

VARIATIONS CYCLIQUES DE L'ACTIVITÉ THYROÏDIENNE CHEZ DES ALOSES MIGRANT NORMALEMENT EN MER ET CHEZ DES ALOSES BLOQUÉES EN EAU DOUCE

par Jacqueline LAHAYE

Un assez grand nombre de travaux ont été réalisés, ces dernières années, consacrés à l'étude de l'activité thyroïdienne chez les Téléostéens. Cette activité présente, au cours de l'année, des variations importantes, et divers auteurs ont pu en établir le cycle saisonnier. Citons, entre autres, LIEBER (1936) chez *Misgurnus fossilis*, HAGEN (1936) chez l'Anguille, HOAR (1939) et OLIVIEREAU (1954) chez le Saumon, BUCHMANN (1940) chez *Clupea harengus*, BARRINGTON et MATTY (1954) chez *Phoxinus phoxinus*, SWIFT (1954) chez *Salmo trutta*, WOODHEAD (1959) chez *Gadus callarias*.

Cependant le rôle exact joué par la glande thyroïde chez les Poissons n'est pas exactement élucidé. Pour certains cette glande interviendrait, comme chez les Vertébrés supérieurs, dans le métabolisme respiratoire, l'administration d'hormone thyroïdienne entraînant un accroissement de consommation d'oxygène chez les Téléostéens : MULLER (1953). Pour DALES et HOAR (1954), HOAR (1952-1955), une action morphogénétique et sur l'activité serait démontrée.

Des rapports certains ont été constatés entre l'activité thyroïdienne et différents aspects de l'activité physiologique : activité génitale, osmorégulation, migrations... SMITH (1956), FONTAINE (1948-1953-1954), WOODHEAD (1963), mais cela n'implique pas forcément des rapports de cause à effet. PICKFORD et ATZ (1957) ont passé en revue la littérature sur cette question.

Les phénomènes observés amènent parfois à des conclusions contradictoires. Cependant, seule une analyse critique de faits particuliers peut faire progresser quelque peu la question : c'est ce que nous nous proposons de faire dans cet article concernant l'activité thyroïdienne d'*Alosa alosa*, d'autant plus que des circonstances, naturelles, mais exceptionnelles, nous ont permis d'obtenir de véritables résultats expérimentaux.

Nous avons recherché ce qu'était, au cours de l'année, l'activité thyroïdienne d'un certain nombre d'aloses, de tailles variées, mâles et femelles, en eau douce et en mer : ces aloses étaient pêchées dans deux oueds marocains, le Sebou et le Bou-Regreg, et dans l'Atlantique au niveau des côtes marocaines.

Mais d'autre part, nous avons étudié une population, tout aussi variée en taille, d'aloses bloquées en eau douce, dans l'oued Beth, en amont du barrage d'El Kansera (FURNESTIN 1952, FURNESTIN et VINCENT 1955) : ces aloses qui ne peuvent accomplir de migrations normales en mer ont cependant une évolution complète en eau douce et peuvent s'y reproduire.

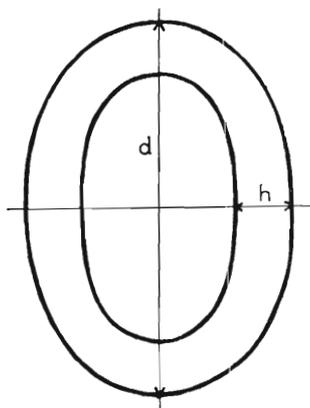
Ainsi nous avons pu comparer l'activité thyroïdienne des aloses au cours de leurs migrations et des aloses maintenues en eau douce. Ceci est d'autant plus intéressant que les changements de salinité du milieu durant les migrations doivent être considérées comme des facteurs compliquant le problème puisqu'il a été montré, par ailleurs, que les variations de salinité interviennent sur

l'activité thyroïdienne qu'elles stimulent, même chez les poissons non migrateurs (SMITH 1956, OLIVE-REAU 1954).

