ACCUEIL

Frédéric Elie on ResearchGate

Protéines et acides aminés

Frédéric Élie

Copyright France.com

La reproduction des articles, images ou graphiques de ce site, pour usage collectif, y compris dans le cadre des études scolaires et supérieures, est INTERDITE. Seuls sont autorisés les extraits, pour exemple ou illustration, à la seule condition de mentionner clairement l'auteur et la référence de l'article.

« Si vous de dites rien à votre brouillon, votre brouillon ne vous dira rien ! »
Jacques Breuneval, mathématicien, professeur à l'université Aix-Marseille I, 1980

ABSTRACT : La structure des protéines à partir des polypeptides et des peptides formés à partir des acides aminés est présentée. Les acides aminés sont ensuite listés, avec leurs principales propriétés, en distinguant les acides aminés protéinogènes dans l'organisme et les non protéinogènes ; les acides aminés protéinogènes sont répartis en essentiels (car non produits directement par l'organisme, apportés obligatoirement par l'alimentation) et ceux non essentiels.

SOMMAIRE
1 – Généralités sur les protéines
2 – Acides aminés
3 – Acides aminés protéinogènes
4 - Acides aminés non protéinogènes
Références

1 – Généralités sur les protéines

Les acides aminés (AA) possèdent un groupement amine -NH_2 et un groupement acide carboxylique -COOH, ces deux groupements étant liés au même carbone, dit « carbone alpha » (voir figure 4), référence [1]. De l'existence de ces groupements, il est alors possible d'obtenir une molécule ***peptide*** à partir de deux acides aminés : assemblage de ces acides aminés par une liaison peptidique (figure 1) :

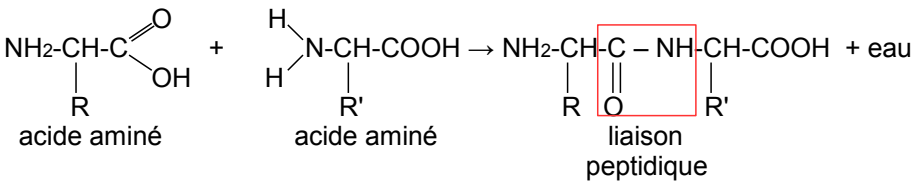


figure 1

Par ses fonctions -NH_2 et -COOH, le peptide formé peut à son tour s'associer à un autre acide aminé. Les acides aminés peuvent ainsi donner trois sortes de molécules structurées par des liaisons peptidiques :

- un ***peptide***, lorsque le nombre d'acides aminés est n ≤ 10,
- un ***polypeptide***, lorsque n > 10
- une ***protéine***, formée par plusieurs chaînes de polypeptides (le nombre d'acides aminés n est alors très grand)

Pour n > 20 acides aminés, le nombre possible de protéines qui peuvent être formées avec eux, est théoriquement illimité, compte tenu de la nature de ces AA et de l'ordre qu'ils occupent dans les chaînes de polypeptides.
Certaines enzymes coupent les acides aminés présents dans les peptides, polypeptides et protéines ; on les appelle ***protéases***. Par exemple :

- la protéase trypsine, dans les intestins des mammifères, coupe la lysine (Lys) et l'arginine (Arg) (voir

tableau 1) au niveau de leur fonction carbonyle ;

● la protéase pepsine, dans l'estomac, coupe la phénylalanine (Phe) et le tryptophane (Trp) (voir tableau 1) au niveau de leur fonction amine.

► ***Protéines conjuguées*** (ou hétéroprotéines) : ce sont des protéines qui contiennent des groupements autres que les AA. Exemples :

● nucléoprotéines, qui contiennent des acides nucléiques (tels que l'ADN, l'ARN, etc.) ; elles ont une action importante dans la formation des protéines et le codage génétique ;

● glycoprotéines, qui contiennent un glucide (référence [2]) ; elles sont présentes dans les parois des cellules ;

● lipoprotéines, qui contiennent des lipides (référence [3]) ; elles contribuent au transport des lipides dans les cellules, indispensables pour leur structure ;

● phosphoprotéines, qui contiennent le groupe phosphate H_3PO_4, véhiculé par la protéine enzymatique kinase (exemple ce phosphoprotéine : caséine du lait) ;

● chromoprotéines, qui contiennent des groupements prosthétiques colorés (pigments biologiques) ; par exemple, l'***hémoglobine*** (Hb), qui est une hémoprotéine, contient l'hème (ou ferroporphyrine) source de la couleur rouge du sang ([1]) ;

► ***Types de structure des protéines*** : il existe 4 types de structure, par niveau de complexité croissante :

● ***Structure primaire*** : enchaînement des acides aminés, reliés par une liaison peptidique.

