chargui, Y., Boulaaras S.M., Ben Khalifa S., Koko W. and Al-resheedi F. Mathematical Modelling of the Sterile Insect Technique Using Different Release Strategies. Mathematical Problems in Engineering. 2020. P. 1-9.
7. Brehélin M., Zachary D., Hoffmann J.A. A comparative ultrastructural study of blood cells from nine insect orders // Cell Tissue Res. 1978. V.195. P. 45-57. <https://doi.org/10.1007/BF00233676>
8. Browne N., Heelan M., Kavanagh K. An analysis of the structural and functional similarities of insect hemocytes and mammalian phagocytes // Virulence. 2013. Vol. 4. P. 597-603. <https://doi.org/10.4161/viru.25906>
9. Burns K.A., Gutzwiller L.M., Tomoyasu Y., Gebelein B. Oenocyte development in the red flour beetle *Tribolium castaneum* // Development genes and evolution. 2012. Vol. 222, №2. P. 77-88. <https://doi.org/10.1007/s00427-012-0390-z>
10. Csordás G., Grawe F., Uhlířova M. Eater cooperates with multiplexin to drive the formation of hematopoietic compartments // eLife. 2020. Vol. 9. e57297.
11. Day M.F. The occurrence of mucoïd substances in insects // Australian Journal of Biological Sciences. 1949. Vol. 2, № 4. P. 421-427.
12. Dennell R. A study of an insect cuticle; the larval cuticle of *Sarcophaga falcu-lata* Pand. (Diptera) // Proc R Soc Lond B Biol Sci. 1946. Vol. 133. P. 348-373. <https://doi.org/10.1098/rspb.1946.0017>
13. Dubovskiy I., Kryukova N., Glupov V., Ratcliffe N. Encapsulation and nodulation in insects // Invertebrate Survival Journal. 2016. Vol. 13. P. 229-246.
14. Gupta A.P. The Identity of the So-called Crescent Cell in the Hemolymph of the Cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Schaum) (Dictyoptera: Blaberidae) // Cytologia. 1985. Vol. 50. P. 739-745.
15. Gupta A.P., Sutherland D.J. Observations on the spherule cells in some Blattaria (Orthoptera) // Bull. ent. Soc. Am. 1965. Vol. 11. P. 161.
16. Gupta A.P., Sutherland D.J. Phase contrast and histochemical studies of spherule cells in cockroaches (Dictyoptera) // Ann Entomol Soc Am. 1967. V. 60, № 3. P. 557-565. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.3.557>
17. Ermak M.V., Matsishina N.V., Fisenko P.V., Sobko O.A. and Volkov D.I. Ontogenetic features of the morphology of hemolymph cells in *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) as an indicator of biodiversity

- // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2022. 042057. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/981/4/042057>
18. Hackman R.H. Studies on chitin. I. Enzymic degradation of chitin and chitin esters // Aust J Biol Sci. 1954. Vol. 7, № 2. P. 168-78. <https://doi.org/10.1071/bi9540168>
 19. İzzetoğlu S., Yıkılmaz M., Turgay-İzzetoğlu G. Ultrastructural characterization of hemocytes in the oriental cockroach *Blatta orientalis* (Blattodea: Blattellidae) // Zoo-morphology. 2022. V. 141. P. 95-100. <https://doi.org/10.1007/s00435-021-00550-4>
 20. Jones J.C. Forms and functions of insect hemocytes // Invertebrate Immunity, eds. K. Maramorosch and R.E. Shoppe. 1975. P. 119-129.
 21. Kolundžić E., Kovačević G., Špoljar M., Sirovina D. A comparison of hemocytes in *Phasmatodea* and *Blattodea* species // Entomol News. 2018. V. 127. P. 471-477. <https://doi.org/10.3157/021.127.0510>
 22. Kwon H, Bang K, Cho S. Characterization of the hemocytes in larvae of *Protaetia brevitarsis seulensis*: involvement of granulocyte-mediated phagocytosis // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. P. 1-12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103620>
 23. Liegeois S., Ferrandon D. An atlas for hemocytes in an insect // Elife. 2020. Vol. 9. <https://doi.org/10.7554/elife.59113>
 24. Lubawy J., Słocińska M. Characterization of *Gromphadorhina coquereliana* hemolymph under cold stress // Sci Rep. 2020. Vol. 10, 12076. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68941-z>
 25. Majumder J., Ghosh D., Agarwala B.K. Haemocyte Morphology and Differential Haemocyte Counts of Giant Ladybird Beetle *Anisolemnia dilatata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae): A Unique Predator of Bamboo Woolly Aphids // Current Science. 2017. Vol. 112. № 1. P. 160-164.
 26. Mase A., Augsburg J. Brückner K. Macrophages and their organ locations shape each other in development and homeostasis – A *Drosophila* perspective // Front. Cell Dev. Biol. 2021. Vol. 9, 630272. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.630272>
 27. Ratcliffe N.A. Spherule cell-test particle interactions in monolayer cultures of *Pieris brassicae* hemocytes // Journal of Invertebrate Pathology. 1975. Vol. 26, №2. P. 217-223. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(75\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0022-2011(75)90052-X)
 28. Richardson R.T., Ballinger M.N., Qian F. Christman J.W., Johnson R.M. Morphological and functional characterization of honey bee, *Apis mellifera*, hemocyte cell communities // Apidologie. 2018. Vol. 49, № 3. P. 397-410. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0566-2>
 29. Ritter H. Blood of a Cockroach: Unusual Cellular Behavior // Science. 1965. P. 518-519.

30. Ruiz E., López C.M. and Rivas F.A. Comparison of hemocytes of V-instar nymphs of *Rhodnius prolixus* (Stål) and *Rhodnius robustus* (Larousse 1927), before and after molting // RFM. 2015. Vol. 63(1). P. 11-17. <https://doi.org/10.15446/revfacmed.v63n1.44901>
31. Stanley D., Haas E., Kim Y. Beyond Cellular Immunity: On the Biological Significance of Insect Hemocytes // *Cells*. 2023. Vol. 12(4), 599. <https://doi.org/10.3390/cells12040599>
32. Whitten J.M. Hemocytes and metamorphosing tissues in *Sarcophaga bullata*, *Drosophila melanogaster* and other cyclorrhaphous Diptera // *Journal of Insect Physiology*. 1964. Vol. 10, № 3. P. 447-69.

References

1. Grebtsova E.A. *Morphofunctional characterization and osmoregulatory reactions of hemocytes of representatives of the order Dictyoptera*. Belgorod, 2017, 184 p.
2. Novak A.V., Novak V.R. Roughness of films of amorphous, polycrystalline silicon and polycrystalline silicon with hemispherical grains. *Letters in ZhTF*, 2013, vol. 39, no. 19, pp. 32-40.
3. Prisniy A.A. *Comparative analysis of the morphofunctional status of the cellular elements of the circulating fluids of invertebrate animals*. Belgorod, 2016, 403 p.
4. Ashhurst D.E. Histochemical properties of the spherulocytes of *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1982, vol. 11, pp. 285-292. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(82\)90017-4](https://doi.org/10.1016/0020-7322(82)90017-4).
5. Akesson B. Observations on the haemocytes during the metamorphosis of *Calliphora erythrocephala* (Meig.). *Ark. Zool.*, 1954, vol. 6, no. 12, pp. 203-11.
6. Ben Dhahbi A., Chargui, Y., Boulaaras S.M., Ben Khalifa S., Koko W. and Al-resheedi F. Mathematical Modelling of the Sterile Insect Technique Using Different Release Strategies. *Mathematical Problems in Engineering*. 2020, pp. 1-9.
7. Brehélin M., Zachary D., Hoffmann J.A. A comparative ultrastructural study of blood cells from nine insect orders. *Cell Tissue Res.*, 1978, vol. 195, pp. 45-57. <https://doi.org/10.1007/BF00233676>
8. Browne N., Heelan M., Kavanagh K. An analysis of the structural and functional similarities of insect hemocytes and mammalian phagocytes. *Virulence*, 2013, vol. 4, pp. 597-603. <https://doi.org/10.4161/viru.25906>
9. Burns K.A., Gutzwiller L.M., Tomoyasu Y., Gebelein B. Oenocyte development in the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *Development genes and evolution*, 2012, vol. 222, no. 2, pp. 77-88. <https://doi.org/10.1007/s00427-012-0390-z>

