

Avant-propos :

La **biochimie** est l'étude des réactions chimiques qui se déroulent au sein des êtres vivants, et notamment dans les cellules. La complexité des processus chimiques biologiques est contrôlée à travers la signalisation cellulaire et les transferts d'énergie au cours du métabolisme. Depuis un demi-siècle, la biochimie est parvenue à rendre compte d'un nombre considérable de processus biologiques, au point que pratiquement tous les domaines de la biologie, depuis la botanique jusqu'à la médecine, sont aujourd'hui engagés dans la recherche biochimique, voire biotechnologique. L'objectif principal de la biochimie est de comprendre, en intégrant les données obtenues au niveau moléculaire, comment les biomolécules et leurs interactions génèrent les structures et les processus biologiques observés dans les cellules, ouvrant la voie à la compréhension des organismes dans leur ensemble. Dans ce cadre, la biochimie s'intéresse aux complexes moléculaires tels que les organites, qui constituent un niveau d'organisation de la matière vivante intermédiaire entre les molécules et les cellules.

La biochimie s'intéresse en particulier aux structures, aux fonctions et aux interactions des macromolécules biologiques telles que les glucides, les lipides, les protéines et les acides nucléiques, qui constituent les structures cellulaires et réalisent de nombreuses fonctions biologiques. La chimie cellulaire dépend également de molécules plus petites et d'ions. Ces derniers peuvent être inorganiques, par exemple l'ion hydronium H_3O^+ , l'hydroxyle OH^- ou des cations métalliques, ou bien organiques, comme les acides aminés qui constituent les protéines. Ces espèces chimiques sont essentiellement constituées d'hydrogène, de carbone, d'oxygène et d'azote ; les lipides et les acides nucléiques contiennent en plus du phosphore, tandis que les protéines contiennent du soufre et que les ions et certains cofacteurs sont constitués ou comprennent des oligoéléments tels que le fer, le cobalt, le cuivre, le zinc, le molybdène, l'iode, le brome et le sélénium.

Les résultats de la biochimie trouvent des applications dans de nombreux domaines tels que la médecine, la diététique ou encore l'agriculture ; en médecine, les biochimistes étudient les causes des maladies et les traitements susceptibles de les soigner ; les nutritionnistes utilisent les résultats de la biochimie pour concevoir des régimes alimentaires sains tandis que la compréhension des mécanismes biochimiques permet de comprendre les effets des carences alimentaires ; appliquée à l'agronomie, la biochimie permet de concevoir des engrais adaptés aux différents types de cultures et de sols ainsi que d'optimiser le rendement des cultures, le stockage des récoltes et l'élimination des parasites.

L'Objectif de cette matière :

La matière « biochimie des aliments et régulation » offre des connaissances générales théoriques sur la biochimie structurale des glucides, des lipides et des protéines. Elle permet également d'acquérir des connaissances sur le métabolisme des glucides, des lipides et des protides ainsi que sur les principales voies métaboliques par l'analyse de situations physiologiques spécifiques (jeûne, exercice physique...) et sur les besoins alimentaires de l'Homme (énergie, azote, acides aminés, acides gras essentiels, vitamines, eau...).



Sommaire

Chapitre I :.....	7
Métabolisme des GLUCIDES	7
Les glucides.....	8
1.1 Définition	8
1.2 Rôles des glucides	8
1.3 Classification des glucides	8
1.3.1 Les critères de classification des oses	8
1.3.2 Les osides	9
1.4 Les oses	9
1.4.1 Structure linéaire des oses	9
1.4.2 Série D et L des oses	10
1.4.3. Structure cyclique des oses selon Haworth	11
1.4.4. Principales propriétés des oses	11
1.5 Les osides	11
1.5.1 Définition	11
1.5.2 Mode de liaison des oses	11
1.5.3 Les principaux diholosides.....	12
1.5.4 Les polyosides	14
1.5.5 Hydrolyse enzymatique des osides et polyosides.....	15
1.5.6. Les glycoprotéines.....	16
II. Le métabolisme glucidique.....	17
Chapitre II : Métabolisme des PROTEINES.....	22
Introduction	23
Source de protéines	24
Fonctions des protéines	24
Définition d'une protéine	24
Définition du métabolisme protéique :.....	26
I. La synthèse protéique :.....	27
Les acides aminés libres circulant pénètrent d'abord à l'intérieur des cellules à l'aide de transporteurs dont il existe au moins quatre types, chacun étant commun à plusieurs acides aminés. On distingue :.....	27
II. La dégradation irréversible des acides aminés (ou catabolisme oxydatif des acides aminés) :	28

III. La protéolyse	30
IV. Proteolyse et regulation	31
V. Exploration du metabolisme proteique	31
V.1- Protéines corporelles	31
V-2- Appréciation du capital protéique.....	32
V.3- Bilans d'azote.....	32
Chapitre III :	35
Métabolisme des LIPIDES	35
I. Définition	35
II. Les acides gras	36
II.1. Les acides gras monoinsaturés	36
II.2. Les acides gras polyinsaturés	37
II.3. Classification des lipides	38
III. La β -oxydation des acides gras	43
Conclusion :.....	49
Références bibliographiques :	50



Liste des figures

Figure 1: Structure linéaire des oses	9
Figure 2: Structure du Glycéraldéhyde	10
Figure 3: Structure cyclique des oses selon Haworth	11
Figure 4: structure du maltose	12
Figure 5: structure du lactose	13
Figure 6: structure de l'amidon	14
Figure 7: Les différentes sources de glucides	17
Figure 8: les enzymes du suc gastrique	18
Figure 9: Les transporteurs des glucides	19
Figure 10: le transport du glucose par SGLT1	20
Figure 11: Les voies d'utilisation du glucose	21
Figure 12: structure d'une protéine	25
Figure 13: le métabolisme protéique	26
Figure 14: Structure de L'acide oléique C18 : 1 ω9	37
Figure 15: Réaction de synthèse et de catabolisme des triglycérides	41
Figure 16: les formes de stockage intracellulaire des acides gras	42
Figure 17: Structure d'une molécule de triglycéride	43
Figure 18: La β-oxydation des acides gras	46
Figure 19: Les réactions de la β-oxydation (hélice de Lynen)	49



Chapitre I : Métabolisme des GLUCIDES



Les glucides

1.1 Définition

Ce sont des molécules organiques dont les carbones sont porteurs de

- fonctions alcools (alcool secondaire, alcool primaire),
- d'une fonction aldéhyde ou cétonique (fonction carbonyle)
- d'une fonction acide ou aminée (parfois).

Au total, il s'agit d'aldéhyde ou de cétone polyhydroxylées car un carbone est porteur soit d'un aldéhyde soit d'une cétone, tous les autres étant porteurs de fonctions alcools.

1.2 Rôles des glucides

1. Rôle énergétique

- 40 à 50 % des calories apportées par l'alimentation humaine sont des glucides.
- Ils ont un rôle de réserve énergétique dans le foie et les muscles (glycogène).

2. Rôle structural

Les glucides interviennent comme :

- Éléments de soutien (cellulose), de protection et de reconnaissance dans la cellule.
- Éléments de réserve des végétaux et animaux (glycogène, amidon).
- Constituants de molécules fondamentales : acides nucléiques, coenzymes, vitamines, ...
- Ils représentent un fort pourcentage de la biomasse car la plus grande partie de la matière organique sur la Terre est glucidique.

3. La place du glucose

Principal carburant des tissus

- Seul carburant du fœtus
- Rôle fondamental car tous les glucides alimentaires sont absorbés sous forme de glucose ou convertis en glucose dans le foie.
- Tous les glucides sont synthétisés à partir du glucose dans l'organisme.

1.3 Classification des glucides

On distingue les oses et les osides.

1.3.1 Les critères de classification des oses

Ces critères font appel au nombre d'atomes de carbone de l'ose et à la nature du carbonyle.

- Le nombre d'atomes de carbone : 3C (triose); 6C (hexose)
- La nature du carbonyle : Aldéhyde → Aldose ; Cétone → Cétose

• La combinaison de ces 2 critères caractérise l'ose :

— Aldopentose, Aldohehexose, ...

— Cétopentose, Cétohehexose, ...

1.3.2 Les osides

1. Définition

• Ce sont des molécules dont l'hydrolyse fournit 2 ou plusieurs molécules d'oses. Ces oses sont identiques ou différents.

• On en distingue 2 grands groupes : Holosides et Hétérosides.

2. Holosides

— Liaison de n molécules d'oses par des liaisons glycosidiques.

— Selon le nombre d'oses constitutifs : Di-, Tri, Tétra ... holosides.

— Oligosides : jusqu'à quelques dizaines d'oses.

— Polyosides : quelques centaines d'oses (cellulose, amidon).

3. Hétérosides

— Ils donnent par hydrolyse : oses + aglycone (partie non sucrée).

— Liaison à des Protéines (glycoprotéines), à des Lipides (glycolipides), à des bases.

1.4 Les oses

1.4.1 Structure linéaire des oses

- Nomenclature

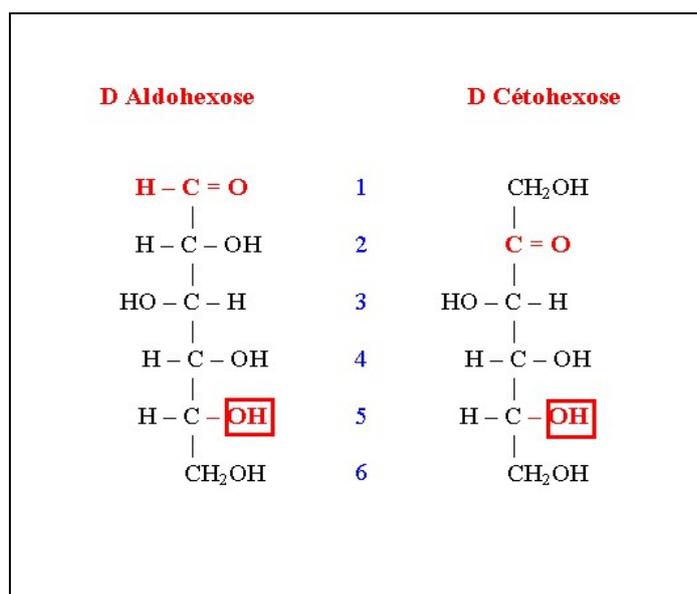


Figure 1: Structure linéaire des oses

- Structure du Glycéraldéhyde

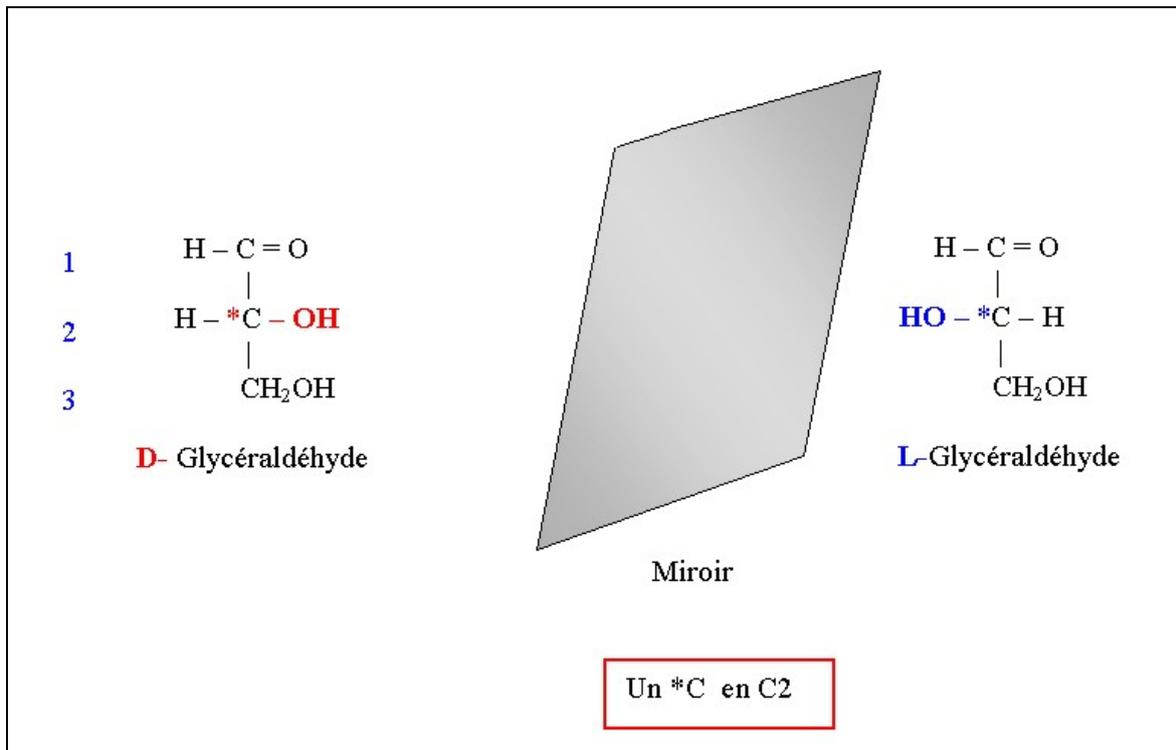


Figure 2: Structure du Glycéraldéhyde

1.4.2 Série D et L des oses

1. Oses de la série D

- Ils sont rattachés au D-Glycéraldéhyde : la configuration spatiale de l'hydroxyle porté par le C subterminal de l'ose (ou Carbone n-1) est identique à celle du D-Glycéraldéhyde.
- La plus grande majorité des oses naturels sont de la série D.

