

Balık Granülositlerinin Oluşumları ve Kompozisyonları

The occurrences and compositions of the granulocytes of fish

Aysel TEMELLİ

Haydar ÖZTAŞ

Atatürk Üniv., Kâzım Karabekir Eğitim Fak., Biyoloji Eğitimi Böl., Erzurum-TÜRKİYE

ÖZET

Balık granülositlerinin oluşumu ve kompozisyonları gruplar arasında değişiklik gösterir. Agnathan, Holocephali ve Elasmobranchii gibi aşağı balık grupları homojen yuvarlak granüllü eozinofillere sahiptirler. Diphnoi ve Elasmobranchiide heterofil ve eozinofilin farklı formlarının karşılaştırmalı çalışılması onların hepsinin eozinofil soyu olduğunu destekler. Agnathan, Holocephali, Galeoidei ve Dipnoide bulunan ince granülositler, kemikli balıkların ve memelilerin nötrofilleri ile ilişkili olabilir. Chondrostei, Holostei ve bazı Elasmobranchii ve Dipnoidler eozinofil ve nötrofiller yanında bazofilleri de içerirler. Kemikli balıkların nötrofilleri, memeli nötrofillerine benzer. Memeli olmayan omurgalı hayvanlar, nötrofil yerine heterofil olarak isimlendirilen ince granüllü eozinofillere sahiptirler. Bu çalışmada, balık granülositlerinin oluşumu ve kompozisyonları incelenerek, diğer omurgalı gruplarıyla karşılaştırıldı ve tartışıldı.

Anahtar Kelimeler: Granülopoiezis, granülosit, nötrofil, eozinofil, heterofil, bazofil.

ABSTRACT

The occurrence and compositions of the granulocytes of fish varies between groups. Primitive groups as agnathans, holocephalans and elasmobranchs have eosinophils with homogeneous round granules. Comparative study suggests that in elasmobranchs and lungfish, heterophils and different forms of eosinophils are all of those the eosinophils lineage. Usually, chondrosteans, holosteans and other elasmobranchs and lungfish contain eosinophils and neutrophils, also basophils are common on the same groups. The teleost neutrophils are an similar appearance to mammalian neutrophils. In nonmammalian vertebrates the instead of neutrophils, the granules that termed as heterophils are common, which this heterophils usually represent with fine eosinophil granules. In this paper, the occurrence and compositions of granulocytes of fish studied and compared with the granulocytes of other vertebrates and the results have been discussed.

Key Words: Granulopoiesis, granulocy, neutrophil, heterophil, eosinophil, basophil.

1. GİRİŞ

Omurgalıların granülositlerinin isimlendirilmesi, Romanowsky boyaları ile boyanmış granüller içeren kan hücrelerinin boyanma özelliklerine dayanır. İnsanlarda, İXX. yüzyılda üç tip hücre ayırt edilmiştir. Bunların çoğu nötrofiller veya polinükleer granülositler (ince açık mor azurofil granüllü), daha azı eozinofiller (büyük, turuncu pembe granüllü) ve en azı da bazofillerdir (büyük, koyu pembe granüllü).

Memeli olmayan hayvanlar (kuşlar ve sürüngenler) üzerinde yapılan çalışmalar, bunların nötrofil yerine heterofil olarak isimlendirilen ince eozinofil granüllü granülositlere sahip olduğunu göstermiştir (Östberg et. al. 1976).

Aşağı balık grupları üzerindeki araştırmalar ise, özellikle eozinofil granülositlerin memelilerin granülositlerine benzemediğini ve bunlara meta-eozinofiller (Jordan and Speidel, 1931; De Laney et al., 1976), spesial eozinofiller (Jordan and Speidel, 1931), büyük veya küçük eozinofiller (Ward, 1969) gibi isimler verildiğini açıklamaktadır. Bu nedenle bu çalışmada, farklı balık gruplarının granülositlerinin karşılıklı ilişkileri ve onların yüksek omurgalıların granülositleri ile karşılaştırılması amaçlanmıştır.

2. GRANÜLOPOİSİS

Granülopoiesis, ilk defa Agnathanlarda ammocoeteslerin prolarva, typhosole ve nephric katlantılarında izlenmiştir (Perey and Potter, 1977; Fänge, 1982, ve 1984; Ardavin and Zapata, 1987). Petromyzontes' in yaşlı bireylerinde, granülopoiesis; intestinal dokuda (dalak'a eşdeğer) ve supranöyral yağ kolonunda olmaktadır (Mattison and Fänge, 1986; Tavassoli and Yoffey, 1986; Klenyi and Larsen, 1976).

