

Artykuł przeglądowy

Hematopoeza i narządy krwiotwórcze u ryb

Elżbieta Kondera

Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach,
Wydział Przyrodniczy, Zakład Fizjologii Zwierząt,
ul. B. Prusa 12, 08-110 Siedlce; e-mail: konderae@uph.edu.pl

Hematopoeza jest złożonym procesem, w którym krwiotwórcze komórki macierzyste, najbardziej niedojrzałe elementy hierarchii hematopoetycznej, proliferują i różnicują się w różne klasy hematopoetycznych komórek progenitorowych. Wykazano, że te komórki prekursorowe są zdolne do różnicowania się w dojrzałe komórki krwi: erytrocyty, limfocyty, trombocyty, granulocyty i monocyty. *Pronephros*, czyli nerka głowowa, jest podstawowym narządem tworzącym krwinki, a także rezerwuarem komórek krwi. Podstawowe struktury i mechanizmy hematopoetyczne u ryb są podobne do tych, które działają u innych kręgowców, a wszystkie typy komórek krwiotwórczych są bardzo podobne do tych u ssaków.

SŁOWA KLUCZOWE: hematopoeza / nerka głowowa / komórki krwi / narządy krwiotwórcze

HEMATOPOEZA

U ryb, podobnie jak u innych kręgowców, czas życia komórek krwi obwodowej jest ograniczony (w zależności od typu krwinek wynosi od kilku dni do kilku miesięcy), a więc komórki te ulegają wielokrotnej wymianie podczas życia osobniczego. Najdłużej żyjącymi krwinkami są erytrocyty. Fischer i wsp. [20] wykazali, że długość życia tych komórek u *Carassius auratus lagsdorfii* wynosi do 270 dni, podczas gdy czas życia pozostałych rodzajów krwinek jest znacznie krótszy (np. granulocytów – 12 dni). Pomimo znacznych różnic w czasie życia krwinek, organizm utrzymuje ich liczbę na mniej więcej stałym poziomie dzięki sprawnie działającej hematopoezie.

Hematopoeza, inaczej nazywana krwiotworzeniem (hematogenezą), jest procesem namnażania, różnicowania się i dojrzewania komórek krwi zachodzącym w narządach krwiotwórczych, dzięki któremu krwinki ulegają wielokrotnej wymianie podczas życia osobniczego. Efektywność hematopoezy zależy od prawidłowej funkcji krwiotwórczych komórek macierzystych (KKM), które wykazują zdolność do dojrzewania i różnicowania.

Krwiotwórcza komórka macierzysta, zwana również komórką pnia (*stem cell*), jest wspólnym prekursorem dla wszystkich linii komórkowych krwi [18, 19, 31, 32, 33]. W wyniku każdego podziału mitotycznego KKM odtwarza jedną KKM, natomiast druga z powstałych komórek różnicuje się w krwiotwórczą komórkę ukierunkowaną (KKU), taką samą jak komórka macierzysta, o identycznych cechach morfologicznych, genetycznych i funkcjonalnych [28]. KKU tworzy następnie klony komórek potomnych wszystkich linii komórek krwi, z których powstają komórki krwi określonego typu [18, 19, 29, 42].

U kręgowców (w tym i u ryb) hematopoeza jest regulowana przez krwiotwórcze czynniki wzrostu, do których należy erytropoetyna (Epo) – niezbędna do produkcji czerwonych krwinek, wytwarzana przy niedotlenieniu; trombopoetyna (Tpo) – stymulująca powstawanie trombocytów; G-CSF i GM-CSF – odpowiedzialne za wzrost granulocytów i monocytów oraz interleukiny 1-6 – pobudzające namnażanie i dojrzewanie limfocytów [2, 11, 24, 47, 53].

NARZĄDY KRWIOTWÓRCZE

U kręgowców występują różne narządy krwiotwórcze. U ssaków i ptaków hematopoeza zachodzi przede wszystkim w szpiku kostnym. U gadów rolę tę pełni śledziona, wątroba i szpik kostny. Krwiotworzenie u płazów ogoniastych zachodzi w nerce, śledzionie i wątrobie, natomiast u płazów bezogonowych dodatkowo pojawia się szpik kostny [10]. U wszystkich kręgowców do narządów krwiotwórczych należy także grasica (miejsce dojrzewania limfocytów T).