2. Oses de la série L

Ils dérivent par voie chimique du L-Glycéraldéhyde.



1.4.3. Structure cyclique des oses selon Haworth

Deux structures cycliques sont possibles.

- La forme pyranique correspond à un hétérocycle à 6 sommets (5 C et 1 O).
- La forme furanique correspond à un hétérocycle à 5 sommets (4 C et 1 O).

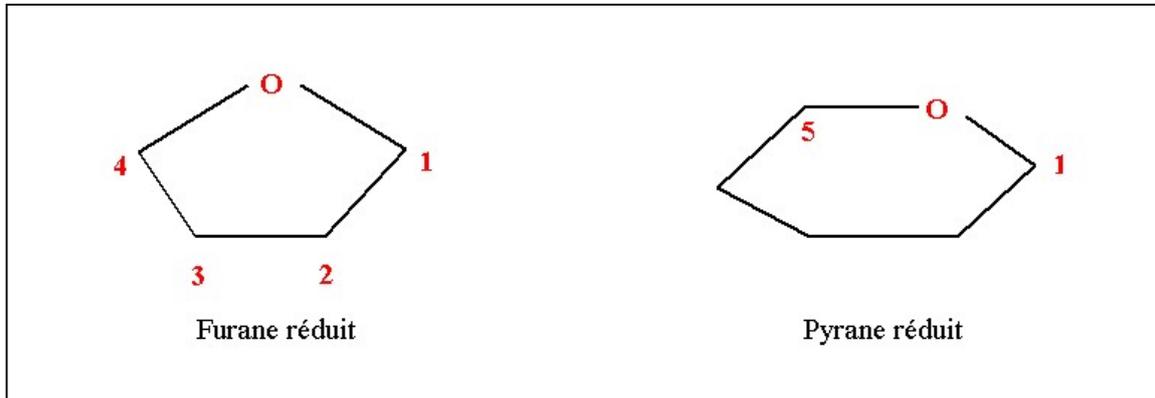


Figure 3: Structure cyclique des oses selon Haworth

1.4.4. Principales propriétés des oses

1. Certains oses (fructose) ou osides (saccharose) ont un goût sucré.
2. Les oses sont très hydrosolubles en raison de leurs nombreuses fonctions alcooliques.
3. Les aldoses sont réducteurs par leur fonction hémiacétalique (pseudoaldéhydrique).

1.5 Les osides

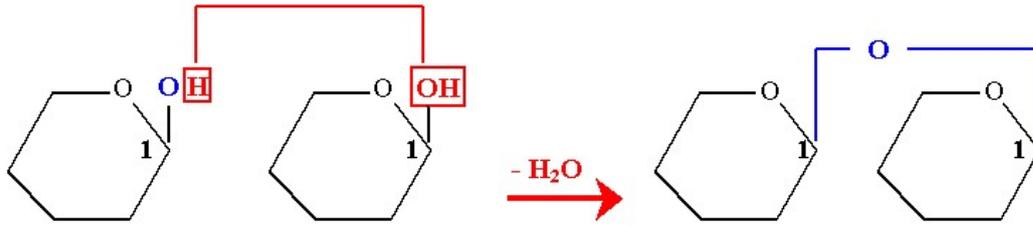
1.5.1 Définition

Les osides sont des molécules qui donnent par hydrolyse 2 ou plusieurs molécules d'oses. Ces oses peuvent être identiques ou différents.

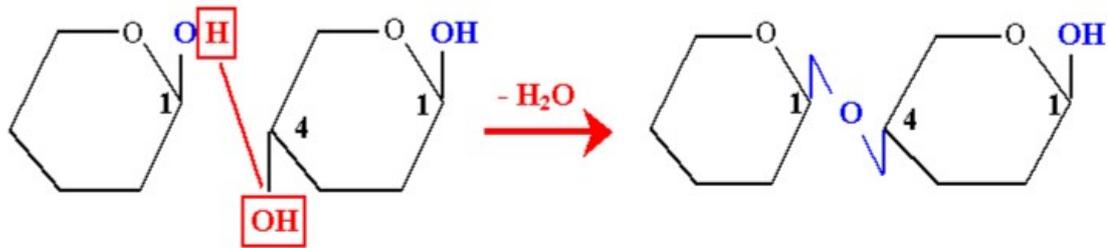
1.5.2 Mode de liaison des oses

Deux oses sont unis entre eux par une liaison osidique (ou glycosidique) pour donner un diholoside. Selon le mode de liaison des 2 oses le diholoside est non réducteur ou réducteur.

1. Diholoside non réducteur : liaison osido-oside Il y a condensation de la fonction hémiacétalique de chaque ose par une liaison osido-oside



2. Diholoside réducteur : liaison osido-osell y a condensation d'une fonction hémiacétalique d'un ose avec une fonction alcoolique d'un second ose par une liaison osido-ose. Il reste donc dans le diholoside un -OH hémiacétalique libre responsable du pouvoir réducteur de la molécule.
3. L'association de 2 oses donne un diholoside, de 3 oses donne un triholoside, etc.



1.5.3 Les principaux diholosides

A. Le Maltose

- C'est un produit d'hydrolyse obtenu lors de la digestion des polysides (amidon et glycogène) par les amylases.
- Il est formé par l'union de 2 molécules de glucose unies en α 1-4. C'est un oside réducteur.
- Il est hydrolysé en 2 molécules de glucose par une enzyme spécifique, la maltase.

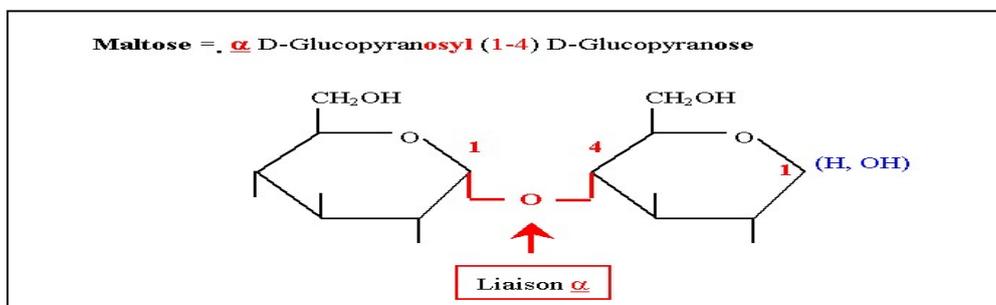


Figure 4: structure du maltose

B. Le Lactose

- Il est présent dans le lait de tous les mammifères.
- C'est un diholoside réducteur constitué d'une molécule de Gal et d'une molécule de Glc unies par une liaison β 1-4 osidique.

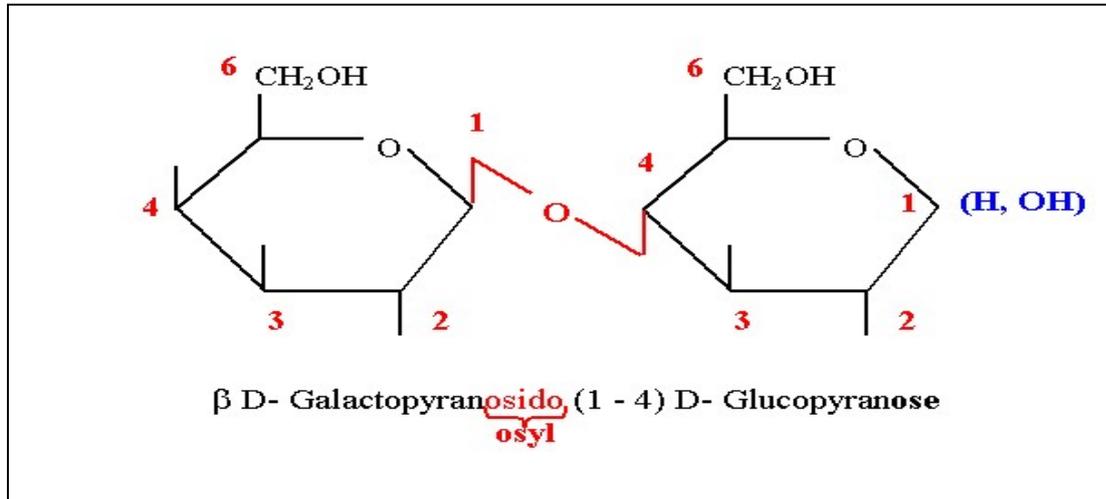


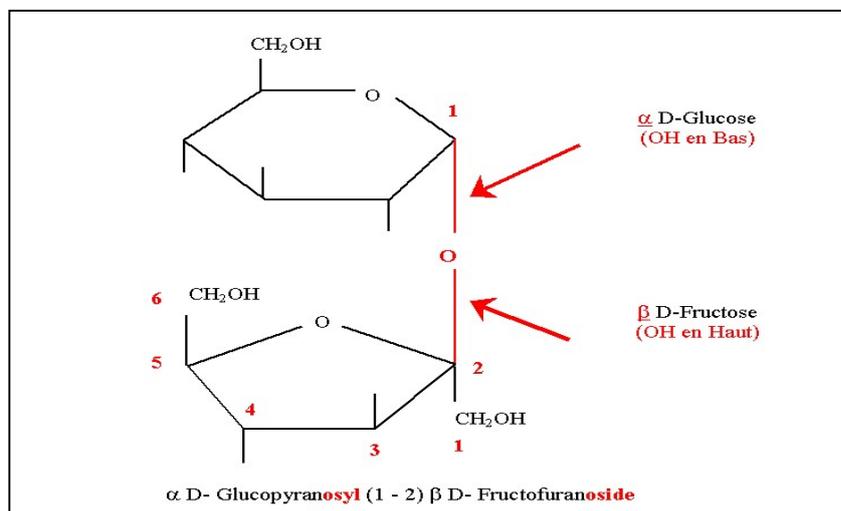
Figure 5: structure du lactose

C. Le Saccharose

- C'est un diholoside non réducteur, très répandu dans les végétaux. C'est le sucre de table.

Le saccharose a un pouvoir rotatoire dextrogyre. Par hydrolyse il donne naissance à un mélange lévogyre. Ceci s'explique car, dans le mélange, le pouvoir rotatoire lévogyre du fructose ($- 92^\circ$) est supérieur au pouvoir rotatoire dextrogyre du glucose ($+ 52^\circ$). Cette propriété a valu au mélange le nom de sucre interverti.

- Le saccharose est hydrolysable par voie enzymatique avec une α glucosidase ou une β fructosidase.



1.5.4 Les polysides

Les polysides homogènes sont constitués d'un seul type d'ose. Ce sont soit des polysides de réserve (amidon, glycogène) soit des polysides de structure (cellulose). Contrairement aux protéines et aux acides nucléiques, le poids moléculaire des polysides n'est pas défini car leur programme de synthèse est déterminé par les enzymes.