Aşağı balık gruplarında lymphohaemopoietik dokular, yüksek omurgalılardakinden farklı yerlerde bulunurlar. Elasmobranchiide granülopoiesis, özofagal leydig organ ve epigonal organlarda; holocephalide ise göz çukuru etrafındaki baş kıkırdağı, baş kaidesi ve omuz kıkırdaklarında oluşur (Fänge and Mattison, 1981, Zapata, 1981; Fänge and Pulsford, 1983; Fänge, 1984; Honma et al., 1984; Fänge and Sundell, 1969, Hine and Wain, 1988; Mattison et al., 1990). Köpek balıklarında, böbrek, dalak, pankreasın periportal kısmı ve intestinal mukoza granülopoietic dokuları içerir. (Fänge, 1987). Dikenli uyuşturan balıklardan Dasyatis, Holocephali, Chondrostei, Holosei ve bazı Amphibiler, Lymphohaemopoietic kütlelere benzeyen meningeal granülopoietik dokulara sahiptirler (Chiba et al., 1988). Ayrıca, Chondrostei ve Holosteide böbreğin

anterior tübüleri arasında, anterior spinal cord ve medulla oblongatanın etrafında ve yukarısında granulopoietic dokular yer alır (Fänge, 1984). Pullu balıklardaki (Ganoidei) meningeal haemopoietic doku, memelilerin kemik iliğine homolog olabilir (Tavassoli and Yoffev, 1986). Kemikli balıklarda (Teleostlar) pronefroz veya böbrek, granulopoiesisin asıl yeridir (Bayne, 1986; Temminck and Bayne 1987; Zuasti and Ferrer, 1988; Meseguer et. al., 1990).

3. GRANÜLOSİT KOMPOZİSYONU

Granülositlerin boyanma özelliklerinin az olması, periferal kanda olgunlaşmamış hücrelerin bulunması ve ışık mikroskopunda detaylı yapılarının güçlkle görülmesi, bunların incelenmesini zorlaştırmaktadır. Bu nedenlerden dolayı granülositlerin kompozisyonunu belirlemek için elektron mikroskopik bulgular esas alınmıştır.

Agnathanlar ve Petromyzonlar, bant şeklinde bir nükleus ve küçük, yoğun çomaksı granüller içeren bir nötrofil granüllosite sahiptirler (Östberg et al., 1976; Chiba and Honma, 1986). Lampreylerde de benzer şekilde elektron yoğun granüller içeren nötrofil granülositler bulunur (Page and Rowley,1983). Ayrıca, Lampreyler geniş, küresel veya elektron yoğun eozinofil granülositler içerirler (Rowley and Page, 1985). Bu granülositler, homojen granüllü eozinofiller olarak isimlendirilirler (HGE).

Elasmobranchii' de granülositlerin sınıflandırılması Tablo 1' de gösterilmiştir. Akciğerli balıklar (Diphnoi) dört tip granülosite sahiptirler (Hine et al., 1990). Bunlar;

- 1-Uzun eksen boyunca kristalsi çomak şeklinde granül içeren eozinofil granülositler (ARE)
- 2- Yuvarlak veya çomak şeklinde bir sentrozom etrafında yerleşmiş granüller içeren heterofiller
- 3- Küçük, yoğun azurofil granüller içeren nötrofiller
- 4- Küresel, amorf şekilli yoğun granüller içeren ve merkezi bir nükleusu bulunan bazofiller.

Tablo 1. Elasmobranchii granüositlerinin sınıflandırılması (Hime (1990)'den değiştirilerek)

Granüosit Tipi Elasmobranchii	Eozinofil Homojen Granül (HGE)	Çomak Şeklinde Granül (ARE)	Nötrofil	Heterofil	Bazofil
Scyliorhinidae*					
Scyliorhinus canicula	I	-	II	III	IV
S.Canacula	G	-	G	G	G
S.Canacula	1a,3	-	1b	2	Trombosit tip b
Trakidae*					
Mustelus Lenticulatus	SB,SC	SA	-	-	SD
M.manozo	Eozinofil	-	-	Heterofil	-
Squalidae*	Eozinofilik gr.		Modifiye		
Etmopterus spinax	DC	-	Heterofilik gr.	Heterofilik gr.	-
E.baxteri		-	DB	DA	-
Rajidae*					
Raja sp.	RB	-	-	RA	-
Dasyatidae*					
Dasyatis akajei	Eozinofil/Heterofil	-	-	RA	-
Torpedinidae*					
Torpedo sp.	-	-	-	Eozinofilik gr.	-
Torpedo ve Raja	-	-	-	Heterofil	-

*Kuru (1994)' ya göre belirlenmiştir.