U większości gatunków ryb kostnoszkieletowych (Teleostei) dominującym narządem krwiotwórczym oraz rezerwuarem komórek krwi jest nerka głowowa (przednia) – *pronephros* [4, 18, 19, 21, 26, 42, 50, 51, 53, 56]. Jest ona narządem parzystym, całkowicie lub częściowo (w zależności od gatunku) oddzielnym od nerki tułowiowej. Znajduje się w przedniej części jamy brzusznej. Wendelaar Bonga [59] oraz Weyts i wsp. [60] wskazują, że *pronephros* łączy w sobie funkcję krwiotwórczą, odpornościową i wewnątrzwydzielniczą (produkcja krwinek, przeciwciał, a także kortyzolu i katecholamin). Według Stosika i Deptuły [56], *pronephros* jest analogiem szpiku kostnego wyższych kręgowców i funkcjonuje jako pierwotna tkanka krwiotwórcza i narząd limfoidalny ryb kostnoszkieletowych.

Nerka głowowa nie jest jednak jedynym narządem hematopoetycznym ryb [27, 53]. Funkcję tę pełnią także grasica i śledziona oraz zbiory limfoidalne związane z błoną podśluzową (GALT) i śluzową (MALT) jelita [22, 26, 27, 31, 32, 33, 39, 44, 49, 52, 55, 56, 64]. Rombout i wsp. [51] twierdzą zaś, że częściowo rolę tę spełnia także nerka tułowiowa – *mesonephros* (tkanka krwiotwórcza znajduje się między nefronami). Komórki krwiotwórcze w nerce tułowiowej karpia obserwowali m.in.: Fijan [18, 19], Korwin-Kossakowski i Ostaszewska [37] oraz Lutnicka i Ludwikowska [40].

U niektórych gatunków ryb kilka organów hematopoetycznych działa równocześnie, podczas gdy u innych tylko jeden z nich jest aktywny [38, 39, 44, 49]. U *Salmo trutta* jedynie śledziona jest aktywna hemopoetycznie, u *Rutilus rutilus* tylko nerka, a u *Perca fluviatilis* działają oba te organy [8]. U *Cyprinus carpio* i *Oreochromis niloticus* nerka głowowa łącznie ze śledzioną funkcjonują jako główne narządy erytropoetyczne [25, 56].

Większość badaczy [10, 12, 16, 50] jest zgodna, że u ryb brak jest szpiku kostnego oraz węzłów chłonnych. Jednak w literaturze można spotkać pojedyncze doniesienia mówiące o obecności szpiku kostnego u tych kręgowców. Vermeulen i Kaiser [58] stwierdzili obecność szpiku kostnego w kręgach *Salmo gairdneri* i uznali go za potencjalne źródło komórek macierzystych i miejsce erytropoezy.

HEMATOPOEZA PIERWOTNA I OSTATECZNA

Miejsce powstawania krwinek zmienia się także podczas rozwoju osobniczego. U ssaków i ptaków hematopoeza pierwotna zlokalizowana pozazarodkowo pojawia się w wysepkach woreczka żółtkowego (powstają tu głównie prymitywne erytrocyty). U ssaków w okresie płodowym funkcje krwiotwórcze przejmuje wątroba, a następnie – po narodzinach – szpik kostny. U gadów w okresie embrionalnym działają wyspy woreczka żółtkowego, na wczesnym etapie rozwoju wątroba i śledziona pełni funkcje krwiotwórcze łącznie ze szpikiem kostnym. U płazów brzuszne wyspy krwi, które są analogiem wysepki woreczka żółtkowego wyżej wymienionych kręgowców oraz boczne płytki grzbietowe są miejscem prymitywnej hematopoezy [9].

Ontogeneza procesów krwiotwórczych została również dość dobrze poznana u niektórych gatunków ryb. Długosz [15], która prowadziła badania na *Salmo gairdneri* (Richardson 1836), wyróżniła dwie fazy erytropoezy: pierwotną – zachodzi pozazarodkowo w mezenchymie ścian pęcherzyka żółtkowego oraz w mezenchymie zarodkowej i trwa do momentu resorpcji woreczka żółtkowego, oraz ostateczną, która pojawia się stopniowo od drugiego dnia po wykluciu larwy i związana jest z początkiem włączenia się do krwiotworzenia nerki środkowej. Pierwsze trombocyty pojawiły się po 4 tygodniach po zapłodnieniu, natomiast wzmożona leukopoeza niedługo przed wykluciem larw i zaraz po nim.

