

Physiologie du développement**Le rôle des hormones thyroïdiennes dans le développement des Poissons**

par

Jean MELLINGER

Cette mise au point bibliographique complète celle de BROWN et BERN (1989). Le vitellus des Poissons Téléostéens contient généralement des hormones thyroïdiennes. On propose de distinguer, parmi les effets de ces hormones, ceux qui correspondent à une activation permanente du métabolisme ("effets généraux"), de ceux qui s'exercent d'une manière temporaire au cours du développement ("effets particuliers"). Dans la plupart des espèces étudiées, le traitement, par ces hormones, des femelles en vitellogenèse, des embryons ou des larves donne des résultats favorables en ce qui concerne la qualité des œufs, en particulier la vitesse de croissance et le taux de survie des larves. Cela correspondrait à des effets généraux. Parmi les effets particuliers les mieux caractérisés figure l'induction de la différenciation stomacale au début de la métamorphose. On peut supposer que la présence ou l'absence d'un estomac chez ces Vertébrés dépend de la réceptivité des tissus embryonnaires à l'action de ces hormones.

The role of thyroid hormones in fish development

This is an update of the previous review by BROWN and BERN (1989). Yolk in teleostean fish generally contains thyroid hormones. It is suggested that a distinction may be possible between "general effects" of these hormones, due to a permanent stimulation of metabolism, and "special effects", which are exerted temporarily during development. In most species, treatment of vitellogenic females, embryos or larvae with these hormones improved egg quality, including larval growth and survival. This corresponds to general effects. The induction of gastric differentiation is one of the well-recognized special effects of thyroid hormones. It may be supposed that the presence or absence of a stomach in these vertebrates depends upon the receptivity of embryonic tissues to the action of these hormones.

Introduction

Le rôle des hormones thyroïdiennes dans le développement et la croissance des Téléostéens, connu de longue date, a récemment fait l'objet de multiples travaux. BROWN et BERN (1989) ont fait le point de cette question, mais d'autres publications sont apparues depuis. L'intérêt de ces travaux pour l'aquaculture est évident: on espère pouvoir améliorer la survie des larves et accélérer leur croissance, deux paramètres généralement liés. Cependant, l'intervention de la glande thyroïde dans le développement des Vertébrés pisciformes (Agnathes et Poissons), qui est l'objet de notre mise au point, concerne également d'autres fonctions.

Définitions

Les hormones thyroïdiennes sont au nombre de deux: la 3,5,3',5'-tétraiodothyronine, ou thyroxine (T4), et la 3,5,3'-triiodothyronine (T3). Leurs effets sont similaires ou identiques, mais T3 est beaucoup plus active. Toutes deux sont sécrétées conjointement par les vésicules thyroïdiennes, mais il existe aussi une conversion périphérique de T4 en T3, grâce à la 5'-monodésiodase. Leur action s'exerce au niveau de récepteurs nucléaires, qui sont des protéines régulatrices de l'activité de certains gènes (DATTA et coll., 1992). La sécrétion de T3 et T4 est stimulée par l'hormone thyroïdienne hypophysaire (TSH). L'activité de la désiodase est contrôlée par l'hormone de croissance (DE LUZE et LELOUP, 1984; DE LUZE et coll., 1989).

Les effets de ces actions peuvent être *généraux*, c'est-à-dire que l'action n'est pas strictement limitée à un stade du cycle biologique: stimulation du métabolisme énergétique, des transports transmembranaires, des battements cardiaques. Au contraire, certains effets *particuliers* concernent uniquement tel ou tel événement dans la séquence d'événements qui constituent le développement.

On définit la *qualité des œufs* d'une espèce animale donnée comme un ensemble de caractéristiques biochimiques déterminant à la fois leur fécondabilité, leur taux d'éclosion, le taux de survie des larves ou des néonates, et le taux de croissance des descendants jusqu'à la résorption complète du vitellus, lorsqu'il s'agit d'animaux ovipares. L'action des hormones thyroïdiennes sur cette qualité fait partie de leurs effets généraux, tandis que leur action sur tel ou tel événement de la métamorphose est un effet particulier.