A. L'Amidon

- C'est le polyside végétal le plus abondant (réserve glucidique), qui a un rôle nutritionnel important chez l'homme et l'animal.
- Il est synthétisé dans les grains d'amyloplastes des cellules végétales.
- Son poids moléculaire est variable selon l'espèce végétale et peut atteindre plusieurs millions.
- Il est constitué d'une chaîne principale faite de plusieurs molécules de glucose unis en α 1-4 et de ramifications (ou branchements) faites de glucoses unis en α 1-6.

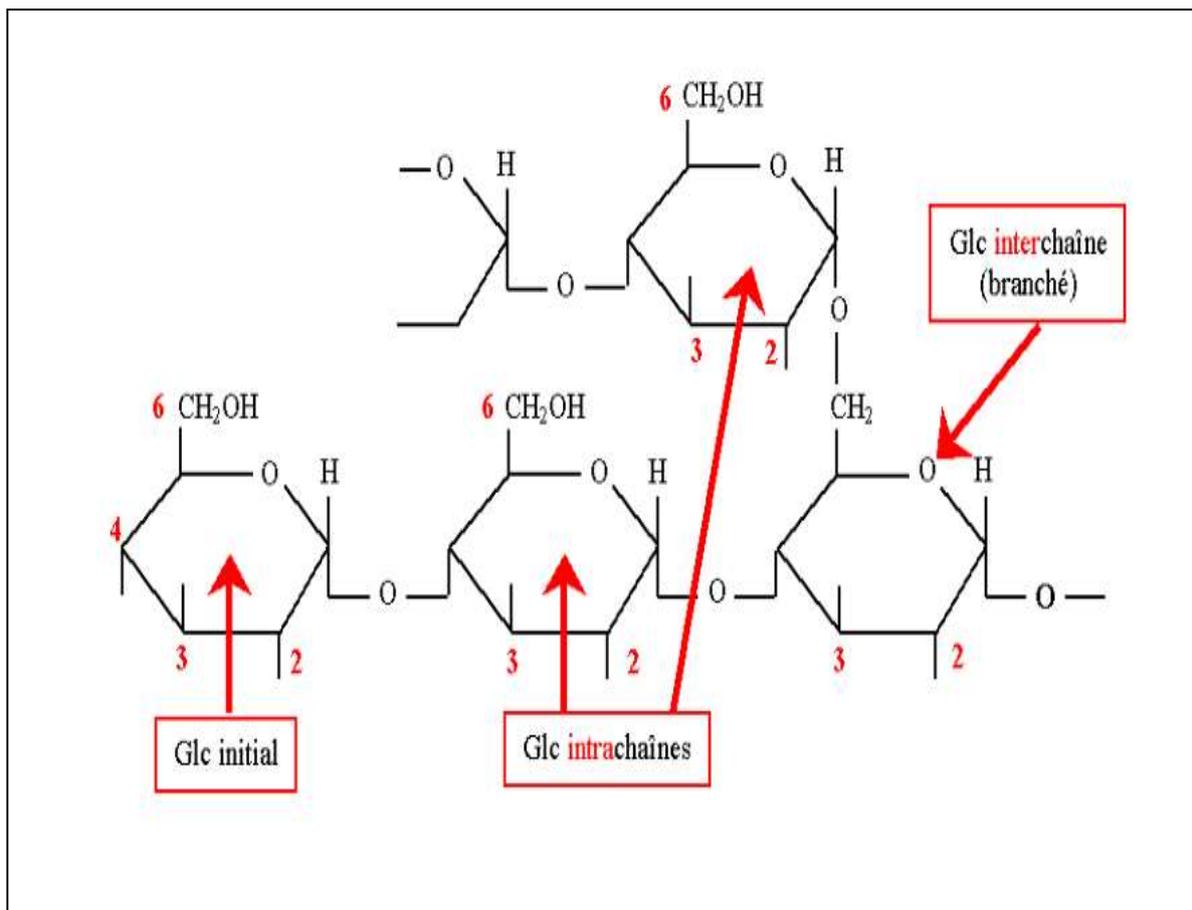


Figure 6: structure de l'amidon

B. Le Glycogène

- C'est la forme de stockage du glucose dans le foie et les muscles
- C'est un polyoside plus ramifié que l'amidon car ses branchements sont plus nombreux (Liaison α 1-6) et plus rapprochés

1.5.5 Hydrolyse enzymatique des osides et polyosides

Cette hydrolyse est réalisée par des osidases qui sont spécifiques :

- de la nature de l'ose
- de la configuration anomérique α ou β de la liaison osidique
- de la dimension des unités attaquées dans le polyoside.

A. Hydrolyse des polyosides lors de la digestion

L'amidon représente la moitié des glucides apportés par l'alimentation chez l'homme. Sa digestion se fait dans le tube digestif grâce à différents enzymes spécifiques.

- Les α amylases (α 1-4 glucosidases).

Elles agissent en n'importe quel point de la chaîne sur les liaisons α 1-4 pour donner des molécules de maltose et des dextrans limités car leur action s'arrête au voisinage des liaisons α 1-6. Il existe une amylase salivaire, peu active car elle est inactivée par le pH acide de l'estomac et, surtout, une amylase pancréatique très active.

- L'enzyme débranchant ou α 1-6 glucosidase

Il scinde la liaison α 1-6 glucosidique c'est-à-dire les points de branchement. Il est présent dans la bordure en brosse de l'intestin.

- La maltase

Tous les maltoses obtenus précédemment sont hydrolysés en 2 molécules de glucose par la maltase (α 1-4 glucosidase).

B. Hydrolyse des diholosides

C.

- La β fructosidase (saccharase ou invertine) hydrolyse le saccharose :

Saccharose \longrightarrow Glucose + Fructose

- La β galactosidase (lactase intestinale du nourrisson) hydrolyse le lactose :

Lactose \longrightarrow Glucose + Galactose

- La β glucosidase, absente chez l'homme, hydrolyse la cellulose.

- La maltase est une α 1-4 glucosidase spécifique qui hydrolyse le maltose en 2 molécules de glucose.

1.5.6. Les glycoprotéines

Définition

Ce sont des hétéroprotéines qui résultent de l'union d'une fraction glucidique (de type oligoside) et protéique par des liaisons covalentes. Elles sont très répandues dans la nature et ont des fonctions biologiques très variées. Elles renferment plus de 5 % de glucides.

- La fraction glucidique

On trouve 4 groupes de glucides :

- Oses : D mannose D galactose
- 6-désoxyhexoses : L fucose (6 désoxy L galactose)
- Glucosamine et galactosamine souvent acétylées
- Acide N-acétylneuraminique (NANA) souvent terminal qui donne leur caractère acide aux glycoprotéines.
- Enchaînement glucidique souvent ramifié, caractéristique (glycosyl-transférases spécifiques).

- Liaison des fractions glucidiques et protéiques

La liaison se fait entre le groupement réducteur terminal de la fraction glucidique et un acide aminé de la protéine au niveau :

- d'une fonction alcool d'un acide aminé alcool (sérine, thréonine) = liaison O-Glycosidique
- d'une fonction amide de la glutamine ou de l'asparagine : liaison N-glycosidique
- la liaison se fait sur un motif spécifique, dans un environnement approprié de la protéine.

Les principales glycoprotéines

- Les hormones hypophysaires : LH et FSH.
- Les glycoprotéines du plasma : Orosomucoïdes, haptoglobine.
- Les glycoprotéines du blanc d'œuf : ovalbumine.
- Les glycoprotéines végétales, sont des réactifs utilisés pour leurs propriétés d'agglutination des globules rouges, leurs propriétés mitogènes, etc.

II. Le métabolisme glucidique

- Les glucides représentent environ 50% des calories apportées par l'alimentation
- On les retrouve pratiquement dans tous les aliments

