

INFLUENCE D'UNE RESTRICTION ALIMENTAIRE SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA JEUNE TRUIE

2. Puberté et sécrétion des hormones gonadotropes

Armelle PRUNIER, Anne-Marie MOUNIER, Christelle MARTIN

*Institut National de la Recherche Agronomique
Station de Recherches Porcines, 35590 Saint Gilles.*

Avec la collaboration technique de Françoise GIOVANNI, Y. LEBRETON et J. PORTANGUEN.

Vingt femelles de race pure Large White âgées de 80 jours environ sont réparties en deux lots expérimentaux. Celles du lot témoin (lot T) sont nourries selon un plan d'alimentation proche du niveau ad libitum et celles du lot restreint (lot R) reçoivent environ 60 % de cet apport. La puberté est recherchée par détection des chaleurs en présence d'un verrat et par contrôle de l'ovulation grâce au dosage de la progestérone plasmatique. Des prélèvements sériés de sang sont effectués de 8h00 à 20h00 par l'intermédiaire d'un cathéter vers 160 et 210 jours d'âge. A 16h00, toutes les femelles reçoivent une injection intra-veineuse de GnRH (80 ng/kg). Les truies sont abattues 5 à 7 jours après la seconde série de prélèvements et l'appareil génital est disséqué.

Aucune femelle du lot R n'a été pubère avant l'abattage tandis que 4 du lot T ont eu leur premier oestrus entre les deux séries de prélèvements à 203 ± 2 jours d'âge (moyenne $\pm$ écart type de la moyenne). Chez les femelles restées impubères le poids du tractus génital est significativement inférieur dans le lot R. Avant l'injection de GnRH, la concentration plasmatique de FSH ne varie ni avec l'âge ni avec le niveau alimentaire ($P > 0,1$) tandis que le niveau basal de LH augmente avec l'âge indépendamment du niveau alimentaire et que le nombre de pulses de LH est réduit chez les truies restreintes aux deux âges (à 160 jours : $1,5 \pm 0,3$ contre $2,1 \pm 0,4$ pulses/8 heures ; à 210 jours : $1,1 \pm 0,3$ contre $2,9 \pm 0,6$ pulses/8 heures ; $P < 0,05$). Dans le groupe témoin la pulsativité de LH est significativement plus élevée chez celles qui sont pubères le plus tôt aussi bien avant ($2,7 \pm 0,7$ contre $1,9 \pm 0,3$ pulses/8 heures) qu'après le premier oestrus ($4,7 \pm 0,7$ contre $1,7 \pm 0,3$ pulses/8 heures). L'injection de GnRH induit une augmentation des concentrations de LH et de FSH. Pour les deux hormones la réponse est maximale dans le lot R à 160 jours d'âge. Cette expérience montre donc que le retard du développement sexuel chez des truies soumises à un rationnement alimentaire sévère est associé à une réduction de la pulsativité de LH et que la réponse hypophysaire au GnRH varie au cours de la maturation sexuelle.

Influence of nutritional restriction on development of the gilt : Part II : Puberty and secretion of gonadotropin hormones

Twenty Large White gilts ages around 80 days were allocated on a within litter basis to a control (C) or to a restricted group (R). C females were fed on a plane of nutrition close to ad libitum while R females were offered about 60 % of the C diet. Onset of puberty was determined by oestus detection with a mature boar and by control of ovulation after plasma progesterone measurement. Blood samples were collected between 8h00 and 20h00 at around 160 and 210 days of age through a jugular catheter. At 16h00, GnRH was injected as a bolus intra-venously (80 ng/kg). Females were slaughtered 5 to 7 days after the second series of blood sampling and genital tracts were dissected.

None of the R females were pubertal before slaughter while 4 C gilts had their first oestrus between the two series of blood samplings at 203 ± 2 days of age (mean $\pm$ standard error of the mean). The genital tract of the prepubertal females was significantly lighter in the R group. Before GnRH injection, plasma levels of FSH did not vary with age nor with feed level while LH baseline increased with age and number of LH pulses was lower in R females (at 160 days : 1.5 ± 0.3 versus 2.1 ± 0.4 pulses/8 hours ; at 210 days : 1.1 ± 0.3 versus 2.9 ± 0.6 pulses/8 hours ; $P < 0.05$). Within the C group, LH pulsatility was significantly higher in gilts which reached puberty earlier before (2.7 ± 0.7 versus 1.9 ± 0.3 pulses/8 hours) and after the occurrence of the first oestrus (4.3 ± 0.7 versus 1.7 ± 0.3 pulses/8 hours). Plasma concentrations of LH and FSH increased after injection of GnRH. For both hormones, the highest answer was observed in the R group at 160 days of age. This experiment shows that delay of puberty in restricted gilts is associated with a decrease in LH pulsatility and that the pituitary answer to GnRH varies during sexual maturation.