● ***Structure secondaire*** : elle est due à la présence de liaisons hydrogène entre le groupe amine -NH et le groupe carboxyle -C=O, conférant à la protéine une configuration spatiale. Il existe 2 configurations spatiales possibles :

■ L'***hélice alpha*** (figure 2) : enroulement de la chaîne de polypeptides autour d'un même axe. Les acides aminés constitutifs sont nécessairement de même configuration L ou D, car si un acide aminé de configuration D (resp. L) intervient dans une chaîne d'acides aminés L (resp. D), celle-ci s'arrête.

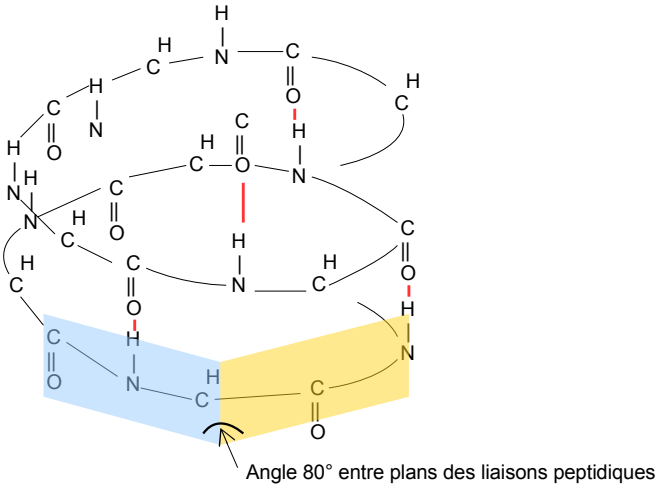


figure 2 : configuration hélice alpha. Les liaisons hydrogène (en rouge) entre l'oxygène du groupement C=O et l'hydrogène du groupement NH imposent la forme hélicoïdale à la protéine

■ ***Conformation bêta***, ou état étiré ou structure en feuillet plissé (figure 3) : chaîne de polypeptides en zigzag (exemple : protéines fibreuses, comme la kératine).

1 L'hémoglobine, située dans les globules rouges GR (ou érythrocytes) assure le transport de l'oxygène O_2 et du gaz carbonique CO_2 entre les poumons et les tissus et organes. Les GR sont formés dans la moelle osseuse à partir du fer, de la cobalamine (vitamine B12, référence [4]) et de l'acide folique (vitamine B9, référence [4]) ; tant qu'ils sont dans la moelle osseuse les GR possèdent un noyau, qu'ils perdent lorsqu'ils passent dans le sang, et par leur petite taille (longueur 7,5 µm, épaisseur 2 µm) ils peuvent traverser les parois capillaires. Dans l'organisme la concentration moyenne des Hb est d'environ 160 g/litre de sang (chez l'homme) et 145 g/litre de sang (chez la femme) ; un GR contient environ 28-36 picogrammes de Hb.

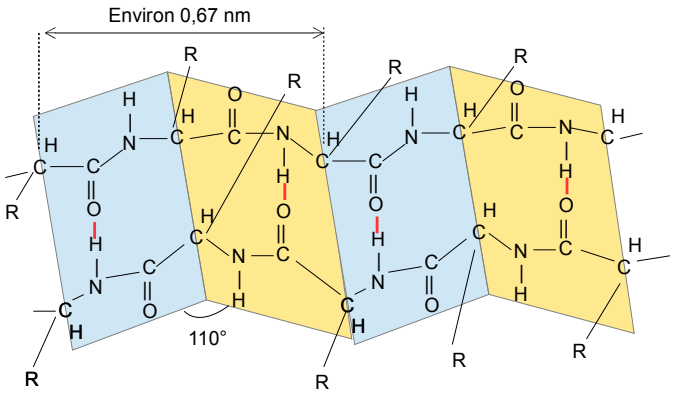


figure 3 : conformation bêta, exemple de protéine fibreuse (kératine)