Köpek balıklarının HGE ve heterofilleri olup, ARE ve bazofilleri yoktur. Ayrıca, bunlar bir nötrofilik veya modifiye olmuş yoğun, küçük granüller içeren heterofilik granüositlere sahiptirler (Hine and Wain, 1987). Holocephalilerde benzer granüosit içerirler (Mattison and Fänge, 1986; Hine and Wain 1988; Mattison et al., 1990). Mattison ve Fänge (1982), Etmopterus spinax'ın hücrelerinde elektron yoğun granüllerin ve HGE tipi granüllerin bulunduğunu belirterek bunların köpek balıklarındaki HGE' nin bir progranülostik formu olabileceğini ileri sürmüşlerdir. Morrow ve Pulsford (1980), diğer bir köpek balığı olan Scyliorhinus canicula' nın granüositlerinin akciğerli balıkların granüositlerine benzediğini, fakat bu türün HGE' ye sahip olduğunu ve ARE' ye sahip olmadığını açıklamaktadırlar. Ancak Parish ve arkadaşları (1986), büyük (1a) veya küçük(1b) granülleri içeren hücreleri bir granüositin ait türleri olduğunu düşünerek, granülsüz HGE' leri (Tip 3 granüositleri) granüllü (1a) hücrelerden farklı olacağını ileri sürmüşlerdir. Ayrıca bu araştırmacılar, trombositlerin iki tipi olduğunu, a tipinin gerçek; b tipinin ise, Mainwaining ve Rowley (1985) tarafından tanımlanan G₄ granüositlere karşılık geldiğini belirtmişlerdir. Tip 4 granüositleri, ultrastrüktürel bakımdan bazofil, mast hücrelerine benzer. Bu granüositler mersin balıkları (Acipenseriformes), akciğerli balıklar ve insan dahil

birçok omurgalıların bazofilerinde olduğu gibi merkezi bir nükleus etrafında granül tabakaları içerirler(Hine and Wain, 1986; Hine et al., 1990). *Mustelus*, *Apristures*, *Galeorhinus* sp. gibi köpek balıklarının kanında bulunan SD granülositleri, morfolojik olarak bazofillere benzerlik gösterir (Hine and Wain, 1987). Yapılan ultrastrüktürel araştırmalarda köpek balıkları ve ışınlı yüzgeçli balıkların (*Actinopterygii*) fagositik trombositler içerdiği, fakat tip 4 granülositlerini içermedikleri anlaşılmaktadır. Ancak sitokimyasal enzimlerle yapılan çalışmalarda, diğer köpek balıkları ve ışınlı balıklarda HGE ve heterofiller arasında yakın ilişki olacağı ileri sürülmüştür (Hine and Wain, 1987).

Akciğerli balıkların heterofilleri bir sentrozom etrafında dağılmış granüller içeren ekzentrik nükleusa sahiptirler (Hine et al., 1990). Benzer dağılımlar ve fibrilsi inklüzyonlar içeren eozinofilik DA granülleri, köpek balıklarında (*Etmopterus baxteri*) ışınlı balıklarında ve *Scyliorhinus canicula*' da görülür (Hine and Wain, 1987; Hine and Wain, 1987 ; Fänge and Pulsford, 1985). Ancak, heterofil granülleri ARE granüllerinden ayırmak mümkün değildir (Kellenyi, 1972; Fänge and Mattisson, 1981; Morillas, 1981; Ringe and Pulsford, 1985; Hyder, et al., 1983; Mainwaring and Rowley, 1985). Heterofiller, HGE ve ARE' ye benzer enzim içeriğine sahiptirler ve tümü yüksek omurgalıların eozinofilleri gibi lügol fast blue boyama metodu ile pozitif boyanırlar (Mainwaring and Rowley 1985; Hine and Wain, 1987; Shoham et al., 1974). Bundan dolayı heterofiller, HGE ve ARE eozinofil soyunun değişik tipleri olarak değerlendirilirler.