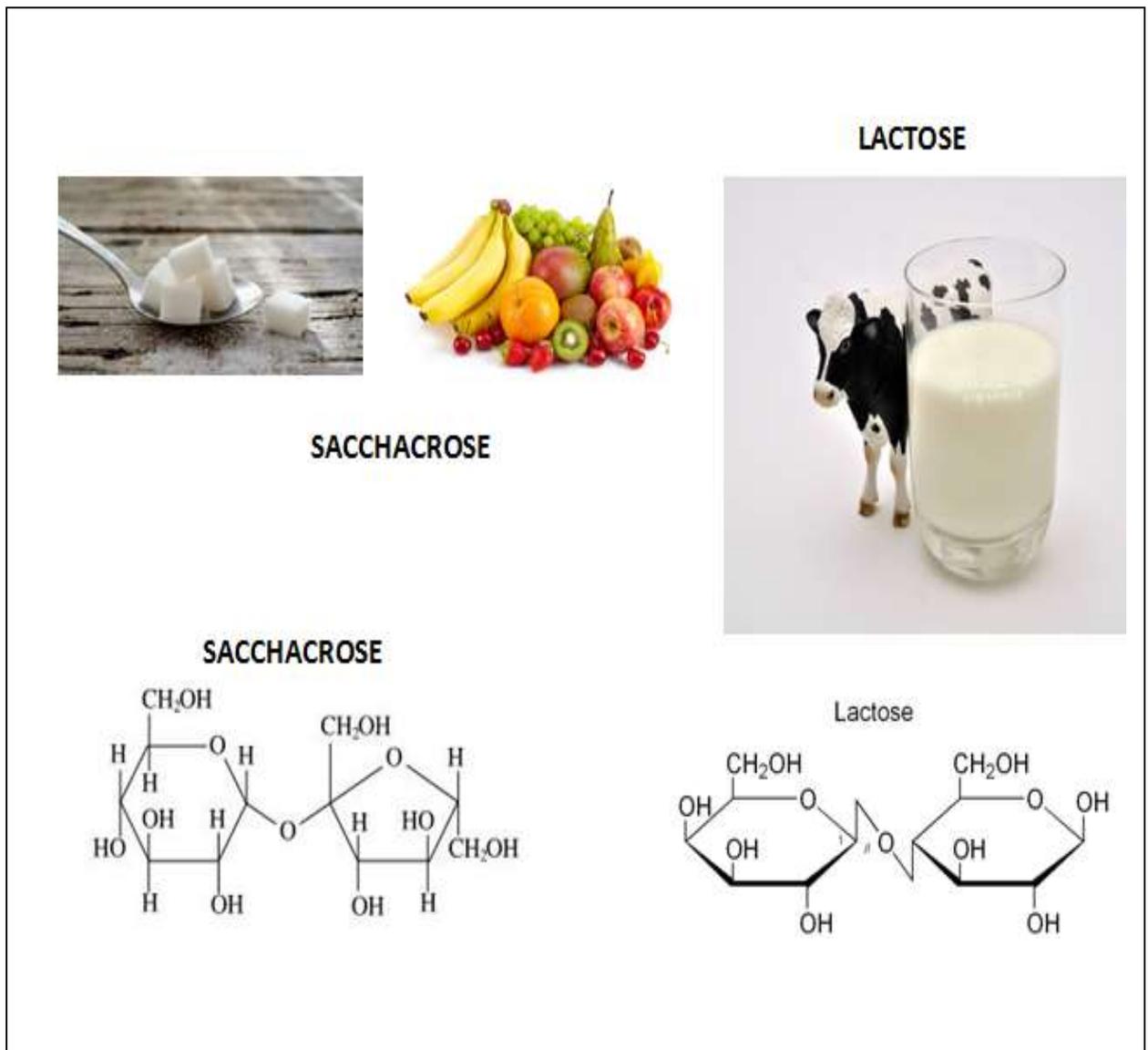


Figure 7: Les différentes sources de glucides

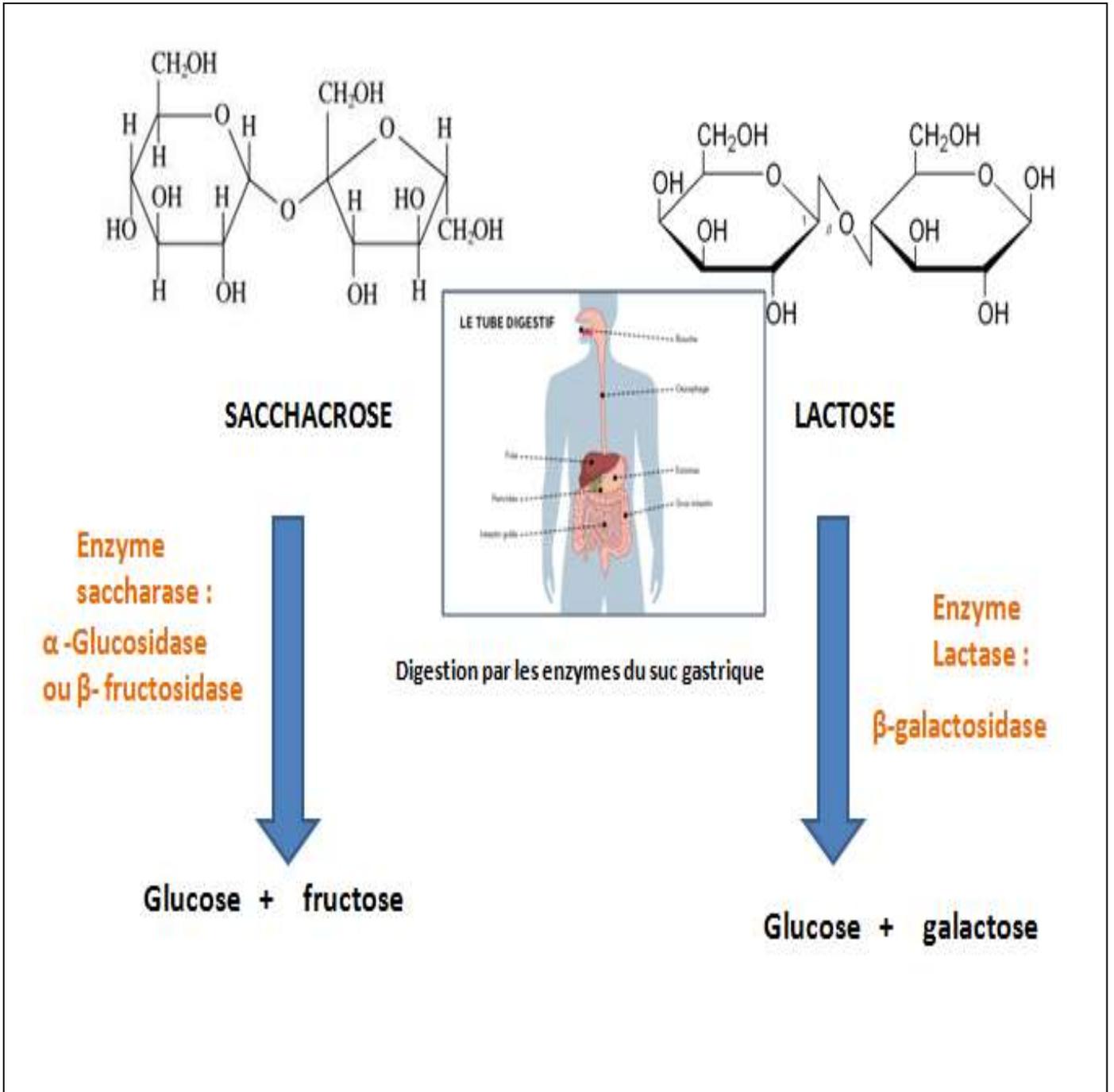
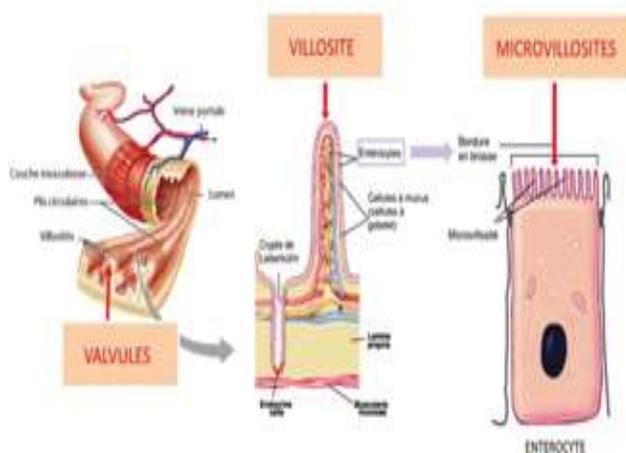


Figure 8: les enzymes du suc gastrique

Les sucres arrivent au niveau de l'intestin grêle

Ils doivent passer la barrière des entérocytes pour se retrouver dans la circulation sanguine et être distribués aux cellules



Pour rentrer dans la cellule, les glucides doivent passer à travers des transporteurs

Figure 9: Les transporteurs des glucides

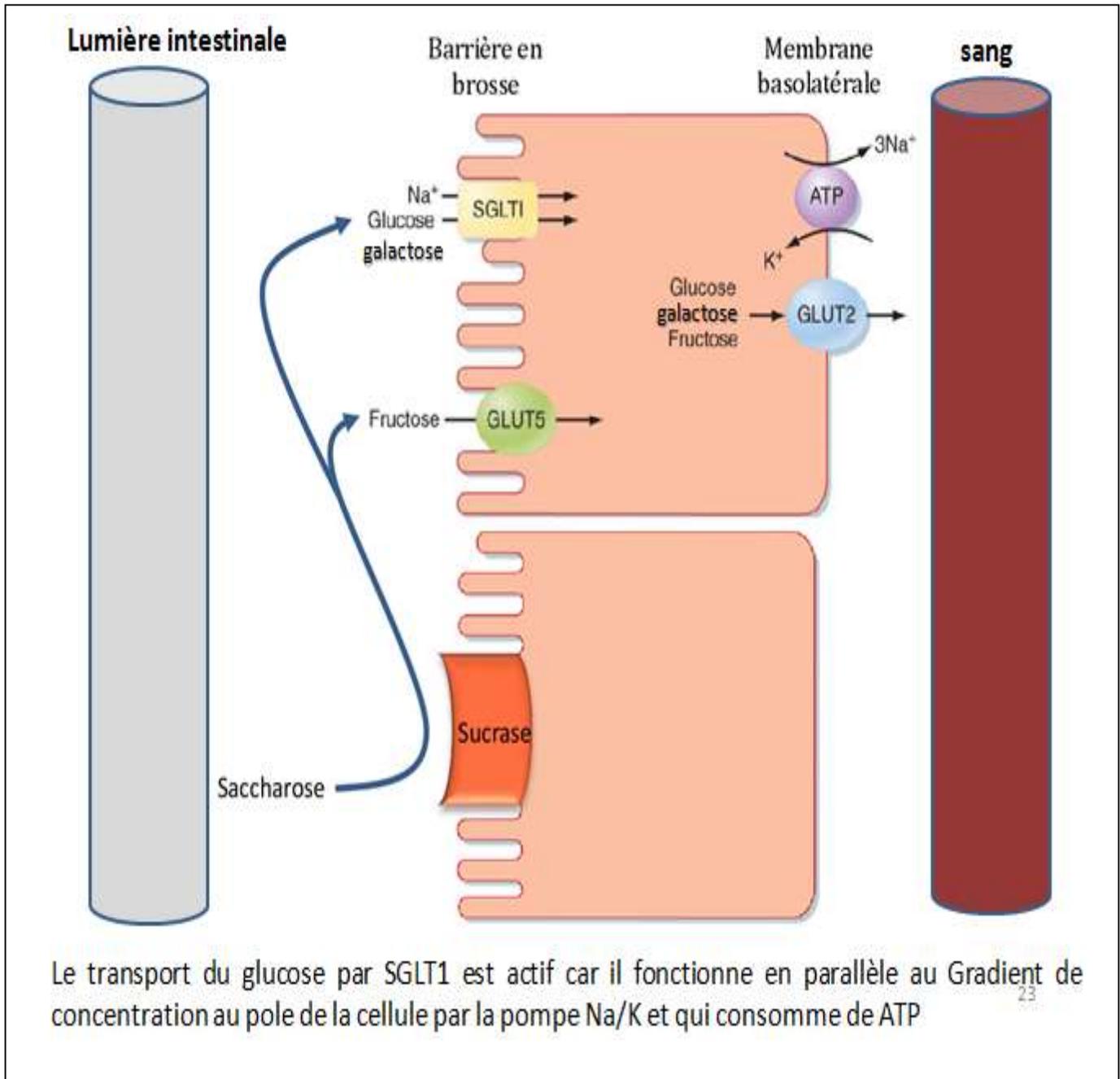


Figure 10: le transport du glucose par SGLT1

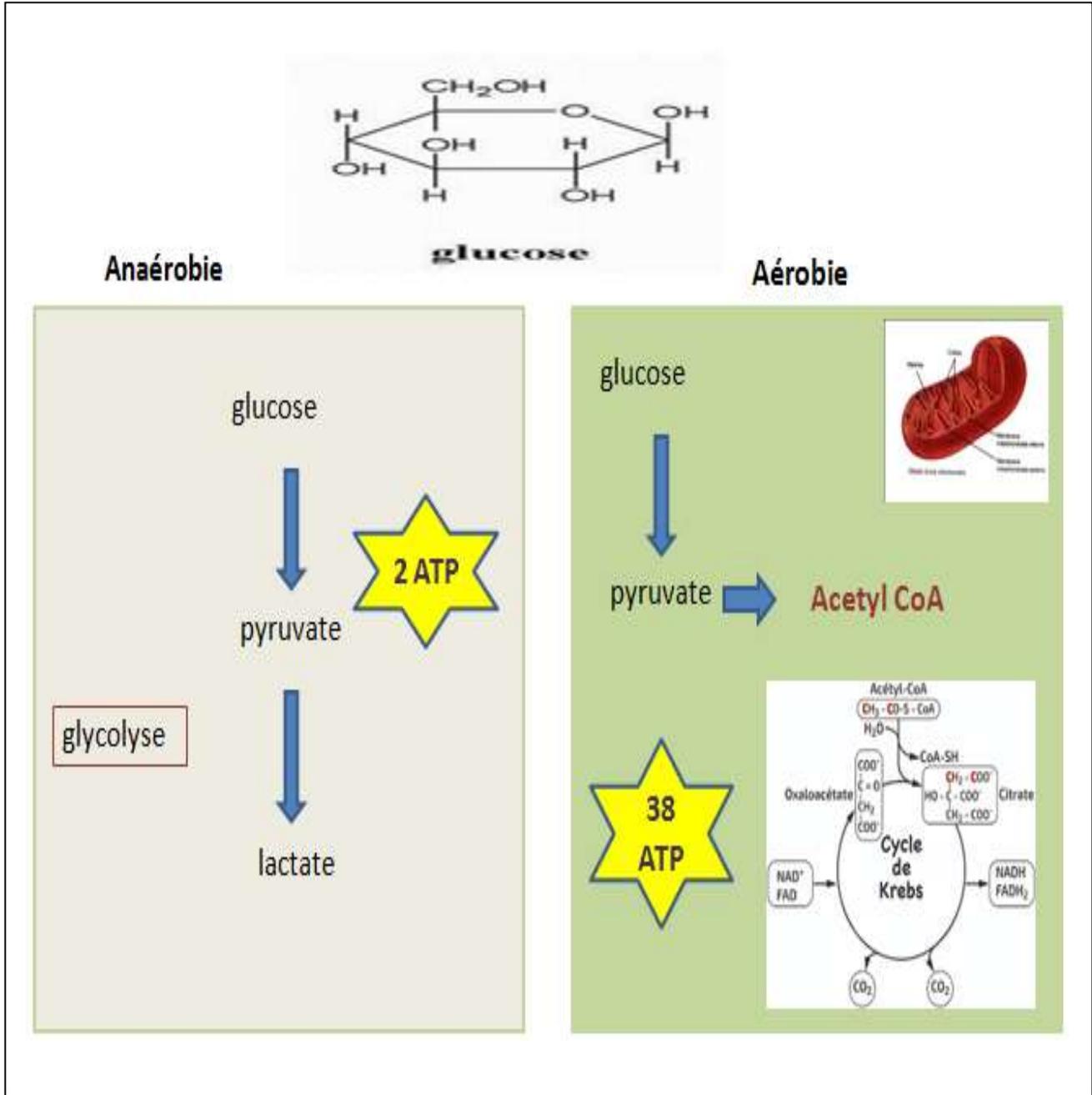


Figure 11: Les voies d'utilisation du glucose

Chapitre II : Métabolisme des PROTEINES

Introduction

Les protéines sont les principales composantes des structures de toutes les cellules du corps humain. Ce sont des chaînes d'acides aminés qui peuvent entrer dans la composition des muscles, de la peau, des ongles, des poils, du sang, etc. Celles-ci sont également à la base de nombreuses hormones, d'enzymes et d'anticorps et sont nécessaires à la croissance, la réparation et la défense des tissus du corps humain.