● ***Structure tertiaire*** : repliement de la chaîne de polypeptides sur elle-même par les liaisons disulfure, ionique et hydrogène présentes dans la structure secondaire. La protéine a alors la forme tridimensionnelle d'un peloton. Elle contient des groupements polaires hydrophiles qui ont donc tendance à s'unir à l'eau par liaisons hydrogène ; ils sont donc situés à la périphérie de la pelote. Les protéines de structure tertiaire ont une action très importante dans les systèmes vivants, exemples : les enzymes, la myoglobine présente dans les muscles des mammifères (fixe l'oxygène par son groupement ferroporphirine), etc.

● ***Structure quaternaire*** : assemblage de plusieurs chaînes tertiaires de polypeptides, associées entre elles par des liaisons ioniques, hydrogène... Exemple : hémoglobine ; elle est formée de 4 protéines à structure tertiaire.

La structure des protéines peuvent être modifiées ou rompues (dénaturation) par l'action de certains agents affectant les liaisons non covalentes (les liaisons covalentes demeurant intactes à l'intérieur des structures primaires constitutives) :

- l'eau, par alignement des pôles hydrophiles des structures tertiaires ;
- la chaleur, par agitation thermique ;
- l'acidité ou la basicité du milieu ;
- la pression ;
- les rayonnements ionisants (référence [5]) ;
- certains produits chimiques...

2 – Acides aminés

Avec les glucides et les lipides, les protéines sont les éléments bâtisseurs et les fournisseurs d'énergie de l'organisme (référence [6]) : muscles, os, peau, cheveux, ongles, hormones, enzymes, anticorps, neuromédiateurs... Les protéines sont des macromolécules formées d'une ou plusieurs ***chaînes polypeptidiques***, chacune d'elles étant constituées d'***acides aminés*** reliés entre eux par des ***liaisons peptidiques***, référence [1].

Les ***acides aminés*** sont des acides carboxyliques qui possède également un groupe fonctionnel amine. Autrement dit, ce sont des acides formés de R-COOH (appelé groupe carboxyle) lié à un groupe amine (qui contient un ou plusieurs atomes d'azote), comme par exemple une structure -NH- (dite secondaire) ou $-NH_2$ (dite primaire), référence [1]. Il y a environ 500 acides aminés dans le monde vivant, parmi lesquels 149 dans les protéines. En fonction de la position spatiale du groupe carboxyle par rapport au groupe amine, on classe les acides aminés en acides α-aminés, β-aminés, γ-aminés, δ-aminés... la liaison s'effectuant via le carbone qui prend alors les appellation C-α, C-β, etc. (figure 4).

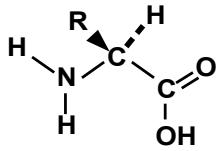


Figure 4 – Structure d'un acide α-aminé, très courant dans les protéines, le groupe amine est ici $-NH_2$ (primaire) ; R désigne un groupe organique

Les ***liaisons peptidiques*** entre les acides aminés relient le groupe carboxyle de l'un et l'amine primaire de l'autre ; dans certains cas, la formation de cette liaison s'effectue avec dégagement d'une molécule d'eau H_2O (figure 5).

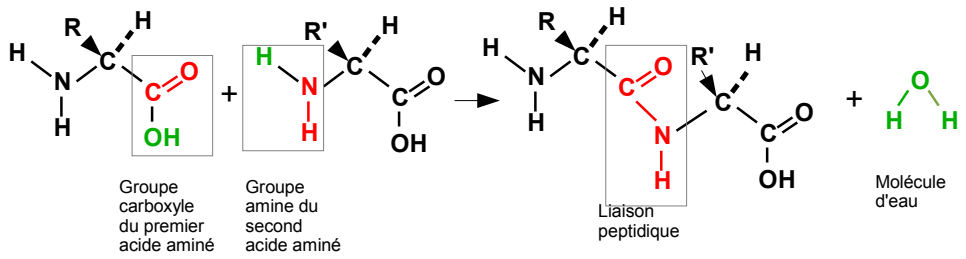
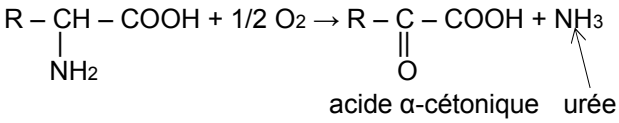