INTRODUCTION

L'étude des sécrétions des hormones gonadotropes et ovariennes a mis en évidence quatre phases au cours du développement sexuel de la truie (CAMOUS et al., 1985 ; PRUNIER, 1985). La dernière phase ou phase d'attente apparaît vers 4-5 mois d'âge et se prolonge jusqu'à la puberté. Elle se caractérise par des sécrétions de LH et de FSH stabilisées à un faible niveau sous l'action des hormones ovariennes. Pendant cette période, l'hypophyse et les ovaires semblent prêts pour le déclenchement de la puberté et seul manquerait le stimulus nécessaire pour induire la croissance préovulatoire des follicules. L'animal est alors particulièrement sensible aux facteurs nutritionnels et une réduction de 30 % de l'apport alimentaire pendant cette phase provoque un retard de puberté (PRUNIER, 1991). Une telle restriction s'accompagne de modifications du poids vif et de la composition corporelle. La concentration des métabolites circulants est affectée, ce qui induit vraisemblablement des modifications de la sécrétion de nombreuses hormones liées au métabolisme (insuline, GH, IGF1, cortisol, hormones thyroïdiennes) et de certains neuropeptides (opiacés). Toutes ces modifications sont susceptibles d'affecter le développement ovarien soit directement, soit indirectement en modifiant la sécrétion des hormones gonadotropes (BRITT et al., 1988 ; FOSTER et al., 1988 ; BOOTH, 1990). Malheureusement, les relations entre ces différents paramètres ont été peu étudiées. Aussi, nous avons comparé les niveaux circulants de plusieurs métabolites (glucose, urée, acides gras libres), d'insuline, de LH et de FSH chez des femelles nourries suivant un plan d'alimentation libéral ou rationnées sévèrement à deux stades au cours de la phase d'attente. Les résultats concernant les métabolites sanguins et l'insuline sont rapportés dans une première publication (MARTIN et al., 1992).

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

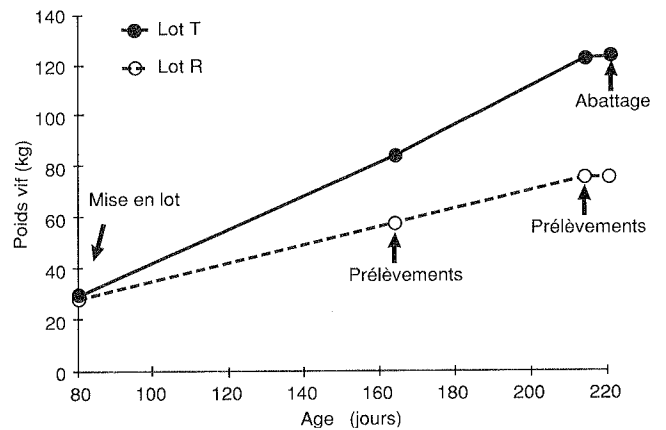
1.1. Mode d'élevage et alimentation des animaux

Vers 80 jours d'âge, 20 femelles Large White issues de 10 portées ont été réparties en deux lots expérimentaux par blocs de soeur de portée. Les femelles du lot témoin (lot T) sont nourries suivant un plan d'alimentation libéral tandis que celles du lot restreint (lot R) reçoivent environ 60 % de cet apport. Les conditions d'élevage ont été rapportées précédemment (MARTIN et al., 1992). A partir de 160 jours d'âge, une détection quotidienne des oestrus est effectuée en présence d'un verrat mature.

1.2. Prélèvements sanguins et dosages

Des prélèvements ponctuels de sang sont effectués une fois par semaine à partir de 150 jours d'âge afin de détecter la première ovulation grâce au dosage de la progestérone suivant la méthode décrite par TERQUI et THIMONIER (1974). Vers 160 et 210 jours, des prélèvements sériés de sang sont effectués (figure 1). Quatre à 6 jours plus tôt, un cathéter est posé dans la veine jugulaire sous anesthésie générale. Les prélèvements de sang sont effectués toutes les 20 minutes de 8h00 à 16h00, puis toutes les 10 minutes jusqu'à 18h00 et enfin toutes les 20 minutes jusqu'à 20h00. Immédiatement après le prélèvement de 16h00, on réalise une injection intra-veineuse de GnRH (80 ng GnRH/kg de poids vif) afin de tester la réponse hypophysaire à l'hormone hypothalamique. Après centrifugation, le plasma est recueilli et conservé à -20°C jusqu'au dosage.