Techniques.

Pour apprécier et comparer l'activité thyroïdienne chez différents poissons nous avons fait appel à des critères histologiques, utilisés dans de très nombreux travaux sur la thyroïde : la hauteur h des cellules épithéliales des follicules thyroïdiens étant considérée comme proportionnelle à l'activité glandulaire. Les résultats de cette méthode ont parfois été contestés, certains résultats semblant moins complets que ceux obtenus, par ailleurs, en utilisant l'iode radioactif. Cependant PICKFORD et ATZ (1957) réaffirment la valeur de cette méthode qui est, d'ailleurs, la seule que nous pouvions employer, vu les conditions dans lesquelles nous nous sommes procuré le matériel.

Les follicules thyroïdiens sont, comme chez tous les Téléostéens, dispersés dans une région qui s'étend, autour de l'aorte, de la partie antérieure du cœur jusqu'au premier arc branchial. En vue d'une étude histologique, ces zones sont prélevées sur le poisson vivant, sur les lieux mêmes de pêche et, immédiatement, fixées au Bouin-Dubosq pendant plusieurs jours. Les techniques classiques d'inclusion, après décalcification (à cause des arcs branchiaux) permettent d'obtenir des coupes de 5μ d'épaisseur, concernant l'ensemble de la région qui contient des follicules thyroïdiens. Ces coupes sont colorées par l'hémalum-acide de Mann et érythrosine ou par le trichrome de Masson (méthode rapide de GABE avec la trioxyhémateïne).



Pour mesurer l'activité thyroïdienne nous avons procédé de la manière suivante.

Une coupe sur 25 à 30 , soit tous les 125 à 130μ est photographiée. Sur cette microphotographie toutes les sections de follicules sont examinées.

Pour chaque follicule nous retenons la valeur moyenne des hauteurs de l'épithélium mesurées sur deux droites perpendiculaires (fig. 1 ci-contre). Nous calculons ensuite la moyenne générale (h) correspondant à l'ensemble des follicules de toutes les coupes examinées (20 à 30 par poisson). D'autre part, sur ces mêmes coupes, nous mesurons, pour chaque follicule, les deux diamètres folliculaires, ce qui nous donne une valeur moyenne de la largeur de ces follicules. Nous calculons aussi la moyenne (d) générale, correspondant à l'ensemble des coupes étudiées.

Aussi bien dans l'appréciation de h que de d les écarts à la moyenne sont relevés : le plus souvent ils correspondent à des variations négligeables. Dans certains cas l'hétérogénéité des follicules est flagrante et nous avons signalé l'importance de ces variations. Ce sont les mesures de la hauteur épithéliale qui nous permettent l'appréciation des différences d'activité fonctionnelle de la glande.

Lorsque ces mesures ont été faites sur plusieurs poissons, pêchés à la même date et appartenant à la même catégorie, c'est la moyenne d'ensemble qui est donnée, sauf quand l'état fonctionnel est très différent.

Toutes ces mesures ont été réalisées sur des poissons :

- 1° pêchés au cours des différents mois de l'année;
- 2° en oued ou en mer;
- 3° mâles et femelles, l'état d'activité de la gonade étant observé et déterminé précisément;
- 4° de différentes tailles.

Plusieurs individus, pour chaque classe de taille, pour chaque sexe, sont étudiés, chaque fois que cela est possible, dans chacun des lots pêchés au cours de deux ou trois années. Les poissons d'El Kansera et de l'oued Beth qui séjournent uniquement en eau douce ont été examinés à part et les chiffres moyens obtenus indépendamment.

Matériel étudié.

1. - Cycle migratoire normal.

a) De fin décembre à juillet on trouve les aloses dans les oueds où elles effectuent leur remontée en vue de la ponte. Les poissons étudiés proviennent du Sebou et du Bou-Regreg.

