1987. JOURNÉES RECH. PORCINE EN FRANCE, 19, 107-114.

Q1706

EVOLUTION DES SECRETIONS HORMONALES (LH, FSH, prolactine, $E_2$17 β) PENDANT LA PHASE FOLLICULAIRE DU CYCLE SEXUEL CHEZ LA TRUIE

Armelle PRUNIER (1), Sylvaine CAMOUS (2), J.P. RAVAULT (3), Françoise MARTINAT-BOTTE (4)

(1) I.N.R.A. - Station de Recherches Porcines, Saint-Gilles 35590 L'HERMITAGE
(2) I.N.R.A. - Station de Physiologie Animale 78350 JOUY-EN-JOSAS
(3) I.N.R.A. - Station de Physiologie de la Reproduction, Nouzilly 37380 MONNAIE
(4) Institut Technique du Porc, M.N.E. - 149, rue de Bercy 75595 PARIS Cédex 12

INTRODUCTION

Les grandes lignes de l'évolution des sécrétions hormonales au cours du cycle sexuel sont maintenant connues (THIBAULT et LEVASSEUR, 1979 ; VAN DE WIEL *et al.*, 1981). Sous l'influence du GnRH d'origine hypothalamique, l'hypophyse sécrète sous forme pulsatile LH et FSH qui agissent sur l'ovaire. FSH joue un rôle prépondérant dans la croissance folliculaire et LH dans la formation des corps jaunes et le maintien de leur activité. De plus, LH et FSH induisent la sécrétion par l'ovaire de stéroïdes qui sont essentiellement l'oestradiol 17 β ($E_2$17 β) et la progestérone. Les sécrétions de LH et de FSH sont elles-mêmes modulées par ces stéroïdes grâce à un système de retrocontrôle agissant au niveau hypothalamo-hypophysaire. Une dernière hormone hypophysaire, la prolactine (PRL), semble participer au contrôle de l'activité ovarienne et notamment dans l'espèce porcine, à la régression des corps jaunes.

Cependant, chez la truie, des données précises concernant l'évolution du rythme des pulses de LH et les variations associées des sécrétions de FSH, prolactine et oestrogènes manquent encore. Aussi, une expérience a été mise en place pour déterminer l'évolution de ces hormones pendant la phase folliculaire du cycle sexuel.

I - MATERIEL ET METHODES

1. ANIMAUX, PRÉLÈVEMENTS ET DOSAGES

L'expérience a été réalisée à NOUZILLY pendant l'hiver, de Novembre 1979 àJanvier 1980, sur 5 femelles LR x LW ayant déjà présenté 3 à 8 oestrus à intervalles réguliers. Un cathéter a été posé dans une veine jugulaire sur les 5 truies et dans la veine utéro-ovarienne de chaque ovaire sur 2 d'entre elles. L'opération sous anesthésie générale a eu lieu entre J14 et J17 (J0 = premier jour de l'oestrus). A partir du lendemain matin, du sang ovarien et jugulaire a été collecté toutes les 15 minutes pendant 96 à 108 heures. L'oestrus a été recherché avec un verrat adulte matin et soir à 9h30 et 17h00. Les ovaires des 2 truies portant des cathéters utéro-ovariens ont été examinés à l'abattage 1 à 3 jours après l'arrêt des prélèvements.

Après centrifugation le plasma est recueilli et conservé à 20°C jusqu'au dosage. Les concentrations des hormones sont mesurées par dosage radioimmunologique mis au point par VANDALEM *et al.* (1981) pour la FSH, SAUMANDE (1981) pour l'$E_2$17β, RAVAULT *et al.* (1982) pour la PRL et CAMOUS *et al.* (1985) pour la LH.