10. Csordás G., Grawe F., Uhlířova M. Eater cooperates with multiplexin to drive the formation of hematopoietic compartments. *eLife*, 2020, vol. 9, e57297.
11. Day M.F. The occurrence of mucoid substances in insects. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1949, vol. 2, no. 4, pp. 421-427.
12. Dennell R. A study of an insect cuticle; the larval cuticle of *Sarcophaga falcu-lata* Pand. (Diptera). *Proc R Soc Lond B Biol Sci.*, 1946, vol. 133, pp. 348-373. <https://doi.org/10.1098/rspb.1946.0017>
13. Dubovskiy I., Kryukova N., Glupov V., Ratcliffe N. Encapsulation and nodulation in insects. *Invertebrate Survival Journal*, 2016, vol. 13, pp. 229-246.
14. Gupta A.P. The Identity of the So-called Crescent Cell in the Hemolymph of the Cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Schaum) (Dictyoptera: Blaberidae). *Cytologia*, 1985, vol. 50, pp. 739-745.
15. Gupta A.P., Sutherland D.J. Observations on the spherule cells in some Blattaria (Orthoptera). *Bull. ent. Soc. Am.*, 1965, vol. 11, p. 161.
16. Gupta A.P., Sutherland D.J. Phase contrast and histochemical studies of spherule cells in cockroaches (Dictyoptera). *Ann Entomol Soc Am.*, 1967, vol. 60, no. 3, pp. 557-565. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.3.557>
17. Ermak M.V., Matsishina N.V., Fisenko P.V., Sobko O.A. and Volkov D.I. On-togenetic features of the morphology of hemolymph cells in *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) as an indicator of biodiversity. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2022, 042057. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/981/4/042057>
18. Hackman R.H. Studies on chitin. I. Enzymic degradation of chitin and chitin esters. *Aust J Biol Sci.*, 1954, vol. 7, no. 2, pp. 168-78. <https://doi.org/10.1071/bi9540168>
19. İzzetođlu S., Yikilmaz M., Turgay-İzzetođlu G. Ultrastructural characterization of hemocytes in the oriental cockroach *Blatta orientalis* (Blattodea: Blattidae). *Zoomorphology*, 2022, vol. 141, pp. 95-100. <https://doi.org/10.1007/s00435-021-00550-4>
20. Jones J.C. Forms and functions of insect hemocytes. *Invertebrate Immunity*, eds. K. Maramorosch and R.E. Shoppe. 1975, pp. 119-129.
21. Kolundžić E., Kovačević G., Špoljar M., Sirovina D. A comparison of hemocytes in Phasmatodea and Blattodea species. *Entomol News*, 2018, vol. 127, pp. 471-477. <https://doi.org/10.3157/021.127.0510>
22. Kwon H, Bang K, Cho S. Characterization of the hemocytes in larvae of *Protaetia brevitarsis seulensis*: involvement of granulocyte-mediated phagocytosis. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103620>
23. Liegeois S., Ferrandon D. An atlas for hemocytes in an insect. *Elife*, 2020, vol. 9. <https://doi.org/10.7554/elife.59113>