Davidson i Zon [12] oraz Chen i Zon [9] zauważyli, że u *Danio rerio* (L.) hematopoeza pierwotna rozpoczyna się wewnątrzrodowo, w przedniej bocznej mezodermie (ALM – *anterior lateral mesoderm*), już 10 godzin po zapłodnieniu. Ma tam miejsce głównie mielopoeza, tzn. następuje różnicowanie makrofagów i granulocytów [3, 7]. Następnie, po 12 godzinach od zapłodnienia, pierwotne komórki macierzyste migrują do pośredniej masy komórek (ICM – *intermediate cell mass*) rozciągającej się po obu stronach ciała embrionu [13]. Zachodzi tam erytropoeza [23, 61]. Po około 24 godzinach od zapłodnienia erytroblasty wędrują do pęcherzyka żółtkowego, gdzie zaczynają krążyć i przenikają do krwi obwodowej [6, 46, 48]. Dopiero po 4 dniach od zapłodnienia przekształca się w embrionalne erytrocyty zawierające hemoglobinę [6]. Wyjątek stanowią antarktyczne ryby *Trematomus bernacchii* (Nototheniidae) i *Chionodraco hamatus* (Channichthyidae), których erytrocyty wcale nie zawierają hemoglobiny [43, 50]. Kolejnym etapem są tylne wyspy krwi (PBI – *posterior blood island*), w których następuje częściowy zanik hematopoezy pierwotnej.

Hematopoeza ostateczna rozpoczyna się po dwóch dniach od zapłodnienia [7, 9] i początkowo zachodzi w brzusznej ścianie aorty grzbietowej (AGM – *aorta-gonadmesonephros*). Następnie z AGM tworzą się trzy odrębne narządy krwiotwórcze: ogonowa tkanka hemopoetyczna (CHT – *caudal hematopoietic tissue*), gdzie – jak zauważyli Murayama i wsp. [46] – komórki krwi różnicują się i namnażają (potem wędrują i osiedlają się w ostatecznych narządach hematopoetycznych), grasica oraz nerka, która od szóstego dnia działa jako samodzielny narząd krwiotwórczy [9].

LINIE HEMATOPOETYCZNE

Dane dotyczące histologii i ultrastruktury tkanki krwiotwórczej nerki głowowej ryb są dość liczne [1, 14, 16, 39, 41, 50, 52, 57]. Mniej jest natomiast informacji na temat procentowego udziału komórek poszczególnych linii w organach krwiotwórczych ryb kostnoszkieletowych [19, 21, 34, 35, 36, 54, 63]. Z dostępnych prac wynika, że podstawowe struktury tkanki krwiotwórczej i mechanizmy hematopoezy u ryb są bardzo podobne, jak u innych kręgowców.

W nerce głowowej ryb występują wszystkie linie hematopoetyczne wraz z KKM, chociaż udział poszczególnych linii komórkowych i ich różnych stadiów rozwojowych może znacznie się różnić między poszczególnymi gatunkami [18, 19, 31, 34, 35, 54, 63, 65].

Wszystkie stadia rozwojowe komórek krwi ryb są bardzo zbliżone do obserwowanych u ssaków [9, 18, 19, 32, 33, 34]. Wyjątek stanowi końcowa faza dojrzewania erytrocytów, które u ryb nie tracą jądra komórkowego (nie ma więc stadium retikulocyту). Odmiennie niż u ssaków przebiega u ryb proces trombocytopoezy – brak jest stadium megakariocyту, a komórki uwalniane do krwi obwodowej pozostają jądrzaste [10]. Bariera między układem krwiotwórczym a krwią obwodową, uniemożliwiająca przedostawanie się niedojrzałych krwinek do krwi u ryb, nie jest tak restrykcyjna, jak bariera szpikowa ssaków. Jak podaje Janicki [28], we krwi obwodowej człowieka erytroblasty stanowią jedynie około 1%. Natomiast u ryb kostnoszkieletowych jest ich znacznie więcej, ponieważ komórki uwalniane są w stosunkowo wczesnych stadiach rozwoju [17, 30] i ostatecznie dojrzewają dopiero we krwi. U *Cyprinus carpio* udział erytroblastów wynosi 0-12% [62, 63], u *Salmo trutta* – 0-4% [5], u *Salmo gairdneri* – 10,6% [30], u *Carassius auratus* – 23,2-56,5% [45], a u *Ictalurus punctatus* – około 6% [19]. Podobnie jest w przypadku leukocytów: we krwi ludzkiej występują prawie wyłącznie dwa ostatnie stadia rozwojowe granulocytów obojętnochłonnych (pałeczkowate i segmentowane), podczas gdy u ryb równie liczne są mielocyty i metamielocyty.

