

Les lipides correspondent à une famille de nutriments essentiels dans le métabolisme des animaux, notamment chez l'animal en croissance comme le veau de boucherie. Ils constituent une source très importante 1) de nutriments de haute valeur énergétique (acides gras des triglycérides) indispensables pour le développement, le fonctionnement et le stockage d'énergie des cellules, 2) d'éléments de structure fondamentaux des membranes (phospholipides, PL, cholestérol libre) participant au contrôle des échanges cellulaires, 3) de précurseurs (acides gras polyinsaturés, AGPI, cholestérol) à des stéroïdes médiateurs biologiques endocriniens (hormones sexuelles, hormones corticosurrénales) ou digestifs (sels biliaires et autres composés de la bile).

L'apport alimentaire en acides gras (AG) est particulièrement important dans le cas du veau de boucherie pour couvrir ses besoins élevés pour la croissance. Il doit être bien réfléchi en terme de forme d'apport des matières grasses et les conséquences sur leur digestibilité, de niveau d'apport en rapport avec le stade de développement de l'animal et ses besoins de croissance, de nature des acides gras pouvant modifier la valeur nutritionnelle des lipides déposés dans la viande et influencer l'orientation du métabolisme lipidique des tissus et organes (risque d'infiltration lipidique du foie avec pour conséquence un blocage des fonctions hépatiques). Les apports de matières grasses, de l'ordre de 17 à 22 % de la matière sèche de l'aliment lacté, représentent 30 à 45 % de l'énergie totale absorbée par l'intestin. L'efficacité d'utilisation métabolique des matières grasses varie selon la composition de leurs acides gras (saturés, monoinsaturés et polyinsaturés) et des teneurs en phospholipides et en cholestérol associés dans l'aliment lacté à des additifs hépatoprotecteurs alimentaires de type lipotrope et/ou cholagogue (sorbitol, méthionine, polyphénols végétaux).

Les lipides dans la viande de veau

Métabolisme lipidique et qualité des acides gras de la viande chez le veau préruminant

Les acides gras incorporés dans les aliments d'allaitement sont généralement bien digérés par le veau préruminant. L'équilibre de leurs formes saturées et insaturées contrôle le transport sanguin des lipides par les lipoprotéines, le bon fonctionnement du foie agissant sur les performances de croissance de l'animal et la valeur santé des acides gras de la viande pour le consommateur.

Science et technique

BAUCHART D., DURAND D., GRUFFAT D.

INRA
UR1213 Herbivores, Site de Theix,
F-63122 SAINT-GENÈS-CHAMPANELLE, France

Les matières grasses introduites dans l'aliment lacté ont été pendant longtemps d'origine animale (suif de bovin, saindoux), en raison du bon équilibre en acides gras, de leur abondance sur le marché et de leur faible coût (Bauchart et Aurousseau, 1993). Cependant, dans le contexte actuel des critères d'alimentation revendiqués par le consommateur, les matières grasses animales présentent le handicap du risque théorique de transmission de l'ESB et de la fourniture en grande quantité d'acides gras saturés et monoinsaturés de type trans dont certains types sont identifiés comme pro-athérogènes pour l'homme.

L'emploi de matières grasses de substitution d'origine végétale, généralement riches en AG polyinsaturés (soja, maïs, tournesol...) élimine ce double inconvénient, mais pose la question du déséquilibre de sa composition lipidique en faveur des AG très insaturés. Ce type de matières grasses, telle l'huile de soja, distribuée comme seule source d'AG cause chez le veau de boucherie des perturbations métaboliques importantes entraînant rapidement le blocage de croissance avec apparition d'une stéatose hépatique (Leplaix-Charlat et al, 1996b). Elle cause en outre un dépôt excessif d'AGPI dans la viande, très sensibles à la peroxydation entraînant une perte importante de la qualité sanitaire et sensorielle de la viande au cours de sa conservation (Durand et al, 2005). Par contre, l'huile de coprah, riche

en acides gras saturés, utilisée en mélange à raison d'1/3 avec 2/3 de suif est métaboliquement très bien utilisée et favorise l'accrétion protéique musculaire et l'efficacité alimentaire (Aurousseau et al, 1983). En revanche, apportée comme seule source de matières grasses, cette huile, de par sa forte teneur en AG pro-athérogènes (12:0 et du 14:0), entraîne une dépréciation de la valeur diététique de la viande de veau et une altération du métabolisme du foie (stéatose) (Bauchart et al, 1999; Graulet et al, 2000).

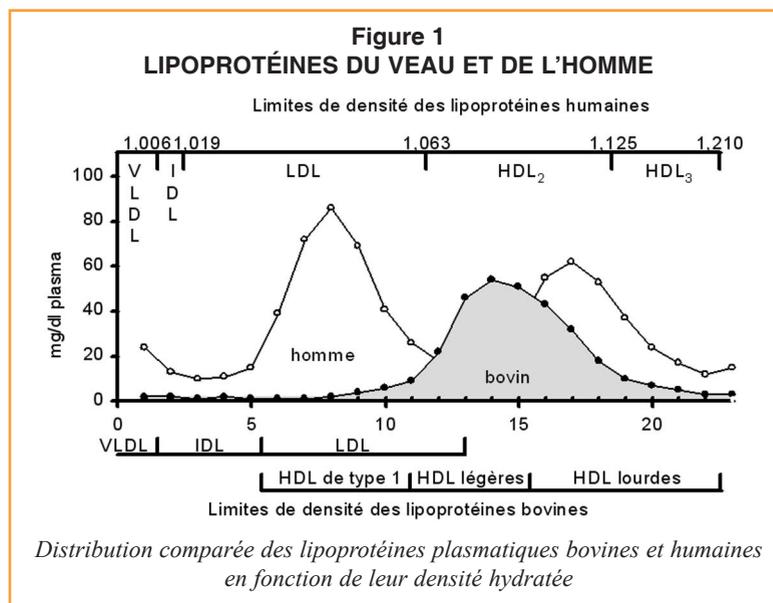
DIGESTION ET TRANSPORT SANGUIN DES LIPIDES ET DES ACIDES GRAS CHEZ LE VEAU

Digestion et sécrétion intestinales des lipides

À la différence du bovin recevant une alimentation solide favorisant le développement du rumen et les processus de fermentation microbienne des constituants alimentaires, notamment la biohydrogénation des acides gras insaturés alimentaires, l'aliment lacté distribué comme seul aliment au veau préruminant induit le réflexe de fermeture de la gouttière oesophagienne, dirigeant l'aliment directement dans la caillette (équivalent à de l'estomac du monogastrique) où il est digéré. Par ailleurs, la coagulation des caséines K du lait de vache entraîne la rétention des lipides alimentaires dans un caillot insoluble dans la caillette. Le pic d'absorp-

tion des lipides est ainsi retardé de 5 à 7 h chez le jeune veau par rapport à un monogastrique conventionnel (cf. revues Bauchart & Aurousseau, 1993, Bauchart et al, 1995; Bauchart et al, 2002). Toutefois, si l'aliment lacté du jeune veau ne contient que des sources protéiques ne coagulant pas dans la caillette (protéines de poisson, gluten de blé), l'absorption des lipides est plus rapide (Hocquette & Bauchart, 1999).

Comme chez la plupart des jeunes monogastriques nourris avec du lait, les triglycérides (TG) alimentaires subissent, dès leur passage dans la caillette, une hydrolyse partielle sous l'action de la lipase salivaire. Cependant, la lipolyse des matières grasses du lait est assurée, pour l'essentiel, dans le duodénum et le jéjunum proximal (Bauchart & Aurousseau, 1993). L'intestin réestérifie les lipides alimentaires absorbés majoritairement sous forme de TG, qu'il sécrète essentiellement sous forme de chylomicrons et de lipoprotéines de très basse densité (en anglais, very-low-density-lipoproteins, VLDL) (Bauchart, 1993) (figure 1). Ces particules sont très majoritairement sécrétées dans la lymphe intestinale qui, en se mélangeant ultérieurement au sang veineux, les achemine jusqu'aux tissus périphériques. Cependant, il a été montré qu'une sécrétion directe dans la veine porte pourrait parallèlement exister, mais dans une moindre mesure, en période postprandiale chez le veau nourri au lait (Laplaud et al, 1990, Durand et al, 1990), orientant cette fraction de lipides alimentaires directement vers le foie. Comme pour tous les monogastriques, la composition en AG des lipides de la lymphe du veau préruminant se rapproche de celle des matières grasses alimentaires riches en AG longs seulement après 3 à 4 heures après le repas, mais de façon complète 7 heures après le repas (Bauchart & Levieux, 1985). En revanche, les AG à chaîne moyenne (6-10 atomes de carbone) ou courte (AG volatils : £ 5 atomes de carbone), surtout produits en quantité importante dans le rumen chez le veau après sevrage, sont essentiellement sécrétés dans la veine porte (revue de Hocquette & Bauchart, 1999).