1) En ce qui concerne les *femelles* les ovaires sont alors en plein développement (J. LAHAYE 1961-62), leur volume s'accroît rapidement. Les ovocytes sont en période de grand accroissement et se chargent abondamment de vitellus. Les femelles les plus grandes, les plus âgées, sont mûres les premières. Celles qui en sont à leur première remontée de ponte le sont plus tard. Pour les femelles de plus de 50 cm la maturité est atteinte en mai - début juin; pour les plus jeunes (mais dépassant 40 cm) cette maturité ne se réalise que fin juin-juillet.

Nous avons étudié la thyroïde de 29 de ces femelles :

	Déc.	Févr.	Mars	Mai	Juin	Juillet
effectuant leur première remontée		1	2	2	5	3 (+ 2 immat.)
de 55 à 65 cm	2	6		3	3	

2) Chez les *mâles* les testicules atteignent plus rapidement peut-être la maturité. Dès janvier on trouve dans les oueds des mâles fluents. Les plus âgés parviennent les premiers à cet état. C'est courant mai, cependant, qu'ils sont les plus nombreux.

Nous avons étudié la thyroïde de 12 de ces mâles : 3 en février, 2 en avril, 5 en mai, 2 en juin.

b) De fin juillet à décembre il n'y a plus d'aloses dans les oueds. Après l'émission des produits sexuels elles redescendent vers l'Océan. On peut les trouver alors dans les pêches maritimes. L'origine des poissons que nous avons pu étudier est assez diverse. La plupart ont été pêchés au chalut (par 50 mètres de fond au minimum) au large des estuaires des oueds Massa et Souss. Mais certaines formes jeunes ont été prises, à la ligne, en décembre dans le port de pêche de Casablanca.

1) Les *femelles* sont des jeunes immatures ou des animaux ayant déjà pondu mais dont les ovaires sont en phase de repos : ceux-ci sont toujours peu développés. Les ovocytes sont petits et dépourvus de vitellus. Cependant, chez les poissons pêchés en décembre, peu avant la remontée, on trouve des ovocytes dont le cytoplasme manifeste une hétérogénéité importante. Les premières inclusions vitellines, de nature uniquement glucidique, apparaissent alors. Mais, en mer, l'évolution ne va jamais plus loin.

2) Les *mâles*, surtout dans la deuxième partie de l'été, présentent une grande activité spermatogénétique. Mais on ne trouve pas de spermatozoïdes dans les testicules de ceux capturés en mer.

Nous avons étudié aussi la thyroïde de 25 de ces poissons :

		Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
femelles	immatures				4
	ayant accompli au moins un cycle	1	6	1	2
mâles	immatures				5
	ayant accompli au moins un cycle		4	1	1

2. - Cycle uniquement en eau douce.

Tout au long de l'année les aloses peuvent être pêchées, tant dans le lac de barrage d'El Kan- sera que dans l'oued Beth, en amont du lac.

1) En ce qui concerne les *femelles* nous ne pouvons observer d'activité sexuelle chez des animaux de moins de 42 cm. Très peu de femelles dépassent 50-52 cm. En général elles ne pondent qu'une fois, mais certaines en sont peut-être à leur deuxième ou même troisième ponte, car la croissance semble très réduite après la première maturation. Chez ces poissons le début d'activité de l'ovaire se situe fin novembre-décembre. La fin de la maturation et la ponte ne se produisent guère avant mai-juin. Mais de grandes différences individuelles vont apparaître dans le déroulement de ces processus. Certains animaux auront des pontes plus tardives.

Notre étude de la région thyroïdienne a porté sur un assez grand nombre (30) de ces femelles :

	Nov.	Déc.	Févr.	Mars	Mai	Juin
immatures	2	3	1	2	2	1
en maturation ou entre 2 maturations	3	4	2	4	5	1

2) Chez les mâles la grande période d'activité sexuelle est en février-mars, pour les plus grands individus (40 à 48 cm). Mais on trouve encore des mâles fluents en mai-juin. Comme chez les femelles il apparaît ici des variations individuelles importantes.