PIŚMIENNICTWO

1. ABDEL-AZIZ E.S.H., ABDU S.B.S., ALI T.E.-S., FOUAD H.F., 2010 – Haemopoiesis in the head kidney of tilapia, *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cichlidae): a morphological (optical and ultrastructural) study. *Fish Physiology and Biochemistry* 36, 323-336.
2. BARREDA D.R., HANINGTON P.C., STAFFORD J.L., BELOSEVIC M., 2005 – A novel soluble form of the CSF-1 receptor inhibits proliferation of self-renewing macrophages of goldfish (*Carassius auratus* L.). *Developmental and Comparative Immunology* 29, 879-894.
3. BERMAN J.N., KANKI J.P., THOMAS LOOK A., 2005 – Zebrafish as a model for myelopoiesis during embryogenesis. *Experimental Hematology* 33, 997-1006.
4. BIELEK E., BIGAJ J., CHADZIŃSKA M., PŁYTYCZ B., 1999 – Depletion of head kidney neutrophils and cells with basophilic granules during peritoneal inflammation in the goldfish, *Carassius auratus*. *Folia Biologica* 47, 33-42.
5. BLAXHALL P.C., DAISLEY K.W., 1973 – Routine haematological methods for use with fish blood. *Journal of Fish Biology* 5, 771-781.
6. BROWNLIE A., ZON L., 1999 – The zebrafish as a model system for the study of hematopoiesis. *BioScience* 49, 382-392.

7. CARRADICE D., LIESCHKE G.J., 2008 – Zebrafish in hematology: sushi or science? *Blood* 111, 3331-3342 (doi:10.1182/blood-2007-10-052761).
8. CATTON W.T., 1951 – Blood cell formation in certain Teleost fish. *Blood* 6, 39-60.
9. CHEN A.T., ZON L.I., 2009 – Zebrafish blood stem cells. *Journal of Cellular Biochemistry* 108, 35-42.
10. CLAVER J.A., QUAGALIA A.I.E., 2009 – Comparative morphology, development, and function of blood cells in nonmammalian vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine* 18, 87-97.
11. DANGRE A.J., MANNING S., BROUWER M., 2010 – Effects of cadmium on hypoxia-induced expression of hemoglobin and erythropoietin in larval sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus*. *Aquatic Toxicology* 99, 168-175.
12. DAVIDSON A.J., ZON L.I., 2004 – The definitive (and primitive) guide to zebrafish hematopoiesis. *Oncogene* 23, 7233-7246.
13. DETRICH H.W., KIERAN M.W., CHAN F.Y., BARONE L.M., YEE K., RUNDSTADLER J.A., PRAT S., RANSOM D., ZON L.I., 1995 – Intraembryonic hematopoietic cell migration during vertebrate development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92, 10713-10717.
14. DIAGO M.L., LOPEZ-FIERRO P., RAZQUIN B., VILLENA A., 1998 – *In vitro* haemopoiesis induced in rainbow trout pronephric stromal cell line TPS. *Fish Shellfish Immunology* 8, 101-119.
15. DŁUGOSZ M., 1973 – Development of blood cells of the erythrocytic and leucocytic systems in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson 1836) during the period from closing of the blastopore to larvae hatching. *Roczniki Nauk Rolniczych* 95-H-1, 25-37.
16. ESTEBAN M.A., MESEGUER J., GARCIA AYALA A., AGULLEIRO B., 1989 – Erythropoiesis and thrombopoiesis in the head-kidney of the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): an ultrastructural study. *Archives of Histology and Cytology* 52, 407-19.
17. FANGE R., 1994 – Blood cells, haemopoiesis and lymphomyeloid tissues in fish. *Fish Shellfish Immunology* 4, 405-411.
18. FIJAN N., 2002 – Morphogenesis of blood cell lineages in channel catfish. *Journal of Fish Biology* 60, 999-1014.
19. FIJAN N., 2002 – Composition of main haematopoietic compartments in normal and bled channel catfish. *Journal of Fish Biology* 60, 1142-1154.
20. FISCHER U., OTOTAKE M., NAKANISHI T., 1998 – Life span of circulating blood cells in gibel carp (*Carassius auratus gibelio*). *Fish Shellfish Immunology* 8, 339-349.
21. GANGOPADHYAY K., HOMECHAUDHURI S., 2011 – Descriptive characteristics of haematopoietic cell lineages in a facultative air breathing fish *Clarias batrachus* (L.). *Turkish Journal of Zoology* 35, 737-746.
22. GLOMSKI C.A., TAMBURLIN J., CHAINANI M., 1992 – The phylogenetic odyssey of the erythrocyte. III. Fish, the lower vertebrate experience. *Histology and Histopathology* 7, 501-528.
23. GOVONI J.J., WEST M.A., BONAVENTURA J., GODDETTE G., JENKINS T.E., 2005 – The ontogeny of haematopoiesis in the marine teleost *Leiostomus xanthurus* and a comparison of the site of initial haematopoiesis with *Opsanus tau*. *Journal of Fish Biology* 67, 696-712.