Les lipoprotéines : structure, synthèse et sécrétion

Les principales classes de lipides (phospholipides, PL ; TG ; esters de cholestérol, EC ; cholestérol libre, CL) sont transportées dans le sang sous forme de lipoprotéines, particules sphériques hydrosolubles de type pseudo micellaire constituées d'un noyau de lipides hydrophobes (TG, EC) et d'une enveloppe hydrophile composée d'une monocouche de protéines spécifiques aux lipoprotéines (apolipoprotéines, désignées apo) associées à des lipides polaires (PL, CL). Ces particules lipoprotéiques peuvent être classées selon différents critères physicochimiques, principalement la densité hydratée, la mobilité électrophorétique, la taille des particules et la composition de leurs apolipoprotéines qui leur confèrent des propriétés métaboliques très spécifiques en raison de leurs propriétés biologiques (inhibiteurs ou activateurs d'enzymes plasmatiques, ligands à des récepteurs tissulaires). La séparation des lipoprotéines est réalisée en pratique par ultracentrifugation en gradient de densité (permettant d'isoler plus de 20 sous classes de lipoprotéines, Bauchart et al, 1989) (figure 1) ou de flottaison (isolement des classes majeures de lipoprotéines, Auboiron et al, 1994).

Les acides gras non estérifiés (AGNE) correspondent à la seconde forme de transport des lipides. Ils sont issus de la lipolyse des triglycérides circulants (sous l'action de la lipoprotéine lipase musculaire ou adipeuse, Hocquette et al, 2001) ou de la mobilisation des réserves corporelles lipidiques, et sont transportés sous la forme d'un complexe AG-albumine à raison de trois AG par molécule d'albumine (Hocquette & Bauchart 1999).

La séparation des lipoprotéines du plasma ou de la lymphe intestinale, effectuée par ultracentrifugation en gradient de densité a permis d'isoler et caractériser biochimiquement 5 familles principales de lipoprotéines chez le veau de boucherie (Bauchart, et al, 1989 ; Laplaud et al, 1990 et 1991 ; Bauchart, 1993 ; Leplaix-Charlat 1995 ; Leplaix-Charlat et al, 1996a) (Figure 1) :

a) *les chylomicrons* (CM), particules les plus légères (densité $d < 0,950$ g/mL, diamètre 650-2400Å), composées presque exclusivement de TG (72-87 %) sécrétées par l'intestin grêle et libérées dans le canal lymphatique intestinal pour rejoindre la circulation générale (Figure 2). Ils ont pour rôle principal le transport des AG alimentaires absorbés au niveau de l'intestin grêle. Chez le veau, leur concentration dans le plasma augmente

après un repas lacté riche en matières grasses ($>18\%$ MS) (Auboiron et al, 1994 ; Bauchart & Leveux, 1985),

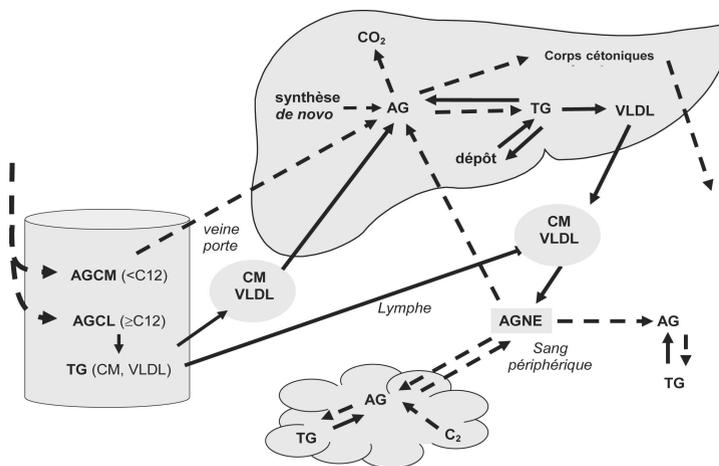
b) *les lipoprotéines de très basse densité* (VLDL ou Very Low Density Lipoproteins), particules encore très légères ($d < 1,006$ g/mL ; diamètre : 340-860Å) sécrétées par le foie et dans une moindre mesure par l'intestin (figure 2), représentant la forme de transport secondaire des TG dans le sang chez le veau,

c) *les lipoprotéines de densité intermédiaire* (IDL ou Intermediate Density Lipoproteins) et surtout les lipoprotéines de faible densité (LDL ou Low Density Lipoproteins) sont des particules appauvries en TG (d 1,026-1,076 g/mL ; diamètre 190-250Å) qui correspondent aux formes issues de la dégradation dans le sang des chylomicrons et des VLDL sous l'action des lipoprotéines lipases tissulaires (figure 2). Les LDL sont impliquées chez l'Homme dans le transport du cholestérol d'origine exogène et endogène vers les tissus extra hépatiques. Chez le bovin, leur rôle métabolique est secondaire en raison de leur faible teneur dans le sang (10 % des lipoprotéines totales) ;

d) *les lipoprotéines de haute densité* (HDL ou High Density Lipoproteins) sont les lipoprotéines majoritaires ($>80\%$ des lipoprotéines totales, chez le veau préruminant à la différence de l'Homme ($<45\%$). Synthétisées à la fois par le foie et l'intestin, elles se chargent progressivement en cholestérol sous la forme estérifiée (EC) par transfert de cholestérol à partir de VLDL ou des membranes cellulaires formant ainsi des HDL lourdes (Heavy HDL, d 1,091-1,180 g/mL, diamètre 93-120Å) puis légères (Light HDL, d 1,060-1,091 g/mL, diamètre 120-150Å) et enfin très légères (very light HDL) (d 1,026-1,060 g/mL ; diamètre 140-200Å). Le cholestérol est ainsi transporté par les HDL des tissus périphériques vers le foie selon un processus connu sous l'appellation en anglais de "cholesterol reverse transport" lequel est assuré chez l'homme principalement par les LDL (figure 2).



Figure 2
TRANSPORT ET MÉTABOLISME DES ACIDES GRAS DU
VEAU PRÉRUMINANT



Transport et métabolisme des acides gras sous forme libre (en traits pointillés) ou estérifiée (en traits pleins) chez le jeune bovin (d'après Bauchart et al, 1999)

Effets des acides gras alimentaires sur les lipoprotéines

La teneur et la composition en acides gras des lipides incorporés dans les particules dépendent étroitement de l'âge de l'animal, mais surtout des matières grasses incorporées dans l'aliment lacté. Ainsi, les résultats d'analyse des lipoprotéines montrent que la teneur en lipoprotéines totales chez le veau de boucherie en phase de finition est très augmentée (x 1,5) avec un aliment lacté ne contenant que de l'huile de coprah comme source d'acides gras (riche en 12:0 et 14:0) par rapport au régime standard à base de suif (Bauchart et al, 1999). Les analyses chimiques et électrophorétiques des fractions lipoprotéiques montrent que l'élévation de la lipémie des veaux nourris avec un aliment d'allaitement à base d'huile de coprah est due à une élévation de la teneur en phospholipides et en esters de cholestérol et se traduit au niveau des lipoprotéines par une teneur 1,6 fois plus élevée en HDL riches en EC, de densité comprise entre 1,026 et 1,091 g/mL (Durand et al, 1998). En effet, l'augmentation de la teneur de la fraction lipoprotéique qualifiée de LDL observée avec le régime coprah est en fait strictement imputable à la présence de particules très légères de HDL (type 1). Cette modification du profil en lipoprotéines en faveur de HDL de grande taille (similaire aux HDL de type 1 humaines) a déjà été décrite chez le veau recevant le même type d'aliment lacté mais avec de l'huile de soja (très riche en

AGPI n-6) comme seule source de matières grasses (Leplaix-Charlat et al, 1996a). Pour ces deux types de régimes (coprah et soja), les limites de densité hydratée sont comparables à celles des LDL vraies dont la teneur n'a pratiquement pas été modifiée.