4. HOLOCEPHALI

Holocephalide, granülositleri tanımak zordur. Zira granülositlerin kompozisyonu familyalar içerisinde bile değişir. Basit bir yapıya sahip olan *Rhinochimaera*, halka şeklinde granüller ve çomak şeklinde inklüzyonlar içeren ince bir granülosite sahiptir. Diğer bir *Rhinochimaerid* olan *Harriottada* granülü kompleks alt yapılan olmayan ince bir granülosit bulunur (Hine and Wain, 1988). *Hydrolagus* sp. ve *Chimaera monstrosa*, elektron yoğun olmayan merkezli ince bir granülosit içerirler (Mattisson et al.,1990). Fil balığı ve *Callor hynchusta* da aynı özellikteki granülositler Hine ve Wain (1988) tarafından LVGI ve LVGII olarak isimlendirilmiş olup, bunlardan HGE' ler gelişebilir.

5. CHONDROSTEİ VE HOLOSTEİ

Chondrosteinin HGE' leri, yönlene göstermeyen fibriller yapılar içerirler (Hine and Wain, 1988). Ayrıca *Chondrostei* memelilerin uzun fibriller şeklinde granüller içeren nutrofilleri gibi karakteristik fuziform granüllü nutrofillere de sahiptirler (Clawson et al., 1966; Kelenyi, 1972; Brederoo et al., 1983). Mersin balıklarında (*Acipenser brevirostrum*), fibrilli granüller içeren nötrofiller bulunur. Bunlar genişlemiş granülleri ile reptil ve kuşların heterofillerine benzerler (Hine and Wain, 1988). Ancak eozinofilik değildirler.

6. TELEOSTEİ

Teleostlarda granülositleri n kompozisyonu, bazı türlerde oldukça değişken bir özelliğe sahip olup, nötrofil ve eozinofiller görülmez, bazofiller ise, nadiren tanınabilir (Hine et al., 1987). Bazı türler ve gruplarda granülositler ancak elektron mikroskop seviyesinde tanınabilir. Eksensel fibröz alt yapılar içeren granüllü nötrofiller, memelilerin uzun fibriller şeklinde granüller içeren nötrofillerine yakın benzerlik gösterirler (Brederoo et al., 1983). Bu durum aşağıdaki balıklarda görülür; alabalıklar, sazanlar, kedibalıkları, levrekler, yılan balıkları, turnabalıkları, çipura-mercan-karagöz gibi balıklar, tilopial ve pisi balıkları (MacArthur et al., 1984; Bilek, 1980, 1981; Sharp et al., 1991; Cenini, 1984; Temminck and Bayar, 1987; Imagawa et al., 1989; Rombout et al., 1989; Pujimaki and Isada, 1990; Cannon et al., 1980; Breazile et al., 1982; Bodammer, 1986; Suzuki, 1986; Doggett and Harris, 1989, 1991; Hine et al., 1986a; Meseguer et al., 1990; Savage, 1983). Kedi balıklarında, eksensel fibröz alt yapılar çomak şeklinde bir yapıya dönüşebilir (Lester and Desser, 1975).

Sparidlerin kan granülositleri, heterofiller gibi tanımlanmıştır. Nötrofilleri eozinofilitir ve bunların ince yapıları nötrofillere benzerlik göstermez, daha ziyade akciğerli balıkların, sürüngenlerin ve kuşların heterofillerine benzerler (Enbergs, 1975).

Teleostlarda, ekstrasvasküler eozinofilleri kan eozinofillerinden ayırt etmek için, bunlar eozinofil granül hücreleri (EGC) gibi tanımlanırlar (Ezeasor and Shokoe, 1980; Ellis, 1985; Hine and Wain 1989; Vallerjo and Ellis, 1989; Powell et al., 1990; Lamas et al., 1991). HGE birçok türde tanımlanmış olup, ancak bazı türlerde özellikle sazanlarda

eozinofilleri bazofillerden ayırmak zordur (Boomker, 1981; Bodammer, 1986; Boggett and Harris, 1989, 1991; Cenini, 1984; Rombout et al., 1989; Fujimaki and Isoda, 1990).

Teleostların çoğu, amilaza dayanıklı, PAS(+) geniş küresel granüllü periferel kan granülositlerine sahiptir. Bu yapılar PAS-GL. olarak isimlendirilirler. Bunların bazofil ve mast hücrelerinin öncü formları oldukları düşünülmektedir (Barber and Mills-Westermann, 1978). PAS-GL, polisakkaridlerinin sülfatlanması ile heparin sentezleyen ve histamin depolayan bazofillerin meydana gelmesine neden olur (Barber and Mills-Westermann, 1978). Bazofil ve mast hücrelerinin teleostlarda buldukları bilinmesine rağmen, bunların ince yapıları hakkında fazla bir şey bilinmemektedir (Ferri, 1984; Meseguer et al., 1990). Sazanlar üzerinde yapılan çalışmalar, bunların periferel kanlarında yaygın olarak eozinofil ve bazofillerin bulunduğunu ortaya koymaktadır (Cenini, 1984; Temnick and Bayne, 1987).