Notre examen thyroïdien a porté sur 21 de ces mâles :

	Nov.	Déc.	Févr.	Mars	Mai	Juin
20 à 25 cm		1		1		2
32 à 35 cm	1	2		2		1
42 à 50 cm	2	1	1	6	1	

Résultats.

Nous constatons dans tous les cas, chez les mâles comme chez les femelles, chez les jeunes comme chez les individus matures, pour les aloses accomplissant normalement leur migration en mer comme pour celles d'El Kansera, des variations importantes de l'aspect histologique traduisant l'état d'activité de la glande thyroïde (fig. 2) :

variations dans l'extension des follicules, dans leur taille;

variations dans la hauteur de l'épithélium;

variations dans le contenu du follicule : la colloïde est plus ou moins dense, plus ou moins chromophile, plus ou moins homogène; elle présente ou non des vésicules de résorption qui indiquent un passage de produit hormonal élaboré vers l'extérieur de la glande, dans les capillaires sanguins qui courent entre les follicules.

Nous allons voir comment évolue cet aspect histologique, au cours de l'année, dans les différents cas signalés :

femelles et mâles à cycle migratoire normal,

femelles et mâles retenus en eau douce.

1° Femelles à cycle migratoire normal.

Les poissons pêchés en mer à la fin de l'été et en automne ont une glande thyroïde qui semble peu active.

Les follicules sont très grands dans l'ensemble ($d = 200 \mu$ environ). Leur épithélium est plat ($h = 4$ à 5μ). La colloïde est abondante et apparaît chromophile, d'une manière homogène.

Deux individus, pêchés fin décembre, présentent des follicules plus hétérogènes dont l'épithélium est pour certains nettement plus élevé.

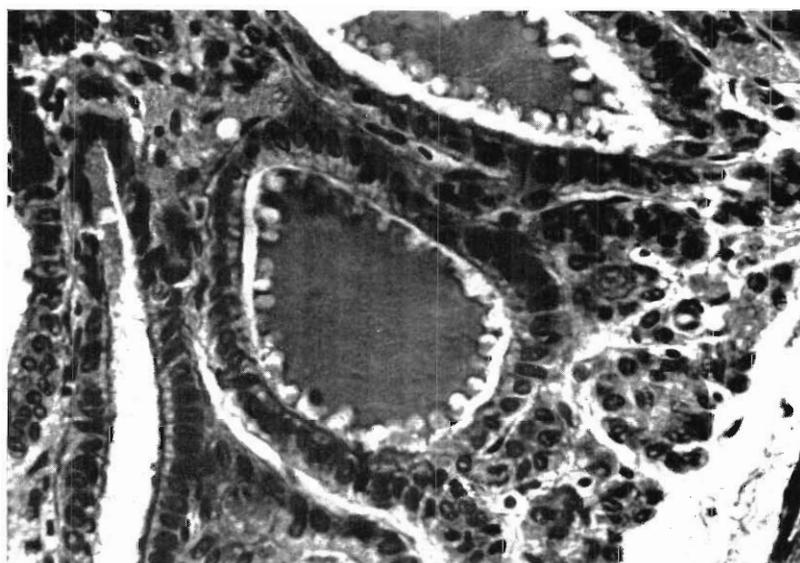
Par contre les femelles pêchées dans les oueds présentent des signes histologiques d'une activité plus importante, qu'il s'agisse de jeunes, immatures, ou de poissons effectuant leur remontée pour pondre.

Les follicules sont plus petits ($d < 100 \mu$), nombreux, l'épithélium est très élevé (h jusqu'à 16μ). La lumière centrale, réduite, contient peu de colloïde : celle-ci pleine de vésicules de résorption a toujours un aspect hétérogène. Nous remarquons cependant que cette activité semble moins intense chez les jeunes que chez les femelles en maturation. Si l'on suit en même temps l'activité thyroïdienne et l'activité génitale on constate que les follicules thyroïdiens présentent les signes les plus nets d'une activité intense chez les femelles un peu avant la maturation proprement dite. Au moment où celle-ci s'achève et où la ponte est imminente l'activité thyroïdienne présente une chute assez importante, encore plus nette chez la femelle amaigrie, après la ponte.

Ces faits sont traduits plus nettement dans le tableau 1. Les chiffres concernent le diamètre des follicules, d , et la hauteur des épithéliums, h . Nous indiquons dans ce tableau les moyennes obtenues. Quand plusieurs animaux entrent dans la même catégorie, nous donnons le nombre d'animaux en cause et la moyenne générale.

2° Mâles à cycle migratoire normal.

Les animaux pêchés en mer en automne, immatures ou non, présentent des signes très nets de repos de l'activité thyroïdienne. Les follicules sont grands, coalescents et leur épithélium est très plat : une simple bande qui entoure une vaste lumière bourrée d'une colloïde chromophile et homogène.



A

50 μ



B

100 μ

FIG. 2. — Aspect histologique d'une thyroïde : A active.
B présentant une très faible activité.

Les mâles pêchés dans le Bou-Regreg et dans le Sebou offrent par contre les signes d'une activité thyroïdienne plus grande, mais n'atteignent jamais cependant celle que nous avons observée chez les femelles. Nous n'avons pu étudier de mâles après l'émission de produits sexuels : certains

mâles fluents présentent une activité maximum mais il est difficile de dire avec précision si le moment exact de l'émission des spermatozoïdes est atteint. La caractérisation exacte du stade sexuel est moins aisée, l'étude des préparations histologiques, bourrées de spermatozoïdes, ne permettant guère de comparaisons précises. Les résultats numériques sont transcrits dans le tableau 2.

Epoque de capture	Immatures				Première maturation				Poissons plus âgés				
	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ	
Mer	Sept.								1	211	4,8	2,8	
	Oct.				2	187	3,9	3,7	4	198	5,1	6,6	
	Nov.								1	88	5,6	5,4	
	Déc.	4	167	4,9	2,9	1	76,9	3,9	5,4	1	227	3,8	6,3
Oued	Déc.								2	76	13	7,2	
	Févr.				1	63,4	8,3	4,9	6	74,5	14,4	3,3	
	Mars				2	76,3	11	5,6					
	Mai				2	116	26	2,7	3	88 59	10,4 16	3,2 6,2	
	Juin				5	53 78	15,7 12,3	3,1 6,8	3	77,5	9,6	4,8	
	Juill.	2	81	11,5	3,1	3	50,7 89	11 9,2	5,5 9,1				

TABL. 1. — Variations cytologiques dans la thyroïde chez des femelles à cycle migratoire normal.

Epoque de capture	Immatures				Activité sexuelle			
	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ
Mer	Oct.				4	278	3,9	3,2
	Nov.				1	110	4,6	2,2
	Déc.	5	122	3,9	5,2	1	136	5,2
Oued	Févr.				3	127	10,9	4,5
	Avril				2	105	12,3	7,3
	Mai				5	72 74	12,4 8,3	7,2 10,4
	Juin				2	79 96	12,1 8	6,2 3,8

TABL. 2. — Variations cytologiques dans la thyroïde chez des mâles à cycle migratoire normal.

3° Femelles retenues en eau douce.

Nous avons suivi, de décembre à juin, l'activité thyroïdienne de femelles de différentes tailles, immatures et en maturation. Des variations assez importantes de cette activité se manifestent.

Chez les jeunes immatures l'activité thyroïdienne apparaît d'une façon permanente, moyennement élevée : follicules assez petits, mais hauteur moyenne de l'épithélium; des vésicules de résorption sont présentes. Chez certaines de ces femelles immatures, les plus âgées (35 à 45 cm), on a observé au début de l'hiver, une pointe d'activité plus intense, suivie d'un niveau plus bas ensuite.

Chez les femelles en maturation l'activité s'accroît de novembre à février, parallèlement à l'évolution des ovocytes. Mais lorsque les ovocytes arrivent à maturation, l'activité thyroïdienne

offre une chute importante. Toutefois le niveau de cette activité ne s'abaisse jamais aussi bas que ce que nous avons observé pour des poissons pêchés en mer.

Le tableau 3 correspond aux valeurs établies pour ces différents poissons.

4° Mâles retenus en eau douce.

Ces poissons présentent eux aussi, de novembre à juin, des variations de leur activité thyroïdienne comme en témoigne le tableau 4.

Epoque de capture	20 cm environ				de 35 à 40 cm Immatures				45 cm et plus			
	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ
Novembre	2	75	7,1	4,5	1	57	7,8	5,1	2	105	3,9	3,2
Décembre	3	56	6,2	2,9	2	57	10,4	3,2	2	82	2,6	2,1
Février	1	68	5,3	2,4	1	62	2,5	3,6	2	52	3,9	2,4
Mars	2	57	6,5	2,4	1	94	3,9	5,2	1	62,5	10,6	3,2
						198	5,9	2,9	3	70	9,7	5,1
Mai	2	86	7,8	5,1					3	52	19,5	2,8
Juin										56	5,2	6,7
									4	88,5	6,5	6,9
									1	47	6,5	3,7
										57	2,6	6,3

TABL. 3. — Variations cytologiques de la thyroïde chez des femelles retenues en eau douce.

Epoque de capture	Immatures				32 à 35 cm				42 à 50 cm			
	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ	nbre	d en μ	h en μ	σ
Novembre					1	276	2,6	2,8	2	79	6,5	2,5
Décembre	1	76	2,8	3,5	2	663	6,5	4,1	2	89	7,8	2,2
Février						101	3,4	6,5	2	205	5,2	6,7
Mars	1	52	7,8	3,2	2	156	8,5	2,4	2	63	2,5	4,5
Mai						122	8,5	3,9	6	50	6,5	3,1
Juin	2	80	5,2	4,7	1	100	4,2	4,8	1	102	10,4	5,6
		34	6	6,4						73	18,8	3,2
										87	5,2	6,8

TABL. 4. — Variations cytologiques de la thyroïde chez des mâles retenus en eau douce.

L'activité thyroïdienne n'apparaît jamais très intense.

Elle reste moyenne chez les jeunes mâles immatures, présentant parfois quelques pointes plus élevées.

Pour les adultes, l'activité la plus importante se manifeste en février-mars, avant que les mâles ne soient prêts à émettre leurs produits sexuels. A ce moment, l'activité apparaît plus basse.

Discussion des résultats.

L'activité thyroïdienne, dans les différents cas envisagés, varie d'une manière significative au cours de l'année.

Cette activité semble toujours moins importante chez les mâles que chez les femelles.

En mer elle est relativement faible, tant chez les mâles que chez les femelles. Cependant remarquons que nous n'avons pu étudier que des poissons pêchés en fin d'été ou en automne. Nous ne pouvons donc rien dire concernant l'activité thyroïdienne des poissons, au début de leur séjour en mer.

C'est au cours de la remontée des oueds que nous voyons l'activité thyroïdienne devenir plus importante et s'affirmer, en même temps que la maturation des gonades s'accomplit.

Ainsi chez l'*Alosa alosa* l'accroissement de l'activité thyroïdienne accompagne la maturation des gonades. Ce parallélisme a été déjà signalé dans de nombreux cas. Mais alors que chez *Phoxinus* (BARRINGTON et MATTY), *Esox lucius* (ZAITZEV), *Clupea harengus* (BUCHMANN) l'activité thyroïdienne semble maximum au moment de la ponte, nous remarquons que chez *Alosa alosa* comme chez *Misgurnus fossilis* (LIEBER) ou *Gadus callarias* (WOODHEAD) c'est avant l'émission des produits sexuels que cette activité est maximum. Au moment même de la ponte une chute importante intervient.

Mais s'il y a parallélisme entre les deux phénomènes rien ne nous permet d'affirmer si c'est l'activité thyroïdienne qui a un effet stimulant dans la maturation des gonades ou si les deux phénomènes coïncident simplement. Dans les oueds les jeunes immatures ont une activité thyroïdienne qui n'est jamais faible et chez certains même nous observons un développement en pointe de cette activité, indépendamment de toute évolution des gonades. Il semble donc qu'il faudrait plutôt penser à une modification cyclique de l'activité physiologique qui chez les adultes s'accompagnerait de la maturation des gonades.

Chez les poissons remontant les oueds on note une élévation sensible de l'activité thyroïdienne. Ainsi la migration anadrome est accompagnée d'une activité glandulaire plus intense. D'une manière générale l'activité semble toujours plus importante en eau douce qu'en mer. Ceci est valable pour les jeunes immatures qui ont une activité très faible en mer et moyennement importante en eau douce.

Une corrélation entre les phénomènes de migration et l'activité thyroïdienne a été maintes fois envisagée. Pour *Alosa alosa*, dans le cycle normal, l'activité thyroïdienne s'accroît donc au cours de la remontée en eau douce. Est-ce l'augmentation de cette activité, correspondant à une activation générale du métabolisme, qui permet la migration à contre-courant ? Cependant une activité thyroïdienne également assez importante est constatée chez des jeunes immatures qui vont descendre en mer.

Est-ce le fait du passage de l'eau de mer en eau douce qui entraîne cette élévation d'activité ? Mais le même accroissement se manifeste pour les formes bloquées en eau douce. Notons cependant que l'élévation y est, peut-être, plus progressive et que les variations individuelles sont assez importantes. Mais notons aussi que ces formes bloquées en eau douce semblent amorcer un déplacement vers l'amont au moment de la maturation, au moment où leur activité thyroïdienne est la plus importante.

Quand on parle de cycle d'activité thyroïdienne il faut envisager aussi l'intervention hypophysaire et même de l'ensemble neuro-endocrinien des organismes. Cette activité de sécrétion endocrine se traduit dans l'activité fonctionnelle, telles la maturation des gonades, les migrations... Les facteurs externes interviennent aussi (saisons, salinité). Mais leur action peut sembler secondaire. Les aloses bloquées en eau douce présentent les mêmes modifications thyroïdiennes cycliques que celles qui effectuent normalement leur migration de la mer en eau douce. Dans le même ordre d'idée nous observons que, les conditions externes étant les mêmes pour tous, la maturation sexuelle est beaucoup plus précoce chez les poissons les plus âgés que chez ceux qui en sont à leur première maturation (le décalage est de deux ou trois mois).