24. HANINGTON P.C., TAM J., KATZENBACK B.A., HITCHEN S.J., BARREDA D.R., BELOSEVIC M., 2009 – Development of macrophages of cyprinid fish. *Developmental and Comparative Immunology* 33, 411-429.
25. HOMECHAUDHURI S., JAH A., 2001 – A technique to evaluate the erythropoietic efficiency in fish. *Asian Fisheries Society* 14, 453-455.
26. HOUSTON A.H., RBERTS W.C., KENNINGTON J.A., 1996 – Hematological response in fish: pronephric and splenic involvements in the goldfish, *Carassius auratus* L. *Fish Physiology and Biochemistry* 15, 481-489.
27. IVANOVSKI O., KULKEAW K., NAKAGAWA M., SASKI T., MIZUOCHI Ch., HORIO Y., ISHITANI T., SUGIYAMA D., 2009 – Characterization of kidney marrow in zebrafish (*Danio rerio*) by using a new surgical technique. *Contributions of Macedonian Academy of Sciences & Arts* 2, 71-80.
28. JANICKI K., 2001 – Hematologia. Wydawnictwo Lekarskie PZWL, Warszawa.
29. KATAKURA F., TAKIZAWA F., YOSHIDA M., YAMAGUCHI T., ARAKI K., TOMANA M., NAKAO M., MORITOMO T., NAKANISHI T., 2009 – Co-culture of carp (*Cyprinus carpio*) kidney haematopoietic cells with feeder cells resulting in long-term proliferation of T-cell lineages. *Veterinary Immunology and Immunopathology* 131, 127-136 (doi: 10.1016/j.vetimm.2009.03.007).
30. KEEN J.E., CALARCO STEELE A.M., HOUSTON A.H., 1989 – The circulating erythrocytes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 94 A, 699-711.
31. KOBAYASHI I., SEKIYA M., MORITOMO T., OTOTAKE M., NAKANISHI T., 2006 – Demonstration of hematopoietic stem cells in gimbuna carp (*Carassius auratus langsdorffii*) kidney. *Developmental and Comparative Immunology* 30, 1034-1046.
32. KOBAYASHI I., MORITOMO T., OTOTAKE M., NAKANISHI T., 2007 – Isolation of side population cells from gimbuna carp (*Carassius auratus langsdorffii*) kidney hematopoietic tissues. *Developmental and Comparative Immunology* 31, 696-707.
33. KOBAYASHI I., KUNIYOSHI S., SAITO K., MORITOMO T., TAKAHASHI T., NAKANISHI T., 2008 – Long-term hematopoietic reconstitution by transplantation of kidney hematopoietic stem cells in lethally irradiated clonal gimbuna crucian carp (*Carassius auratus langsdorffii*). *Developmental and Comparative Immunology* 32, 957-965.
34. KONDERA E., 2011 – Haematopoiesis in the head kidney of common carp (*Cyprinus carpio* L.): a morphological study. *Fish Physiology and Biochemistry* 37 355-362.
35. KONDERA E., 2014 – Cell composition of the head kidney of European chub (*Squalius cephalus* L.). *Archives of Polish Fisheries* 22, 271-280.
36. KONDERA E., DMOWSKA A., ROSA M., WITESKA M., 2012 – The effect of bleeding on peripheral blood and head kidney hematopoietic tissue in common carp (*Cyprinus carpio*). *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 36 (2), 169-175.
37. KORWIN-KOSSAKOWSKI M., OSTASZEWSKA T., 2003 – Histopathological changes in juvenile carp *Cyprinus carpio* L. continuously exposed to high nitrite levels from hatching. *Archives of Polish Fisheries* 11, 57-67.
38. LANGE M.A., GOVYADINOVA A.A., KHRUSHCHEV N.G., 2000 – Study on localization of hemopoietic tissue in sturgeon. *Russian Journal of Developmental Biology* 31, 372-376.

