

Rôle des photorécepteurs céphaliques et de la thyroxine exogène sur l'activité sexuelle chez le pigeon domestique (*Columba livia*)

Yousria Lechekhab¹, Leila Djouini-Brahimi², Amel Chouabia¹, Rédha Djenidi¹ et Mohamed Salah Boulakoud¹

¹⁾ Laboratoire d'Ecophysiologie Animale, Faculté des Sciences, Département de Biologie, Université Badji Mokhtar, BP 12, Annaba 23000, Algérie.

²⁾ Laboratoire d'Endocrinologie Appliquée, Faculté des Sciences, Département de Biologie, Université Badji Mokhtar, BP 12, Annaba 23000, Algérie.

Accepté le 24/09/2009

ملخص

من خلال الدراسة تبين إن عند الطيور الحمام الأهلي تمر الغدد الجنسية بفترة نمو ثم اختزال وذلك تحت نظام ضوئي طويل (16:8L) وقد تبين جليا دور المستقبلات الضوئية الدماغية في عملية استقبال وتحويل المؤشر محفز للمحور التكاثري بحيث و بعد قص ريش رأس الطيور من المقدمة إلى مؤخرة الرأس ثم طلائه بمادة الحبر الصيني لعدة مرات لضمان سمك الطبقة العازلة لم يتم ملاحظة أي نمو ونضج للغدد الجنسية في المقابل الطيور التي تم إفقاد بصرها هناك نمو تم اختزال للغدد الجنسية. أما الطيور المعاملة بجرعة 10 و20 ملغ/ل من هرمون الثيروكسين الخارجي ومع إفقاد بصر الطيور ثمة هناك نمو غير معنوي للغدد. في الأخير إن معايرة نسبة هرمون الثيروكسين في البلازما بين انخفاض النسب خاصة الفوج (20) موازنة بذلك لعملية تبديل الريش.

الكلمات المفتاحية: نظام ضوئي؛ الثيروكسين؛ المستقبل الضوئي؛ تكاثر؛ طيور.

Résumé

Chez le pigeon, la photorégulation de la période de reproduction repose sur certains facteurs endocriniens et environnementaux. Le traitement de pigeons domestiques (*c*) consiste à inoculer les yeux, et à obscurcir leurs têtes afin de masquer les photorécepteurs crâniens en maculant la tête en noir avec l'encre de Chine. Les pigeons mâles sont maintenus sous une plage horaire longue de 16L : 08D, et sont traités à des doses de 10 et 20 mg/l de thyroxine (T4) exogène (groupes T10 et T20) ou de 5 et 10 mg/l d'un antithyroïdien, le carbimazole (groupes C5 et C10). Les résultats montrent, chez les pigeons du groupe T10, une involution testiculaire, contrairement au groupe T20 où les testicules se développent, mais à un rythme moins rapide que chez les témoins. Il est à noter que les gonades régressent après 5 semaines d'expérimentation. Chez le groupe C5, le développement des gonades reste continu, alors que chez le groupe C10, les gonades se développent durant 5 semaines, puis entrent en régression spontanée, comme chez les individus du lot témoin. La T4 plasmatique diminue chez le groupe C5 durant la phase photo-réfractaire et augmente chez tous les autres groupes, notamment pendant la phase de photostimulation. Enfin, la mue est significative ($P < 0,05$) chez le témoin (T) et le groupe T20. Il apparaît donc que la mue est accélérée sous une photopériode longue, ce qui confirme que le comportement sexuel du pigeon dépend bien de la longueur du jour. La présence de T4 accélère la sécrétion de la prolactine à la base de la mue.

Mots clés : photopériode; thyroxine; photorécepteurs; reproduction; oiseaux; pigeon.

Abstract

In pigeons (*Columba livia*), as in most passerine species of birds, the photoregulation of the breeding season depends upon endocrine and environmental cues. Inoculated and blackhead birds were treated with 10 and 20mg/l of exogenous thyroxin (T4) while others received carbimazole, an anti-thyroid drug, at 2 doses of 5 and 10mg/l, and that under long photoperiods of 16L: 08. The obtained data reveal that animals treated with 10 mg/l of thyroxin did not undergo any gonadal growth, while those which received 20mg/l went through a complete cycle of testicular growth and regression. Yet, those treated with 5mg of carbimazole had an enlarged testes throughout the experimental period, while birds treated with 10mg/l of carbimazole did have an identical profile of testicular growth and regression to that recorded for control birds. Plasma thyroxin concentrations were reduced in individuals treated with carbimazole during photorefractoriness. Finally, moulting score was remarkably higher in birds treated with 20 mg of thyroxin compared to the remaining groups, during the photostimulatory period. Therefore it appears that moulting is accelerated under a long

Auteur correspondant: yousria-lachakhab@yahoo.com (Yousria Lechekhab)

photoperiod, which confirms that the pigeons sexual behavior depends much on the length of day. The presence of T4 accelerates the secretion of prolactin which is responsible of the moult.