Les protéines sont des biopolymères appelés polypeptides d'acides aminés de la série L. Les acides aminés dans les protéines sont reliés entre eux par une liaison peptidique. Seuls les acides aminés de la série L sont utilisés pour produire des protéines. Il existe quelques rares exceptions dans des protéines de la paroi bactérienne qui contiennent certains acides aminés de la série D.

Le processus biologique qui permet l'obtention d'une protéine à partir d'acides aminés est appelé traduction.

Les protéines fournissent également de l'énergie, soit 4 calories par gramme.

Il existe plus de 20 acides aminés naturels dans les protéines alimentaires. Neuf sont des acides aminés essentiels que le corps ne peut pas fabriquer et doivent être apportés par le biais de l'alimentation. Les 11 autres acides aminés sont non essentiels et donc synthétisés par le corps (Tableau I).

Tableau I. Acides aminés essentiels et non essentiels

Acides aminés essentiels	Acides aminés non essentiels
Histidine Leucine Isoleucine Valine Isoleucine Methionine Phenylalanine Tryptophane Theronine	Alanine Glutamine Glutamate Aspartate Asparagine Cysteine Proline Glycine Arginine Tyrosine Serine

Source de protéines

Les principales sources de protéines sont les produits d'origines animales (viande, poisson, œuf et produits laitiers) ainsi que certains produits d'origine végétale comme les légumineuses, les noix et les graines ainsi que les produits céréaliers.

Fonctions des protéines

Les protéines ont de très nombreuses fonctions : protéines de structure (collagène...), protéines contractiles (myosine...), protéines de transport (albumine...), protéines immunitaires (immunoglobulines), protéines enzymatiques, hormones, récepteurs, etc.

Malgré ces structures et fonctions très variables, toutes les protéines ont en commun une propriété, leur renouvellement permanent.

Definition d'une protéine

Une protéine est une molécule comportant de l'azote et composée d'une séquence d'acides aminés (au nombre de 20) reliés par des liaisons peptidiques. La séquence détermine la structure primaire de la protéine, la configuration de la chaîne peptidique dans l'espace détermine les structures secondaires et tertiaires, l'association de plusieurs chaînes peptidiques détermine la structure quaternaire.

Par convention, une protéine comportant moins de 50 acides aminés est appelée peptide. La taille d'une protéine est extrêmement variable de quelques centaines à plusieurs millions de kilo-daltons.

Définition du métabolisme protéique :

Le métabolisme des protéines désigne l'ensemble des processus chimiques grâce auxquels l'organisme est capable d'absorber les protéines (qui proviennent de l'alimentation) et de les transformer en acides aminés. La transformation s'effectue grâce à des enzymes digestives. Lorsqu'ils arrivent dans l'intestin, les acides aminés sont absorbés par la muqueuse intestinale. Le foie joue un rôle fondamental dans le métabolisme des protéines car c'est lui qui les affecte à différentes fonctions : construction de membranes cellulaires, formation d'hormones, etc.

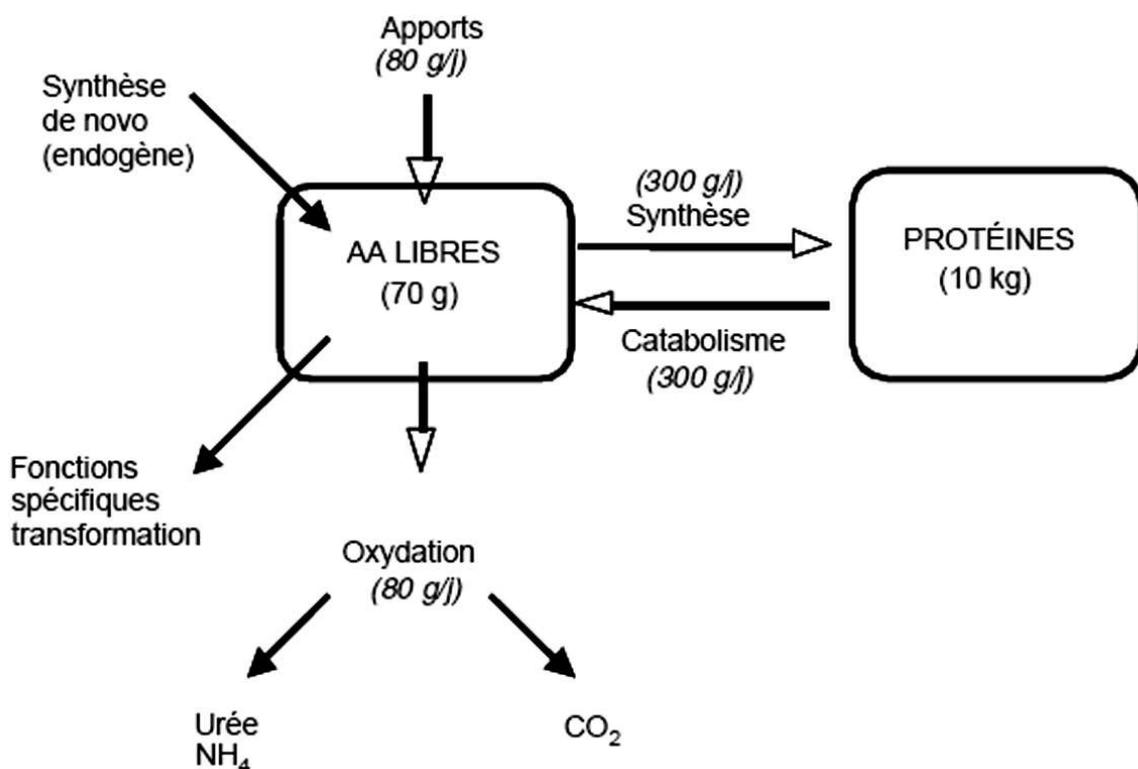


Figure 13: le métabolisme protéique

I. La synthèse protéique :

Les acides aminés libres circulant pénètrent d'abord à l'intérieur des cellules à l'aide de transporteurs dont il existe au moins quatre types, chacun étant commun à plusieurs acides aminés. On distingue :

- un transporteur pour les acides aminés neutres dont il existe plusieurs formes. La plupart de ces transporteurs sont sodium-dépendants et consomment de l'énergie.
- un transporteur pour les acides aminés basiques : lysine (et cystéine),
- un transporteur pour les acides aminés dicarboxyliques (aspartate, glutamate),
- un transporteur pour les acides aminés (proline).

Compte-tenu de la non spécificité de la plupart de ces transporteurs, il peut exister des phénomènes de compétition entre les différents acides aminés en cas de déséquilibre majeur entre les concentrations des acides aminés dépendant d'un même transporteur.

1. Transcription de l'ADN en ARNm :

Initiation puis élongation, catalysée par l'ARN polymérase. L'ARNm contient des parties qui s'expriment (exons) ou non (introns) puis les introns sont éliminés.

2. Traduction de l'ARNm en un peptide :

Cette traduction se fait sur les ribosomes (qui sont les \square établis \square de la synthèse protéique). En général, il existe plusieurs ribosomes sur un même brin d'ARNm qui est donc traduit simultanément. L'interaction entre les groupes de trois bases de l'ARNm (codons) et les anticodons de l'ARNt correspond à la lecture du code génétique. Les trois étapes successives de la synthèse d'un peptide sont l'initiation, l'élongation et la terminaison qui nécessitent à ces différents niveaux des facteurs spécifiques (IF, EF, RF), des enzymes (peptides transférases) et surtout de l'énergie sous forme de GTP et d'ATP.

On distingue classiquement la capacité de traduction et son efficacité : la **capacité** ribosomale correspond aux possibilités de synthèse maximum d'une protéine par une cellule et s'exprime en quantité d'ARN disponible par rapport à la quantité de protéine tissulaire. L'**efficacité** ribosomale correspond à l'activité de la synthèse protéique rapportée à la quantité d'ARN présent.

3. la maturation :

Elle correspond aux multiples phénomènes post-traductionnels qui vont permettre d'obtenir une protéine fonctionnelle à partir du peptide détaché de l'ARNm et qui pour l'instant n'a qu'une structure primaire. Cette protéine peut rester intracellulaire mais peut également être exportée vers d'autres tissus suivant alors la voie sécrétoire du réticulum endoplasmique puis de l'appareil de Golgi. Au cours de ces différentes étapes à l'intérieur de la cellule, les protéines subissent donc différentes modifications.

- acquisition des structures secondaires, tertiaires et quaternaires (par exemple, acquisition de ponts disulfures),
- glycosylation,
- coupures de pré-protéines pour arriver à la forme fonctionnelle (par exemple, coupure de la pro-insuline en insuline),
- modifications de certains acides aminés (par exemple, méthylation de l'histidine conduisant à la 3 méthyl-histidine, hydroxylation de la proline en hydroxyproline...).

Globalement deux points essentiels sont à souligner concernant la synthèse protéique :

- L'absence ou la faible disponibilité d'un seul acide aminé suffit à ralentir, voire à bloquer l'ensemble des synthèses protéiques (concept d'**acide aminé limitant** la synthèse),
- la synthèse protéique consomme une quantité importante d'énergie.

II. La dégradation irréversible des acides aminés (ou catabolisme oxydatif des acides aminés) :

1. Désamination

L'étape initiale de l'oxydation de la plupart des acides aminés est le transfert réversible du groupement alpha-amino sur l'alpha-cetoglutarate, produisant l'acide alpha-cétonique (cetoacide) correspondant selon la réaction indiquée ci-dessous.



Le groupe amine maintenant porté par le glutamate sera ultérieurement redistribué vers d'autres acides aminés.

2. Élimination de l'azote

Le glutamate formé est converti en glutamine (glutamine synthétase) qui permet le transfert de l'ammoniac (toxique sous sa forme libre) sous une forme neutre entre les différents organes et en particulier vers le foie. D'autres acides aminés, telle que l'alanine participent également à ce transfert.

Dans le foie, la glutamine redonne du glutamate et de l'ammoniac et c'est le cycle de l'urée qui permet l'élimination de l'excès d'ammoniac sous une forme neutre, hydrosoluble et concentrée (l'urée comprenant 2 atomes d'azote par molécule). Les deux atomes d'azote qui seront éliminés viennent pour l'un de l'ammoniac dérivé du glutamate, active sous forme de carbamoyl phosphate et pour l'autre de l'aspartate, lui-même issu de la transamination de l'oxaloacetate par le glutamate.

L'urée, produit terminal du métabolisme protéique, peut diffuser en partie dans l'intestin où elle est dégradée par des uréases bactériennes produisant de l'ammoniac qui peut être réabsorbé et revenir au foie. Ce mécanisme de □ sauvetage □ de l'azote pourrait jouer un rôle non négligeable dans l'épargne protéique relative au cours du jeûne prolongé. La régulation du cycle se fait au niveau de la synthèse du carbamoyl phosphate et des concentrations des différents intermédiaires du site de l'urée. Ce cycle est consommateur d'énergie.

La voie préférentielle d'élimination de l'azote en excès est le cycle de l'urée, mais l'azote peut également être éliminé par le rein sous forme d'ammoniac, qui représente environ 20 % de l'azote urinaire total.

3. Destinée des radicaux carbonés des acides aminés

Cette destinée varie selon l'acide amine et également selon les organes, la plupart des acides aminés à l'exception des acides aminés branchés ayant une dégradation oxydative essentiellement hépatique. Schématiquement, le radical carbone (cetoacide) peut avoir deux destinées :

- 1- Il peut être réanimé soit en un acide aminé identique, soit en un autre acide aminé après modification conduisant alors à la synthèse d'acides aminés non essentiels,
- 2- Il peut être irréversiblement détruit et fournir de l'énergie directement ou indirectement, ses carbones étant incorporés dans d'autres substrats énergétiques, glucose ou corps cétoniques. Tous les acides aminés sont néoglucogéniques.

III. La protéolyse

Elle constitue **la principale source d'acides aminés pour l'organisme** (75 % contre 25 % pour les apports). En règle générale, les protéines sont dégradées par des enzymes protéolytiques, les protéases (ou hydrolases) réparties en trois systèmes principaux :

1. *Le système lysosomal*

Les enzymes concernées sont des protéases actives en milieu acide, les cathepsines, dénommées en fonction de l'acide amine de leur site actif (cystine protéinase : cathepsines B, C, H, L, S, aspartate protéinases : cathepsines D et E ; serine protéinase : cathepsine G).