Le développement de la plupart des taxons de Poissons actuels est indirect, et comporte donc, en principe, une *larve* et une *métamorphose*, au même titre que celui des Agnathes Pétromyzontidés et des Amphibiens. Le progrès rapide de nos connaissances sur le développement postembryonnaire des Téléostéens, grâce aux techniques aquacoles, a abouti à un accord très général des spécialistes sur l'existence d'une phase larvaire chez tous les Téléostéens ovipares, malgré quelques essais de redéfinition restrictive de la notion de larve et de métamorphose (BALON, 1975; YOUSON, 1988). Cette phase succède immédiatement à l'éclosion. Elle est caractérisée par le développement ou la poursuite du développement de certains organes. La métamorphose n'est généralement marquée que par l'achèvement de ces morphogenèses et histogenèses, en particulier celles des nageoires (rayons) et des écailles, et correspond habituellement au recrutement, c'est-à-dire à l'entrée en compétition avec les juvéniles (immatures) et les adultes, qui forment la population exploitable par la pêche alors que les larves en sont exclus d'un point de vue éco-éthologique. Les espèces de Salmonidés qui enfouissent leurs œufs dans le gravier des frayères (truites, saumons, etc.) ont aussi une larve, mais celle-ci demeure "endogée". Le stade larvaire n'est donc pas "sauté", mais caché. D'ailleurs, lors de l'émergence, caractéristique de ces Salmonidés, on n'a pas encore affaire à un juvénile, du moins chez les saumons du Pacifique Nord, où la résorption complète du vitellus, la formation des écailles et la régression du repli cutané sagittal marquent les étapes successives de l'achèvement de la métamorphose (KAERIYAMA, 1989). Le fait que certains Téléostéens aient des types larvaires très spéciaux (leptocéphales des Elopomorphes, surtout), ou que la métamorphose soit plus complexe en raison des particularités des adultes (Pleuronectiformes), ne fait que rendre encore plus évidente cette caractéristique fondamentale du cycle biologique des Téléostéens.

L'influence de la quantité de vitellus sur le type de développement est sans doute primordiale, mais non exclusive. Les œufs dits hétérolécithes, à segmentation holoblastique, caractérisent des taxons primitifs de Poissons (Actinoptérygiens Paléoptérygiens: Polyptérisiformes, Chondrostéens; Dipneustes), où l'on observe parfois, comme chez les Amphibiens, des larves à branchies externes (Dipneustes, Polyptérisiformes). Par contre, les œufs dits télolécithes, méroblastiques, sont de deux types bien différents: (1) ceux dont le diamètre est de l'ordre du centimètre, caractéristiques des Chondrichthyens et du coelacanth, peuvent même dériver

10 cm (chez *Centrophorus granulosus*); ils sont en principe polyspermiques, et leur développement aboutit à la digestion du vitellus dans l'intestin spirale, où il est transféré depuis la vésicule vitelline à travers le canal vitellin, ces derniers étant des annexes revêtues d'endoblaste. Au contraire, on observe (2) chez les Actinoptérygiens Néoptérygiens (Téléostéens; Holostéens, sous réserve des œufs encore tout juste holoblastiques d'*Amia calva*) des œufs dont le diamètre mesure couramment 1 mm; ces œufs sont monospermiques (présence d'un seul micropyle), et leur vitellus n'est pas digéré dans l'intestin mais sur place, dans une vésicule vitelline purement syncytiale (Téléostéens), ou dans des blastomères géants (Holostéens). La catégorie (1) présente un développement direct, tandis que la catégorie (2) conserve encore une larve.

Pétromyzontidés - Chondrichthyens

Bien que les Pétromyzontidés (lamproies) ne soient pas des Poissons, au sens strict, leur cas mérite d'être évoqué ici. On ne connaît pas les hormones qui contrôlent la métamorphose des larves ammocètes des lamproies. Il ne s'agit pas des hormones thyroïdiennes, à moins d'admettre qu'elles jouent un rôle inhibiteur: leur taux baisse dès le début de la métamorphose, pour remonter ensuite à des valeurs plus modestes. Cette réduction transitoire n'est pas déterminante chez *Geotria australis* (LEATHERLAND et coll., 1990), mais jouerait un rôle chez *Petromyzon marinus* (HOLMES et YOUSON, 1993) puisque le traitement par un antithyroïdien, $KClO_4$, a permis de déclencher précocément la métamorphose. Les hormones T4 et T3 de la larve sont produites par certaines cellules de l'endostyle, et leur concentration plasmatique est remarquablement élevée (cf. YOUSON, 1988). D'autres part, contrairement à ce qu'on avait d'abord cru, l'adénohypophyse semble fonctionnelle dès le stade larvaire (HONMA et coll., 1990). L'épiphyse intervient également, peut-être dans la transduction du signal "température de l'eau" (COLE et YOUSON, 1981; YOUSON, 1988).