Key words: photoperiod; thyroxin; photoreceptor; reproduction; birds; pigeon.

1. INTRODUCTION

La reproduction chez les oiseaux est un processus physiologique marqué par une dépendance aux facteurs de l'environnement avec la mise en place d'un « timing » à travers lequel toutes les espèces entrent en période de reproduction.

La saisonnalité de la reproduction est sous le contrôle de plusieurs facteurs environnementaux appelés ultimes et proximaux [1]. L'équilibre naturel entraîne une sélection d'individus des deux sexes, ce qui permet d'ailleurs de générer des jeunes à des périodes de l'année où l'abondance de la nourriture est maximale [1]. La photopériode, considérée comme étant la variation annuelle de la durée de la phase claire, correspond au facteur principal dans la stimulation de l'activité de reproduction. Il a été démontré que le système de synthèse et de sécrétion de LHRH contrôle physiologiquement la saison de reproduction des oiseaux [2 ; 3]. La saison de reproduction influence la sécrétion pulsatile de la LH consécutive à une élévation du taux d'hormones stéroïdes [4, 5]. Cette sécrétion de LH est notamment accrue en présence de testostérone [2]. La saison sexuelle se caractérise par un développement et une maturation gonadique chez les deux sexes.

Beaucoup d'équipes de recherches dans le monde ont joué un rôle prépondérant dans la compréhension de l'effet d'entraînement par la photopériode de la saison de reproduction chez les oiseaux [4-6].

Les oiseaux sont capables de mesurer la durée de la photopériode soit à partir du nyctémère [7], soit elle repose sur l'existence d'une horloge biologique endogène [8, 9]. Contrairement à ce qui existe chez les mammifères, la perception

de l'information lumineuse s'effectue, chez les oiseaux, beaucoup plus par voie transcrânienne, grâce aux photorécepteurs encéphaliques, que par voie oculaire [10, 11]. En effet, l'horloge biologique a d'abord un fonctionnement propre et un rythme autonome. Chez les oiseaux, les signaux lumineux perçus par la rétine sont interprétés par le noyau supra-chiasmatic de l'hypothalamus [12].

Il a été démontré que chez les Colombiformes, la phase photo-stimulante des gonades dure trois mois sous les conditions naturelles [13], mais peut durer de 5 à 6 semaines si les pigeons sont exposés à des jours longs de 18L: 6D [14]. Cette influence photopériodique n'est plus de mise concernant la phase réfractaire, car, dès le retour des jours courts de l'automne, l'activité gonadique n'est plus photo-réglée et les gonades entrent en phase photo-réfractaire [6]. Cette phase s'accompagne généralement d'une diminution du taux de GnRH et d'une augmentation des concentrations en prolactine et en hormones thyroïdiennes [15]. Chez la caille, la GnRH permet de réguler l'activité de reproduction en modulant la synthèse et la sécrétion des GnRH-I et II [16].

Il est utile de rappeler qu'il existe deux types de photo-réfractations : l'une absolue, l'autre relative. La première est généralement observée chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*) qui, maintenus sous des jours longs, les rendraient par la suite incapables de répondre à d'autres stimuli [17]. Par contre, la deuxième photo-réfractation se rencontre chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), dont la régression des gonades ne se produit que lorsque les jours sont courts [18].

Le rôle de la glande thyroïde dans la

régulation de l'activité de reproduction a été bien établi depuis les années 40 [19]. Il reste que les effets sont différents selon les espèces. La thyroxine (T₄), une des hormones de la glande thyroïde, permettrait à elle seule le développement et le maintien de la phase photoréfractaire, jusqu'au retour des jours courts de l'automne [17-20].