7. SONUÇ

Balık granülositlerinin oluşumu ve kompozisyonu, balık grupları arasında değişiklik gösterir. Aşağı balık gruplarında Lyrnphopoitik dokular yüksek omurgalılardakinden oldukça farklı yerlerde bulunurlar. Ancak Tavassoli ve arkadaşları (1986), Ganoidlerin meningeal haemopoitik dokularının, memelilerin kemik iliğine homolog olabileceğini açıklamaktadır.

Balıklar; nötrofil, heterofil, eozinofil ve bazofil olmak üzere dört tip granülosit içerirler. Memeli granülositleri hakkında bilinenler, balıklarınkiyle çok iyi uyumluluk göstermez. Ancak nötrofiller, bazı kemikli balıkların nötrofilleriyle benzerlik gösterir. Balıklarda bulunan heterofiller, memelilerde bulunmaz, kuşlar ve sürüngenler gibi omurgalı hayvanlarda bulunur. Eozinofil ve bazofiller, balıklarda morfolojik olarak fazla bir farklılık göstermez. Zira memelilere göre daha az gelişmiş bir özelliğe sahiptir. Buna göre balık granülositleri, muhtemelen ya memelilerdeki gibi sınıflandırılmalı yada fonksiyonlarına göre sınıflandırılmalıdır.

KAYNAKLAR

- Ardavin, C.F. and Zapata, A., 1987, *Dev. Comp. Immunol.*, 11, 79.
- Barber, D.L. and Mills-Westermann, J.E., 1978, *J. Fish Biol.*, 13, 563.
- Bielek, E., 1980, *Zoologische Jahrbücher Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 108, 105.
- Bielek, E., 1981, *Cell Tissue Res.*, 220, 163.
- Bodammer, J.E., 1986, *Vet. Immunol. Immunopathol.*, 12, 127.
- Boomker, J., 1981, *Order J. Vet. Res.*, 48, 195.
- Breazile, J.E., Mass, H.J., Wellscheid, J, Zinn L.L., 1982, *Zentralblatt für Veterinar Medizin Reiche C. Anatomie, Histologia, Embryologia*, 11, 107.
- Brederoo, P., vander Meulen, J. and Mommaas, Kienhuis, A.M., 1983, *Cell Tissue Res.*, 234, 469.
- Cannon, M.S., Mollenhauer, H.H. Eurell, T.E., Lewis, D.H., Cannon A.M. and Tompkins, C., 1980, *J. Morphol.*, 164, 1.
- Cenini, P., 1984, *J. Zool.*, 204, 509.
- Chiba, A and Honma, Y., 1986, *Jp. J. Ichthyol.*, 33, 174.
- Chiba, A., Torroba, M., Honma, Y. and Zapata, A.G., 1988, *Am. J. of Anat.*, 183, 268.
- Clawson, C.C., Finstad, J. and Good, R.A., 1966, *Lab. Invest.*, 15, 1830.
- De Laney, R.G., Shuh, C. and Fishman, A.P., 1976, *Copeia*, 3, 423.
- Doggett, T.A. and Harris, J.E., 1989, *J. Fish Biol.*, 33, 747.
- Doggett, T.A. and Harris, J.E., 1991, *Fish and Shellfish Immunol.*, 1, 213.
- Ellis, A.E., 1985, *Dev. Comp. Immunol.*, 9, 251.
- Enbergs, H., 1975, *Fontschritte der Veterinaer Medizin*, 22, 1.
- Ezeasor, D.N. and Stokoe, W.M., 1980, *J. Fish Biol.*, 17, 619.
- Fänge, R and Sundeil, G., 1969, *Acta Zool.*, 50, 155.
- Ftinge, R. and Mattisson, A., 1981, *Biol. Bulletin*, 160, 240.
- Fänge R., 1982, *Dev. and Comp. Immunol.*, 2, 23.
- Fänge R. and Rulsford, A., 1983, *Tissue Res.*, 230, 337.
- Fänge, R., 1984, *Videnskabelige Meddelelser Fradansk Natur Historisk Forening*, 145, 143.
- Fänge, R., 1987, *Arch. Biol.*, 98, 187.
- Ferri, S., 1984, *Zoologishen Anzeiger*, 212, 35.
- Fujimaki, Y. and Isoda, M., 1990, *J. Fish Biol.*, 36, 821.
- Hine, P.M., Wain, J.M. and Dunlop, D.M., 1986, *J. Fish Biol.*, 29, 711.
- Hine, P.M. and Wain, J.M., 1987, *J. Fish Biol.*, 30, 567.
- Hine, P.M. and Wain, J.M., 1988, *J. Fish Biol.*, 33, 235.
- Hine, P.M., Lester, R.J.G. and Wain, J.M., 1990, *Australian J. Zool.*, 38, 131.
- Honma, Y., Okabe, K. and Chiba, A., 1984, *Jp. J. Ichthyol.*, 31, 47.
- Hyder, S.L., Cayer, M.L. and Pettev, C.L., 1983, *Tissue Cell*, 5, 437.
- Imagawa T., Hashimoto, T., Kitagawa, H., Kan, Y., Kudo, N. and Sugimura, M., 1989, *Jp. J. Vet. Sci.*, 51, 1163.
- Jordan, H.E. and Speidel, C.C., 1931, *J. Morphol.*, 51, 3 19.
- Kelenyi, G., 1972, *Experimentia*, 28, 1094.
- Kelenyi, G. and Larsen, L.O., 1976, *Acta Biologica Academiae Scientanum hungaricae*, 27, 45.