Ces enzymes sont localisées essentiellement à l'intérieur des vésicules lysosomales qui incorporent par endocytose les protéines à dégrader. Elles agissent essentiellement sur les protéines intracellulaires à demi-vie longue, sur les membranes cellulaires, et sur les protéines extra cellulaires. L'endocytose peut également concerner un fragment d'organite voire un organite entier (macro autophagie). A l'intérieur de la vésicule, les cathepsines vont dégrader la protéine substrat en peptides et en acides aminés qui seront libérés dans le cytosol. Le type de cathepsine et de façon générale l'importance de la protéolyse lysosomale varie selon l'organe considéré : ce mode de dégradation est particulièrement important dans les organes à renouvellement protéique rapide (foie). Il nécessite de l'énergie sous forme d'ATP.

2. *Le système calpaïne-calpastatine*

Les calpaines (au nombre de trois) sont des protéases cytosoliques dont l'activité est étroitement fonction de la concentration intracellulaire en calcium. Elles sont plus spécialisées dans la dégradation des protéines du cytosquelette. La calpastatine est un inhibiteur puissant des calpaines, l'activité protéolytique globale dépendant de l'équilibre entre calpaines et calpastatine.

3. *Le protéasome (système ATP dépendant)*

Il s'agit d'un volumineux complexe enzymatique composé de nombreuses sous-unités dont deux formes, le protéasome 20 S et le protéasome 26 S ont été identifiées. Les substrats préférentiels de ce protéasome sont les protéines intracellulaires normales, qu'elles soient à demi-vie courte ou longue mais aussi les protéines anormales. Préalablement à l'action du protéasome 26 S, un marquage préalable de la protéine à dégrader par l'ubiquitine est

nécessaire. L'ubiquitine est un petit peptide de 76 amines. Il se fixe sur les protéines à dégrader (par liaison covalente au niveau des résidus lysine de la protéine).

Une fois la protéine poly-ubiquitinée, elle est reconnue par le protéasome qui la dégrade en acides aminés et en peptides courts relâchant l'ubiquitine qui peut alors être réutilisée. L'ensemble de la réaction nécessite plusieurs enzymes, protéines porteuses et co-facteurs. Surtout, la réaction consomme de l'ATP. Cette voie ATP dépendante représente probablement la majorité de la protéolyse au niveau musculaire. Elle est finement régulée par les circonstances nutritionnelles et hormonales.

IV. Proteolyse et regulation

La dégradation des protéines intracellulaires est une voie métabolique majeure, car les AA ainsi produits sont utilisés pour la synthèse :

- de nouvelles protéines,
- d'autres composés contenant de l'azote,
- du glucose,
- des corps cétoniques,
- enfin, ils représentent les substrats directement oxydables par la mitochondrie.

Le contrôle de la protéolyse est un des éléments les plus importants dans la croissance des tissus, et dans la régulation de leur contenu protéique.

V. Exploration du métabolisme protéique

L'exploration du métabolisme protéique comporte l'appréciation du capital protéique corporel, l'étude du bilan azoté, la mise en évidence des troubles qualitatifs du métabolisme protéique et l'étude des vitesses de renouvellement des AA.

V.1- Protéines corporelles

- Teneur protéique de l'organisme

Tableau II : Teneur protéique de l'organisme

	Poids de l'organe (g)	Protéines/100g d'organe	Teneur (g) protéine/organe	%
--	-----------------------	-------------------------	----------------------------	---

Muscles striés	30 000	18	5400	46
foie	17 00	20	340	3
Cerveau	1500	10	150	1.3
Cœur	300	16.5	495	4.3
Tube digestif rein, poumon, rate, pancréas	5000	19	950	8.2
sang	5400	19	1030	9
Tissu lymphatique	700	20	140	1.2
os	10 000	20	2000	17
Tissu de soutien autre que l'os	6500	15	975	8.4
Tissu adipeux	8 900	2	180	1.6
	70 000		11 660	100

V-2- Appréciation du capital protéique

L'intérêt clinique de l'appréciation du contenu protéique de l'organisme, de la masse maigre et de la masse cellulaire est l'exploration des dénutritions.

V.3- Bilans d'azote

L'équation de base du bilan azote est la suivante :

Bilan = apport d'azote – (azote urinaire + azote fécal + autres pertes azotées)

Par définition, le bilan azoté indique l'évolution nette de la masse protéique, sous réserve que le compartiment de l'azote non protéique (c'est-à-dire le compartiment d'acides aminés libres et surtout l'urée) reste stable pendant la période de mesure. Il est positif lorsque la masse protéique s'accroît, c'est le cas en période de croissance, proche de zéro chez un adulte dont la masse protéique est constante, et négatif dans des circonstances pathologiques accompagnées d'une fonte protéique.

Bien que conceptuellement simple, **le calcul du bilan azoté est de réalisation délicate** si une bonne précision est recherchée. Parmi les problèmes pratiques, on peut citer :

- l'azote urinaire représente la majeure partie de l'excrétion azotée (90 % chez l'adulte), le recueil des urines doit être méticuleux. Le simple dosage d'urée urinaire (80 % de l'azote urinaire, mais cette proportion peut varier)
- la quantification des apports est difficile en dehors des situations de nutrition artificielle, le dosage effectif de l'azote ingéré (méthode des plateaux dupliques) est préférable à celui de l'estimation par les tables de composition alimentaire.
- l'excrétion azotée fécale est en principe faible (10 % à 15 % des pertes azotées).
- les pertes insensibles (sueurs, desquamations, ...) représentent environ 10 mg d'azote par kg par jour dans des circonstances normales.

La digestibilité est définie comme la capacité du tube digestif à absorber effectivement l'azote ingéré et de ce fait le bilan azoté (digestibilité) se calcule comme suit :

$$\text{Bilan azoté (\%)} = \frac{\text{Azote ingéré} - \text{azote excrété (urine, fécal)} \times 100}{\text{Azote ingéré}}$$

La digestibilité dépend de la structure de la protéine elle-même mais également des éventuelles modifications que cette structure a pu subir au cours de la préparation des aliments. La modification la plus classique est celle obtenue par la réaction de Maillard. Il s'agit de la liaison d'un sucre réducteur avec le groupe amine libre de la lysine résultant en un □ blocage □ de celle-ci. Cette lysine ne pourra donc plus être absorbée et 10 % à 40 % de la lysine ingérée (ce chiffre variant selon le mode de cuisson) seront donc non disponibles, ce qui réduit d'autant la digestibilité de la protéine. Enfin, les interactions avec d'autres nutriments (en particulier les fibres et les polyphénols) peuvent jouer sur la digestibilité d'une protéine.

Au total, la digestibilité est de 95 % à 98 % pour les protéines animales et de 75 % à 95 % pour les protéines végétales.

Chapitre III : Métabolisme des LIPIDES

I. Définition

- Ce sont des molécules organiques insolubles dans l'eau (lipos) et solubles dans les solvants organiques apolaires comme benzène, chloroforme, éther, ...
- Ils sont caractérisés par la présence dans la molécule d'au moins un acide gras ou chaîne grasse.
- Sont rattachés aux lipides, en raison de leur insolubilité dans l'eau, le cholestérol, les stéroïdes, la vitamine D, qui sont des dérivés polyisopréniques.

Rôle biologique

- Les lipides représentent environ 20 % du poids du corps.
- Ils sont une réserve énergétique mobilisable :
$$1\text{g lipides} \rightarrow 9\text{ Kcal}$$
- Ils ont un rôle de précurseurs : stéroïdes, vitamines, prostaglandines.
- Deux acides gras polyinsaturés sont des facteurs nutritionnels essentiels car ils ne sont pas synthétisés par l'organisme et doivent lui être apportés par l'alimentation. Ce sont des acides gras indispensables : acide linoléique et acide linoléique.
- Les membranes ont une structure lipidique.

• Les plaques d'athérome constituées de dépôt lipidique entraînent le durcissement des artères (Athérosclérose).

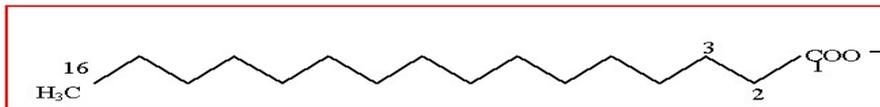
II. Les acides gras

Ils sont monoacides, linéaires, à nombre pair de carbone, soit saturés, soit insaturés.

2.3.1 Les acides gras saturés $[\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COOH}]$

- 4C Acide butyrique
- 16C Acide palmitique
- 18C Acide stéarique
- 24C Acide lignocérique

Le premier carbone est le carboxyle. Exemple : Acide palmitique $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$



II.1. Les acides gras monoinsaturés

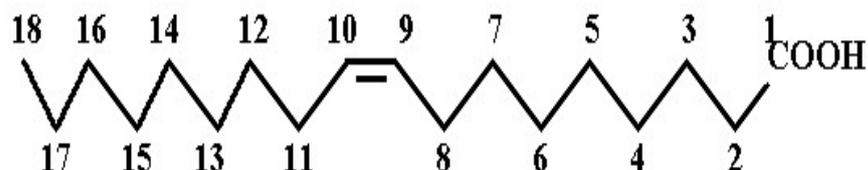
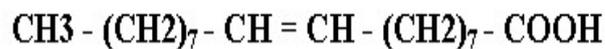
Dans les acides gras insaturés, la position de la première double liaison peut s'exprimer :

- soit en partant du carboxyle (1er carbone) ; le symbole est Δ
- soit en partant du méthyl (dernier carbone) ; le symbole est oméga ω .

En médecine clinique et en biologie, la désignation des acides gras insaturés la plus courante est celle qui fait appel au symbole oméga (ω).

L'acide oléique C18 : 1 ω_9

L'acide oléique possède 18C, une double liaison en oméga 9 (ω_9) ce qui s'écrit C18 : 1 ω_9 .



C'est un acide gras très abondant dans les graisses végétales et animales.

La présence d'une double liaison dans un acide gras entraîne une isomérisie cis-trans.

Les acides gras naturels sont cis :

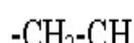


Figure 14: Structure de L'acide oléique C18 : 1 ω9

II.2. Les acides gras polyinsaturés

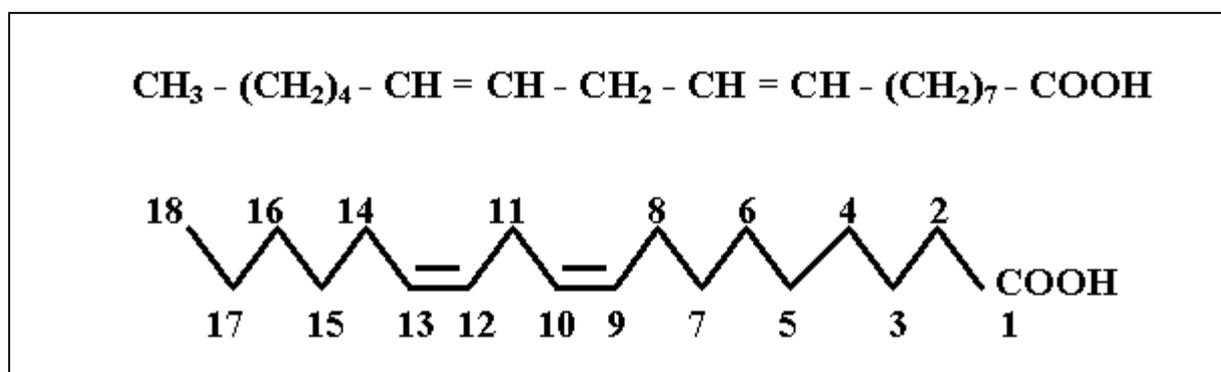
1. Famille linoléique (ω6)

- Acide linoléique C₁₈ : 2ω6

L'acide linoléique est un acide gras indispensable (besoins quotidiens : 3-4 g).

C'est un acide gras en C18 avec 2 doubles liaisons (ω6,9)

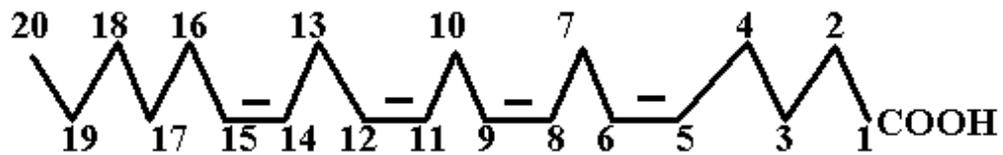
Il conduit par voie enzymatique à l'acide arachidonique dans l'organisme.



- Acide arachidonique C₂₀: 4 ω₆

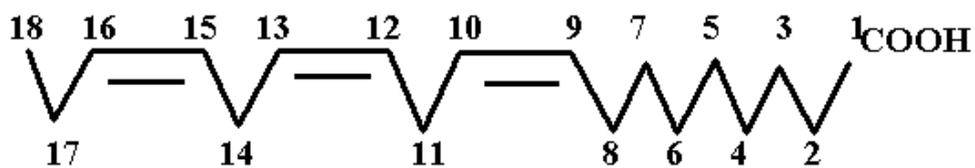
Il possède 4 doubles liaisons en ω_{6, 9, 12, 15}

L'acide linoléique donne naissance dans l'organisme à l'acide arachidonique à 20 C et 4 doubles liaisons. En l'absence d'acide linoléique dans l'alimentation, l'acide arachidonique devient indispensable.



2. Famille linolénique (ω₃)

- Acide α linolénique C₁₈: 3ω₃ : Il possède 3 doubles liaisons en ω_{3, 6, 9}



II.3. Classification des lipides

On distingue :

- Les lipides simples : Glycérides et Stérides
- Les lipides complexes : Glycérophospholipides et Sphingolipides

Les lipides simples : glycérides et stérides

Ce sont des lipides simples, composés ternaires constitués de C, H, O

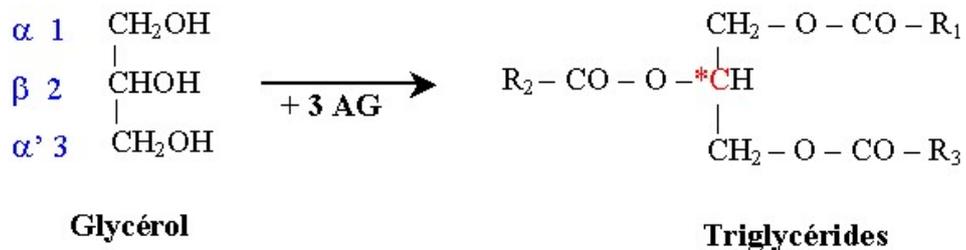
- Ce sont des esters d'acides gras + Alcool
- 3 types d'alcool sont estérifiés par des acides gras :

—Glycérol → Glycérides

— Cholestérol → Stérides

Les glycérides

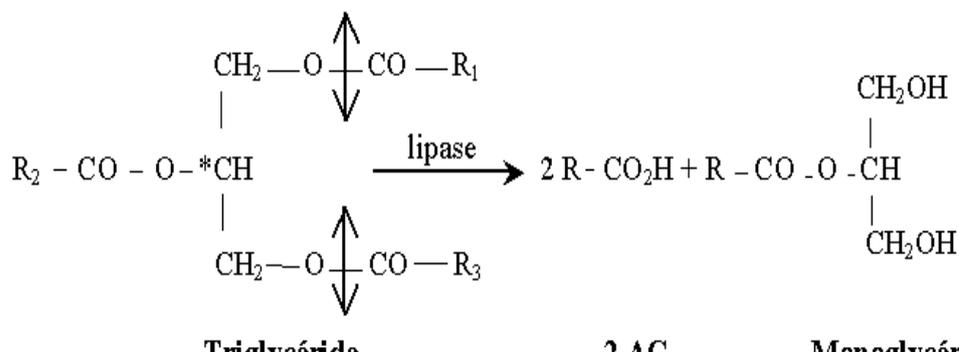
- Ce sont des esters d'Acides Gras et de Glycérol



Si les 3 AG sont identiques, le triglycéride est homogène ; s'ils sont différents, il est hétérogène.

- Ce sont les lipides naturels les plus nombreux, présents dans le tissu adipeux (graisses de réserve) et dans de nombreuses huiles végétales. Ils représentent une réserve énergétique importante chez l'homme.
- Ils sont solubles dans l'acétone ce qui les différencie des phospholipides (ils sont très apolaires).
- Hydrolyse des triglycérides

La lipase, enzyme du suc pancréatique, hydrolyse les triglycérides alimentaires en monoglycéride + 2 acides gras :



MÉTABOLISME DES TRIGLYCÉRIDES

Synthèse

Acides gras , glycérol

Activation

Catabolisme

Acides gras , glycérol

Figure 15: Réaction de synthèse et de catabolisme des triglycérides

- **Forme de stockage intracellulaire des AG**

+++ Dans le tissu adipeux (plus de 10% du poids corporel)

8 Kg de triglycérides (homme de 70 Kg)

1 Kg de glycérol + 7kg d'acides gras.



Figure 16: les formes de stockage intracellulaire des acides gras

Les enzymes pancréatiques et les sels biliaires continuent l'action d'hydrolyse (coupure des molécules de graisses) dans le duodénum. Puis, à l'entrée de l'intestin grêle, les différents lipides hydrolysés sont intégrés dans des particules appelées micelles mixtes. Les lipides contenus dans ces vésicules seront absorbés au niveau de la bordure en brosse des cellules de la paroi interne de l'intestin grêle (entérocytes). Ils sont ensuite pris en charge dans un autre type de vésicule de transport : les chylomicrons qui contiennent du cholestérol, des triglycérides et des protéines.

Les chylomicrons font partie de la famille des lipoprotéines. Celles-ci sont des vésicules qui contiennent, à l'intérieur, différents lipides et, sur leur surface externe, des protéines appelées apoprotéines. Elles permettent le transport des lipides dans les milieux aqueux de notre organisme. Leur composition en lipides et en apoprotéines détermine plusieurs classes de lipoprotéines de taille variable : les plus grosses sont riches en lipides et sont les moins denses tandis que les plus petites sont riches en protéines.

Il existe un transport et une régulation complexes des différentes lipoprotéines entre l'intestin, le foie, le sang et les tissus.

- *Les chylomicrons* contiennent essentiellement des TG et des apolipoprotéines A et sont les transporteurs des lipides de l'intestin vers le foie ;

- Plusieurs voies métaboliques sont disponibles : la β -oxydation, le cycle de Krebs et la chaîne respiratoire mitochondriale.
- La β -oxydation s'effectue pour 90% au niveau mitochondrial (autre lieu = peroxyosome). Elle se passe majoritairement dans le foie où les AG proviennent essentiellement de l'hydrolyse adipocytaire des TG.
- Les AG fournissent 40% des besoins énergétiques d'un sujet normal.
- Activation des AG via l'acyl-CoA synthétase pour former de l'Acyl - CoA
- Les Acyl CoA à longue chaîne seront dégradés par les peroxyosomes tandis que les Acyl CoA à chaîne courte seront dégradés pas les mitochondries.
- L'oxydation des acides gras est donc une voie métabolique capitale pour l'homéostasie énergétique de la cellule (foie, cœur, muscle squelettique), notamment en période de jeûne (le cerveau ne catabolise pas les acides gras en période de jeûne). De plus, le foie transforme, dans certaines conditions, les acides gras en corps cétoniques qui sont une source additionnelle d'énergie pour tous les tissus, y compris le cerveau.
- Les acides gras sont principalement synthétisés dans le foie. Ils dérivent des triglycérides des lipoprotéines du sang ou des adipocytes (tissus adipeux). Ils sont stockés sous forme d'esters d'acides gras dans les adipocytes.
- Les lipides alimentaires sont essentiellement des triacylglycérols. La digestion des lipides alimentaires commence, dans l'intestin, quand ils se mélangent aux sels biliaires.
- Quand le taux d'adrénaline augmente dans le sang (jeûne ou exercice), la stimulation de récepteurs β -adrénergiques à la surface des adipocytes active l'Adénylate cyclase qui catalyse la formation d'AMP cyclique (AMP c). La protéine kinase dépendante de l'AMP c active une lipase par phosphorylation. Les acides gras et le glycérol sont libérés des triacylglycérols et ils traversent la membrane plasmique.

- Le glycérol est métabolisé dans le foie : il y est essentiellement utilisé pour former du glucose via la néoglucogénèse.
- Les acides gras sont transportés via la circulation sanguine par un système complexe avec l'albumine. Ils sont alors distribués dans le cœur, le muscle squelettique et le foie, où ils sont oxydés.
- La β -oxydation des acides gras a lieu dans la matrice de la mitochondrie où les enzymes de la β -oxydation sont à proximité des complexes de la chaîne respiratoire.

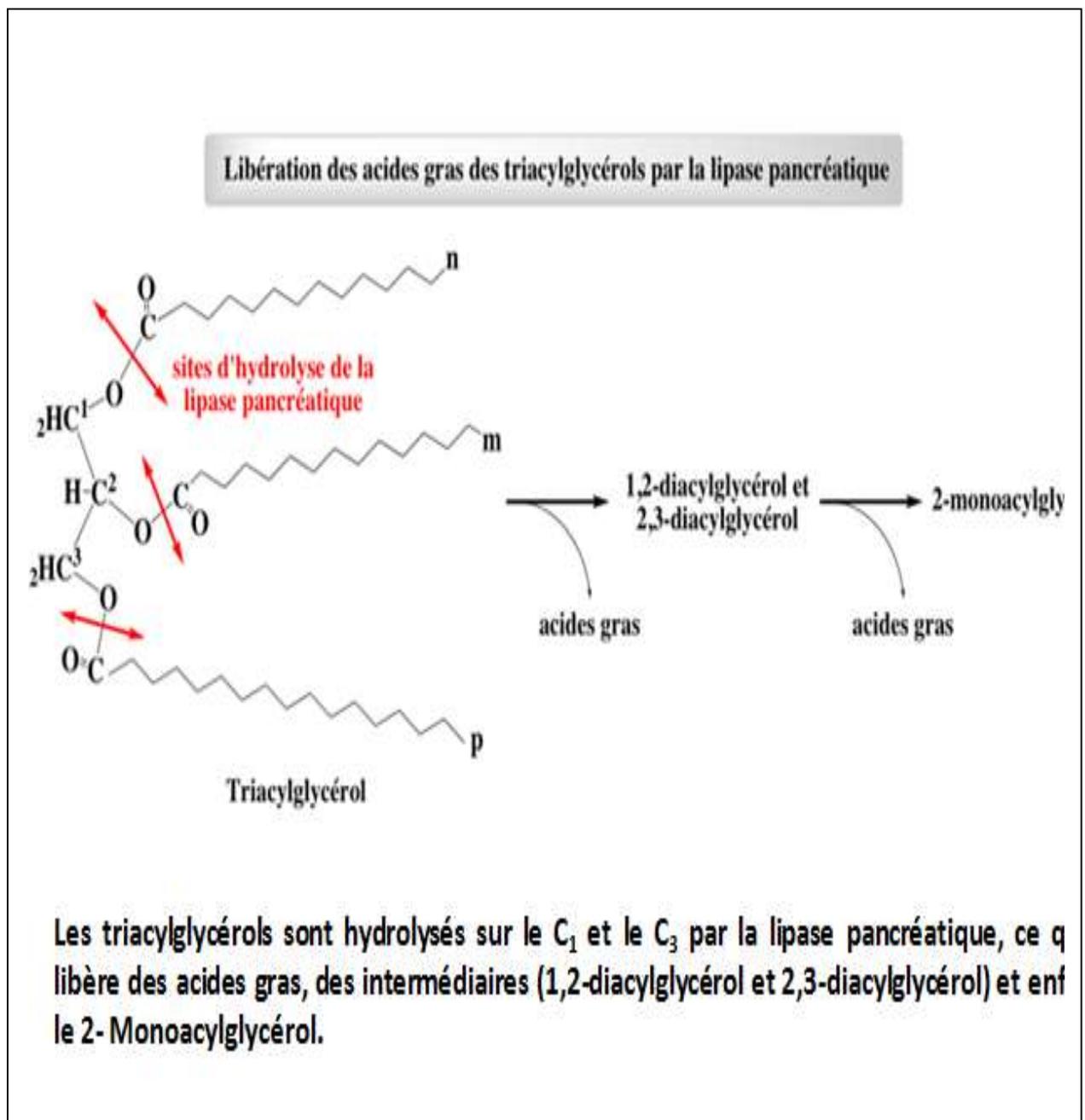


Figure 18: La β -oxydation des acides gras

La β -oxydation a lieu sur le carbone en position β et correspond à l'hydrolyse successive des 2 carbones en position C-terminale de l'acide gras :

Acide gras à n carbones \implies acide gras à n-2 carbones \implies acide gras à n-4 carbones ...