Chez les Chondrichthyens, du moins chez la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), Mme ALLUCHON-GÉRARD (1982) a mis en évidence chez l'embryon et le nouveau-né une dépendance des chondrocytes vis-à-vis des hormones thyroïdiennes: chez les sujets thyroïdectomisés, radiothyroïdectomisés, ou traités par un antithyroïdien, le propylthiouracile, ils présentent des signes de dégénérescence. Ces effets, observés en microscopie électronique, ne semblent pas irréversibles. On relève aussi que la différenciation des chondrocytes est consécutive à celle de la thyroïde (ALLUCHON-GÉRARD, 1979). Par ailleurs, ces Poissons possèdent des cellules thyrotropes distinctes dans leur hypophyse (ALLUCHON-GÉRARD et MELLINGER, 1978; ALLUCHON-GÉRARD, 1978).

Chez des embryons de *Squalus acanthias* (aux stades 61-69 mm), GORBMAN et ISHII (1960) ont provoqué par injection de T4, T3 et d'acide triiodoacétique une nette accélération de la différenciation des neurones du système préoptico-hypophysaire. Il s'agit là d'un effet classique et spécifique des hormones thyroïdiennes sur le développement du système nerveux des Vertébrés.

Téléostéens

Sauf exception, nous ne citerons que les références complétant la première mise au point due à BROWN et BERN (1989), ou postérieures à celle-ci. L'intérêt de ces travaux pour l'aquaculture est évident.

Dans une série d'analyses portant sur 26 espèces, TAGAWA et coll. (1990b) relèvent que T4 et T3 sont partout présentes dans le vitellus des œufs mûrs, à des concentrations de 0,04 à 15 ng.g⁻¹ (T4) et 0,07 à 10 ng.g⁻¹ (T3), et que ces concentrations baissent considérablement jusqu'à l'éclosion. T4 prédomine en eau douce, T3 en eau de mer. Il est possible que la présence de ces hormones dans le vitellus résulte de leur fixation, par le jeu de liaisons hydrophobes, sur les molécules de vitellogénine et celles qui en dérivent, comme on l'a démontré chez la truite arc-en-ciel (BABIN, 1992). Cela ne permet pas de leur attribuer une utilité fonctionnelle, le vitellus étant associé à des molécules variées qui pénètrent dans les ovocytes en même temps que d'autres substances, plus spécifiques.

En ce qui concerne les Salmonidés, TAGAWA et HIRANO (1987, 1990) ont mesuré les concentrations de T3 et T4 dans les œufs du saumon keta, ou chum (*Oncorhynchus keta*), et observé des variations assez suggestives de la concentration de T4 au cours du développement, en particulier dans le sang des larves et des immatures. L'existence d'un pic de T4 lors de l'émergence n'a toutefois pas été confirmée par DE JESUS et HIRANO (1992).

Après les premiers travaux, cités par BROWN et BERN (1989), les analyses ont été répétées chez les autres espèces de saumons du Pacifique Nord (LEATHERLAND et coll., 1989a et b). Les quantités de T3 et T4 stockées dans les œufs non fécondés, aussi bien que leurs proportions par rapport au poids sec, diffèrent considérablement selon les espèces, sans qu'on puisse interpréter ces différences en fonction des particularités biologiques de chacune d'elles. En règle générale, au cours du développement, les teneurs diminuent d'autant plus qu'elles étaient plus élevées au départ. Il n'y a pas de signes de reconstitution des stocks, qui marqueraient le début de l'activité thyroïdienne après l'éclosion, chez les larves enfouies dans le gravier. La remontée transitoire de la concentration de T4 dans le corps des alevins juste après l'émergence pourrait s'expliquer par un apport alimentaire, même si ces derniers auteurs ont confirmé que la thyroïde est alors capable de sécréter T4 en réponse à une injection de TSH bovine. De plus, certaines observations antérieures n'ont pas été confirmées (LEATHERLAND et coll., 1989a), et d'amples variations individuelles ou annuelles ont été mises en évidence (GREENBLATT et coll., 1989). Chez des souches goitreuses de coho (*Oncorhynchus kisutch*), la qualité des œufs demeurait bonne, bien que leur teneur en T4 et T3 soit fortement diminuée (LEATHERLAND et coll., 1989b). La question de l'utilité physiologique des hormones stockées dans le vitellus des saumons reste donc posée.

L'addition d'hormones thyroïdiennes dans l'eau d'élevage, ou leur injection à la femelle au cours de la vitellogenèse, améliore la survie et la croissance des larves de *Colisa lalia* (REDDY et LAM, 1987), *Morone saxatilis* (BROWN et coll., 1988, 1989), *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus*, *Cyprinus carpio* (cf. BROWN et BERN, 1989), *Siganus guttatus* (AYSON et LAM, 1993). Il faut souligner que ce type d'intervention est artificiel et ne corrige pas forcément un déficit hormonal maternel résultant de la captivité. Par exemple, le vitellus du germano *Siganus guttatus* est très pauvre en T4 et T3 chez les témoins, et les injections d'hormones à la mère permettent d'élever leurs concentrations de manière considérable; mais les effets sur la croissance et la survie étaient très minces, malgré la conversion rapide de T4 en T3.