2. ANALYSES STATISTIQUES

Les pulses de LH sont détectés grâce à un programme élaboré par M. BONNEAU suivant la méhode décrite par MERRIAM et WACHTER (1982). Les résultats ont été centrés sur le début du pic ovulatoire de LH (to) defini comme le moment où la concentration plasmatique devient constamment supérieure ou égale à 5 ng LH/ml. Les moyennes des concentrations hormonales ont été calculées pour chaque truie sur des intervalles de 12 heures (h). Les comparaisons ont été faites intra-femelle par analyse de variance suivie du test de Scheffé.

II - RESULTATS

L'oestrus est apparu entre J 18 et J 22 soit 2 à 6 jours après le début des prélèvements. Une des truies portant un cathéter utéro-ovarien (truie 1) a eu une ovulation normale (16 corps jaunes) tandis que l'autre (truie 2) présentaità côté des corps jaunes (n = 13) de gros follicules de plus de 10 mm de diamètre (n = 6).

FIGURE 1

ÉVOLUTION DES CONCENTRATIONS PLASMATIQUES D'$E_2$17 β DANS LA VEINE UTÉRO-OVARIENNE, DE FSH, PRL ET LH DANS LA VEINE JUGULAIRE CHEZ 2 TRUIES CARACTÉRISTIQUES (t = 0 : début du pic de LH, ——— : œstrus)