39. LIU Y., ZHANG S., JIANG G., YANG D., LIAN J., YANG Y., 2004 – The development of the lymphoid organs of flounder, *Paralichthys olivaceus*, from hatching to 13 months. *Fish Shellfish Immunology* 16, 621-632.
40. LUTNICKA H., LUDWIKOWSKA A., 2011 – Zmiany histopatologiczne w nerce tułowiowej karpia (*Cyprinus carpio* L.) eksponowanego na wybrane pyretroidy. *Ochrona Środowiska i Zasobów Naturalnych* 48, 151-160.
41. MESEGUER J., ESTEBAN M.A., GARCIA AYALA A., LOPEZ RUIZ A., AGULLERIO B., 1990 – Granulopoiesis in the head-kidney of the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): an ultrastructural study. *Archives of Histology and Cytology* 53, 287-296.
42. MORITOMO T., ASAKURA N., SEKIYA M., OTOTAKE M., INOUE Y., NAKANISHI T., 2004 – Cell culture of clonal ginbuna crucian carp hematopoietic cells: differentiation of cultured cells into erythrocytes in vivo. *Developmental and Comparative Immunology* 28, 863-869.
43. MORITZ K.M., LIM G.B., WINTOUR E.M., 1997 – Developmental regulation of erythropoietin and erythropoiesis. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 273, 1829-1844.
44. MULERO I., CHAVES-POZO E., GARCIA-ALCAZARI A., MESEGUER J., MULERO V., GARCIA AYALA A., 2007 – Distribution of the professional phagocytic granulocytes of the bony fish gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) during the ontogeny of lymphomyeloid organs and pathogen entry sites. *Developmental and Comparative Immunology* 31, 1024-1033.
45. MURAD A., HOUSTON A.H., 1992 – Maturation of the goldfish (*Carassius auratus*) erythrocyte. *Comparative Biochemistry and Physiology* 102 A, 107-110.
46. MURAYAMA E., KISSA K., ZAPATA A., MORDELET E., BRIOLAT V., LIN H., HANDIN R.I., HERBOME P., 2006 – Tracing hematopoietic precursor migration to successive hematopoietic organs during zebrafish development. *Immunity* 25, 963-975.
47. NEUMANN N.F., BARREDA D., BELOSEVIC M., 1998 – Production of a macrophage growth factor(s) by a goldfish macrophage cell line and macrophages derived from goldfish kidney leukocytes. *Developmental and Comparative Immunology* 1, 306-321.
48. ORKION S.H., ZON L.I., 1997 – Genetics of erythropoiesis: Induced mutations in mice and zebrafish. *Annual Review of Genetics* 31, 33-60.
49. PATEL S., SØRHHUS E., UGLENES FIKSADAL I., GUNNAR ESPEDAL P., BERGH Ø., MAGNE RØDSETH O., MORTON H.C., HELGE NERLAND A., 2009 – Ontogeny of lymphoid organs and development of IgM-bearing cells in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Fish Shellfish Immunology* 26, 385-395.
50. ROMANO N., CECCARIGLIA S., MASTROLIA L., MAZZINI M., 2002 – Cytology of lymphomyeloid head kidney of Antarctic fishes *Trematomus bernacchii* (Nototheniidae) and *Chionodraco hamatus* (Channichthyidae). *Tissue and Cell* 34 (2), 63-72.
51. ROMBOUT J.H., HUTTENHUIS H. B., PICCHIETTI S., SCAPIGLIATI G., 2005 – Phylogeny and ontogeny of fish leucocytes. *Fish Shellfish Immunology* 19, 441-455.
52. SANTOS A.A., GUTIERRE R.C., ANTONIAZZI M.M., RANZANI-PAVIA M.J.T., SILVA M.R.R., OSHIMA C.T.F., EGAMI M.I., 2011 – Morphocytochemical, immunohistochemical and ultrastructural characterization of the head kidney of fat snook *Centropomus parallelus*. *Journal of Fish Biology* 79, 1685-1707.
53. SOLDATOV A.A., 2005 – Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 41, 272-281.