L'emploi d'un antithyroïdien, dans certains cas (*Oncorhynchus keta*: HONMA et MURAKAWA, 1955; *Salmo trutta*: WOODHEAD, 1966; *Oreochromis aureus*: LANZING, 1984; *Oreochromis mossambicus*: REDDY et LAM, 1992a), permet de confirmer l'importance physiologique de ces hormones pour la larve: la mélanogénèse est inhibée (LANZING), la croissance corporelle et la résorption du

vitellus sont nettement ralenties. Mais dans d'autres espèces (*Oryzias latipes*: TAGAWA et HIRANO, 1991), la déficience du vitellus en hormones thyroïdiennes ainsi provoquée a très peu d'effets sur la survie et la croissance.

La larve du tilapia *Oreochromis niloticus* est sensible aux hormones avant même d'avoir formé des vésicules thyroïdiennes (NACARIO, 1983). Par ailleurs, chez les Téléostéens d'eau douce (*Colisa*, *Cyprinus*), le taux d'éclosion des œufs, la croissance et la survie des larves sont également améliorés par l'emploi d'eau de mer très diluée pour leur élevage, et l'addition de thyroxine ne procure alors qu'un faible avantage supplémentaire; les sels de l'eau de mer diluée allégeraient la dépense énergétique liée à l'osmorégulation (REDDY et LAM, 1987). Chez les larves du bar rayé (*Morone saxatilis*), une espèce anadrome, T4 et T3 seraient les médiateurs de l'effet bénéfique d'un transfert en eau salée (PARKER et SPECKER, 1990).

L'induction de la métamorphose par un traitement à l'aide d'hormones thyroïdiennes n'a été obtenu que sur un nombre restreint d'espèces. Depuis VILTER (1946), on s'est intéressé aux larves leptocéphales et aux civelles des Elopomorphes, en particulier les anguilles et les congres. Les larves de *Conger myriaster* sont sensibles à T4 (KITAJIMA et coll., 1967); les signes histologiques d'activation de la thyroïde durant sa métamorphose avait déjà été décrits par KUBOTA (1961) et sont confirmés par YAMANO et coll. (1991b), qui de plus ont démontré l'existence de variations très significatives des concentrations corporelles de T4 et T3.

La métamorphose spectaculaire du flet du Japon (*Paralichthys olivaceus*), un Pleuronectiforme, a fait l'objet d'une série de recherches approfondies. Elle est marquée par une élévation soudaine de la concentration corporelle de T4, alors que T3 domine dans le vitellus (MIWA et coll., 1988; TAGAWA et coll., 1990a). Les cellules à TSH de l'adénohypophyse sont responsables de cette soudaine stimulation de l'activité thyroïdienne (MIWA et INUI, 1987; INUI et coll., 1989).

Le jeune tilapia (*Oreochromis mossambicus*), une espèce d'eau douce appartenant aux Percomorphes, présenterait également des variations significatives de la structure thyroïdienne au cours de la métamorphose (OKIMOTO et coll., 1989) et répond à l'administration d'hormones thyroïdiennes, ou d'un antithyroïdien (REDDY et LAM, 1992a). Faibles et décroissantes dans le vitellus, les concentrations en T3 et surtout en T4 augmentent considérablement à partir de la prise de nourriture, et l'activité de la 5'-monodésiodase se développe parallèlement (REDDY et coll., 1992). Certaines transformations propres à la métamorphose ont également été obtenues grâce au traitement hormonal, chez *Chanos chanos* (LAM et coll., 1985), la daurade géante (*Pagrus major*: HIRATA et coll., 1989), et le poisson rouge (*Carassius auratus*: REDDY et LAM, 1992b), pour ne citer que des travaux récents.

La transformation du repli cutané sagittal en nageoires impaires, et l'apparition de l'estomac et des cæcums pyloriques, marqueraient le début de la métamorphose des Téléostéens (PEDERSEN et FALK-PETERSEN, 1992; THORISSON, 1994). Chez *Paralichthys olivaceus*, MIWA et coll. (1992) ont montré que le développement de l'estomac au moment de la métamorphose, et en particulier la différenciation fonctionnelle des glandes gastriques, sont contrôlés par T4. Chez de nombreux Téléostéens, l'estomac ne se développe pas (KOBEGENOVA, 1988). On peut supposer, compte tenu de l'implication générale des hormones thyroïdiennes dans la métamorphose de ces Poissons, que cela résulte d'un défaut de réceptivité tissulaire à ces hormones: absence ou altération des récepteurs, ou des séquences régulatrices sur l'ADN. L'action de T4 sur l'expression différentielle de certains gènes du flet, dans des tissus déterminés, est bien mise en évidence en ce qui concerne l'apparition de nouvelles chaînes légères de myosine au moment de la métamorphose (YAMANO et coll., 1991a, 1994). T4 détermine aussi l'apparition de nouvelles populations d'érythrocytes (MIWA et INUI, 1991).