Notre étude tente de mettre en évidence le rôle de la T₄ chez un modèle biologique étudié au laboratoire, le pigeon domestique ou biset (*Columba livia*) et de s'intéresser à la transduction du signal lumineux par le masquage des photorécepteurs crâniens et l'inoculation des oiseaux, et leur effet sur l'activité de la glande thyroïde, dans un processus de régulation de la saison de reproduction.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Animaux

Vingt pigeons domestiques (ou pigeon biset) de sexe mâle, ont été capturés à Annaba durant le mois de février 2003. Les pigeons ont été placés dans des cages au niveau de l'animalerie du Département de biologie. Les cages sont équipées de mangeoires et d'abreuvoirs. La lumière est assurée avec des tubes de Néon. Les oiseaux, qui pesaient à leur arrivée, de 170 à 300 g, ont été placés sous des conditions photopériodiques naturelles et à la température ambiante de 19±1°C pendant 1 mois, afin de les acclimater aux conditions du laboratoire.

Les pigeons reçoivent comme alimentation un mélange de grains de blé et des miettes de pain; l'eau de boisson est fournie *ad libitum*. L'entretien des cages est assuré quotidiennement.

2.2 Protocole

Les oiseaux ont été répartis en 5 groupes expérimentaux de 4 individus chacun (n= 4). L'expérimentation consiste à maintenir les pigeons sous un régime

photopériodique long de 16L : 8D (assuré par une minuterie réglée à 16 h d'éclairage et 8 h d'obscurité) et de les traiter à différentes doses de thyroxine (T₄) ou de carbimazole (C). Les traitements ont consisté soit à inoculer les oiseaux, soit à masquer les photorécepteurs crâniens en leur maculant la tête en noir. La T₄ exogène (L-thyroxine, code 136B52, Sigma Chemical Co., UK) en poudre, est dissoute dans une solution de NaOH à 0,001 mol/L, et complétée avec 1 L d'eau distillée (10 et 20 mg/L de T₄ pour les groupes T₁₀ et T₂₀). Le carbimazole (médicament antithyroïdien, présenté sous forme de comprimés de 5 mg, qui bloque la biosynthèse des hormones thyroïdiennes), est dissout dans une solution de NaOH à 0,001 mol/L et complété avec 1 L d'eau distillée (5 et 10 mg/L, pour les groupes C₅ et C₁₀).

Les oiseaux du lot témoin (T) ne reçoivent que de l'eau distillée. Les solutions sont versées dans les abreuvoirs des cages, renouvelées tous les 2 jours et mesurées avant et après chaque administration.

L'inoculation des pigeons des groupes T₁₀ et C₁₀ est réalisée par l'introduction d'une aiguille stérilisée dans la rétine, après avoir au préalable lié les pattes et les ailes des oiseaux afin d'éviter tout incident. D'autre part, le masquage des photorécepteurs encéphaliques a été réalisé pour les

groupes T₂₀ et C₅ après un rasage très ras des plumes de la tête, par étalement de plusieurs couches d'encre de Chine comme matière noire isolante.

2.3 Dissection, mue et prélèvement sanguin

2.3.1 Dissection

La technique de dissection des oiseaux est spécifique [5]. Après anesthésie locale faite du côté droit de l'animal, entre la dernière paire de côtes et le muscle

intercostal, une petite incision est pratiquée à l'aide de ciseaux pointus. Les membranes entourant les gonades sont dégagées avec une pince. La forme et la taille des gonades sont examinées *in situ*, et le volume testiculaire est calculé selon la formule (1).

$$V=4/3 \pi a^2b \quad (1)$$

a : ½ longueur (mm),

b : ½ largeur (mm).

Le calcul du volume testiculaire se fait par intervalle de 2 semaines.

2.3.2 Mue

Chez les oiseaux, chaque aile comporte 9 plumes primaires et le renouvellement des plumes coïncide avec la fin de la saison de reproduction. La progression de la mue procède d'une façon symétrique sur les deux ailes. Le calcul du score des nouvelles plumes se fait selon la formule (2).

$$S = A+B/2 \quad (2)$$

A : nombre de plumes primaires du côté gauche ;

B : nombre de plumes primaires du côté droit.

On attribue le score de 1 pour chaque nouvelle plume. Le calcul du score de la mue se fait à 2 semaines d'intervalle.

2.3.3 Prélèvements sanguins

Les prélèvements sanguins sont réalisés après ponction des veines des ailes, avec une collecte d'environ 2 ml de sang dans des tubes héparinés. Après centrifugation à 3000 trs/min pendant 20 mn, le plasma obtenu est congelé à -20°C et utilisé pour le dosage de la T4. Les prélèvements sont réalisés à 0, 4, 6 et 10 semaines de l'expérimentation.