C'est donc, dans tous ces cas, que le déterminisme prépondérant est un phénomène interne, dont l'activité thyroïdienne est une des manifestations.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRINGTON (E.J.W.) et MATTY (J.A.), 1954. — Seasonal variation in the thyroid gland of the minnow *Phoxinus phoxinus* L.; with some observations on the effect of temperature. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 124 : 89-95.
- BUCHMANN (H.), 1940. — Hypophyse und Thyroidea im Individualzyklus des Herrings. — *Zool. Jb. Abt.*, 66 (2) : 191-262.
- DALES (S.) et HOAR (W.S.), 1954. — Effects of thyroxine and thiourea on the early development of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). — *Canad. Journ. Zool.*, 32 : 244-51.
- FONTAINE (M.), 1948. — Du rôle joué par les facteurs internes dans certaines migrations de poissons : étude critique de diverses méthodes d'investigation. — *J. Cons. inter. Explor. Mer*, 15, n° 3 : 283-94.
- 1953. — La fonction hypophyso-thyroïdienne des poissons dans ses rapports avec leur morphologie et leur comportement. — *Ibid.*, 19, n° 1 : 23-38.
- 1954. — Du déterminisme physiologique des migrations. — *Biol. Rev.*, 29 : 390-418.
- FURNESTIN (J.), 1952. — L'alose d'El Kansera, cas d'une adaptation totale d'une espèce anadrome aux eaux douces. — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 234 : 2018-20.
- FURNESTIN (J.) et VINCENT (A.), 1955. — Persistance de la phase migratoire chez l'alose marocaine adaptée aux eaux douces. — *Ibid.*, 240 : 355-57.
- HAGEN (F. VON), 1936. — Die wichtigsten Endokrinen des Flussals. Thyroidea, Thymus, und Hypophyse im Lebenszyklus des Flussals (*Anguilla vulgaris*) nebst einigen Untersuchungen über das chromophile und chromophobe Kolloid der Thyroidea. — *Zool. Jb. (Abt. 2 Anat.)* 61 : 467.
- HOAR (W.S.), 1939. — The thyroid gland of the Atlantic Salmon. — *J. Morph.*, 65 : 257-95.
- 1952. — Thyroid function in some anadromous and landlocked teleosts. — *Trans. roy. Soc. Cah.*, 46 (série 3; sect. 5) : 39-53.
- LAHAYE (J.), 1960. — Croissance et maturation des ovocytes chez la forme totalement adaptée aux eaux douces de l'alose marocaine (*Alosa alosa* L.). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 24 (4) : 499-512.
- 1963. — L'ovogénèse chez quelques poissons téléostéens des eaux douces marocaines. — *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 43 (4) : 201-280.
- LIEBER (A.), 1930. — Jahreszyklus der Schilddrüse von *Misgurnus fossilis*. — *Z. wiss. Zool.*, 148 : 364.
- MÜLLER (J.), 1953. — Über die Wirkung von Thyroxin und Thyreotropem Hormon auf den Stoffwechsel und die Färbung der Goldfishes. — *Z. vergl. Physiol.*, 35 : 1-12.
- OLIVÉREAU (M.), 1954. — Hypophyse et glande thyroïde chez les poissons. Etude histo-physiologique de quelques corrélations endocriniennes en particulier chez *Salmo salar* L. — *Ann. Inst. océanogr.*, 29 : 95.
- PICKFORD (G.E.) et ATZ (J.W.), 1957. — The physiology of the pituitary gland of fishes. — *N. Y. Zool. Soc.*
- SMITH (D.C.W.), 1956. — The role of endocrine organs in the salinity tolerance of the trout. — *Mem. Soc. End.*, 5 : 83-98.
- SWIFT (D.R.), 1954. — Seasonal variations in the growth rate, thyroid gland activity and food reserves of brown trout (*Salmo trutta*). — *J. exp. Biol.* : 751-764.
- WOODHEAD (A.D.), 1959. — Variations in the activity of the thyroid gland of the cod *Gadus callarias* L. in relation to its migrations in the Barents sea. — *J. Mar. biol. Assoc. U. K.*, 38 : I Seasonal changes : 407-415; II The « dummy run » of the immature fish : 417-422.
- 1963. — The migrations of fish. — *World fishing*, 3-4.
- ZAITZEV (A.V.), 1955. — Recherches histologiques des variations annuelles de la glande thyroïde du brochet et l'activité neuro-sécrétrice des noyaux hypothalamiques au cours de la variation saisonnière de la fonction thyroïdienne de l'hypophyse. — *C. R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 104 : 415-18 (en russe).
-