Le pic de concentration de T4, observé au climax de la métamorphose des larves de flet, est précédé par un pic de cortisol (DE JESUS et coll., 1991). Cette hormone stéroïde, sécrétée par la glande interrénale, potentialise l'action de T4 et T3 sur la régression des premiers rayons de la nageoire dorsale, in vitro: utilisée seule

elle est sans effet (DE JESUS et coll., 1989, 1990). L'œstradiol et la testostérone ont une action inhibitrice sur cette régression, observée in vitro; elles agissent même in vivo, contrairement au cortisol; mais ces effets semblent artificiels, car les concentrations naturelles de ces stéroïdes dans les larves sont négligeables (DE JESUS et coll., 1992). Chez le saumon kéta, toutes ces hormones existent dans le vitellus, mais leurs concentrations déclinent durant le développement, sauf celle du cortisol, qui présente un pic important avant l'émergence (DE JESUS et HIRANO, 1992). Des variations semblables ont aussi été observées chez d'autres espèces en ce qui concerne le cortisol, mais certaines différences spécifiques ont été relevées (HWANG et coll., 1992; WU, 1990).

On sait que l'hormone de croissance (GH) et la prolactine (PRL), deux hormones adénohypophysaires, jouent un rôle dans la croissance larvaire et la métamorphose des Amphibiens, en modifiant l'intensité de certains effets de T3 et T4. PRL est une hormone antimétamorphique. DE JESUS et coll. (1993, 1994) ont étudié l'effet de ces hormones sur la régression des rayons de la nageoire dorsale du flet du Japon: in vivo comme in vitro, la PRL ovine s'oppose à l'action de T3 à ce niveau, mais n'a aucune action in vivo sur la migration oculaire et l'établissement sur le fond. GH n'avait aucune action. La concentration des ARNm de ces hormones dans les cellules productrices augmente au cours de la métamorphose, mais ce fait reste à expliquer.

Conclusions

Autrefois considérées comme étant peu significatives, ou dues à des effets toxiques, les actions de T4 et T3 sur le développement des Poissons, ainsi que celles des antithyroïdiens, ont depuis quelques années fait l'objet de recherches dont certaines sont très concluantes. Il conviendra de les compléter. En ce qui concerne le déterminisme de la métamorphose, il conviendra d'en définir les étapes sur des espèces plus nombreuses, avant d'établir une correspondance, d'une part entre les variations des concentrations hormonales aux stades successifs, et d'autre part l'état fonctionnel de la thyroïde (ou de ses vésicules, souvent dispersées), la différenciation des cellules adénohypophysaires, et la réceptivité tissulaire testée par l'activité des diverses hormones sur des explants en culture in vitro, comme on l'a réalisé chez le flet du Japon. L'existence d'actions multihormonales est possible. Par contre, le rôle joué par les hormones d'origine vitelline dans le développement demeure obscur.

La spécificité d'action de T4 et T3 sur la morphogenèse de l'estomac des Téléostéens et sur la différenciation des glandes gastriques est particulièrement intéressante, compte tenu de l'existence de nombreuses espèces agastriques dans ce taxon. Nous avons émis ci-dessus l'hypothèse d'une agénésie stomacale qui serait due à une perte de sensibilité à T4 ou T3 des tissus gastrogènes, ou des gènes gastrogènes s'ils existent. Si cela était vrai, l'étude comparative des mécanismes génétiques de cette agénésie pourrait être abordée par des techniques de biologie moléculaire.

Laboratoire de Biologie Animale, Unité de Recherches sur le Mode d'Action Hormonal (URMAH), Faculté des Sciences, B.P. 347, 51062 Reims Cedex

Références

ALLUCHON-GÉRARD, M.J. (1978).- Electron microscopic study of post-thyroidectomy changes in the ventral lobe of the adenohypophysis in very young spotted dogfish (*Scyllium canicula*, Chondrichthyes). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **36**, 585-597.

ALLUCHON-GÉRARD, M.J. (1979).- Morphogenèse ultrastructurale et différenciation fonctionnelle du follicule thyroïdien de la roussette. *Arch. Anat. micr. Morph. Exp.*, **68**, 43-60.