L'hypercholestérolémie associée à l'élévation des teneurs en HDL très légères observée à la fois avec des régimes riches en AG saturés de type C12 et C14 : 0 (huile de coprah) ou en acides gras polyinsaturés n-6 (huile de soja) n'a pas été décrite chez l'homme. Elle pourrait s'expliquer i) par une sécrétion accrue de HDL par le foie, ii) par un afflux accru de cholestérol des tissus vers le sang et incorporé ensuite dans les HDL circulantes, iii) une capacité limitée d'épuration des HDL par le foie ou les tissus périphériques. Les conséquences d'une telle accumulation de HDL très riches en cholestérol sur la santé et le métabolisme des tissus et du foie du veau restent à préciser. Chez l'Homme, l'hypercholestérolémie associée aux HDL est inversement corrélée à l'incidence d'une pathologie cardio-vasculaire révélant le caractère bénéfique des HDL en matière de santé humaine. Concernant la composition en acides gras des TG des chylomicrons (chargés des acides gras alimentaires), elle est très proche de celle des TG apportés par les matières grasses des aliments riches en C16 : 0, C18 : 0 et C18 : 1 n-9 avec un régime standard à base de suif (Bauchart & Levieux, 1985), C18/2n-6 avec l'huile de soja (Leplaix-Charlat et al, 1996a) et en C12 : 0 et C14 : 0 avec l'huile

de coprah (Bauchart et al, 1999) (tableau 1). Dans ce dernier cas, les résultats montrent sans équivoque que le C14 : 0 et surtout le C12 : 0 de l'huile de coprah ne sont pas sécrétés sélectivement par l'intestin dans le système porte sous forme d'AGNE, mais sont très majoritairement associés aux lipoprotéines sous forme de TG (38,6 %) dans les chylomicrons et VLDL et d'esters de cholestérol (50,8 %) dans les HDL et LDL.

MÉTABOLISME DES LIPIDES ET DES ACIDES GRAS DANS LE FOIE

Voies du métabolisme hépatique des acides gras

Les acides gras transportés dans le sang sous forme de lipoprotéines riches en TG (chylomicrons, VLDL) ou sous forme d'AGNE peuvent être captés par le foie pour être partiellement métabolisés ou sécrétés sous forme de VLDL, source d'énergie pour les muscles. Le métabolisme partiel de ces AG par le foie conduit essentiellement à la production de corps cétoniques, source énergétique également importante pour les muscles (figure 2). Les AGNE sont captés par le foie de façon proportionnelle à leur concentration sanguine (portale ou artérielle) et au débit sanguin porte. Ces AGNE proviennent soit de l'hydrolyse des TG circulants par les lipoprotéines lipases tissulaires (agissant au niveau plasmatique), soit de la mobilisation des réserves lipidiques.

Au niveau du foie, les AG longs ou moyens sont soit estérifiés, soit oxydés dans des petits organites subcellulaires tels que les peroxyosomes ou les mitochondries (figure 2). Leur partage entre ces deux voies est contrôlé en partie par deux protéines de liaisons intracellulaires qui lient les AG non activés (fatty acid binding protein, FABP) ou activés en acyl-CoA (acyl CoA binding protein, ACBP). L'oxydation des AG longs ou moyens par les voies peroxyosomale et mitochondriale conduit à une production d'énergie sous forme de chaleur et à la synthèse de liaisons riches en énergie (ATP) alors que leur estérification conduit à la formation de phospholipides, d'esters de cholestérol et surtout de triglycérides. Les TG sont localisés

Tableau 1
ACIDES GRAS DES TRIGLYCÉRIDES ALIMENTAIRES ET SANGUINS DU VEAU PRÉRUMINANT

	Matières grasses des aliments		Triglycérides des chylomicrons	
	SU	CO	SU	CO
C12 : 0	2,9	42,4	3,0 ± 0,5 ^a	40,6 ± 5,0 ^b
C14 : 0	4,2	17,9	5,7 ± 0,3 ^a	18,9 ± 1,0 ^b
C16 : 0	22,3	12,8	26,6 ± 0,3 ^a	15,4 ± 1,2 ^b
C18 : 0	19,2	5,0	18,3 ± 2,3 ^a	4,9 ± 0,5 ^b
C18 : 1n-9	37,8	12,1	31,3 ± 4,7 ^a	10,1 ± 3,5 ^b
C18 : 2n-6	2,4	3,0	2,6 ± 0,2 ^a	1,4 ± 0,5 ^b

Composition centésimale en acides gras (% des acides gras totaux) des triglycérides des aliments lactés à base de suif (SU) ou d'huile de coprah (CO), des TG des chylomicrons chez le veau préruminant recevant un régime à base de suif (SU, n = 7) ou à base d'huile de coprah (CO, n = 7) (d'après Bauchart et al, 1999)

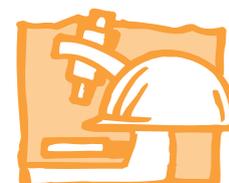


Tableau 2
CARACTÉRISTIQUES DES ADIPOCYTES
DU VEAU PRÉRUMINANT

Régimes	SU		CO	
	Moyenne	SE	Moyenne	SE
Volume des adipocytes (picoL)	55	7	65	7
Nombre adipocytes (106 cellules/g)	16,8	2,0	14,7	1,8
Activité G6PDH (nmole/min/g)	2128	188	2335	209
Activité enzyme malique (nmole/min/g)	324	38	344	42
Activité G3PDH (nmole/min/g)	18555	1527	15809	1399
Activité synthèse des AG (nmole/min/g)	60	7	59	10

Caractéristiques des adipocytes et activité des enzymes lipogéniques chez les veaux recevant un régime lacté à base de suif (SU) ou d'huile de coprah (CO) (d'après Bauchart et al, 1999)

au niveau du compartiment cytosolique dans un pool de stockage ou au niveau microsomal qui est le site de synthèse des TG et d'assemblage des VLDL. Le transfert des TG du site de synthèse microsomal au site d'assemblage des VLDL est assuré par la protéine microsomale de transfert des TG (MTP) (Graulet et al, 2004). Le partage des AG entre les différentes voies métaboliques hépatiques est soumis à une régulation importante par des facteurs d'ordre nutritionnel (rapport glucides/lipides du régime, teneur en lipides du régime, composition des AG alimentaire) et hormonaux. L'insuline stimule la lipogénèse de novo et l'estérification des acides gras mais inhibe leur oxydation (revue de Hocquette & Bauchart, 1999).

D'une façon générale, l'activité métabolique spécifique d'un tissu est d'autant plus faible que l'animal est de grande taille (Schmidt-Nielsen, 1984). Ainsi, la comparaison du métabolisme d'explants de foie incubés in vitro entre le bovin et le rat a montré que les taux de captage, d'estérification et d'oxydation de l'oléate sont 1,5 à 3 fois plus faibles chez le veau que chez le rat (Graulet et al, 1998). De même, la capacité oxydative totale et les activités enzymatiques représentatives de la teneur hépatique en mitochondries (citrate synthase, cytochrome c oxydase) sont 2,5 à 4 fois plus faibles chez le bovin que chez le rat (Piot et al, 1998a). Cependant, la différence entre rats et bovins est beaucoup plus grande en ce qui concerne le taux de sécrétion des VLDL par les hépatocytes qui est environ 8 fois plus faible chez le bovin par rapport au rat

(Graulet et al, 1998). La différence est encore plus grande en ce qui concerne la lipogénèse de novo (incorporation de précurseurs tels que l'acétate dans les acides gras) qui au moins 50 fois plus faible dans le foie de bovin par rapport au rat (Ballard et al, 1969). Toutefois, l'élongation des acides gras (appréciée par l'incorporation du malonyl-CoA dans des molécules de stéarate) est seulement 3,3 fois plus faible chez le bovin que chez le rat (St John et al, 1991). La différence s'explique probablement par l'activité de l'acétyl-CoA synthétase, première étape pour l'utilisation de l'acétate qui est particulièrement faible dans le foie de bovin.

Effets des acides gras alimentaires sur le métabolisme hépatique des acides gras chez le veau

Impact des acides gras alimentaires sur l'infiltration lipidique du foie

La détermination des concentrations en lipides majeurs du foie (TG, PL, CL) montre, chez les veaux recevant un aliment d'allaitement à base d'huile de coprah, un fort enrichissement en triglycérides (40,6 vs 2,2 mg/g), les teneurs en phospholipides et en cholestérol libre restant inchangées (Bauchart et al, 1999). L'accumulation de TG dans le foie des veaux avec le régime coprah confirme les résultats de Jenkins & Kramer (1986) chez le veau recevant un lait contenant de l'huile de coprah hydrogénée. Une infiltration lipidique du foie avait également été observée avec l'apport d'un aliment d'allaitement contenant de l'huile de soja non hydrogénée et donc très riche en AGPI n-6 (principalement 18:2 n-6), l'effet étant amplifié lorsque cet ali-

ment est supplémenté en cholestérol (Leplaix-Charlat et al, 1996b). L'accumulation de TG dans le foie indique que l'estérification des AG sous forme de TG est supérieure à leur exportation associée aux VLDL, le dépôt lipidique apparaissant rapidement chez le veau de boucherie lorsque les conditions physiologiques ou nutritionnelles favorisent la synthèse hépatique des TG à partir des AG circulants captés par le foie. La sécrétion des TG sous forme de VLDL, bien que modulable chez le bovin, notamment le veau préruminant (Auboiron et al, 1995; Leplaix-Charlat et al, 1996b), est trop insuffisante en intensité pour réexporter dans le sang l'excès de TG néo-synthétisés et maîtriser ainsi le dépôt lipidique du foie.

Un dysfonctionnement du partage des acides gras entre les différentes voies métaboliques peut conduire à une infiltration du foie par des TG (foie gras) ou à une cétose. Ceci peut conduire à une stéatose hépatique laquelle est fréquemment observée dans des situations de fort captage d'AG par le foie. C'est particulièrement le cas chez la vache laitière haute productrice en début de lactation qui mobilise fortement ses réserves lipidiques corporelles (revue de Durand et al, 1995). Chez le veau préruminant recevant un aliment lacté riche en lipides plus particulièrement en AG polyinsaturés (huile de soja) (Leplaix-Charlat et al, 1996b), le dépôt peut conduire à un état de stéatose plus modéré mais cependant persistant. Le développement de l'infiltration lipidique altère fréquemment les fonctions hépatiques. Cela peut conduire chez le veau préruminant à un retard de la croissance par une perturbation des métabolismes et peut être également par une limitation de l'apport des nutriments aux muscles (Bauchart et al, 1996a et b).

Effets des lipides alimentaires sur la composition en acides gras des lipides du foie

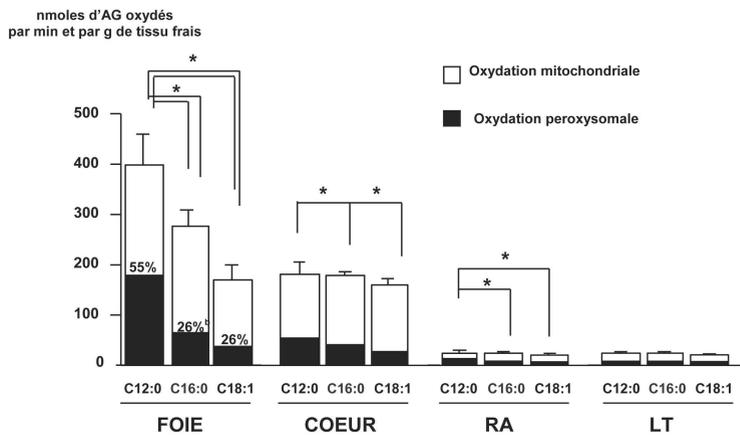
L'infiltration lipidique du foie pourrait suggérer que les acides gras majoritaires de l'huile de coprah (acides laurique, C12: 0, et myristique, C14: 0) ou de l'huile de soja (18:2 n-6) soient moins oxydés et donc davantage estérifiés que les acides gras majoritaires du suif (acide palmitique, C16: 0 et surtout oléique, C18: 1 n-9). Les mesures d'oxydation dans l'homogénat de foie montrent que le potentiel d'oxydation du

Tableau 3
ACIDES GRAS (DES LIPIDES) DE FOIE DE VEAU PRÉRUMINANT

	Triglycérides					Phospholipides			
	SU ¹	SO ¹	CO ²	COH ³	COHM ³	SU ¹	SO ¹	COH ³	COHM ³
12:0	1,0	0,1	9,8	5,0	4,5	0,2	0,1	0,2	0,1
14:0	7,3	1,3	38,5	40,8	42,3	0,4	0,2	2,4	1,9
16:0	30,5	6,9	30,3	37,2	40,2	8,5	9,6	13,1	14,7
18:0	14,8	1,4	3,4	8,0	8,1	30,3	14,1	32,6	36,3
18: 1n-9	27,6	13,2	11,0	4,1	2,1	18,4	14,2	31,2	15,1
18: 2n-6	5,2	52,1	1,4	0,1	0,9	19,4	44,6	3,2	16,3
18: 3n-3	0,4	3,9	0,2	0	0	1,9	2,0	0,3	0,3

Composition centésimale en acides gras (% des acides gras totaux) des triglycérides et des phospholipides du foie chez des veaux recevant un régime lacté à base de suif (SU, n = 7), d'huile de soja (SO, n = 5), d'huile de coprah (CO, n = 7), d'huile de coprah hydrogénée (COH, n = 8) et d'huile de coprah hydrogénée/huile de maïs (95/5) (COHM, n = 8) (d'après Leplaix-Charlat, 1995; ²d'après Bauchart et al, 1999, ³d'après Jenkins & Kramer, 1986)

Figure 3
OXYDATION TISSULAIRE DES ACIDES GRAS DU VEAU PRÉRUMINANT



*: $P < 0,05$ pour l'oxydation totale et peroxysomale

Effets du type de tissu et du type d'acide gras sur le potentiel d'oxydation tissulaire des acides gras chez le veau préruminant recevant un régime à base de suif (n = 7) (d'après Piot et al, 1998a, 1999 et 2000, cité par Bauchart et al, 1999)

C12:0 est en fait plus de 2 fois supérieur à celui des acides palmitique et oléique (Piot et al, 1999), ce qui est contraire à l'hypothèse d'une oxydation du laurate inférieure à celle des acides gras plus longs du suif. De plus, l'analyse de la composition en acides gras des triglycérides du foie des veaux coprah (tableau 3) montre une teneur en C12:0 environ 4 fois plus faible que celle des TG de l'aliment ou des chylomicrons ainsi qu'une élévation parallèle des teneurs en C14:0 et C16:0 (tableau 1). Cette composition se distingue fortement de celle des phospholipides qui n'incorporent pas le C12:0 et C14:0 mais incorporent préférentiellement le C18:0 et le C18:1n-9 au détriment du C18:2n-6 avec un régime à

base de coprah hydrogéné (Jenkins & Kramer, 1986) et le C18:2n-6 avec l'huile de soja (Leplaix-Charlat, 1995) (tableau 3). Dans le cas de rations contenant un mélange d'huile de coprah hydrogénée (95 %) et d'huile de maïs (5 %), les phospholipides incorporent majoritairement le C18:0 et secondairement le C18:1n-9 et le C18:2n-6 (Jenkins & Kramer, 1986).

Oxydation hépatique du C12:0

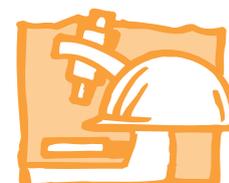
Piot et collaborateurs (1999) ont montré que le potentiel d'oxydation de l'acide laurique par les peroxyosomes est supérieur à celui des acides palmitique et stéarique dans le foie de veau comme dans le foie de rat (Leighton et al, 1984). L'oxydation

des AG par les peroxyosomes est incomplète, conduisant à la formation d'AG avec une chaîne carbonée plus courte. Ces produits intermédiaires de l'oxydation de l'acide laurique ont une grande aptitude à être ré allongés pour être finalement convertis en AG à chaîne longue qui peuvent ultérieurement s'accumuler dans le foie. Ce mécanisme a été démontré dans le foie de rat (Christensen et al, 1989). Il est donc tout à fait probable qu'un régime riche en huile de coprah induise, dans le foie de veau, une élongation des produits de l'oxydation partielle du laurate (Piot et al 1999). En effet, bien que la lipogenèse de novo soit particulièrement faible dans le foie de bovin, le potentiel d'élongation des acides gras l'est beaucoup moins (St John et al, 1991). Toutefois, cette hypothèse reste à être confirmée. L'accumulation de lipides dans le foie est probablement la résultante de plusieurs phénomènes. En effet, en réalisant des mesures sur explants de foie, Graulet et collaborateurs (1997) ont montré, chez des veaux recevant un régime à base d'huile de coprah par rapport aux veaux recevant du suif, une réduction significative de 58 % de l'oxydation hépatique de l'oléate et une production plus importante de lipides neutres après 12 heures d'incubation.

MÉTABOLISME DES LIPIDES ET DES AG DES TISSUS MUSCULAIRES ET ADIPEUX

Métabolisme musculaire des acides gras

Chez le veau préruminant (considéré comme un monogastrique fonctionnel) recevant un aliment d'allaitement classique à base de poudre de lait



écrémé enrichi en matières grasses, les glucides et les lipides ingérés représentent environ 30-45 % chacun de l'énergie ingérée, le reste de l'énergie (25 %) étant apportée par les protéines (Hocquette & Bauchart, 1999; Bauchart et al, 2002). De ce fait, les principaux substrats énergétiques du muscle sont le glucose et les acides gras à chaîne longue (Bauchart et al, 1996 a & b). Toutefois, la contribution de ces substrats est potentiellement très différente entre les muscles oxydatifs (qui ont un potentiel élevé d'utilisation des lipides) et les muscles glycolytiques (qui utilisent surtout le glucose), ces derniers étant majoritaires chez le jeune veau nourri au lait.

Les acides gras captés par le muscle ont deux origines majeures, les lipoprotéines riches en TG et les AGNE (figure 1). L'activité de la lipoprotéine lipase (LPL), enzyme qui hydrolyse les TG circulants, est considérée comme un facteur limitant pour la fourniture des AG aux muscles. La LPL est synthétisée par les cellules parenchymateuses de différents tissus extra hépatiques, principalement, par les tissus musculaires et adipeux. Chez le bovin (Hocquette et al, 1998a) et notamment chez le veau (Graulet et al, 1996), l'activité et l'expression du gène de la LPL sont plus élevées dans le cœur et les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques.

Le captage des AGNE est proportionnel à leur concentration artérielle. Le taux d'extraction des AGNE circulants est de l'ordre 20 % par le muscle chez la brebis au repos. Seule une faible proportion des AGNE (de 3 à 4 %) est directement oxydée par le muscle, le reste étant temporairement stocké dans le muscle sous forme de TG ou d'acétyl-carnitine (Hocquette et al, 1998b). Dans le cytosol, les AG sont associés à une protéine de liaison (FABP) dont la teneur est plus importante dans les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques chez le veau préruminant (Piot, 1999). La FABP serait fortement impliquée dans la régulation des différentes voies du métabolisme des acides gras, soit leur estérification dans le cytosol, soit leur oxydation dans les peroxyosomes et les mitochondries (revue de Hocquette & Bauchart, 1999).

Les mitochondries sont des organites intracellulaires qui oxydent les acides gras et le glucose libérant ainsi de l'énergie convertie en ATP (adénosine

triphosphate). L'activité mitochondriale est donc associée à une consommation d'oxygène et une production de CO₂ (figure 3). La teneur du muscle en mitochondries est plus élevée dans les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques (Hocquette et al, 1998b). Le transport des acides gras à travers les membranes mitochondriales, et plus spécifiquement à travers la membrane interne, est assuré par un système de transport carnitine-dépendant qui implique notamment la carnitine palmitoyltransférase I (CPT I) enzyme limitante pour l'oxydation mitochondriale des AG. Dans le cœur et les muscles squelettiques de nombreuses espèces animales et de l'Homme, deux populations de mitochondries qui diffèrent par leur localisation subcellulaire et leurs propriétés biochimiques et fonctionnelles ont été caractérisées. Les mitochondries subsarcolemmales (SS) sont localisées le long de la membrane plasmique des fibres tandis que les mitochondries inter-myofibrillaires (IM) sont situées entre les myofibrilles. Les mitochondries SS fourniraient l'ATP nécessaire au transport actif des nutriments et des ions à travers les membranes cellulaires ainsi qu'à la phosphorylation des métabolites. En revanche, les mitochondries IM assureraient la fourniture en ATP nécessaire à la contraction musculaire.

Dans les peroxyosomes, petits organites intracellulaires, les AG sont partiellement oxydés. Cependant, l'absence de chaîne respiratoire empêche la production d'énergie sous forme d'ATP. Le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂), produit secondaire de la β -oxydation peroxyosomale (mais aussi mitochondriale) peut potentiellement oxyder des acides gras notamment les AG polyinsaturés modifiant ainsi la flaveur de la viande (Gandemer, 1998).

Spécificité du métabolisme tissulaire des acides gras chez le veau

D'une façon générale, l'espèce bovine se distingue des rongeurs par une plus faible capacité d'oxydation des AG, notamment dans le cœur et les muscles (Piot et al, 1998a). Cette différence résulte principalement d'une teneur tissulaire plus faible en mitochondries, puisqu'elle n'apparaît pas lorsque les valeurs de capacité oxydative sont exprimées par unité d'activité cytochrome c oxydase, enzyme marqueur des mitochondries (Piot et al, 1998a). De plus, l'activité

LPL est également au moins 3 fois plus faible dans le cœur et les muscles de bovin que de rat (Hocquette et al, 1998a). Ces différences quantitatives sont conformes à l'observation générale que les espèces de grande taille ont des activités métaboliques et des teneurs en mitochondries tissulaires (exprimées par g de tissu) plus faibles que les espèces de petite taille (Schmidt-Nielsen, 1984). Par ailleurs, le cœur se distingue des muscles squelettiques par un plus fort potentiel d'oxydation des AG (figure 3) en raison d'une teneur en mitochondries plus importante (Piot et al, 1998b). Les muscles squelettiques et le cœur se distinguent du foie par une capacité oxydative (mesurée in vitro) plus faible que celle du foie.

Néanmoins, au-delà de ces observations générales, quelques spécificités qualitatives de l'espèce bovine ont pu être mises en évidence telles que (i) la contribution des peroxyosomes à la capacité oxydative totale du muscle squelettique est plus élevée chez le bovin que chez le rat (33 % versus 14 %, Piot et al, 1998a), (ii) les capacités oxydatives du cœur et du tissu musculaire sont 2 fois plus faibles chez des bovins de 16 mois que chez des veaux de 5 semaines. Ces résultats obtenus in vitro confirment les observations in vivo puisque l'activité métabolique de la patte arrière (en kJ/g de tissu frais) est 1,8 fois plus faible chez le bovin en croissance de 350-550 kg que chez le jeune veau préruminant âgé d'un mois (revue de Bauchart et al, 1996b).

Effets de l'huile de coprah chez le veau préruminant

Le cœur et le muscle *longissimus thoracis* (LT) des veaux coprah expriment une plus forte activité LPL (+27 et +58 %, respectivement) suggérant une capacité plus élevée à prélever les AG dans le compartiment vasculaire que les tissus des veaux suif. Malgré ces différences de l'activité LPL, le cœur et le muscle LT des veaux coprah ne sur expriment pas la protéine de liaison des acides gras (FABP) ce qui montre, comme chez le rat, que l'expression de la FABP musculaire chez le veau préruminant n'est pas soumise à une régulation liée à la nature des AG alimentaires, contrairement à la FABP hépatique. Par contre, comme chez le rat, la quantité de FABP est plus élevée dans le cœur que dans les muscles squelettiques (Bauchart et al, 1999).

Tableau 4
ACIDES GRAS (DES LIPIDES)
DE MUSCLE DE VEAU PRÉRUMINANT
Muscle Rectus abdominis

	Triglycérides			Phospholipides		
	SU ¹	SO ¹	CO ²	SU ¹	SO ¹	CO ²
12:0	0,4	0,4	9,5	0,4	0,4	2,5
14:0	5,1	1,5	17,1	0,8	0,5	2,4
16:0	27,0	15,2	29,0	10,2	10,1	12,5
18:0	15,5	8,1	10,9	17,2	17,1	13,8
18: 1n-9	33,3	26,5	22,5	29,3	13,2	22,4
18: 2n-6	2,2	34,1	1,2	20,6	35,4	13,4
18: 3n-3	0,2	2,0	0,1	2,8	1,0	0,9

Composition centésimale en acides gras (% des acides gras totaux) des triglycérides et des phospholipides du muscle rectus abdominis chez des veaux recevant un régime lacté à base de suif (n = 7), d'huile de coprah (n = 7), ou d'huile de soja (n = 5) (d'après Leplaix-Charlat, 1995; ²d'après Bauchart et al, 1999)

Tableau 5
ACIDES GRAS (DES LIPIDES)
DE MUSCLE DE VEAU ALLAITANT
Muscle Rectus abdominis

	FBC	FHC	HBC	HHC	PHC
Lipides totaux (mg/g MS)	74,6	63,5	70	66,5	63,0
% AG totaux					
AG saturés	47,7	48,3	46,6	49,4	49,1
AG monoinsaturés	31,9ab	28,9b	33,5a	32,9a	31,2ab
AG polyinsaturés	14,2	16,2	13,1	12,3	13,6
AGPI n-6/AGPI n-3	4,25b	5,05ab	3,64b	5,69a	4,4ab
AGPI/AG saturés	0,32	0,36	0,29	0,26	0,29

^{ab}P < 0,05

Composition centésimale des principales classes d'acides gras (% des acides gras totaux) des lipides totaux du muscle rectus abdominis chez des veaux Salers allaitants (n = 4/lot) dont les mères ont été adaptées à une ration à base de foin/bas niveau de concentré (FBC), de foin/haut niveau de concentré (FHC), d'herbe coupée/bas niveau de concentré (HBC), d'herbe coupée/haut niveau de concentré (HHC), ou nourri au pâturage complété par un haut niveau de concentré (PHC) (d'après Serrano et al, 2006)

Le potentiel d'oxydation totale ou peroxysomale des acides gras est plus faible dans les muscles squelettiques que dans le foie ou dans le cœur (Piot et al, 1999, 2000) (figure 3). Toutefois, aucune différence n'a été observée entre le muscle oxido-glycolytique *rectus abdominis* (RA), et le muscle glycolytique LT (figure 3), ce qui est en accord avec des études antérieures chez le veau.

Paradoxalement, les tissus des veaux coprah ne semblent pas oxyder avec une plus grande intensité les AG par la voie de la β -oxydation mitochondriale que les tissus des veaux suif (Piot et al, 1999). En effet, les capacités oxydatives tissulaires (Piot et al 1999), l'activité des enzymes des mitochondries subsarcolemmales et inter-myofibrillaires (dont la CPT I),

la sensibilité de la CPT I au malonyl-CoA et la teneur du cœur en malonyl-CoA (Piot et al, 1998b) ne sont pas différentes entre les deux lots d'animaux, la période d'adaptation au régime étant probablement trop courte pour induire des modifications significatives de l'activité de la CPT I musculaire.

La teneur en triglycérides est nettement plus élevée dans le muscle oxido-glycolytique *rectus abdominis* que dans le muscle glycolytique *longissimus thoracis* ou le cœur (Bauchart et al, 1999). En revanche, la supplémentation en huile de coprah de l'aliment d'allaitement n'affecte pas les teneurs en phospholipides, en triglycérides et en cholestérol libre de ces tissus (Bauchart et al, 1999).

Métabolisme des tissus adipeux

La lipogenèse de novo dans les tissus adipeux permet la production d'AG à chaîne longue à partir des unités acétyl-CoA, et de cofacteurs tels que le NADPH. À la différence des rongeurs dont le foie et le TA sont les deux sites lipogéniques actifs, le tissu adipeux constitue chez le bovin le principal site lipogénique (Hood et al, 1972).

Dans une étude comparant les effets de l'huile coprah par rapport à du suif chez le veau, la taille des adipocytes du tissu adipeux périrénal (TAP) n'est apparue que légèrement supérieure et le nombre d'adipocytes (par gramme de TAP) plus faible chez les veaux recevant l'huile de coprah (tableau 2, Piot et al, 1999). De même, les activités des enzymes lipogéniques (G6PDH, G3PDH, enzyme malique, synthase des acides gras) ne sont pas significativement différentes entre les veaux suif et les veaux huile de coprah (tableau 2) (Piot et al, 1999; Bauchart et al, 1999). Ces résultats s'opposent aux données connues chez les monogastriques conventionnels où, au contraire, les AGCM sont connus pour accroître les activités des enzymes lipogéniques via la stimulation des hormones lipogéniques (Bach et al, 1996).

EFFETS DES ACIDES GRAS ALIMENTAIRES SUR LA VALEUR NUTRITIONNELLE DES ACIDES GRAS DE LA VIANDE DU VEAU

Le remplacement de la matière grasse du lait par des matières grasses d'origine animale (suif, Jenkins & Kramer, 1986; Bauchart et al, 1999) ou végétale de type huile de maïs (Jenkins & Kramer, 1986), huile de soja (Leplaix-Charlat, 1995; Bauchart et al, 1996b) ou huile de coprah (Jenkins & Kramer, 1986; Bauchart et al, 1999) entraîne, chez le veau préruminant comme chez tous les monogastriques fonctionnels, une modification rapide de la composition en acides gras des lipides et leurs classes majoritaires (phospholipides et triglycérides) du foie (tableau 3) et des tissus musculaires (phospholipides) et adipeux intramusculaires (triglycérides) (tableau 4). Ce fort marquage résulte de la non fonctionnalité du rumen chez le veau nourri exclusivement au lait et du passage direct des lipides alimentaires dans la caillette

puis l'intestin grêle sans modification chimique de leurs acides gras (Bauchart et al, 2002).

Dans le cas d'un aliment lacté à base de suif, la composition en acides gras des TG est très comparable entre les tissus musculaires *rectus abdominis* et *longissimus thoracis* et le cœur. Elle se distingue de celle du tissu adipeux périrénal par des teneurs plus faibles en C18: 0 et C18: 1 n-9 (Bauchart et al, 1999). Avec un régime à base d'huile de coprah (Bauchart et al, 1999), la composition en acides gras des TG musculaires est fortement marquée par l'accumulation du C12: 0 et surtout du C14: 0 au détriment du C18: 0 et à un degré moindre du C18: 1 n-9, mais ces modifications sont d'importance variable selon le tissu considéré (tableau 4). Ceci conduit donc à élever le degré de saturation des acides gras des triglycérides de dépôt musculaire (tissu adipeux intramusculaire) se traduisant par un rapport Saturés/Insaturés 2 fois plus élevé. Une telle évolution favorisant l'accumulation d'acides gras saturés (C14: 0 et C16: 0) reconnus pour leurs propriétés athérogènes chez l'homme, altère donc la qualité diététique de ces types de tissus pour le consommateur. La composition en acides gras des phospholipides des tissus musculaires montre des différences marquées avec celle des phospholipides du cœur pour les 2 régimes étudiés, notamment dans le cas du C18: 2 n-6 qui est deux fois plus abondant dans le cœur que dans les muscles *rectus abdominis* et *longissimus thoracis* au détriment du C18: 1 n-9 (Bauchart et al, 1999). En revanche, l'apport d'huile de coprah ne modifie guère cette composition. Seuls, les AG saturés à 12, 14 et 16 carbones ont des teneurs plus élevées avec le régime coprah (tableau 4).

Chez des veaux adaptés à un régime lacté à base d'huile de soja, les triglycérides du muscle *rectus abdominis* incorporent très fortement le 18: 2n-6 par rapport à un régime à base de suif (34,1 % vs 2,2 %) conduisant à élever le rapport AGPI/saturés de 0,05 à 1,4 et le rapport AGPI n-6/AGPI n-3 de 11 à 17 (Leplaix-Charlat, 1995 ; Bauchart et al, 1996b), valeurs très largement supérieures aux normes attendues pour répondre aux besoins de l'homme (4 à 5) (tableau 4) Dans le cas des phospholipides, l'effet de l'huile de soja sur la teneur en 18: 2n-6 est

encore plus marqué que pour les triglycérides (tableau 4). Cette teneur est 1,7 fois plus élevée avec le soja par rapport au suif (35,4 % vs 20,6 %) conduisant à une élévation du rapport AGPI/saturés de 0,8 à 1,3 et un rapport AGPI n-6/AGPI n-3 de 7,4 à 35,4 (Leplaix-Charlat, 1995 ; Bauchart et al, 1996b). Un tel régime, outre ses effets favorables à l'infiltration lipidique du foie, conduit à une viande beaucoup trop riche en AGPI n-6 pour répondre aux besoins de l'homme et, de plus, rendue très sensible aux phénomènes de lipoperoxydation.

L'effet des lipides du lait entier apportés par la mère sur les lipides de la viande de veau mis sous la mère a été rapporté (Serrano et al, 2006). La production de ce type de veaux sous la mère a été effectuée pendant 150 jours dans cinq conditions d'alimentation des mères avec des veaux âgés de 150 à 300 jours (abattage). Les rations étaient à base de foin accompagné d'un bas ou haut niveau de concentré (FBC et FHC), à base d'herbe coupée avec un bas ou haut niveau de concentré (HBC et HHC) ou encore en la mise au pâturage complétée par un haut niveau de concentré (PHC). L'analyse des lipides totaux de la viande ne montre pas de différences en terme de teneur mais une variation significative de la composition en acides gras en terme de rapport AGPI n-6/AGPI n-3, tous inférieurs à 6 (tableau 5). Ce rapport est plus élevé avec les rations à haut niveau d'apport d'aliment concentré (riche en AGPI n-6), les effets les plus extrêmes étant observés avec la ration herbe (5,7 et 3,6 avec les régimes HHC et HBC respectivement) (tableau 5). Les caractéristiques en acides gras, notamment le rapport AGPI n-6/AGPI n-3 sont plus appropriées pour répondre aux besoins de l'homme que ceux des viandes issues de veaux recevant des laits à base d'huiles de soja ou de coprah. Elles rejoignent les caractéristiques de veaux nourris avec des aliments lactés à base de suif ou de matières grasses végétales dont les teneurs sont limitées en AGCM et en AGPI.

CONCLUSIONS

Cette revue a décrit les caractéristiques du transport sanguin et du métabolisme des lipides et des acides gras dans les tissus et organes chez le veau au lait seul ou complété

par de l'aliment solide. L'emploi de sources lipidiques entraîne des conséquences marquées sur les performances de croissance des animaux en relation avec le métabolisme lipidique du foie et détermine fortement la qualité des lipides de la viande.

Des sources uniques d'acides gras alimentaires apportant un excès d'AG saturés de type C12 et C14 (huile de coprah native ou hydrogénée) sont délétères pour le bon fonctionnement du foie (blocage du foie en relation avec une infiltration lipidique de l'organe) et donc la croissance de l'animal. De plus, elle conduit à une viande enrichie en ces acides gras jugés comme indésirables pour l'homme en raison de leurs propriétés pro athérogènes.

De même, un apport unique de sources végétales riches en AGPI n-6 (huile de maïs ou de soja) au veau préruminant conduit à des effets similaires aux huiles riches en C12 et C14: 0 en terme d'altération des performances de croissance et de développement d'une infiltration lipidique du foie mais selon des modalités différentes du métabolisme lipidique. Elle conduit par ailleurs à un accroissement considérable du rapport AGPI n-6/AGPI n-3 très en défaveur pour l'homme dont l'alimentation est déjà excessive en AGPI n-6.

La tendance actuelle de supplémentation des régimes des animaux monogastriques (porc, volaille, lapin) et ruminant avec des huiles riches (colza) à très riches (lin) en 18:3 n-3 pour améliorer la valeur nutritionnelle de la viande pour l'homme peut être applicable au veau préruminant mais avec prudence et de façon raisonnée. Elle doit en limiter le niveau d'incorporation dans le lait (<5% des lipides alimentaires) pour éviter tous risques sur la croissance et la santé animale (dysfonctionnement du foie, peroxydation lipidique) et sur l'équilibre des acides gras des muscles pour bien répondre aux besoins du consommateur. Elle devrait inclure des sources d'antioxydants pour éviter toute risque de lipoperoxydation i) dans le sang et les tissus au cours de la vie de l'animal, ces processus pouvant affecter sa santé, ii) dans la viande au cours des traitements de maturation, de conditionnement et de stockage et après cuisson affectant ses qualités sanitaires et sensorielles.