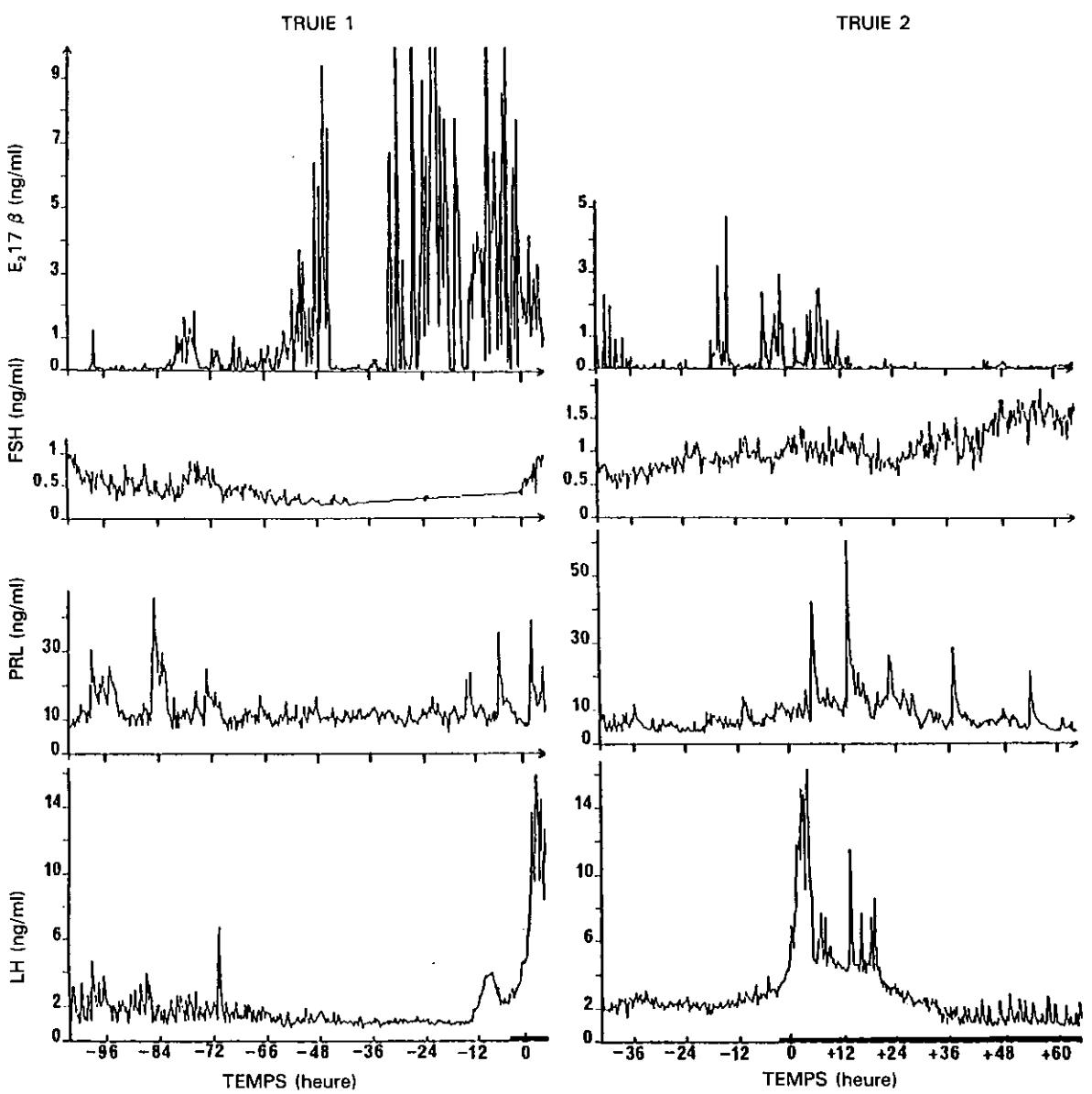


TABLEAU 1

ÉVOLUTION DE LA SÉCRÉTION DE LH AU COURS DE LA PHASE FOLLICULAIRE CHEZ LA TRUIE

Temps (heure)	TRUIE 1			TRUIE 2			TRUIE 3			TRUIE 4			TRUIE 5		
	Oestrus	Pulses no/12h	LH g/ml *	Oestrus	Pulses no/12h	LH ng/ml *	Oestrus	Pulses no/12h	LH ng/ml *	Oestrus	Pulses no/12h	LH ng/ml *	Oestrus	Pulses no/12h	LH ng/ml *
− 96 h	—	9	2,11^{a}												
− 84 h	—	13	1,75^{ab}										—	1	3,08^{e}
− 72 h	—	9	1,86^{ab}										—	2	2,64^{b}
− 60 h	—	7	1,34^{c}				—	1	3,40^{ac}				—	2	2,50^{bc}
− 48 h	—	4	1,23^{c}				—	3	3,27^{a}				—	1	2,25^{d}
− 36 h	—	0	1,16^{c}	—	2	2,42^{a}	—	0	2,80^{b}	—	1	2,17^{e}	—	0	2,23^{d}
− 24 h	—	0	1,12^{c}	—	0	2,22^{a}	—	1	2,90^{b}	—	1	2,19^{e}	—	0	2,37^{dc}
− 12 h	—	1	3,06^{d}	—	1	3,11^{b}	+	1	3,60^{c}	—	0	2,51^{b}	—	0	3,37^{e}
0 h	+			+	ND	7,59	+	ND	6,69	+	ND	9,83	—	ND	10,14
12 h	+			+	ND	4,62	+	ND	6,05	+	ND	6,50	—		
24 h	+			+	2	2,35^{a}	+	1	3,19^{a}	+	1	3,14^{bc}	+		
36 h	+			+	10	1,49^{c}				+	6	2,64^{c}	+		
48 h	+			+	9	1,58^{c}									
60 h															

(*) a, b, c, d, e, les moyennes affectées de lettres différentes diffèrent au seuil $P < 0,05$. La période du pic ovulatoire (0-24 h) a été exclue de l'analyse de variance.
ND : Non déterminé.

1. SÉCRÉTION DE LH (figure 1, tableau 1).

Trois truies ont été prélevées pendant plus de 48 h avant le début du pic de LH. L'une (truie 1) présente des pulses de LH typiques (augmentation rapide de la concentration et décroissance exponentielle) avec une fréquence proche de 1 par heure. Chez les 2 autres truies (3 et 5) les fluctuations sont atypiques et le nombre de pulses a vraisemblablement été sous estimé. Cependant, chez les 3 femelles on observe une diminution significative du niveau moyen de LH. Puis, entre -36 et -12 h le niveau moyen de LH est faible et les pulses sont très rares chez les 5 femelles prélevées. Le niveau moyen s'élève légèrement au cours des 12 dernières heures qui précèdent le pic ovulatoire de LH. Celui-ci commence entre 16h30 et 5h30.

Le début de l'oestrus a été détecté au premier passage du verrat suivant le début du pic de LH chez 4/5 truies et seulement 35 heures après, chez la dernière (truie 5). La décharge de LH a duré 13 à 20 h avec une concentration maximale comprise entre 10,3 et 23,1 ng/ml. Des fluctuations importantes apparaissent pendant toute la durée du pic. La décroissance du niveau plasmatique de LH est plus lente que l'augmentation et des pulses de LH apparaissent de nouveau environ 30 h après le début du pic ovulatoire.

2. SÉCRÉTION DE FSH (tableau 2, figure 1)

TABLEAU 2

EVOLUTION DES CONCENTRATIONS PLASMATIQUES DE PRL ET DE FSH DANS LA VEINE JUGULAIRE ET, d'E_2 17 β DANS LA VEINE UTERO-OVARIENNE

Temps (heure)	TRUIE 1			TRUIE 2			TRUIE 3		TRUIE 4		TRUIE 5	
	PRL ng/ml *	FSH ng/ml *	$E_2$17 β pg/ml *	PRL ng/ml *	FSH ng/ml *	$E_2$17 β pg/ml *	PRL ng/ml *	FSH ng/ml *	PRL ng/ml *	FSH ng/ml *	PRL ng/ml *	FSH ng/ml *
- 84 h	14,6^{a}	0,52^{a}	76^{a}									
- 72 h	14,8^{a}	0,53^{a}	463^{b}								7,9^{a}	1,39^{a}
- 60 h	11,6^{b}	0,47^{a}	240^{c}								4,4^{b}	1,06^{bc}
- 48 h	11,2^{b}	0,26^{b}	826^{d}				3,8^{a}	0,56^{a}			3,9^{b}	1,17^{b}
- 36 h	11,1^{b}	0,25^{c}	1 043^{e}				4,1^{a}	0,66^{a}			3,8^{b}	0,62^{d}
- 24 h	10,9^{b}	ND	1 292^{e}	5,7^{a}	0,72^{a}	68^{a}	4,2^{a}	0,59^{a}	7,3^{a}	ND	3,4^{b}	0,89^{b}
- 12 h	12,5^{b}	ND	4 512^{f}	5,6^{a}	0,90^{b}	364^{b}	4,4^{a}	0,91^{b}	5,9^{a}	0,40^{a}	3,6^{b}	0,90^{c}
- 0 h	13,2^{ab}	0,44^{ab}	3 919^{f}	8,2^{ab}	0,94^{bc}	474^{c}	4,9^{a}	1,21^{c}	7,2^{a}	0,62^{ab}	5,1^{b}	0,99^{a}
12 h				13,0^{c}	1,06^{c}	504^{c}	11,7^{b}	1,33^{cb}	9,5^{a}	1,20^{c}	8,3^{a}	1,5^{a}
24 h				16,0^{c}	1,00^{bc}	126^{b}	18,7^{c}	1,65^{d}	8,9^{a}	1,33^{c}		
36 h				9,6^{b}	0,98^{bc}	45^{a}	20,5^{c}	1,4^{a}	14,2^{b}	0,90^{b}		
48 h				7,8^{ab}	1,21^{d}	33^{d}			5,9^{a}	1,22^{c}		
60 h				6,7^{ab}	1,59^{a}	83^{b}						

(*) a, b, c, d, e, les moyennes affectées de lettres différentes diffèrent au seuil $P < 0,05$.
ND : Non déterminé.

Une diminution significative de la concentration moyenne de FSH a lieu aux alentours de 60 h (truie 1) ou de 48 h (truie 5) suivie d'une période de faible sécrétion. Puis avant que la concentration de LH n'augmente, celle de FSH s'accroît dès 36 h (truie 5) ou 24 h (truies 2 et 3). Pendant la

durée du pic de LH, la sécrétion de FSH reste élevée. Après une période de relative déclin, la concentration de FSH continue à s'élever alors que celle de LH est revenue au niveau précédant le pic ovulatoire.

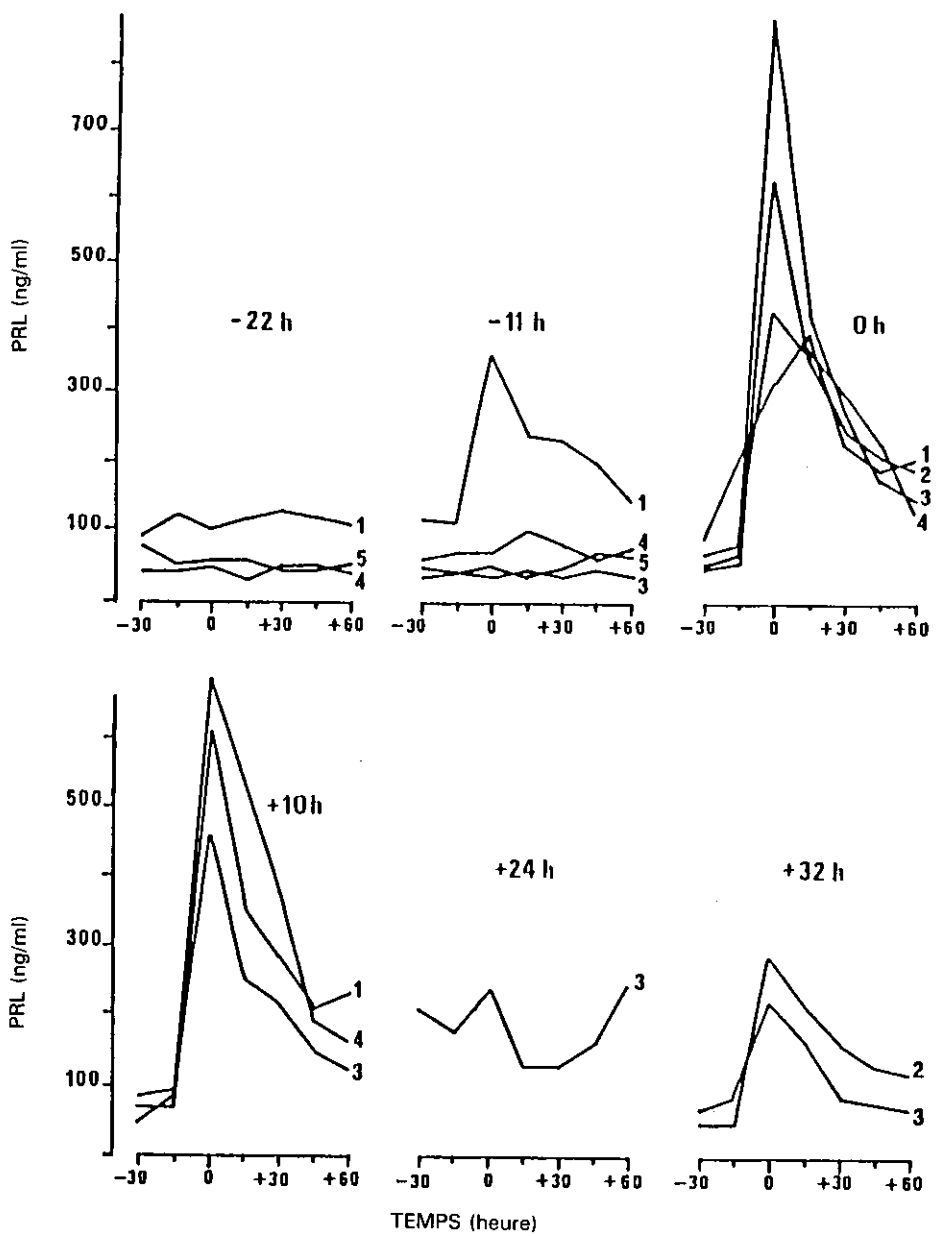
3. SÉCRÉTION DE PRL (tableau 2, figures 1 et 2)

Des pics de PRL atteignant 19 à 86,5 ng/ml et durant 45 à 270 minutes apparaissent chez toutes les femelles.

Ces pics disparaissent en même temps que la concentration moyenne de PRL diminue environ 72 h avant le début du pic de LH. La sécrétion de PRL reste faible jusqu'au début de la décharge de LH. Le niveau moyen s'élève alors et des pics de PRL apparaissent de nouveau dont certains sont liés au passage du verrat. En effet, pendant l'oestrus seulement chaque passage du verrat s'accompagne d'un pic de PRL.

FIGURE 2

ÉVOLUTION DE LA CONCENTRATION PLASMATIQUE DE PRL CHEZ LA TRUIE AU MOMENT DU PASSAGE DU VERRAT A −22, −11, 0, +10, +24 ET +32 HEURES DEPUIS LE DÉBUT DE L'ŒSTRUS (1, 2, 3, 4, 5 : numéros des truies)



Après la décharge de LH le niveau moyen de PRL baisse et devient similaire à celui observé immédiatement avant.

4. SÉCRÉTION DE E_2 17 β (tableau 2, figure 1)

Les variations dans le sang utéro-ovarien de la concentration plasmatique d'$E_2$17 β sont très rapides et de très forte amplitude (8 pg à 23,8 ng/ml).

Chez la truie 1, la sécrétion d'$E_2$17 β augmente de -8h à -24 h et reste élevée jusqu'au début de la décharge de LH. Chez la truie 2, la concentration d'$E_2$17 β s'accroît de -24 h à 12 h, reste élevée immédiatement avant et pendant les 12 premières heures du pic ovulatoire de LH puis diminue de 12 à 24 h après.

III - DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats de cette étude concernant l'évolution des sécrétions hormonales pendant la phase folliculaire confirment ceux obtenus antérieurement chez la truie cyclique (NISWENDER *et al.*, 1970 ; RAYFORD *et al.*, 1971 et 1974 ; HENRICKS *et al.*, 1972 ; PARVIZI *et al.*, 1976 ; VAN DE WIEL *et al.*, 1981 ; ZIECIK *et al.*, 1981 ; FOXCROFT et VAN DE WIEL, 1982 ; TILTON *et al.*, 1982) et apportent des éléments nouveaux :

- La sécrétion de LH est élevée à la fin de la phase lutéale/ début de la phase folliculaire (J 15 et J 16). La fréquence des pulses est alors proche de 1 par heure.

- Peu après le pic ovulatoire de LH, des pulses de LH apparaissent de nouveau et leur fréquence devient proche de 1 par heure.

- Pendant l'oestrus, la mise en présence du verrat induit l'apparition de pics de PRL.

La synthèse de nos résultats avec ceux de la bibliographie permet d'assez bien comprendre le déterminisme du cycle sexuel chez la truie. La sécrétion de prostaglandines par l'utérus entraîne la régression des corps jaunes et la chute de la concentration en progestérone. L'augmentation de la sécrétion de prolactine pendant cette phase contribue vraisemblablement à la lutéolyse (DUSZA *et al.*,1983 ; PRZALA *et al.*, 1984). La suppression de la sécrétion de progestérone permet la libération de celle de LH dont l'augmentation stimule probablement la croissance des follicules et la production d'$E_2$17 β. Cette dernière, dans un premier temps, inhibe les sécrétions hypophysaires de LH, FSH et PRL. Puis, lorsque la concentration d'oestradiol devient suffisante, le rétrocontrôle s'inverse et c'est le pic ovulatoire de LH. Celui-ci s'accompagne de l'augmentation des sécrétions de FSH et de PRL. L'ovulation a lieu à la fin du pic de LH. Des pulses de LH apparaissent de nouveau et leur fréquence reste vraisemblablement élevée tant que la concentration de progestérone est faible. La sécrétion de FSH continue à s'élever ce qui stimulerait la croissance des petits follicules dont certains ovuleront au cycle suivant.

Les niveaux élevés d'$E_2$17 β dans la circulation sanguine induisent l'apparition du comportement sexuel. L'origine et la signification des pics de PRL lors de la mise en présence du verrat au cours de l'oestrus sont inconnues. Des travaux réalisés chez le rat mâle et chez l'homme montrent qu'une sécrétion intense et de courte durée stimule le comportement sexuel alors qu'une sécrétion élevée mais chronique l'inhibe (DRAGO, 1984). L'hypothèse d'une participation de la PRL à la manifestation du comportement d'oestrus chez la truie mériterait d'être étudiée.

Cette étude souligne la complexité des variations hormonales au cours du cycle sexuel. Il s'agit d'un dialogue entre l'hypothalamus, l'hypophyse, les ovaires et l'utérus, chaque modification de la sécrétion de l'un de ces organes induisant une réponse chez l'un ou plusieurs des organes impliqués. Le dialogue ne s'interrompt à aucun moment du cycle et s'intensifie pendant la phase folliculaire.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMOUS S., PRUNIER A., PELLETIER J., 1985. J. Anim. Sci., **60**, 1308-1317.
- DRAGO F., 1984. Neuroscience and behavioral reviews, **8**, 433-439.
- DUSZA L., KRYMOWSKA H., ZIECIK A., TILTON J., 1983. Theriogenology, **20**, 529-535.
- FOXCROFT G.R., VAN DE WIEL D.F.M., 1982. Control of pig reproduction. Butterworths, London. P. 161-177.
- HENRICKS D.M., GUTHRIE H.D., HANDLIN L., 1972. Biol. Reprod., **6**, 210-218.
- MERRIAM G.R., WACHTER K.W., 1982. Amer. J. Physiol. , **243**, 310-318.
- NISWENDER G.D., REICHERT L.E., ZIMMERMAN D.R., 1970. Endocrinology, **87**, 576-580.
- PARVIZI N., ELSAESSER F., SMIDT D., ELLENDORFF F., 1976. J. Endocrinol., **69**, 193-203.
- PRZALA J., GRAZUL A., WIESAK T., 1984. Anim. Reprod. Sci., **7**, 351-362.
- RAVAULT J. R., MARTINAT-BOTTE F., MAUGET R., MARTINAT N., LOCATELLI A., BARITEAU F., 1982. Biol. Reprod., **27**, 1084-1089.
- RAYFORD P.L., BRINKLEY H.J., YOUNG E.P., 1971. Endocrinology, **88**, 707-713.
- RAYFORD P.L., BRINKLEY H.J., YOUNG E.P., REICHERT L.E., 1975. J. Anim. Sci., **39**, 348-354.
- SAUMANDE J., 1981. Steroids, **38**, 425-437.
- THIBAULT C., LEVASSEUR M.C., 1979. La fonction ovarienne chez les mammifères. INRA et Masson Ed., Paris.
- TILTON J.E., FOXCROFT G.R., ZIECIK A.J., COOMBS S.L., WILLIAMS G.L., 1982. Theriogenology, **18**, 227-235.
- VANDALEM J.L., BODART C., PIRENS G., CLOSSET J., HENNEN G., 1979. J. Endocrinol., **81**, 1-10.
- VAN DE WIEL D.F.M., ERKENS J., KOOPS W., VOS E., VAN LANDEGHEM A.A.J., 1981. Biol. Reprod., **24**, 223-233.
- ZIECIK A., TILTON J.E., WILLIAMS G.L., 1981. J. Anim. Sci., **53**, 434-438.