- Kuru, M., 1994, Omurgalı Hayvanlar, Gazi Üniv. İletişim Fak. Matbaası, Ankara.
- Lamas, J., Bruno, D.W., Santos, Y., Anadon, R. and Ellis, A.E., 1991, Fish and Shellfish Immunol., 1, 187.
- Lester, R.J.G. and Desser, S.S., 1975, Canadian J. Zool., 53, 1648.
- MacArthur, J.I., Fletcher, T.C., Pirie, J.S., Davidson, R.J.L. and Thomson, A.W., 1984, J. Fish Biol., 25, 69.
- Mainwaring, G. and Rowlev, A.F., 1985, Cell Tissue Res., 241, 283.
- Mattisson, A. and Fiinge, R., 1982, The Biol. Bulletin, 162, 182.
- Mattisson, A. and Fiinge, R., 1986, The Biol. Bulletin, 171, 660.
- Mattisson, A., FL R. and Zapata, A., 1990, Acta Zool., 71, 97.
- Meseguer, J., Esteban, M.A., Avala, G., Lopez Ruiz, A. and Anguillero, B., 1990, Arch. Histol. Cytol., 53, 287.
- Morrillas, J., 1981, Boletin de la Sociedad Biologiad de Cancepcion, 52, 109.
- Morrow, W.J.W. and Pulsford, A., 1980, J. Fish Biol., 17, 461.
- Östberg, Y., Fiinge, R., Mattisson, A. and Thomas N.W., 1976, Acta Zool., 57, 89.
- Page, M. and Rowley, A.F., 1983, J. Fish Biol., 22, 505.
- Parish, N., Wrathmel, A., Hant, S. and Harris, J.E., 1986, J. Fish Biol., 28, 545.
- Perey, R. and Potter, I.C., 1977, J. Zool., 183, 11.
- Powell, M.D., Wright, G.M. and Burks, J.F., 1990, J. Fish Biol., 37, 496.
- Rornbout, J.H.W., Bot, H.E. and Taverne-Thiele, J.J., 1989, J.Fish Biol., 35, 167.
- Rawley, A.F. and Page, M., 1985, Cell Tissue Res., 240, 705.
- Savage, A.G., J. Morph., 178, 187.
- Sharp, G.J., PiRe, A.W. and Secombes, C.J., 1991, Fish and Shellfish Immunol., 1, 195.
- Shoham, D., Ben David, E. and Rozenszajin, L.A., 1974, Blood, 44, 221.
- Suzuki, Y., 1986, Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 52, 1895.
- Tavassoli, M. and Yoffey, J.M., 1986, Medical Hypotheses, 20, 9.
- Temmunick, J.H.M. and Bayne, C.J., 1987, Dev. Comp. Immunol., 11, 125.
- Vallejo, A.N. and Ellis, A.E., 1989, Dev. Comp. Immunol. 13, 133.
- Ward, J.M., 1969, Copeia, 9, 633.
- Zapata, A., 1981, Dev. Cornp. Immunol., 5, 43.
- Zuasti, A. and Ferrer, C., 1988, Arch. Histol. Cytol., 51, 425.