Figure 1 - Age et poids vif des truies à la mise en lot et lors des observations expérimentales



Les concentrations plasmatiques de LH sont mesurées sur tous les prélèvements et celles de FSH sur les prélèvements effectués de 16h00 à 20h00 et sur un pool de plasma constitué par animal à partir des prélèvements effectués de 8h00 à 16h00. Il s'agit de dosages radioimmunologiques mis au point par VANDALEM et al. (1979) pour FSH et CAMOUS et al. (1985) pour LH.

A l'abattage, 5 à 7 jours après la seconde série de prélèvements, l'appareil génital est récupéré et disséqué.

1.3. Analyses statistiques

En ce qui concerne LH et FSH, les sécrétions avant (sécrétion spontanée) et après (sécrétion stimulée) l'injection de GnRH ont été analysées séparément. Les pulses de LH sont détectés grâce à un programme informatique élaboré par M. BONNEAU suivant la procédure décrite par MERRIAM et WACHTER (1982). Aussi pour chaque femelle et chaque âge nous avons déterminé le niveau moyen, le niveau de base et l'amplitude des pulses (= concentration maximale observée pendant le pulse) pour la sécrétion spontanée. Pour la sécrétion stimulée de LH et de FSH, nous avons déterminé le niveau moyen mesuré au cours des 2 premières heures suivant l'injection de GnRH et le niveau maximal atteint.

Les calculs statistiques sont effectués à l'aide du modèle linéaire généralisé (SAS, 1989). Pour les variables mesurées à l'abattage, le modèle d'analyse de variance inclut les effets du niveau alimentaire et du bloc de portée. Pour les autres variables, le modèle en split plot inclut les effets du niveau alimentaire, du bloc de portée, de l'animal, de l'âge, et de l'interaction entre le niveau alimentaire et l'âge. Lorsque l'interaction tend à être significative ($P < 0,1$), les effets de l'âge et du niveau alimentaire sont analysés séparément en incluant dans le modèle soit l'effet de l'animal avec l'âge soit celui du bloc avec le niveau alimentaire. Pour le lot T, l'influence de la précocité sexuelle est recherchée en comparant les performances relatives aux femelles pubères avant la fin de l'expérience à celles des autres par tests de Student pour les variables mesurées à l'abattage et par analyses de variance en incluant les effets de la précocité sexuelle, de l'animal, de l'âge

et de l'interaction entre l'âge et la précocité pour les autres variables. L'étude de l'influence de la précocité sexuelle n'a pas pu être réalisée dans le lot R puisqu'aucune femelle de ce lot n'était pubère avant la fin de l'expérience.

contrairement au lot T dans lequel quatre truies avaient déjà eu un oestrus accompagné d'ovulations ($P < 0,05$). En fait, chez ces dernières, la puberté est apparue entre les deux séries de prélèvements à 203 ± 2 jours d'âge (moyenne $\pm$ écart type de la moyenne).

2. RÉSULTATS

2.1. Développement sexuel

A l'abattage, aucune des femelles du lot R n'était pubère

Chez les femelles restées impubères à l'abattage, le poids des ovaires et le diamètre du plus gros follicule sont similaires dans les deux lots (tableau 1). Par contre, le développement pondéral du tractus génital est moindre chez les femelles rationnées.

Tableau 1 - Effets du niveau alimentaire sur le développement de l'appareil génital des truies restées impubères (moyenne et écart-type de la moyenne)

	Lot T	Lot R	Signification statistique
Poids des ovaires (g)	$5,77 \pm 0,67$	$4,50 \pm 0,36$	NS
Diamètre du plus gros follicule (mm)	$5,2 \pm 0,7$	$4,1 \pm 0,4$	NS
Poids du tractus génital (g)	207 ± 29	143 ± 11	*
Nombre de femelles	6	10	

Seuils de signification statistique : NS : $P > 0,1$; * : $P < 0,05$.