ALLUCHON-GÉRARD, M.J. (1982).- Influence de la thyroïdectomie et du traitement par le propylthiouracile sur l'ultrastructure du cartilage de l'embryon et de la très jeune roussette (*Scyllium canicula*, Chondrichthyens). *Arch. Anat. micr. Morph. Exp.*, **71**, 51-70.

ALLUCHON-GÉRARD, M.J., & MELLINGER, J. (1978).- Observation de "cellules de thyroïdectomie" au microscope électronique dans le lobe ventral de l'hypophyse d'un Poisson Chondrichthyen, la Roussette *Scyllium canicula* Cuv. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **286D**, 1511-1514.

AYSON, F.G. & LAM, T.J. (1993).- Thyroxine injection of female rabbitfish (*Siganus guttatus*) broodstock: changes in thyroid hormone levels in plasma, eggs, and yolk-sac larvae, and its effect on larval growth and survival. *Aquaculture*, **109**, 83-93.

BABIN, P.J. (1992).- Binding of thyroxine and 3,5,3'-triiodothyronine to trout plasma lipoproteins. *Am. J. Physiol.*, **262**, E712-E720.

BALON, E.K. (1975).- Terminology of intervals in fish development. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **32**, 1663-1670.

BROWN, C.L. & BERN, H.A. (1989).- Thyroid hormones in early development with special reference to teleost fish. In: "*Development, Maturation, and Senescence of Neuroendocrine Systems: A Comparative Approach*", ed. by M.P. Schreibman and C.G. Scanes, pp. 289-306. Academic Press, New York.

BROWN, C.L., DOROSHEV, S.I., NUNEZ, J.M., HADLEY, C. & VANEENEN-NAAM, J. (1988).- Maternal triiodothyronine injections cause increases in swimbladder inflation and survival rates in larval striped bass, *Morone saxatilis*. *J. Exp. Zool.*, **248**, 168-176.

BROWN, C.L., DOROSHEV, S.I., COCHRAN, M.D. & BERN, H.A. (1989).- Enhanced survival in striped bass fingerlings after maternal triiodothyronine treatment. *Fish Physiol. Biochem.*, **7**, 295-299.

COLE, W.C., & YOUSON, J.H., 1981.- The effect of pinealectomy, continuous light, and continuous darkness on metamorphosis of anadromous sea lampreys, *Petromyzon marinus* L. *J. Exp. Zool.*, **218**, 397-404.

DATTA, S., MAGGE, S.N., MADISON, L.D. & JAMESON, J.L. (1992).- Thyroid hormone receptor mediates transcriptional activation and repression of different promoters in vitro. *Mol. Endocrinol.*, **5**, 815-825.

*DE JESUS, E.G., INUI, Y. & HIRANO, T. (1989).- Thyroid hormone and cortisol interaction in metamorphosing Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. In: "*Hormones and the Environment*", ed. by D.K.O. Chan, pp. 105-106. Univ. of Hongkong, Hongkong.

DE JESUS, E.G., INUI, Y. & HIRANO, T. (1990).- Cortisol enhances the stimulating action of thyroid hormones on dorsal fin-ray resorption of flounder larvae in vitro. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **79**, 167-173.

DE JESUS, E.G., HIRANO, T. & INUI, Y. (1991).- Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **82**, 369-376.

DE JESUS, E.G., HIRANO, T. (1992).- Changes in whole body concentrations of cortisol, thyroid hormones, and sex steroids during early development of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **85**, 55-61.

DE JESUS, E.G., HIRANO, T. & INUI, Y. (1992).- Gonadal steroids delay spontaneous flounder metamorphosis and inhibit T3-induced fin ray shortening in vitro. *Zool. Sci.*, **9**, 633-638.

DE JESUS, E.G., HIRANO, T. & INUI, Y. (1993).- Flounder metamorphosis: its regulation by various hormones. *Fish Physiol. Biochem.*, **11**, 323-328.