54. SOM M., KUNDU N., BHATTACHARYYA S., HOMECHAUDHURI S., 2009 – Evaluation of hemopoietic responses in *Labeo rohita* Hamilton following acute copper toxicity. *Environmental Toxicology and Chemistry* 91, 87-98.
55. STOSIK M., 1993 – Morfologia i aktywność fagocytarna trombocytów karpia, *Cyprinus carpio* L. *Medycyna Weterynaryjna* 49, 184-185.
56. STOSIK M., DEPTUŁA W., 1993 – Narządy limfoidalne ryb. *Medycyna Weterynaryjna* 49, 22-23.
57. TAVARES-DIAS M., 2006 – A morphological and cytochemical study of erythrocytes, thrombocytes and leukocytes in four freshwater teleosts. *Journal of Fish Biology* 68, 1822-1833.
58. VERMEULEN W., KAISER H., 2008 – A note on the formation of red blood cells in rainbow trout vertebral bone marrow (Short communication). *Journal of Applied Ichthyology* 24, 621-622.
59. WENDALAAR BONGA S.E., 1997 – The stress response in fish. *Physiological Reviews* 77, 591-625.
60. WEYTS F.A.A., COHEN N., FLIK G., VERBURG-VAN KEMENADE B.M.L., 1999 – Interactions between the immune system and the hypothalamo-pituitary-interrenal axis in fish. *Fish Shellfish Immunology* 9, 1-20.
61. WILLETT C.E., CORTES A., ZUASTIA A., ZAPATA A.G., 1999 – Early hematopoiesis and developing lymphoid organs in the zebrafish. *Developmental Dynamics* 214, 323-336.
62. WITESKA M., KONDERA E., SZCZYGIELKA K., 2011 – The effects of cadmium on common carp erythrocyte morphology. *Polish Journal of Environmental Studies* 20, 783-788.
63. WŁASOW T., DĄBROWSKA H., 1989 – Cellular changes in the blood and haematopoietic tissues of common carp exposed to sublethal concentration of ammonia. *Aquatic Living Resources* 2, 169-174.
64. ZAPATA A., DIEZ B., CEJALVO T., GUTIERREZ-DE FRIAS C., CORTES A., 2006 – Ontogeny of the immune system of fish. *Fish Shellfish Immunology* 20, 126-136.
65. ZUASTI A., FERRER C., 1989 – Haematopoiesis in the head kidney of *Sparus auratus*. *Archives of Histology and Cytology* 52, 249-255.

Elżbieta Kondera

Haematopoiesis and haematopoietic organs in fish

Summary

Haematopoiesis is a complex process in which haematopoietic stem cells, the most immature elements of the haematopoietic hierarchy, proliferate and differentiate into various classes of haematopoietic progenitor cells. These progenitor cells have been shown to be able to differentiate into mature blood cells: erythrocytes, lymphocytes, thrombocytes, granulocytes, and monocytes. The pronephros, or head kidney, is a basic organ forming the blood elements, and is also a reservoir of blood cells. Basic haematopoietic structures and mechanisms in fish are similar to those functioning in other vertebrates, and all haematopoietic cell types are very similar to those of mammals.

KEY WORDS: haematopoiesis / head kidney / blood cells / haematopoietic organs