2.2. Sécrétion de LH

La sécrétion spontanée de LH est influencée à la fois par le niveau alimentaire et par l'âge (tableau 2). Le niveau moyen augmente avec l'âge et est plus élevé chez les femelles témoins que chez les femelles rationnées. En fait, le niveau de base augmente avec l'âge tandis que le nombre de pulses/8 heures

augmente avec le niveau alimentaire. L'influence de l'âge sur les niveaux moyen et basal subsiste lorsqu'on élimine de l'analyse les 4 femelles pubères précocement ($P < 0,05$) alors que l'influence du niveau alimentaire sur le niveau moyen et le nombre de pulses disparaît ($P > 0,1$). Par ailleurs, dans le lot témoin, le nombre de pulses est plus élevé aux deux âges chez les quatre femelles qui atteignent la puberté précocement

Tableau 2 - Effets du niveau alimentaire sur la sécrétion spontanée de LH (moyenne et écart-type de la moyenne)

	Lot T	Lot R	Signification statistique
Niveau moyen de LH			
160 jours d'âge	$0,60 \pm 0,06$	$0,56 \pm 0,06$	Niv. alim. : *
210 jours d'âge	$0,83 \pm 0,07$	$0,60 \pm 0,04$	Age : *
			Niv. alim.*âge : NS
Niveau de base de LH			
160 jours d'âge	$0,51 \pm 0,05$	$0,49 \pm 0,06$	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	$0,69 \pm 0,08$	$0,56 \pm 0,05$	Age : *
			Niv. alim.*âge : NS
Niveau maximal des pulses de LH			
160 jours d'âge	$1,18 \pm 0,13$	$1,06 \pm 0,14$	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	$1,37 \pm 0,11$	$1,14 \pm 0,12$	Age : NS
			Niv. alim.*âge : NS
Nombre de pulses de LH			
160 jours d'âge	$2,1 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,3$	Niv. alim. : **
210 jours d'âge	$2,9 \pm 0,6$	$1,1 \pm 0,3$	Age : NS
			Niv. alim.*âge : NS

Seuils de signification statistique : NS : $P > 0,1$; * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$.

(à 160 jours d'âge : $2,7 \pm 0,7$ contre $1,9 \pm 0,3$, à 210 jours : $4,7 \pm 0,7$ contre $1,7 \pm 0,3$, $P < 0,05$). Les autres caractéristiques de la sécrétion spontanée de LH ne diffèrent pas entre les deux groupes de précocité sexuelle du lot T.

L'injection de GnRH induit une augmentation significative de la concentration de LH dans les deux lots aux deux âges (figure 2, tableau 3).

L'intensité de la réponse au GnRH mesurée par la concentration maximale de LH atteinte et par la concentration moyenne au cours des deux premières heures suivant l'injection est la plus élevée chez les femelles rationnées à 160 jours d'âge. Cet effet du rationnement alimentaire sur la réponse au GnRH à 160 jours est moins marqué lorsqu'on élimine de l'analyse les truies pubères précocément puisque la différence de niveau maximal reste significative alors que celle de niveau moyen ne l'est plus ($P > 0,1$). En ce qui concerne le lot T, la précocité sexuelle n'influence significativement la réponse au GnRH ni à 160 ni à 210 jours d'âge ($P > 0,1$).

Figure 2 - Influence de l'injection de GnRH au temps 0 sur les concentrations plasmatiques de LH chez des truies, soumises à une alimentation libérale ou restreinte, prélevées à 160 et à 210 jours d'âge

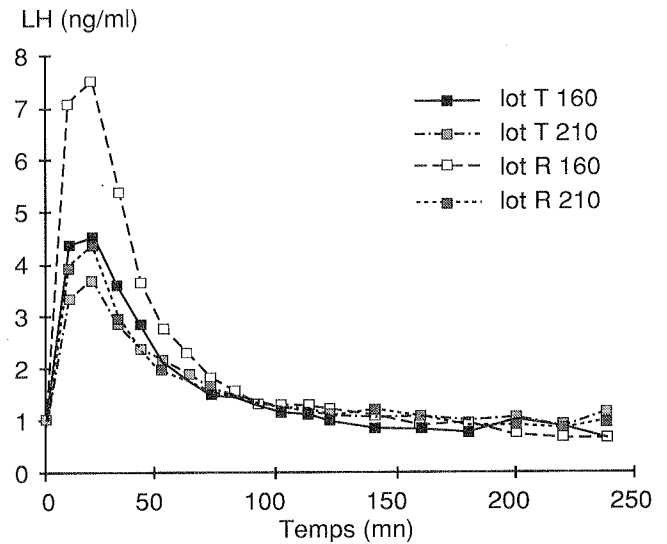


Tableau 3 - Effets du niveau alimentaire sur la sécrétion de LH après l'injection de GnRH (moyenne et écart-type de la moyenne)

	Lot T	Lot R	Signification statistique
Niveau maximal de LH			
160 jours d'âge	$4,84 \pm 0,58$ ^a	$8,57 \pm 0,76$ ^{bv}	Niv. alim. : *
210 jours d'âge	$3,73 \pm 0,81$	$4,81 \pm 0,77$ ^u	Age : ***
			Niv. alim.*âge : **
Niveau moyen de 10 à 120 mn après injection de GnRH			
160 jours d'âge	$\uparrow 2,20 \pm 0,23$ ^a	$\uparrow 3,18 \pm 0,33$ ^{vb}	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	$\uparrow 2,01 \pm 0,29$	$\uparrow 2,12 \pm 0,28$ ^u	Age : **
			Niv. alim.*âge : **

Seuils de signification statistique : NS : $P > 0,1$; * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,01$; *** : $P < 0,001$.

u, v : la différence entre les 2 âges est significative ($P < 0,05$) lorsque l'interaction niveau alimentaire*âge tend à être significative ($P < 0,1$)

a, b : la différence entre les 2 niveaux alimentaires est significative ($P < 0,05$) lorsque l'interaction niveau alimentaire*âge tend à être significative ($P < 0,1$)

↑ la différence avec le niveau moyen avant l'injection de GnRH est significative pour un âge et un niveau alimentaire donnés ($P < 0,05$)

2.3. Sécrétion de FSH

La sécrétion spontanée de FSH varie peu avec l'âge et le niveau alimentaire (tableau 4).

L'injection de GnRH induit une légère augmentation de la concentration de FSH qui est significative sauf pour le lot T à 210 jours d'âge (tableau 4, figure 3). Cette réponse est la plus élevée chez les femelles rationnées à 160 jours. A cet âge la différence de réponse entre les deux lots est significative aussi bien pour le niveau moyen que pour la concentration maximale atteinte. Lorsqu'on élimine de l'analyse les truies les plus précoces il subsiste une tendance ($P < 0,07$). En ce qui concerne les femelles témoins, la précocité sexuelle n'in-

fluence ni la sécrétion spontanée de FSH ni celle observée après l'injection de GnRH ($P > 0,1$).

3. DISCUSSION

La restriction alimentaire pratiquée à partir de 25 kg de poids vif ralentit significativement la vitesse de croissance et réduit de façon importante l'adiposité des jeunes truies (MARTIN et al., 1992). Cette restriction sévère retarde l'apparition de la puberté, conformément aux observations de nombreux auteurs (HAINES et al., 1959 ; ETIENNE et DUEE, 1973 ; DEN HARTOG et NOORDEWIER, 1984). Pour les femelles restées impubères, le poids du tractus génital est inférieur chez les restreintes.

Tableau 4 - Effets du niveau alimentaire sur la sécrétion de FSH
(moyenne et écart-type de la moyenne)

	Lot T	Lot R	Signification statistique
Sécrétion spontanée			
160 jours d'âge	1,57 ± 0,17	2,07 ± 0,21	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	2,30 ± 0,37	1,73 ± 0,11	Age : NS
			Niv. alim.*âge : +
Niveau moyen de 10 à 120 mn après injection de GnRH			
160 jours d'âge	↑ 2,11 ± 0,28 ^a	↑ 2,97 ± 0,40 ^b	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	2,61 ± 0,44	↑ 2,22 ± 0,23	Age : NS
			Niv. alim.*âge : +
Niveau maximal de FSH après injection de GnRH			
160 jours d'âge	2,69 ± 0,32 ^a	3,97 ± 0,54 ^b	Niv. alim. : NS
210 jours d'âge	3,52 ± 0,66	2,75 ± 0,32	Age : NS
			Niv. alim.*âge : +

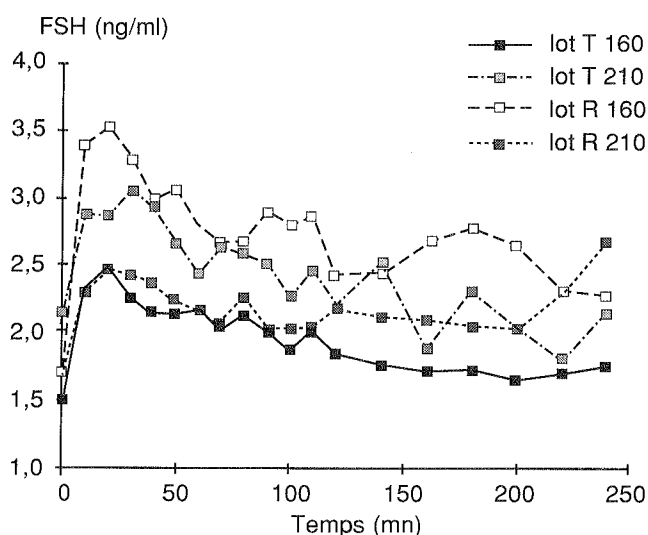
Seuils de signification statistique : NS : $P > 0,1$; + $P < 0,1$, * $P < 0,05$.

a, b la différence entre les 2 niveaux alimentaires est significative ($P < 0,05$) lorsque l'interaction niveau alimentaire*âge tend à être significative ($P < 0,1$)

→ la différence avec le niveau avant l'injection de GnRH n'est pas significative pour un âge et un niveau alimentaire donnés ($P > 0,1$).

↑ la différence avec le niveau avant l'injection de GnRH est significative pour un âge et un niveau alimentaire donnés ($P < 0,05$).

Figure 3 - Influence de l'injection du GnRH au temps 0 sur les concentrations plasmatiques de FSH chez des truies, soumises à une alimentation libérale ou restreinte à 160 et à 210 jours d'âge



Ceci est vraisemblablement lié à une moins grande maturité des ovaires. En effet, ETIENNE et LEGAULT (1974) ont montré qu'il existe une relation significative entre le degré de maturité des ovaires et le développement pondéral du tractus génital.

Les concentrations plasmatiques moyennes de LH et de FSH avant l'injection de GnRH sont peu élevées dans les deux lots et aux deux âges. Ces valeurs sont similaires à celles obtenues par CAMOUS et al. (1985) pour des truies d'âge comparable et confirment que les prélèvements sont bien effectués pen-

dant la phase d'attente dans les deux lots. Cependant, contrairement à l'étude précédente, cette expérience montre une augmentation de la concentration plasmatique moyenne de LH avec l'âge. Cette divergence pourrait s'expliquer par le fait que dans la première étude, les derniers prélèvements avaient été effectués trop longtemps avant la puberté pour qu'il soit possible d'observer une élévation à l'approche de celle-ci. Cette augmentation de la concentration plasmatique de LH à la fin de la phase d'attente semble liée essentiellement à une élévation du niveau basal. Cependant, on ne peut exclure une diminution de l'amplitude et de la durée des pulses comme cela a déjà été montré entre 125 et 180 jours d'âge par CAMOUS et al. (1985). Dans ce cas, certains pulses ne seraient pas détectés si bien que le niveau de base serait artificiellement augmenté et qu'on ne pourrait observer une éventuelle élévation de la fréquence des pulses et une baisse de leur amplitude.

Notre étude montre que la restriction alimentaire a induit une réduction de la fréquence des pulses de LH sans qu'il ait de modification de la sécrétion spontanée de FSH. L'inhibition de la pulsativité de LH semble être liée au retard du développement sexuel puisque cet effet disparaît lorsqu'on retire de l'analyse les femelles pubères précocément. L'inhibition de la pulsativité de LH associée à un retard de puberté chez les truies restreintes est en accord avec les résultats obtenus chez la jeune brebis soumise à une restriction alimentaire très sévère (FITZGERALD et al., 1982 ; FOSTER et OLSTER, 1985). De même, chez la jeune truie, pubère ou non, recevant un apport alimentaire permettant au mieux de couvrir les besoins d'entretien, la sécrétion de LH est anormalement basse en raison d'une inhibition de la pulsativité (ARMSTRONG et BRITT, 1987 ; BRITT et al., 1988 ; BOOTH, 1990). L'influence de la restriction alimentaire sur la sécrétion spontanée de LH peut s'expliquer par les modifications de la glycémie et de l'insulinémie qu'elle provoque (MARTIN et al., 1992). En effet, l'infusion de glucose à des jeunes femelles très sévèrement rationnées permet de

restaurer une pulsativité normale de LH (brebis : FOSTER et al., 1988 ; truie : BOOTH, 1990). Par ailleurs, il a été montré qu'il existe des récepteurs à l'insuline à proximité des terminaisons des neurones à GnRH (BULLEN et al., 1985) et que l'injection d'insuline dans le troisième ventricule provoque une sécrétion accrue de LH (COX et al., 1990). L'influence de la restriction alimentaire sur la sécrétion spontanée de FSH a été moins bien étudiée. Cependant, en accord avec ce que nous observons chez la truie prépubère, FINDLAY et CUMMING (1976) puis XU et al. (1989) n'ont pas obtenu d'effet de la restriction alimentaire sur les niveaux plasmatiques de FSH chez la brebis cyclique.

L'injection de GnRH induit une faible élévation du niveau plasmatique de FSH et une augmentation beaucoup plus marquée de celle de LH conformément à d'autres observations réalisées chez la jeune truie (GUTHRIE et al., 1984 ; VANDALEM, 1986). La libération de LH et de FSH après injection de GnRH est maximale chez les femelles rationnées à 160 jours d'âge. L'augmentation de la sécrétion de LH et de FSH chez les truies soumises au rationnement alimentaire est en accord avec les résultats de BRITT et al. (1988) et laisse supposer que la réduction de la sécrétion spontanée de LH n'est pas due à un déficit de la synthèse de l'hormone au niveau hypophysaire mais plutôt à une inhibition du système générateur des pulses. Notre étude montre que la sécrétion de LH et de FSH après injection de GnRH diminue avec l'âge chez les femelles rationnées et devient à 210 jours similaire à celle des témoins observée aux deux âges. La diminution de la réponse au GnRH peut donc être considérée comme un signe de maturation. La diminution avec l'âge de la sécrétion de LH après injection de GnRH a également été montrée chez la truie entre 60, 120 et 160 jours (GUTHRIE et al., 1984) et le verrat entre 70 et 140 jours d'âge (VANDALEM, 1986). Par contre, chez la jeune truie, VANDALEM (1986) n'observe pas de variation entre 70, 115 et 140 jours d'âge. En ce qui concerne FSH, nos résultats montrent peu de variation avec l'âge de la réponse au GnRH. L'absence de différence avec l'âge a également été observée chez la jeune truie par VANDALEM (1986) alors que ce même auteur obtient une diminution de la réponse entre 70 et 140 jours d'âge chez le jeune verrat de même que GUTHRIE et al. (1984) chez la jeune truie entre 60, 120 et 160 jours. Pour les deux hormones, la divergence de résultats entre les études peut être liée à une différence de

stade de maturité sexuelle pour un âge donné, liée au sexe, au génotype et/ou aux conditions de l'environnement.

Le retard de la maturation sexuelle chez les truies restreintes est associé à une réduction de la fréquence des pulses. On peut donc supposer que le retard de puberté est due à l'insuffisance de la sécrétion de LH puisque cette hormone joue un rôle fondamental dans le contrôle de l'activité ovarienne (THIBAUT et LEVASSEUR, 1977). Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que chez les truies du lot témoin, la fréquence des pulses est plus élevée chez celles qui sont pubères le plus précocement. Cette différence existe à 160 jours d'âge, alors qu'aucune truie n'est encore pubère. On la retrouve à 210 jours mais, à ce stade, les femelles les plus précoces sont prélevées en phase lutéale alors que les autres truies sont encore impubères ce qui explique vraisemblablement la différence observée. Il semble donc qu'il existe une relation positive entre la précocité sexuelle et la fréquence des pulses mesurée pendant la phase d'attente. Une seconde hypothèse, non exclusive de la première, pour expliquer l'effet de la sous nutrition sur la puberté, repose sur un effet direct de l'insuline sur les ovaires. En effet, la glycémie et l'insulinémie sont modifiées chez les femelles recevant une alimentation restreinte par rapport à une alimentation libérale (MARTIN et al., 1992) et, il a été montré que l'insuline peut agir directement sur les ovaires en stimulant la stéroïdogénèse, la différenciation des cellules de la granulosa et leur lutéinisation seule ou en synergie avec LH ou FSH (CHANNING et al., 1976 ; BARBIERI et al., 1983 ; VELDHUIS et KOLP, 1985 ; AMSTERDAM et al., 1988).

CONCLUSION

Nos résultats montrent une relation positive entre le niveau de sécrétion de LH pendant la phase d'attente et l'apparition de la puberté. Ils montrent également que la restriction alimentaire induit un retard de puberté qui est associé à une réduction de la fréquence des pulses de LH. Cette dernière ne semble pas due à un défaut de la synthèse de LH au niveau hypophysaire mais plutôt à une inhibition du système générateur des pulses. Les variations de la glycémie et de l'insulinémie provoquées par la réduction de l'apport alimentaire pourraient expliquer au moins en partie le retard de puberté en influençant la sécrétion de LH et/ou en agissant directement sur l'activité des ovaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMSTERDAM A., MAY J.V., SCHOMBERG D.W., 1988. *Biol. Reprod.*, 39, 379-390.
- ARMSTRONG J.D., BRITT J.H., 1987. *J. Anim. Sci.*, 65, 508-523.
- BARBIERI R.L., RYAN, 1983. *Am. J. Obst. Gynecol.*, 147, 90-101.
- BOOTH P.J., 1990. *J. Reprod. Fert. suppl.* 40, 89-100.
- BRITT J.H., ARMSTRONG J.D., COX N.M., 1988. 11th Inter. Congr. Anim. Reprod. A. I., Dublin, 5, 177-125.
- BULLEN B.A., SKRINAR G.S., BEITINS I.Z., VONMERING G., TURNBULL B.A., MCARTHUR J.W., 1985. *N. Engl. J. Med.* 312, 1349-1353.
- CAMOUS S., PRUNIER A., PELLETIER J., 1985. *J. Anim. Sci.* 60, 1308-1317.
- CHANNING C.P., TSAI V., SACHS D., 1976. *Biol. Reprod.*, 15, 235-247.
- COX N.M., BARBC.R., KESNER J.S., KRAELING R.R., RAMPACÉK G.B., 1990. *J. Reprod. Fert. suppl.* 40, 63, 1990.
- DEN HARTOG L.A., NOORDEWIER G.J., 1984. *J. Agric. Sci.*, 32, 263-280.
- ETIENNE M., DUEE P., 1973. *Ann. Zootech.*, 22, 453-462.
- ETIENNE M., LEGAULT C., 1974. *Journées Rech. Porcine en France*, 6, 57-62.
- FINDLAY J.K., CUMMING I.A., 1976. *Biol. Reprod.* 15, 335-342.
- FIZGERALD J., MICHEL F., BUTLER W.R., 1982. *Biol. Reprod.*, 864-870.

- FOSTER D.L., OLSTER D.H., 1985. *Endocrinol.*, 116, 375-381.
- FOSTER D.L., EBLING F.J.P., VANNERSON L.A., BUCHOLTZ D.C., WOOD R.I., MICKA A.F., 1988. *Reprod. A. I.*, Dublin, 5 : 177-125.
- GUTHRIE H.D., PURSEL V.G., BOLT D.J., NACHMAN R.J., 1984. *Theriogenology* 22, 683-692.
- HAINES A., WARNICK A.C., WALLACE H.D., 1959. *J. Anim. Sci.*, 18, 347-354.
- KIRKWOOD R.N., EVANS F.D., AHERNE F.X., 1987. *Can. J. Anim. Sci.*, 67, 1001-1010, 1987.
- MARTIN C., MOUNIER A.M., PRUNIER A., 1992. *Journées Rech. Porcine en France*, 24, 321-328.
- MERRIAM G.R., WACHTER K.W., 1982. *Am. J. Physiol.*, 243, E310-E318.
- PRUNIER A., 1985. *Journées Rech. Porcine en France*, 17, 123-138.
- PRUNIER A., 1991. *Reprod. Nutr. Dev.*, 31 (sous presse).
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEMS INSTITUTE, 1989. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- TERQUI M., THIMONIER J., 1974. *C.R., Acad. Sci. Paris*, 279, 1109-1112.
- THIBAUT C. et LEVASSEUR M.C., 1977. In : *la fonction ovarienne chez les mammifères*. INRA et Masson Ed., Paris.
- VANDALEM J.L., BODART C., PIRENS G., CLOSSET J., HENNEN G., 1979. *J. Endocrinol.*, 81, 1-10.
- VANDALEM J.L., 1986. Contribution à l'étude des fonctions gonadiques et thyroïdiennes : intérêt d'une approche intégrée. Mémoire agrégé de l'enseignement supérieur. Faculté de Médecine. Université de Liège, Belgique.
- VELDHUIS J.D., KOLP L.A., 1985. *Endocrinol.* 116, 651-660.
- XU Z.Z., MCDONALD, M.F., MCCUTCHEON S.N., 1989. *Anim. Reprod. Sci.*, 19, 67-78.