2.4 Dosage hormonal

Le Test Access Free T4 utilise une technique immuno-enzymatique de chimiluminescence à particules paramagnétiques pour le dosage de la T4 libre dans le plasma. Cette technique utilise un anticorps monoclonal anti-T4 couplé à la biotine. L'échantillon, la solution tamponnée de protéines et la phase solide sont déposés dans la cuvette réactionnelle. Après incubation, la séparation dans un champ magnétique et le lavage élimine tout produit non lié à la phase solide. Un substrat chimio-luminescent (Lum- Phos 530) est ajouté à la cuvette réactionnelle et la lumière générée est mesurée à l'aide d'un luminomètre. La lumière est inversement proportionnelle à la concentration de la T4 libre dans l'échantillon.

2.5 Analyse statistique

Les résultats présentés par la moyennes ± écart-type, ont été traités par le logiciel Minitab. Les données ont été analysées par le test de comparaison multiple des moyennes à 2 critères, suivi du test de Newman et Keulls, afin de suivre l'évolution des traitements appliqués au fil des semaines expérimentales et de les comparer au lot témoin.

3. RESULTATS

3.1 Variation du volume testiculaire

Les résultats concernant le volume testiculaire des pigeons soumis à des jours longs (16L : 8D), traités à la T4 exogène et au carbimazole aux différentes doses expérimentées, sont présentés dans la figure 1.

Chez les animaux du groupe témoin (T), une croissance testiculaire significative ($P < 0,05$) a été enregistrée à la 4ème semaine de l'expérimentation, suivie d'une régression spontanée très

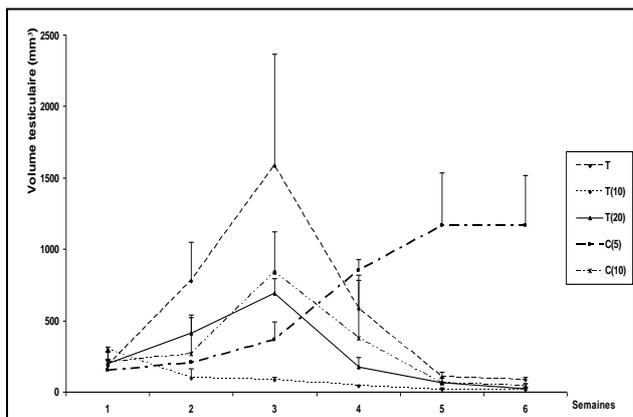


Figure 1. Volume testiculaire moyen.

significative ($P < 0,01$), avec des valeurs moyennes inférieures aux moyennes initiales. Le traitement des pigeons à la T4 exogène chez le groupe T10, entraîne une régression testiculaire hautement significative ($P < 0,01$). Par contre, chez le groupe T20, les gonades se développent de manière non significative ($P > 0,05$) par rapport au lot témoin, malgré le traitement à la T4, puis régressent.

L'analyse des moyennes des 2 groupes C5 et C10 révèle un développement testiculaire continu et significatif ($p < 0,05$) chez le groupe C5 sans passage des gonades en phase de régression, alors que chez le groupe C10 les gonades régressent après 4 à 5 semaines expérimentales. D'autre part, les gonades du groupe C10, qui avaient le même profil que celui des pigeons du groupe témoin, montrent des différences non significatives ($P > 0,05$) tout au long de l'expérimentation, par rapport aux individus du lot témoin.

3.2 Score de la mue

Les résultats du score de la mue des pigeons élevés sous des jours longs (16L : 8D), et traités à la T4 exogène et au Carbimazole aux différentes doses sont présentés dans la figure 2.

On observe une évolution significative ($P < 0,05$) de la mue chez les oiseaux du groupe témoin (T) à partir de la 6ème semaine. Par contre, chez le lot T20, il y a une augmentation hautement significative

($P < 0,001$) du score de la mue, jusqu'à la 6ème semaine d'expérimentation. Chez les pigeons traités au carbimazole, on note le même profil de la progression de la mue que chez le groupe T, les différences n'étant pas significatives ($P > 0,05$) avec un effet dose.