- DE JESUS, E.G., HIRANO, T. & INUI, Y. (1994).- The antimetamorphic effect of prolactin in the Japanese flounder. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **93**, 44-50.
- DE LUZE, A. & LELOUP, J. (1984).- Fish growth hormone enhances peripheral conversion of thyroxine to triiodothyronine in the eel (*Anguilla anguilla* L.). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **56**, 308-312.
- DE LUZE, A., LELOUP, J., PAPKOFF, H., KIKUYAMA, S. & KAWAUCHI, H. (1989).- Effects of vertebrate prolactins and growth hormone on thyroxine 5'-monodeiodination in the eel (*Anguilla anguilla* L.): a potential bioassay for growth hormone. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **73**, 186-193.
- GORBMAN, A. & ISHII, S. (1960).- Stimulation of neurosecretion in shark embryos by thyroid hormones. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **103B**, 865-867.
- GREENBLATT, M., BROWN, C.L., LEE, M., DAUDER, S. & BERN, H.A. (1989).- Changes in thyroid hormone levels in eggs and larvae and in iodide uptake by eggs of coho and chinook salmon, *Oncorhynchus kisutch* and *O. tshawytscha*. *Fish Physiol. Biochem.*, **6**, 261-278.
- HIRATA, Y., KUROKURA, H. & KASAHARA, S. (1989).- Effects of thyroxine and thiourea on the development of larval red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 1189-1195.
- HOLMES, J.A. & YOUSON, J.H. (1993).- Induction of metamorphosis in landlocked sea lampreys, *Petromyzon marinus*. *J. Exp. Zool.*, **267**, 598-604.
- HONMA, Y. & MURAKAWA, S. (1955).- Effects of thyroxine and thiourea on the development of chum salmon larvae. *Jpn. J. Ichthyol.*, **4**, 83-93.
- HONMA, Y., CHIBA, A. & WELSCH, U. (1990).- Development of the hypophysis of the arctic lamprey, *Lampetra japonica*. *Fish Physiol. Biochem.*, **8**, 355-364.
- HWANG, P.P., WU, S.M., LIN, J.H. & WU, L.S. (1992).- Cortisol content of eggs and larvae of teleosts. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **86**, 189-196.
- INUI, Y., TAGAWA, M., MIWA, S. & HIRANO, T. (1989).- Effects of bovine TSH on the tissue thyroxine level and metamorphosis in prometamorphic flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **74**, 406-410.
- KAERIYAMA, M. (1989).- Comparative morphology and scale formation in four species of *Oncorhynchus* during early life. *Jpn. J. Ichthyol.*, **35**, 445-452.
- KITAJIMA, C., SATO, T. & KAWANISHI, M. (1967).- On the effect of thyroxine to promote the metamorphosis of a conger eel - Preliminary report. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **33**, 919-922.
- KOBEGENOVA, S.S. (1988).- *En russe*: On a possible cause of reduction of the stomach in some teleosts. *Voprosy Ikhtiol.*, **6**, 983-992 (Traduction anglaise: *J. Ichthyol.*, **29**, 61-71, 1989).
- KUBOTA, S. (1961).- Studies on the ecology, growth and metamorphosis in conger eel, *Conger myriaster*. *J. Fac. Fish. Mie Pref. Univ.*, **5**, 190-370.
- LAM, T.J., JUARIO, J.V. & BANNO, J. (1985).- Effect of thyroxine on growth and development in post-yolk-sac larvae of milkfish, *Chanos chanos*. *Aquaculture*, **46**, 179-184.
- LANZING, W.J.R. (1984).- Melanogenesis in normal and phenylthiourea-treated eggs and larvae of *Sarotherodon aureus*. *J. Fish Biol.*, **24**, 273-280.
- LEATHERLAND, J.F., HILLIARD, R.W., MACEY, D.J. & POTTER, I.C. (1990).- Changes in serum thyroxine and triiodothyronine concentrations during metamorphosis of the Southern Hemisphere Lamprey *Geotria australis*, and the effects of propylthiouracil, triiodothyronine and environmental temperature on serum thyroid hormone concentrations of ammocetes. *Fish Physiol. Biochem.*, **8**, 167-177.

LEATHERLAND, J.F., LIN, L., DOWN, N.E. & DONALDSON, E.M. (1989a).- Thyroid hormone content of eggs and early development stages of five *Oncorhynchus* species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 2140-2145.

LEATHERLAND, J.F., LIN, L., DOWN, N.E. & DONALDSON, E.M. (1989b).- Thyroid hormone content of eggs and early development stages of three stocks of goitred coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from the Great Lakes of North America, and a comparison with a stock from British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 2146-2152.

MIWA, S. & INUI, Y. (1987).- Histological changes in the pituitary-thyroid axis during spontaneous and artificially-induced metamorphosis of larvae of the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Cell Tissue Res.*, **249**, 117-123.

MIWA, S. & INUI, Y. (1991).- Thyroid hormone stimulates the shift of erythrocyte populations during metamorphosis of the flounder. *J. Exp. Zool.*, **259**, 222-228.

MIWA, S., TAGAWA, M., INUI, Y. & HIRANO, T. (1988).- Thyroxine surge in metamorphosing flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **70**, 158-163.

MIWA, S., YAMANO, K. & INUI, Y. (1992).- Thyroid hormone stimulates gastric development in flounder larvae during metamorphosis. *J. Exp. Zool.*, **261**, 424-430.

NACARIO, J.F. (1983).- The effect of thyroxine on the larvae and fry of *Sarotherodon niloticus* L. (*Tilapia nilotica*). *Aquaculture*, **34**, 73-83.

*OKIMOTO, D.K., WEBER, G.M. & GRAU, E.G. (1989).- Changes in thyroid hormones levels during early development of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. In : "*Hormones and the Environment*", ed by D.K.O. Chang, pp. 109-110. Univ. of Hongkong, Hongkong.

PARKER, S.J. & SPECKER, J.L. (1990).- Salinity and temperature effects on whole-animal thyroid hormone levels in larval and juvenile striped bass, *Morone saxatilis*. *Fish Physiol. Biochem.*, **8**, 507-514.

PEDERSEN, T. & FALK-PETERSEN, I.B. (1992).- Morphological changes during metamorphosis in cod (*Gadus morhua* L.), with particular reference to the development of the stomach and pyloric caeca. *J. Fish Biol.*, **41**, 449-461.

REDDY, P.K. & LAM, T.J. (1987).- Effects of salinity and thyroxine on larval survival and growth in the dwarf gourami, *Colisa lalia*. *J. Aqua. Trop.*, **2**, 79-87.

REDDY, P.K. & LAM, T.J. (1992a).- Role of thyroid hormones in tilapia larvae (*Oreochromis mossambicus*) .1. Effects of the hormones and an antithyroid drug on yolk absorption, growth and development. *Fish Physiol. Biochem.*, **9**, 473-485.

REDDY, P.K. & LAM, T.J. (1992b).- Effect of thyroid hormones on morphogenesis and growth of larvae and fry of telescopic-eye black goldfish, *Carassius auratus*. *Aquaculture*, **107**, 383-394.

REDDY, P.K., BROWN, C.L., LEATHERLAND, J.F. & LAM, T.J. (1992).- Role of thyroid hormones in tilapia larvae (*Oreochromis mossambicus*) .2. Changes in the hormones and 5'-monodeiodinase activity during development. *Fish Physiol. Biochem.*, **9**, 487-496.

TAGAWA, M. & HIRANO, T. (1987).- Presence of thyroxine in eggs and changes in its content during early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **68**, 129-135.

TAGAWA, M. & HIRANO, T. (1990).- Changes in tissue and blood concentrations of thyroid hormones in developing chum salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **76**, 437-443.

TAGAWA, M. & HIRANO, T. (1991).- Effects of thyroid hormone deficiency in eggs on early development of the medaka, *Oryzias latipes*. *J. Exp. Zool.*, **257**, 360-366.

TAGAWA, M., MIWA, S., INUI, Y., DE JESUS, E.G. & HIRANO, T. (1990a).- Changes in thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis of the flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Zool. Sci.*, **7**, 93-96.

TAGAWA, M., TANAKA, M., MATSUMOTO, S. & HIRANO, T. (1990b).- Thyroid hormones in eggs of various freshwater, marine and diadromous teleosts and their changes during egg development. *Fish Physiol. Biochem.*, **8**, 515-520.

THORISSON, K. (1994).- Is metamorphosis a critical interval in the early life of marine fishes ? *Environ. Biol. Fish.*, **40**, 23-36.

VILTER, V. (1946).-Action de la thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *C. R. Soc. Biol.*, **140**, 783-785.

WOODHEAD, A.D. (1966).- Effects of thyroid drugs on the larvae of the brown trout, *Salmo trutta*. *J. Zool., London*, **149**, 394-413.

*WU, S.M. (1990).- *Study on cortisol in embryos and larvae of teleosts*. M.S. Thesis, 57 p. National Taiwan Univ., Taipei.

YAMANO, K., MIWA, S., OBINATA, T. & INUI, Y. (1991a).- Thyroid hormone regulates developmental changes in muscle during flounder metamorphosis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **81**, 464-472.

YAMANO, K., TAGAWA, M., DE JESUS, E.G., HIRANO, T., MIWA, S. & INUI, Y. (1991b).- Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B*, **161**, 371-375.

YAMANO, K., TAKANO-OHMURO, H., OBINATA, T. & INUI, Y. (1994).- Effect of thyroid hormone on developmental transition of myosin light chains during flounder metamorphosis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **93**, 321-326.

YOUSON, J.H. (1988).- First metamorphosis. In : *"Fish Physiology"*, ed by W.S. Hoar and D.J. Randall, vol. 11, pp. 135-196. Academic Press, San Diego etc.

* Les références précédées d'un astérisque n'étaient pas accessibles et sont citées pour mémoire.