Les étapes de β -oxydation

4 étapes sont nécessaires pour transformer l'acyl-CoA d'acide gras mitochondrial en acétyl-CoA.

1^{ère} étape :

- L'acyl-CoA déshydrogénase forme un acyl-CoA (α - β) insaturé, par oxydation avec transfert d'électrons à l'ubiquinone (Q) via des transporteurs intermédiaires :
- les électrons passent de l'acyl-CoA d'acide gras au groupe prosthétique FAD de l'acyl-CoA déshydrogénase

- les électrons passent à un autre groupe prosthétique FAD lié à une flavoprotéine de transfert d'électrons (ETF), hétérodimère ($\alpha\beta$ avec un FAD par dimère). ETF interagit avec de nombreuses protéines membranaires qui ne sont pas toutes impliquées dans la β -oxydation : c'est un élément mobile d'équivalents de réduction comme Q
- les électrons sont alors cédés à une flavoprotéine fer-soufre membranaire : ubiquinone oxydoréductase qui réduit l'ubiquinone.

2^{ème} étape :

- La réaction d'hydratation catalysée par l'énoyl-CoA hydratase est stéréospécifique : l'énoyl-CoA est hydraté pour former l'isomère L du 3-hydroxyacyl-CoA.
- La plupart des doubles liaisons des acides gras d'origine naturelle sont en configuration *cis*. Comme 2 atomes de carbone sont retirés à chaque tour d'hélice, une double liaison peut aboutir à une mauvaise configuration pour servir de substrat à l'énoyl-CoA hydratase.

3^{ème} étape :

- L'oxydation qui suit par le NAD^+ est catalysée par la L- β -hydroxyacyl-CoA déshydrogénase. Le groupement hydroxyle est transformé en fonction cétone : formation du 3-cétoacyl-CoA.

4^{ème} étape :

- La dernière réaction d'un tour de la β -oxydation est une thiolase catalysée par la β -cétolase - appelée aussi acétyl-CoA acyltransférase :
- Le groupe sulfhydryle nucléophile d'une molécule de CoA-SH attaque le carbone carbonyle du 3-cétolase-CoA
- Une molécule d'acétyl-CoA est libérée formant ainsi un acyl-CoA à (n-2) carbones.

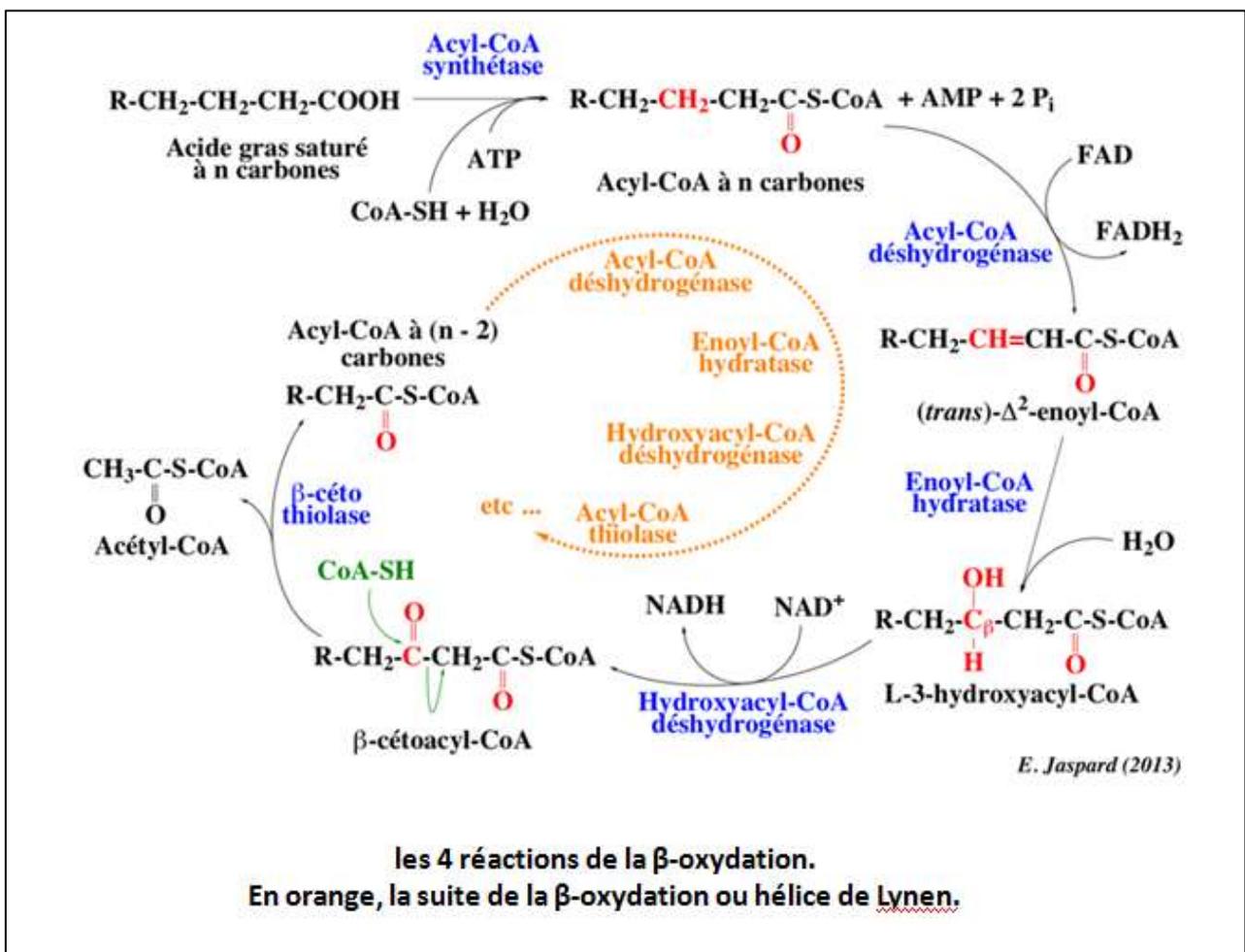


Figure 19: Les réactions de la β -oxydation (hélice de Lynen)

Conclusion :

Le terme de biochimie renvoie à l'étude de la structure et de la composition de la matière vivante ainsi qu'à celle des réactions chimiques qui ont lieu dans l'organisme des êtres vivants. Associée à la biologie moléculaire et à la biologie cellulaire, cette discipline scientifique permet de mieux appréhender le fonctionnement du vivant.

La biochimie trouve des applications dans différents domaines. En médecine, elle permet d'éclairer les causes des maladies et de proposer par conséquent des traitements innovants. Du côté de la diététique, la biochimie apporte une meilleure compréhension des effets des carences alimentaires ; elle aide également à concevoir des régimes alimentaires plus sains. Dans le secteur de l'agronomie, c'est grâce à la biochimie qu'on est capable d'optimiser le rendement des cultures ou de développer des engrais ciblés.

Après le succès à cette matière l'étudiant doit être capable de comprendre comment les molécules biochimiques (glucides, lipides, protéines et acides nucléiques essentiellement) et

leurs interactions fabriquent des structures (anabolisme) et initient les processus biologiques (métabolisme) observés au cœur des cellules.

Références bibliographiques :

- Absorption et digestion des lipides - ENVT. physiologie.envt.fr
- Arnal J.F. - Physiologie digestive. Généralités sur le tube digestif - Université Virtuelle Paris.
- Athenstaedt, K., Daum, G. (2006). "Cellular And Molecular Life Sciences." *CellMol Life Sci.*63 (12): 1355-1369
- Athenstaedt, K., Jolivet, P., Boulard, C., Zivy, M., Negroni, L., Nicaud, J.M., Chardot, T., (2006). "Lipids particle composition of the yeast *Yarrowia lipolytica* depends on the carbon source." *Proteomics.* 6: 1450-1459,
- Bernier JJ, Freslon JL, Gillot C (2015) : Digestif appareil, Encyclopédia Universalis. Universalis, [http://www.universalis.fr/encyclopedie/appareil digestif](http://www.universalis.fr/encyclopedie/appareil_digestif).

- Biesalski HK, Grimm Pavec la collaboration de Susanne Nowitzki-Grimm: Atlas de poche de Nutrition. Traduit de l'allemand par Christopher Prudhomme. Editions Maloine, Paris, 2001
- Biochimie des aliments: diététique du sujet bien portant. <https://books.google.tn/> ISBN=2704011052
- BONA Z M- Physiologie digestive. Université Joseph Fourier de Grenoble - Année universitaire 2011/2012. Appareil Digestif, Physiologie digestive chez l'homme. www.universalis.fr/...digestif/Digestion humaine — Wikipédia. <https://fr.wikipedia.org>
- Brun A, Caillaud C, Mercier J, Raynaud E. Masson, Paris, 2004. ISBN : 2-294-01002-7
- Cours biochimie 2012, ULB. image : www.sucre-info.com. Cah. Nutr. Diét., 2008, 43, 2S1-2S62 <https://fr.wikipedia.org/wiki/Triglycéride>.
- Cours IFSI-France : liens : www.infirmiers.com/...en-ifsicours/ue-2.1-s1-biologie-fondamentale.ht
- Digestion absorption intestinale. www.wahidmed.com
- Digestion des protéines et absorption. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00896219/document>
- Digestion et absorption des glucides et des protéines - ENVT. Physiologie.envt.fr
- Digestion et absorption des nutriments dans l'intestin grêle. www.em-consulte.com
- Digestion, absorption et transport des lipides. unf3s.cerimes.fr/media/paces/Grenoble.
- Digestion, absorption et transport des lipides. www.uvp5.univ-paris5.fr/wikinu/docvideos/Grenoble
- Les glucides, une formule énergétique. www.ohdq.com/Ressources/Documents/
- Les lipides et dérivés - Université Virtuelle Paris 5. www.uvp5.univ-paris5.fr

- Les processus digestifs et absorbatifs des lipides alimentaires. www.em-consulte.com
- Lipide — Wikipédia. <https://fr.wikipedia.org/wiki/Lipide>
- Métabolisme des protéines. [nutripauquet.be/doc/métabolisme des protéines.pdf](http://nutripauquet.be/doc/métabolisme%20des%20protéines.pdf)
- Moreau D. Cours de Physiologie digestive. Laboratoire de Physiopathologie et Pharmacologie Cardiovasculaires et Expérimentales
- Muller P- Physiologie digestive. Free.fr/p2/Physio/physio.doc
- Peter N. Campbell et Anthony D. Smith (trad. de l'anglais), *Biochimie illustrée* « Biochemistry illustrated », Paris, éditions Maloine, coll. « Sciences fondamentales », 2002, 4^e éd., 374 p. (ISBN 2-224-02713-3)
- Philippe de La Cotardière, Histoire des sciences de l'antiquité à nos jours, Tallandier, 2004 (ISBN 978-2-84734-052-5)
- Physiologie/ Digestion/ absorption des lipides - forums.futura-sciences.com/193235-digestion-absorption-lipides
- Pocock G, Richards CD. Physiologie humaine, les fondements de la Médecine. Traduction JF
- Pr Denis Richard, Ph. D., Direction de la recherche Institut universitaire de pneumologie et de cardiologie de Québec 2725, chemin Sainte-Foy Québec, Canada G1V 4G5
- Silbernagl S, Despopoulos A. Atlas de Poche de Physiologie. Edition française préfacée par D. LAURENT. Médecine-Sciences, Flammarion, Paris, 1985,1992
- Stryer L, Berg JM, John L. Tymoczko (trad. Serge Weinman), Biochimie, éditions Flammarion, coll. « Médecine-Sciences », 2003, 5^e éd. (ISBN 978-2-257-17116-0)