24. Lubawy J., Słocińska M. Characterization of *Gromphadorhina coquereliana* hemolymph under cold stress. *Sci Rep.*, 2020, vol. 10, 12076. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68941-z>
25. Majumder J., Ghosh D., Agarwala B.K. Haemocyte Morphology and Differential Haemocyte Counts of Giant Ladybird Beetle *Anisolemnia dilatata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae): A Unique Predator of Bamboo Woolly Aphids. *Current Science*, 2017, vol. 112, no. 1, pp. 160-164.
26. Mase A., Augsburg J. Brückner K. Macrophages and their organ locations shape each other in development and homeostasis – A *Drosophila* perspective. *Front. Cell Dev. Biol.*, 2021, vol. 9, 630272. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.630272>
27. Ratcliffe N.A. Spherule cell-test particle interactions in monolayer cultures of *Pieris brassicae* hemocytes. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1975, vol. 26, no. 2, pp. 217-223. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(75\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0022-2011(75)90052-X)
28. Richardson R.T., Ballinger M.N., Qian F. Christman J.W., Johnson R.M. Morphological and functional characterization of honey bee, *Apis mellifera*, hemocyte cell communities. *Apidologie*, 2018, vol. 49, no. 3, pp. 397-410. <https://doi.org/10.1007/s13592-018-0566-2>
29. Ritter H. Blood of a Cockroach: Unusual Cellular Behavior. *Science*, 1965, pp. 518-519.
30. Ruiz E., López C.M. and Rivas F.A. Comparison of hemocytes of V-instar nymphs of *Rhodnius prolixus* (Stål) and *Rhodnius robustus* (Larousse 1927), before and after molting. *RFM*, 2015, vol. 63(1), pp. 11-17. <https://doi.org/10.15446/revfacmed.v63n1.44901>
31. Stanley D., Haas E., Kim Y. Beyond Cellular Immunity: On the Biological Significance of Insect Hemocytes. *Cells*, 2023, vol. 12(4), 599. <https://doi.org/10.3390/cells12040599>
32. Whitten J.M. Hemocytes and metamorphosing tissues in *Sarcophaga bullata*, *Drosophila melanogaster* and other cyclorrhaphous Diptera. *Journal of Insect Physiology*, 1964, vol. 10, no. 3, pp. 447-69.

ВКЛАД АВТОРОВ

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку статьи для публикации.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The authors contributed equally to this article.

ДАННЫЕ ОБ АВТОРАХ

Гребцова Елена Александровна, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры биологии

*Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Белгородский государственный национальный исследовательский университет» (НИУ «БелГУ»)
ул. Победы, 85, г. Белгород, 308015, Российская Федерация
Grebtsova_e@bsu.edu.ru*

Присный Андрей Андреевич, доктор биологических наук, директор Института фармации, химии и биологии, профессор кафедры биологии

*Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Белгородский государственный национальный исследовательский университет» (НИУ «БелГУ»)
ул. Победы, 85, г. Белгород, 308015, Российская Федерация
andreyprisny@gmail.com*

DATA ABOUT THE AUTHORS

Elena A. Grebtsova, PhD in Biology, Senior Lecturer of Biological Department

*Belgorod State National Research University
85, Pobedy Str., Belgorod, 308015, Russian Federation*

Grebtsova_e@bsu.edu.ru

SPIN-code: 7716-1300

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-0768-0490>

Scopus Author ID: 57190863865

Andrey A. Prisnyi, Doctor of Biology, Associated professor, Institute of Pharmacy, Chemistry and Biology, Director

*Belgorod State National Research University
85, Pobedy Str., Belgorod, 308015, Russian Federation*

andreyprisny@gmail.com

SPIN-code: 2523-4576

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5229-8337>

ResearcherID: M-9243-2017

Scopus Author ID: 56358999400

Поступила 13.07.2023

После рецензирования 31.07.2023

Принята 15.08.2023

Received 13.07.2023

Revised 31.07.2023

Accepted 15.08.2023