- AUBOIRON S., DURAND D., ROBERT J.C., CHAPMAN M.J., BAUCHART D. 1995.** Effects of dietary fat and L-Methionine on the hepatic metabolism of very-low density lipoproteins in the preruminant calf, *Bos Spp. Reprod. Nutr. Devel.* 35, 2, 167-178.
- BACH A.C., INGENBLEEK Y., FREY A. 1996.** The usefulness of dietary medium chain triglycerides in body weight control: fact or fancy? *J. Lipid Res.*, 37, 708-726.
- BALLARD F.J., HANSON R.W., KRORNFELD D.S. 1969.** Glucogenesis and lipogenesis in tissue from ruminant and non-ruminant animals. *Fed. Proc.*, 28, 218-231.
- BAUCHART D., LEVIEUX D. 1985.** Lipoprotéines plasmatiques du veau préruminant. *Reprod. Nutr. Dev.*, 25 (1B), 243-250.
- BAUCHART D., DURAND D., LAPLAUD P.M., FORGEZ P., GOULINET S., CHAPMAN M.J. 1989.** Plasma lipoproteins and apolipoproteins in the preruminant calf, *Bos spp.* Density distribution, physicochemical properties and the in vivo evaluation of the contribution of the liver to lipoprotein homeostasis. *J. Lipid Res.*, 30, 1499-1514.
- BAUCHART D. 1993.** Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.*, 76, 3864-3881.
- BAUCHART D & AUROUSSEAU B. 1993.** Digestion et métabolisme des lipides chez le veau de boucherie, conséquences sur la composition en lipides des tissus. *Viandes et Produits Carnés*, 14 (6), 172-182.
- BAUCHART D., GRUFFAT D., DURAND D. 1996a.** Lipid absorption and hepatic metabolism in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.*, 55, 39-47.
- BAUCHART D., ORTIGUES I., HOCQUETTE J.F., GRUFFAT D., DURAND D., 1996b.** Energy and fat metabolism of the liver, the digestive tract and muscles: transport, processing, energy consumption, fixation by tissues. In: *Veal Perspectives to the year 2000. Proceedings of the International Symposium, the French Federation of Veal Producers (Ed.)*, Presse de Jouve, Le Mans (FRA), 255-290.
- BAUCHART D., DURAND D., GRUFFAT-MOUTY D., PIOT C., GRAULET B., CHILLIARD Y., HOCQUETTE J.F. 1999.** Transport sanguin et métabolisme tissulaire des lipides chez le veau de boucherie. Effets du remplacement du suif par de l'huile de coprah dans l'aliment d'allaitement. *INRA Prod. Anim.*, 12, 273-285.
- BAUCHART D., BERTRAND G., HOCQUETTE J.F., MESCHY F., TOULLEC R., 2002.** Les aliments d'allaitement: composition, utilisation digestive et métabolique, recommandations. In: I. Veissier, G. Bertrand and R. Toullec (Eds.) "Concilier bien-être animal et production". INRA Editions, coll. du labo au terrain. pp 55-210.
- CHRISTENSEN E., HAGVE T.A., GRONN M., CHRISTOPHERSEN B.O. 1989.** Oxidation of medium chain (C8-C14) fatty acids studied in isolated liver cells. *Biochim. Biophys. Acta*, 1004, 187-195.
- DURAND D., BAUCHART D., LAPLAUD P.M., LEFAIVRE J., CHAPMAN M.J. 1990.** Importance of the portal venous pathway to the transport of intestinal triglyceride-rich lipoproteins in the preruminant calf. *Reprod. Nutr. Dev.*, 30 (suppl. 2) 2285. (abstract).
- DURAND D., BAUCHART D., PICHERIT C., GRUFFAT D., GRAULET B. 1998.** Effects of dietary coconut oil on the density distribution and the chemical composition of plasma lipoproteins in the preruminant calf. *Reprod. Nutr. Dev.*, 38, 205 (abstract).
- DURAND D., SCISLOWSKI V., CHILLIARD Y., GRUFFAT D., BAUCHART D. 2005.** High fat rations and lipid peroxidation in ruminants: consequences on animal health and quality of products. In: J.J. Hocquette, S. Gigli (Eds.), "Indicators of milk and beef quality", EAAP Publ. n°112 Wageningen Academic Publishers, 137-150.
- GANDEMER G. 1998.** Lipids and meat quality: lipolysis oxidation and flavour. *Proceedings 44th Int. Congress of Meat Science and Technology*. 106-119.
- GRAULET B., HOCQUETTE J.F., BAUCHART D. 1996.** Lipoprotein lipase activity and gene expression in heart and skeletal muscles in the preruminant calf. *Proc. Nutr. Soc.*, 55, 18A (abstract).
- GRAULET B., GRUFFAT D., DURAND D., BAUCHART D. 1997.** Oxydation de l'oléate par des explants en survie issus de foie de veaux préruminants recevant un aliment lacté à base de suif ou d'huile de coprah. *Nutr. Clin. Métab.*, 11, 291 (abstract).
- GRAULET B., GRUFFAT D., DURAND D., BAUCHART D., 1998.** Fatty acid metabolism and very low density lipoprotein secretion in liver slices of rats and preruminant calves. *J. Biochem.* 124, 1212-1219.
- GRAULET B., GRUFFAT-MOUTY D., DURAND D., BAUCHART D. 2000.** Effects of milk diets containing beef tallow or coconut oil on the fatty acid metabolism of liver slices from preruminant calves. *Brit. J. Nutr.*, 84, 309-318.
- GRAULET B., GRUFFAT D., DURAND D., BAUCHART D. 2004.** Small intestine and liver microsomal triacylglycerol transfer protein in the bovine and rat: effect of dietary coconut oil. *J. Dairy Sci.*, 87, 3858-3868.
- HOCQUETTE J.F., GRAULET B., OLIVECRONA T. 1998a.** Lipoprotein lipase activity and mRNA levels in bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 121, 85-96.
- HOCQUETTE J.F., ORTIGUES-MARTY I., PETHICK D., HERPIN P., FERNANDEZ X. 1998b.** Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in the skeletal muscles of meat producing animals. *Livestock Prod. Sci.* 56, 115-143.
- HOCQUETTE J.F., BAUCHART D. 1999.** Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 39, 27-48.
- HOCQUETTE J.F., GRAULET B., VERMOREL M., BAUCHART D. 2001.** Weaning affects lipoprotein lipase activity and gene expression in adipose tissues and in masseter but not in other muscles of the calf. *Br. J. Nutr.* 86, 433-441.
- HOOD R.L., THOMPSON E.H., ALLEN C.E. 1972.** The role of acetate, propionate and glucose as substrates for lipogenesis in bovine tissues. *Int. J. Biochem.*, 3, 598-606.
- JENKINS K.J., KRAMER J.K.G. 1986.** Influence of low linoleic and linolenic acids in milk replacer on calf performance and lipids in blood plasma, heart and liver. *J. Dairy Sci.*, 69, 1374-1386.
- LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., CHAPMAN M.J., 1989.** Intestinal lipoproteins in the preruminant calf: characterization of particle species and evidence for the portal vein as a major export pathway at peak lipid absorption. In: R. Windler and H. Greten (Editors), *Intestinal Lipid and Lipoprotein Metabolism*. W. Zuckschwerdt, Verlag München. p.50-58.
- LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., CHAPMAN M.J. 1990.** Lipoproteins and apolipoproteins in intestinal lymph of preruminant calf, *Bos Spp.* at peak lipid absorption. *J. Lipid Res.*, 31, 1781-1792.
- LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., BEAUBATIE L., CHAPMAN M.J., 1991.** Intestinal lymph and plasma lipoproteins in the preruminant calf: partial resolution of particle heterogeneity in the 1.040-1.090 g/ml interval. *J. Lipid Res.*, 32, 1429-1439.
- LEIGHTON F., PERSCO R., NECOCHEA C. 1984.** Peroxisomal fatty acid oxidation is selectively inhibited by phenothiazines in isolated hepatocytes. *Biochem. Biophys. Res. Com.*, 120, 505-511.
- LEPLAIX-CHARLAT L. 1995.** Effets des acides gras et du cholestérol alimentaires sur le métabolisme des lipides et des lipoprotéines aux niveaux plasmatiques et hépatique chez le veau préruminant: conséquences sur la composition lipidique des tissus. Thèse de Doctorat Es Sciences, Spécialité Biochimie, option Nutrition "Aspects moléculaires et cellulaires", Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille III.
- LEPLAIX-CHARLAT L., BAUCHART D., DURAND D., LAPLAUD P.M., CHAPMAN M.J. 1996a.** Plasma lipoproteins in preruminant calves fed diets containing tallow or soybean oil with and without cholesterol. *J. Dairy Sci.*, 79, 1267-1277.
- LEPLAIX-CHARLAT L., DURAND D., BAUCHART D. 1996b.** Effects of diets containing tallow and soybean oil with and without cholesterol on hepatic metabolism of lipids and lipoproteins in the preruminant calf. *J. Dairy Sci.*, 79, 1826-1835.
- PIOT C., VEERKAMP J.H., BAUCHART D., HOCQUETTE J.F. 1998a.** Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 121, 69-78.
- PIOT C., HOCQUETTE J.F., HERPIN P., BAUCHART D. 1998b.** Mitochondria contents and carnitine palmitoyltransferase I activity in muscles from preruminant calves fed a milk diet supplemented with tallow or coconut oil. In: J.W. Blum, T. Elsasser and P. Guilloteau (Eds.), *Proceedings of the Symposium on Growth in Ruminants: Basic Aspects, Theory and Practice for the Future*. 20-22 August 1998, University of Bern (Switzerland).
- PIOT C. 1999.** Utilisation et oxydation des acides gras dans le foie, le cœur et les muscles squelettiques chez le veau: effet d'un régime lacté à base d'huile de coprah. Thèse de Doctorat d'Université (Université d'Auvergne).
- PIOT C., HOCQUETTE J.F., VEERKAMP J.H., DURAND D., BAUCHART D. 1999.** Effects of dietary coconut oil on fatty acid oxidation capacity of the liver, the heart and skeletal muscles in the preruminant calf. *Br. J. Nutr.*, 82, 299-308.
- PIOT C., HOCQUETTE J.F., HERPIN P., VEERKAMP J.H., BAUCHART D., 2000.** Dietary coconut oil affects more lipoprotein lipase activity than the mitochondria oxidative capacity in muscles of preruminant calves. *J. Nutr. Biochem.*, 11, 231-238.
- ST-JOHN L.C., LUNT D.K., SMITH S.B. 1991.** Fatty acid elongation and desaturation enzyme activities of bovine liver ad subcutaneous adipose tissue microsomes. *J. Anim. Sci.*, 69, 1064-1073.
- SCHMIDT-NIELSEN K. 1984.** Scaling: Why is animal size of important? Cambridge Univ. Press, 56-64.
- SERRANO E., PRADEL P., JAILLER R., DUBROEUQ H., BAUCHART D., HOCQUETTE J.F., LISTRAT A., AGABRIEL J., MICOL D. 2006.** Young Salers suckling bull production: effect of the type of diet on performances, carcass and muscle characteristics and meat quality. *Anim. Res.* (accepté)