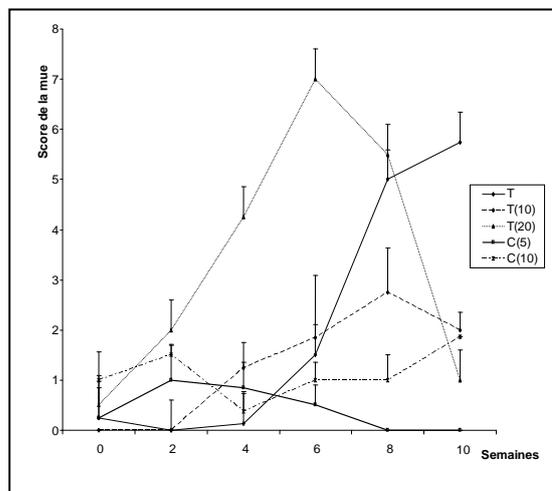


Figure 2. Score de la mue ($X \pm s$, $n=4$).

3.3 Concentration en T4 plasmatique

Les résultats du dosage de la concentration en T4 plasmatique chez les pigeons photo-stimulés (16L : 8D) traités à la T4 exogène et au carbimazole sont présentés dans la figure 3.

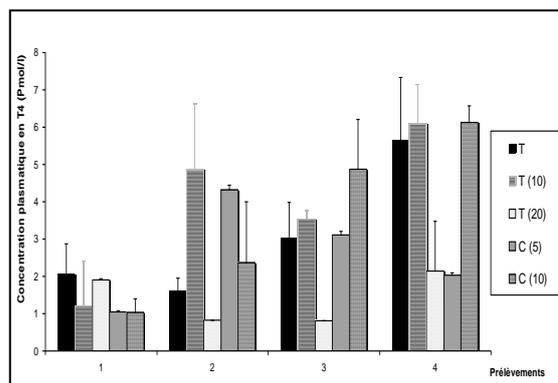


Figure 3. Concentrations plasmatiques en T4 ($m \pm s$, $n = 4$).

Chez les 3 groupes (T, C5 et C10) les concentrations plasmatiques en T4 augmentent significativement ($P < 0,05$) à partir du 3ème prélèvement. Cependant, on enregistre une diminution significative ($P < 0,05$) des concentrations en T4

plasmatiques chez le groupe T20 au 2ème et 3ème prélèvement. Par contre, chez le groupe T10, les niveaux plasmatiques augmentent significativement ($P < 0,05$) après seulement 2 semaines d'expérimentation. Après la 10ème semaine expérimentale, la réponse thyroïdienne la plus marquée a été enregistrée chez le groupe C5 où les niveaux plasmatiques sont trois fois plus importants que ceux à 0 semaine.

4. DISCUSSION

Durant cette étude, nous avons trouvé que l'expression des hormones thyroïdiennes et des photorécepteurs durant la saison de reproduction du pigeon domestique, *Columba livia*, ne sont pas en totale dépendance. Les résultats obtenus confirment que sous une plage horaire de 16L : 8D, la période d'activité sexuelle du pigeon biset mâle est de 5 à 6 semaines (lot T). Chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*), exposés à une photopériode de 13L : 11D, la réponse gonadique est assez lente et la régression survient tardivement. Par contre, sous une plage horaire plus longue, la phase d'activité sexuelle est plus rapide et ne dure que 5 semaines [10]. Ces données montrent bien que l'expression du comportement sexuel du pigeon et de la plupart des oiseaux, est fonction de la durée de la lumière du jour.

L'importance fonctionnelle de la T4 chez le pigeon domestique prend des circuits différents, et il est admis qu'elle soit inhibitrice de l'activité sexuelle, dans la mesure où l'administration de T4 exogène aux doses de 10 et 20 mg/l aux pigeons maintenus sous des jours longs (18L : 6D) ou sous des jours courts (8L : 16D), s'est traduite par une involution testiculaire spontanée [14]. Les résultats de la présente étude montrent que l'administration de 10 mg/L et de 20 mg/L de T4 exogène à des pigeons inoculés, ou après obscurcissement de la tête (groupes T10, T20), produit respectivement un effet « jours courts » et un effet « jours