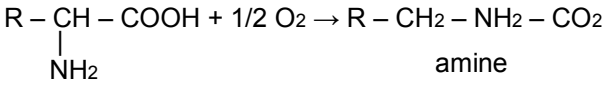
Figure 5 - La liaison peptidique provient d'une partie des groupes carboxyle et amine, avec dégagement d'une molécule d'eau obtenue aussi depuis ces groupes

Trois propriétés biochimiques des acides aminés :

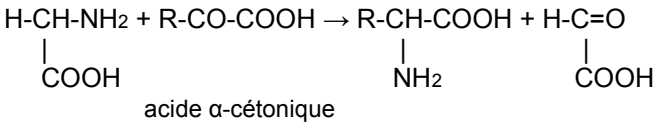
► Pour les acides aminés possédant le groupe amine primaire -NH_2, élimination de celui-ci (réaction de ***désamination***) par la formation de l'urée (uréogenèse) :



► Formation d'amines à partir des acides aminés (réaction de ***décarboxylation***) :



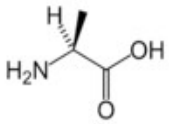
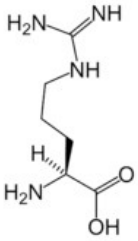
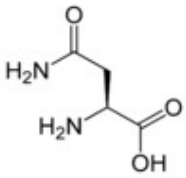
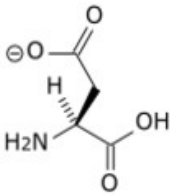
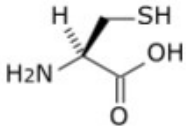
► Formation d'un acide aminé à partir d'un autre acide aminé, via un acide α-cétonique R-CO-COOH (réaction de ***transamination***) :

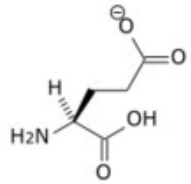
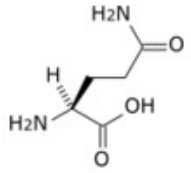
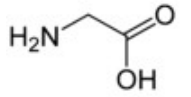
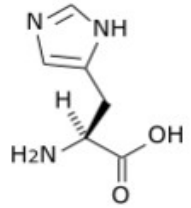
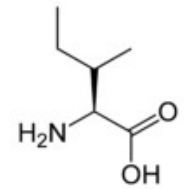


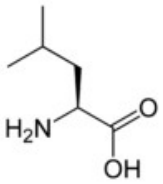
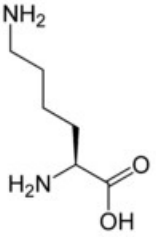
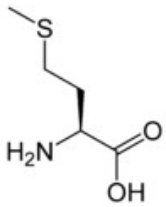
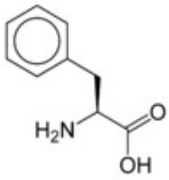
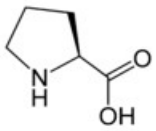
Le premier acide aminé transmet sa fonction amine -NH_2 à l'acide α-cétonique, celui-ci devenant ainsi un acide aminé. La transamination fait intervenir l'enzyme transaminase (référence [7]).

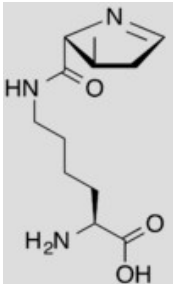
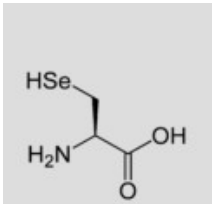
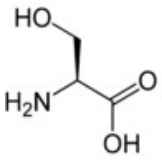
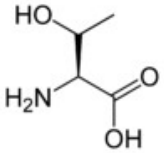
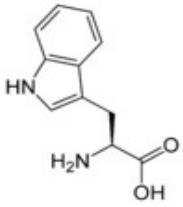
3 – Acides aminés protéinogènes

Les acides aminés à partir desquels sont formées les protéines sont dits ***protéinogènes*** : on en compte 22 (dont 2 qui ne concernent pas l'organisme humain). La synthèse des protéines s'effectue sur les ribosomes : ce sont des complexes composés de protéines et d'ARN, présents dans les cellules, qui réalisent le décodage de l'ARN messager et la polymérisation des acides aminés à partir de laquelle est formée la protéine correspondante. L'organisme humain peut produire 13 acides aminés protéinogènes, et les 9 autres, dits ***acides aminés essentiels*** ou indispensables, sont obligatoirement fournis par l'alimentation. Contrairement aux autres nutriments, les acides aminés ne sont pas stockés par l'organisme ; il s'ensuit que si leur apport est insuffisant l'organisme puise les acides aminés dont il a besoin directement dans les tissus, notamment les muscles. Le tableau 1 donne la liste des 22 acides aminés protéinogènes (les besoins sont exprimés en mg d'acide aminé/kg du poids adulte/jour, sur un profil de besoin nutritionnel moyen en protéines de 0,66 g protéine/kg poids/jour d'un adulte) :

Acide aminé protéinogène	Abréviation IUPAC	Structure chimique (en grisés, non universellement répandus chez les êtres vivants)	Essentiel (oui/non) et besoin pour adultes (norme OMS, FAO, UNU) réf. [8]	Source d'apport (si essentiel)	commentaires
Alanine	A - Ala		non		Cet acide aminé contribue à la restauration du stock de glucides donc à la réserve d'énergie. Il est libéré par les muscles. Il est l'un des constituants du collagène et de l'élastine.
Arginine	R - Arg		Selon les cas (semi-essentiel)	Légumineuses, riz brun, avoine, sarrasin, viande rouge, volaille, poisson, produits laitiers, noix	Cet acide aminé est dit semi-essentiel parce qu'il ne correspond pas toujours aux besoins de l'organisme. Il participe au cycle de l'urée (ce cycle permet de détoxifier le foie). C'est un précurseur d'autres acides aminés, ainsi que du monoxyde d'azote NO, dont le rôle est fondamental dans la vasodilatation (dilatation des vaisseaux, ce qui permet une bonne circulation sanguine), ainsi que dans le système immunitaire. L'arginine contribue aussi à la synthèse des hormones de croissance.
Asparagine	N - Asn		non		L'asparagine est un précurseur des bases azotées de l'ADN (adénine A, cytosine C, guanine G, thymine T, uracile U). Elle contribue à la détoxication et joue un rôle important dans le fonctionnement du système nerveux central.
Aspartate	D - Asp		non		L'aspartate a un rôle important dans la détoxication. Elle contribue à la formation de l'adénosine-triphosphate ATP qui fournit l'énergie aux cellules biologiques. L'aspartate est aussi un neurotransmetteur
Cystéine	C - Cys		Selon les cas (semi-essentiel) : 4 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine de : 6 mg/g de protéine)	Levure de bière, germe de blé, ail, oignon, chou de Bruxelles, brocoli, produits laitiers, noix, graines, fonio (céréale sans gluten), fruits de mer, poisson, œufs, viande	Acide aminé semi-essentiel, intervenant dans la synthèse du principal anti-oxydant de l'organisme : le glutathion GSH ou GSSG. La cystéine est l'un des composants de la myosine (un des constituants de la peau), de l'actine (un des constituants des ongles), et de la kératine (un des constituants des cheveux).

Acide aminé protéinogène	Abréviation IUPAC	Structure chimique (en grisés, non universellement répandus chez les êtres vivants)	Essentiel (oui/non) et besoin pour adultes (norme OMS, FAO, UNU) réf. [8]	Source d'apport (si essentiel)	commentaires
Glutamate	E - Glu	 Énantiomère L ou R-glutamate	Selon les cas (semi-essentiel)	Amande, graine de courge, pois cassés, lentilles corail, parmesan, kelp (algue), sauce soja, emmental, tomate, coquille St Jacques, petit pois, crabe, chou, poulet, bœuf	Ne pas confondre avec la forme glutamate monosodique (GMS), qui est employée comme additif alimentaire, considéré toxique à haute dose. Le glutamate, ou acide glutamique, est un neurotransmetteur. C'est un précurseur d'un autre neurotransmetteur, le GABA (ou acide γ-aminobutyrique), qui a un rôle inhibiteur dans le système nerveux central. C'est aussi un précurseur des bases azotées ACGTU de l'ADN et est un constituant du glutathion.
Glutamine	Q - