

J. Mellinger. - Le rôle des hormones thyroïdiennes dans le développement des Poissons.

Le rôle des hormones thyroïdiennes vitellines 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), objet de cette communication, concerne également d'autres fonctions et semble même indispensable à la différenciation de certaines cellules. Nous en donnons ici une mise au point en ce qui concerne l'action des hormones thyroïdiennes, la 3,5,3',5'-tétraiodothyronine, ou thyroxine (T4), et la 3,3',5-triiodothyronine (T3).

On peut distinguer deux sortes d'effets des hormones thyroïdiennes: d'une part, leurs effets métaboliques généraux, qui intéressent donc la *qualité des œufs*, et d'autre part le contrôle qu'elles exercent sur des *événements précis* au cours du développement embryonnaire ou larvaire. 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. Les œufs de Poissons contiennent des hormones, qui contribuent à cette qualité: stéroïdes sexuels et interrénaux (cortisol), hormones thyroïdiennes (T3 et T4).

Les tissus ou organes sensibles à T4 ou T3 sont les suivants:

- chez les Chondrichthyens, du moins chez la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), étudiée dans mon Laboratoire, 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; mais les effets ne sont pas irréversibles; la différenciation des chondrocytes fait suite à celle de la thyroïde (ALLUCHON-GÉRARD, 1979); ces Poissons possèdent des cellules thyrotropes distinctes dans leur hypophyse (ALLUCHON-GÉRARD et MELLINGER, 1978; ALLUCHON-GÉRARD, 1978);

- chez les Téléostéens, on a démontré que ces hormones peuvent contrôler:

le gonflement de la vessie natatoire des larves pélagiques d'espèces marines comme le bar rayé (*Dicentrarchus saxatilis*) (BROWN et coll., 1988);

la différenciation de l'estomac (MIWA et coll., 1992);

et les divers événements propres à la métamorphose.

La métamorphose est une phase du développement postembryonnaire qui permet à l'animal de passer de l'état larvaire à l'état juvénile, ou même directement à l'état adulte dans certains cas (lamproies non parasites). Sa signification est celle d'un ajustement à de nouvelles conditions d'existence, comportant un changement dans le mode de nutrition (lamproies parasites), souvent assorti d'un changement de biotope (passage de la vie planctonique à la vie démersale: cas des larves pélagiques de Poissons). En principe, la métamorphose n'existe que chez les Agnathes et Poissons pondant des œufs holoblastiques: lamproies, Dipneustes, Actinoptérygiens Paléoptérygiens (Polyptéridiformes, Chondrostéens). L'œuf des Actinoptérygiens Néoptérygiens (Holostéens et Téléostéens) constitue un cas particulier: c'est un œuf méroblastique, sauf chez *Amia calva*, mais sa fécondation est toujours monospermique, grâce à la présence d'un unique micropyle. Disposant d'une quantité assez limitée de vitellus, cet œuf donne aussi une larve, qui se métamorphose en juvénile.

On ne connaît pas les hormones qui contrôlent la métamorphose des larves ammocètes des lamproies. Il ne s'agit certainement pas des hormones thyroïdiennes, dont le taux baisse dès le début de la métamorphose, pour remonter ensuite plus ou moins. Leur réduction transitoire ne l'explique pas davantage (LEATHERLAND et coll., 1990). Les hormones T4 et T3 de la larve

sont produites par certaines cellules de l'endostyle. D'autres part, contrairement à ce qu'on avait cru d'abord, l'adénohypophyse semble fonctionnelle dès le stade larvaire (HONMA et coll., 1990). L'épiphysse jouerait un rôle (COLE et YOUSON, 1981).

BALON (1975) a défini la métamorphose des Téléostéens comme une transformation morphologique combinant la régression d'un certain nombre d'organes larvaires (repli cutané sagittal, entre les ébauches des nageoires impaires) avec l'apparition de nouveaux caractères, qui sont ceux des juvéniles et des adultes (colonne vertébrale). On peut y ajouter la flexion caudale, l'apparition des rayons des nageoires, celle des écailles, et (d'après PEDERSEN et FALK-PETERSEN, 1992) celle de l'estomac, des glandes gastriques, et des caecums pyloriques, et une modification dans la disposition des mâchoires. YOUSON (1988) traite de la métamorphose des Agnathes et Poissons en général.

Cependant, comme l'a souligné BALON (1975), l'éclosion intervient à un stade du développement qui varie selon les espèces, et parfois dans une même espèce. Le plus souvent, la jeune larve n'est pas encore en mesure de chasser et d'ingérer des proies: elle ne subsiste que grâce au vitellus (nutrition endotrophe). Celui-ci persiste durant la phase de nutrition mixte, où l'ingestion devient possible. La larve est ensuite purement exotrophe. Cette séquence est escamotée en cas d'éclosion précoce, et le degré de développement de la bouche, du système branchial et de l'appareil digestif diffèrent probablement selon les cas. Il s'agit là, en fait, d'évènements indépendants de la métamorphose.

D'autre part, très peu d'espèces de Téléostéens ont fait l'objet d'études assez complètes du développement, portant sur l'ensemble des organes et sur leur maturation fonctionnelle. La définition de la métamorphose ne repose guère que sur l'observation des transformations anatomiques externes. Il est difficile de la délimiter avec plus de précision, dans un processus continu de développement où les organes se forment et évoluent successivement, avec des chevauchements considérables dans le temps. L'action des hormones sur certains évènements du développement des Poissons dépasse donc largement le cadre de ce qu'il est convenu d'appeler la métamorphose.

Traités par T4, les œufs du saumon keta, ou chum (*Oncorhynchus keta*) éclosent un peu plus tôt, et les alevins ont un sac vitellin revêtu à sa partie supérieure d'une portion complètement différenciée de paroi corporelle, déjà argentée comme chez le juvénile (DALES et HOAR, 1954; ALI, 1961). La thiourée inhibe ces transformations. Mais la présence simultanée de T4 masque complètement les effets de la thiourée (ALI, 1961). On peut se demander s'il s'agit bien d'effets physiologiques, dans la mesure où des anomalies peuvent apparaître (HONMA et MURAKAWA, 1955). Mais TAGAWA et HIRANO (1987, 1990) ont révélé la présence de thyroxine dans les œufs de cette espèce et analysé les variations de sa concentration au cours du développement, en particulier dans le sang des alevins. Il en est de même chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) par BROWN et coll. (1987).

Des analyses comparables ont été conduites chez les autres espèces de saumons du Pacifique Nord: le coho (*Oncorhynchus kisutch*) (KOBUKE et coll., 1987; LEATHERLAND et coll., 1989b; DONALDSON, 1989), le coho et le quinnat, ou chinook (*O. tshawytscha*) (GREENBLATT et coll., 1989), et sur les cinq espèces canadiennes en même temps, c'est-à-dire le coho, le quinnat, le keta, le saumon rose (*O. gorbuscha*) et le saumon rouge ou sockeye (*O. nerka*) (LEATHERLAND et coll., 1989a). Les quantités de T3 et T4 stockées dans les œufs non fécondés, aussi bien que leurs pourcentages 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. Au cours du développement, les teneurs diminuent d'autant plus qu'elles sont initialement élevées, en règle générale. 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, observée par exemple chez le coho par KOBUKE et coll. (1987), pourrait s'expliquer par un apport alimentaire, même si ces auteurs ont montré que la thyroïde est alors capable de sécréter T4 en réponse à une injection de TSH bovine. De plus, ces observations initiales n'ont pas pu être 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, la qualité des œufs est inchangée, bien que leur teneur en T4 et T3 soit fortement diminuée (LEATHERLAND et coll., 1989b). L'utilité physiologique des hormones stockées dans le vitellus chez les saumons du Pacifique reste donc à démontrer.

L'induction de la métamorphose par un traitement à l'aide d'hormones thyroïdiennes n'a été obtenu que sur un nombre d'espèces limité de Téléostéens:

- il s'agit avant tout du flet japonais (*Paralichthys olivaceus*), étudié par INUI et MIWA, 1985), MIWA et INUI (1987a et b), MIWA et coll. (1988, 1992), INUI et coll. (1989), TAGAWA et coll. (1990a et b);
- celle d'un congre (*Conger myriaster*) l'avait été bien auparavant (KITAJIMA et coll., 1967); l'activation de la thyroïde durant sa métamorphose avait déjà été décrite histologiquement par KUBOTA et coll. (1961) et confirmée par YAMANO et coll. (1991), qui ont en outre démontré l'existence de variations significatives des concentrations corporelles de T4 et T3;
- le jeune tilapie (*Sarotherodon mossambica*), une espèce d'eau douce, présente également de telles variations (OKIMOTO et coll., 1989) et répond à l'administration de ces hormones, ou d'un antithyroïdien (REDDY et LAM, 1992a; REDDY et coll., 1992);
- ces constatations ont été étendues au poisson rouge (*Carassius auratus*) par REDDY et LAM (1992b),, ainsi qu'à une athérine (*Odontesthes argentinensis*) par SANTOS et SANTOS (1989).

Comme celui des Salmonidés, le vitellus de ces espèces contient des hormones thyroïdiennes. Leur déficience a très peu d'effets sur la survie et la croissance des larves du medaka (*Oryzias latipes*) (TAGAWA et HIRANO, 1991). Par contre, l'addition d'hormones dans l'eau d'élevage, ou leur injection à la femelle au cours de la vitellogenèse, améliorent sensiblement la survie et la vitesse de croissance des larves de *Sarotherodon mossambica* (LAM, 1980, 1985), *Sarotherodon niloticus* (NACARIO, 1983), *Chanos chanos* (LAM et coll., 1985), *Cyprinus carpio* (LAM et SHARMA, 1985), *Siganus guttatus* (AYSON et LAM, 1989), *Morone saxatilis* (BROWN et coll., 1988, 1989), *Pagrus major* (HIRATA et coll., 1989). 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* (AYSON et LAM, 1989) 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. La larve du tilapie *Sarotherodon niloticus* est sensible aux hormones avant même d'avoir des vésicules thyroïdiennes (NACARIO, 1983); mais la sécrétion thyroïdienne début peut-être au niveau d'une ébauche thyroïdienne rudimentaire, comme chez la rousette (ALLUCHON-GÉRARD, 1979), et la présence même d'une glande n'est pas nécessaire si l'embryon puis la larve exploitent un stock vitellin suffisant de ces hormones.

Les effets de T3 et T4 sont potentialisés par le cortisol chez le flet japonais (DE JESUS et coll., 1989, 1990, 1991) et le congre (YAMANO et coll., 1991). Cette synergie, bien connue chez d'autres Vertébrés (BLACK, 1988), a fait l'objet d'une thèse (WU, 1990) et d'une mise au point (HWANG et coll., 1992). Chez le congre, la concentration plasmatique du cortisol est basse avant la métamorphose, et le reste durant toute cette période (YAMANO et coll., 1991). Chez le tilapie, sa concentration baisse considérablement durant le développement embryonnaire et remonte ensuite chez la larve (HWANG et coll., 1992).

En dehors de leur action métabolique générale et de leur effet favorable sur la résorption du vitellus, les hormones thyroïdiennes semblent exercer un contrôle plus spécifique sur certains événements morphogénétiques:

- résorption de rayons dans la nageoire dorsale du flet (DE JESUS et coll., 1990);
- développement stomacal, dont l'absence a été notée chez un certain nombre de Téléostéens et pourrait s'expliquer par la disparition des récepteurs tissulaires spécifiques (KOBEGENOVA, 1989); nous ne disposons pour l'instant que d'études descriptives à l'appui de cette idée, chez le hareng (PEDERSEN et FALK-PETERSEN, 1992), le corégone (MAHR et coll., 1983) et le poisson-chat *Clarias lazera* (STROBAND et KROON, 1981)
- différenciation des entérocytes (AVILA et JUARIO, 1986), rappelant ce qui est connu chez l'embryon de poulet (BLACK, 1988);
- accélération du développement des nageoires, augmentation du nombre de rayons, scaliation et pigmentation accélérées chez le poisson rouge (REDDY et LAM, 1992).

Parmi les facteurs externes qui modulent l'activité thyroïdienne des larves et des juvéniles, PARKER et SPECKER (1990) ont étudié chez le bar rayé (*Morone saxatilis*) l'influence de la température et de la salinité. Dans cette espèce anadrome, le développement a lieu en eau douce, mais la croissance et la survie des larves et des juvéniles sont optimales en eau saumâtre (5-10‰). L'effet de la salinité sur la métamorphose pourrait s'exercer par l'intermédiaire de la thyroïde, puisqu'une élévation expérimentale de la salinité augmente la concentration corporelle de T4 chez les larves au stade qui précède la métamorphose.

Enfin, l'étude de la différenciation cellulaire et de la maturation fonctionnelle du système hypothalamo-hypophysaire demeure incomplète, dans la mesure où les anticorps spécifiques nécessaires à la détection des cellules à TSH ne sont pas disponibles chez les Poissons. On sait seulement que l'apparition des autres cellules hormonogènes de l'adénohypophyse est très précoce. Chez la daurade (*Sparus auratus*), les cellules somatotropes et les cellules à prolactine sont détectables dès le premier jour, les cellules gonadotropes et corticotropes entre 6 et 8 jours après l'éclosion (POWET et CANARIO, 1992). Chez le saumon coho, le stock vitellin de T4 serait consommé vingt jours après l'éclosion, au moment de l'émergence des alevins, qui présentent alors des cellules à TSH dans leur hypophyse et seraient capables de sécréter eux-mêmes cette hormone (KOBUKE et coll., 1987). Chez le tilapie, on note également une augmentation des taux de T4 et T3 après l'éclosion, tandis que l'enzyme de conversion périphérique de T4 en T3 (5'-monodéiodase) apparaît (REDDY et coll., 1992).

Dans une mise au point portant sur 26 espèces, TAGAWA et coll. (1991) 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 (T3), et que leurs concentrations baissent considérablement jusqu'à l'éclosion. T4 prédomine en eau douce, T3 en eau de mer.

Ali, M.A. (1961).- Effect of thyroxine plus thiourea on the early development of the chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Nature*, **191**, 1214-1215.

Alluchon-Gérard, M.J. (1978).- Electron microscopic study of post-thyroidectomy changes in the ventral lobe of the adenohipophys 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.

Avila, E.M. & Juario, J.V. (1987).- Yolk and oil globule utilization and developmental morphology of the digestive tract epithelium in larval rabbitfish, *Siganus guttatus* (Bloch). *Aquaculture*, **65**, 319-331.

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.

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

Black, B.L. (1988).- Development of glucose active transport in embryonic chick intestine. Influence of thyroxine and hydrocortisone. *Comp. Biochem. Physiol.*, **90A**, 379-386.

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., Sullivan, C.V., Bern, H.A. & Dickhoff, W.W. (1987).- Occurrence of thyroid hormones in early development stages of teleost fish. *Trans. Amer. Fish. Soc. Symp.*, **2**, 144-150.

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 of striped bass fingerlings after maternal triiodothyronine treatment. *Fish Physiol. Biochem.*, **7**, 295-299.

Dales, S. & Hoar, W.S. (1954).- Effect of thyroxine and thiourea on the early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Can. J. Zool.*, **32**, 244-251.

- 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. & Unui, 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.
- Donaldson, E.M. (1989).- 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-XXX.
- 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-VVVV.
- 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. & Miwa, S. (1985).- Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **60**, 450-454.
- 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.
- Kitajima, C., Sato, T. & Kawanishi, M. (1967).- On the effect of thyroxine to promote the metamorphosis of a conger eel. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **33**, 919-922.
- Kobegenova, S.S. (1989).- On a possible cause of reduction of the stomach in some teleosts. *J. Ichthyol.*, **29**, 61-71.
- Kobuke, L., Specker, J.L. & Bern, H.A. (1987).- Thyroxine content of eggs and larvae of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *J. Exp. Zool.*, **242**, 89-94.
- 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. (1980).- Thyroxine enhances larval development and survival in *Sarotherodon (Tilapia) mossambica* Ruppell. *Aquaculture*, **21**, 287-291.
- Lam, T.J. (1985).- Role of thyroid hormones on larval growth and development in fish. In: "*Trends in Comparative Endocrinology*", ed by B. Lofts and N.W. Holmes, pp. 481-495. Hongkong Univ. Press, Hongkong.
- Lam, T.J., Juario, J.V. & Banno, J. (1985a).- Effect of thyroxine on growth and development in post-yolk-sac larvae of milkfish, *Chanos chanos*. *Aquaculture*, **46**, 179-184.
- Lam, T.J. & Sharma, R. (1985b).- Effects of salinity and thyroxine on larval survival, growth, and development in the carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*, **44**, 201-212.
- 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 ammocœtes. *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.
- Mahr, K., Grabner, M., Hofer, R. & Moser, H. (1983).- Histological and physiological development of the stomach in *Coregonus* sp. *Arch. f. Hydrobiol.*, **98**, 344-363.
- Miwa, S. & Inui, Y. (1987a).- 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. (1987b).- Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **67**, 356-363.
- 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.
- Power, D.M. & Canario, A.V.M. (1992).- Immunocytochemistry of somatotrophs, gonadotrophs, prolactin and adrenocorticotropin cells in larval sea bream (*Sparus auratus*) pituitaries. *Cell Tissue Res.*, **269**, 341-346.
- 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.
- Santos, E.A. & Santos, E.P. (1989).- Preliminary observations on effects of thyroxine on yolk-sac larvae of *Odontesthes argentinensis* Val., 1835 (Pisces, Atherinidae). *J. Fish Biol.*, **35**, 457-458.
- Specker, J.L. (1988).- Preadaptative role of thyroid hormones in larval and juvenile salmon: growth, the gut, and evolutionary considerations. *Am. Zool.*, **28**, 337-349.
- Stroband, H.W.J. & Kroon, A.G. (1981).- The development of the stomach in *Clarias lazera* and the absorption of protein macromolecules. *Cell Tissue Res.*, **215**, 397-415.
- Spencer, G.S.G., Hallett, K.G., Beermann, U. & MacDonald, A.A. (1989).- Changes in the levels of growth hormones, insulin, cortisol, thyroxine and somatomedin-C/IGF-1, with increasing gestational age in the fetal pig, and the effect of thyroidectomy in utero. *Comp. Biochem. Physiol.*, **93**, 467-CCC.

- 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 hormone 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.
- Tanaka, M. (1971).- Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae. III. Development of the digestive system during postlarval stage. *Jap. J. Ichthyol.*, **18**, 164-174.
- Vilter, V. (1946).- Action de la thyroxine sur la métamorphose larvaire de l'anguille. *C. R. Soc. Biol.*, **140**, 783-785.
- Vivien, J.H. (1963).- Influence de la décapitation sur le développement de l'ébauche thyroïdienne de l'embryon de *Scylliorhinus caniculus* L. *C. R. Soc. Biol.*, **157**, 2068-2070.
- Vivien, J.H., & Rechenmann, R. (1954).- Etude sur la fonction thyroïdienne de l'embryon de sélacien. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 170-172.
- Wu, S.M. (1990).- *Study on cortisol in embryos and larvae of teleosts*. M.S. Thesis, 57 p. National Taiwan Univ., Taipei.
- Yamano, K., Tagawa, M., De Jesus, E.G., Hirano, T., Miwa, S. & Inui, Y. (1991).- Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B*, **161**, 371-375.
- 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.