longs ». En effet, la réponse gonadique est inhibée chez les oiseaux du groupe T10, mais contrairement au groupe T20, ces résultats suggèrent l'existence d'une sensibilité à la thyroxine et que des voies photo-neuro-endocriniennes existent bien chez le pigeon domestique. Toutefois, les doses administrées ne permettent pas d'exclure la possibilité qu'à ces doses, peu de temps avant l'allumage principal (début de saison) et la sécrétion de LHRH et de la testostérone, se fondent pour aboutir à ces réponses de la part des pigeons. Dans ces conditions extrêmes, les photorécepteurs rétiniens et crâniens sont dans l'incapacité de focaliser pour les premiers et mesurer la durée de l'éclairement journalier pour les seconds. Cet état a été notamment observé chez les canards, les moineaux des campagnes et la caille [20-22]. Par conséquent, cette source primaire de LHRH est suffisante pour permettre aux gonades de se développer, mais reste non significative par rapport au lot témoin. Chez les oiseaux en général, dès que le seuil photopériodique de la photosensibilité (12L : 12D) est dépassé, la sécrétion de LHRH est imminente [23]. D'autre part, il a été démontré que chez la caille castrée ou inoculée, exposée à une photopériode longue, les niveaux de LHRH diminuent sensiblement [24]. Il semblerait que la présence de LHRH et de stéroïdes entraînent des effets inhibiteurs sur les récepteurs à la T4. Chez les mammifères, comme le Hamster sexuellement mature, son inoculation a entraîné une involution testiculaire spontanée, ce qui reviendrait à dire que les photorécepteurs rétiniens ont une part importante dans la perception et la stimulation nerveuse permettant de libérer les hormones de l'axe de reproduction [25].

La présente étude a montré que chez le pigeon biset (groupe C5), le développement des gonades se poursuit sans discontinuité jusqu'à la 10ème semaine expérimentale, contrairement à tous les groupes expérimentaux. Ce type

de développement est aussi retrouvé chez les oiseaux thyroïdectomisés [15]. Pour les pigeons du groupe C10, la réponse gonadique est classique, avec une phase de développement et de maturation suivie d'une phase de régression testiculaire spontanée.

Durant notre étude, l'utilisation d'un antithyroïdien a diminué uniquement l'activité de la glande thyroïde, l'expression du comportement sexuel régulateur n'étant pas réduit complètement, notamment chez le C5.

Le dosage RIA de la T4 indique une augmentation des niveaux plasmatiques chez les groupes T10, C5 et C10, sans que cela soit accompagné par une mue des plumes primaires. Ceci reviendrait certainement à la testostérone qui inhibe la progression de la mue et que les hormones thyroïdiennes inhiberaient à leur tour la sécrétion de LHRH [2]. Il y a aussi lieu d'observer que chez les témoins, l'augmentation des niveaux plasmatiques en T4 durant la phase réfractaire, est contemporaine de l'augmentation du score de la mue, alors que chez le groupe T20, l'apparition de nouvelles plumes lors de la phase photo-stimulante s'accompagne d'une élévation des niveaux de T4. Il est évident qu'il n'y a pas, chez le pigeon biset, de relation étroite entre la réponse gonadique et la mue. Cependant, il y aura toujours un lien entre le début de la mue et la sécrétion de prolactine.

5. CONCLUSION

Les résultats obtenus montrent une action spécifique et mimétique de la T4 aux jours longs, et confirment le caractère peu dominant de la photopériode dans l'action stimulante de la saison de reproduction chez le pigeon domestique. On peut considérer la T4 comme le maillon de la chaîne reproductrice, régulant la saison de reproduction et que par conséquent, l'existence d'un ou de plusieurs circuits de contrôle nerveux et hormonaux, permet aux pigeons de mieux

contrôler leur saison de reproduction. Il est clair qu'une photopériode longue accélère la mue, ce qui lui confère une importance écologique, et que la présence de T4 accélère la sécrétion de la prolactine à la base de la mue.

Références

- [1] J.R. Backer, *The evolution of breeding seasons*, Evolution: Essays on Aspect of Evolutionary Biology, Ed. GR de Beer, London, 1938a, p.161-177.
- [2] A. Dawson, *The effect of day length and testosterone on the initiation and progress of molt in starlings (Sturnus vulgaris)*, Ibis Vol. 136, 1994, p. 335-340.
- [3] A. Dawson, V. M. King, G. E. Bentley, G. F. Ball, *Photoperiodic control of seasonality in birds*, J. Biol. Rhythms, Vol. 16, 2001, p. 365-380.
- [4] A.R. Goldsmith, T.J. Nicholls, G. Plowman, *Introduction of photo refractoriness in thyroidectomized starlings exposed to long but not short daily photoperiods, by a single injection of thyroxin*, J. Endo., 1985a, p. 123-158.
- [5] A. Dawson, B.K. Follett, A.R. Goldsmith, T.J. Nicholls, *GnRH, pituitary, plasma FSH and PRL photo stimulation and photo refractoriness in intact and thyroidectomized starlings*, J. Endo., Vol. 105, 1985a, p.71-77.
- [6] T.J. Nicholls, A.R. Goldsmith, A. Dawson, *Photorefractoriness in birds and comparison with mammals*, Physiol. Rev., Vol. 68, 1988, p. 133-176.
- [7] P. Berthold, *Endogen Periodik*, Universitatis Verlag, 1974.
- [8] F.H.A. Marshall, *Sexual periodicity and the causes which determine it*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci., Vol. 226, 1936, p. 423-456.

- [9] G.E. Büning, *Die endogenen tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion*, Ber. Dt. Ges., Vol. 54, 1936, p. 590.
- [10] A. Benoit, *Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard*, CR. Soc. Bio., Vol. 118, 1935a, p. 669-703.
- [11] A. Benoit, *Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez le canard*, CR. Soc. Biol., Vol. 120, 1938a, p. 123-139.
- [12] S. Ebihara and H. Kawamura, *Central mechanism of circadian rhythms in birds*, Biological Rhythms in Birds: Neural and Endocrine Aspects, (Y. Tanabe, K. Tanaka, and T. Ookawa, eds.), Springer, Berlin, 1980, p. 71-78.
- [13] R.H. Murton, N.J. Weestwood, *Avian Breeding Cycles* (Oxford University Press), 1977.
- [14] Y. Lechekhab, *Rôle de la Photopériode et de la thyroxine dans la régulation de la reproduction chez le pigeon domestique (Columba livia)*, Thèse de Magister, Université d'Annaba, 1997.
- [15] M.S. Boulakoud, A.R. Goldsmith, *Thyroxin treatment induces changes in GnRH characteristic of photo refractoriness in starlings (Sturnus vulgaris)*, Gen. Comp. Endo., Vol. 82, 1991, p. 78-85.
- [16] T. Ubika, S. Kim, Y. Huang, J. Reid, J. Jiang, T. Osugi, V.S. Chowdhury, K. Tsutsui, E. Bentley, *Gonadotropin-inhibitory hormone neurons interact directly with gonadotropin-releasing hormone-I and -II neurons in European starling's brain*, Endocrinology, Vol. 194, Issue 1, 2008, p. 268-278.
- [17] A. Dawson, *The effect of daylength and testosterone on the initiation and progress of molt in starlings (Sturnus vulgaris)*, Ibis 136, 1994, p. 335-340.
- [18] B.K. Follett, J.E. Robinson, *Photoperiod and gonadotrophin secretion in birds*, Prog. Reprod. Biol., Vol. 5, 1980, p. 39-61.
- [19] A.A. Woitkevitsch, *Dependence of seasonal periodicity in gonadal changes on the thyroid gland in European starlings (Sturnus vulgaris)*, L. Dokl. Acad. Sci., Vol. 27, 1944, p. 741-745.
- [20] A.R. Goldsmith, T.J. Nicholls, *Thyroxin induces photo refractoriness and stimulates prolactin secretion in European starlings (Sturnus vulgaris)*, J. Endo. Vol. 101, 1984a, p. 1-3.
- [21] A. Dawson, *Pharmacological doses of T4 stimulates the effects of increased day length, and thyroidectomised decreased day length on the reproductive system of European starlings*, J. Exp. Zool., Vol. 249, 1989a, p. 62-67.
- [22] F.E. Wilson, *Neither retinal nor pineal photoreceptors mediate photoperiodic control of seasonal reproduction in American tree sparrows*, J. Exp. Zool., Vol. 259, 1991, p. 12-17.
- [23] P.J. Sharp, A. Dawson, R.W. Lea, *Control of LH and PRL secretion in birds*, Comp. Biochem. Physiol., Vol. 199, 1998, p. 275-282.
- [24] M. Konishi, S. Emlen, R. Ricklefs, J.C. Wingfield, *Contribution on birds studies biology*, Sci., Vol. 246, 1989, p. 465-472.
- [25] R.G. Foster, A.M. Schalken, W.J. Degrip, *A comparison of some photoreceptors characteristics in the pineal and retina in the Djungarian hamster*, J. Com. Physiol., Vol. A169, 1991, p. 39-49.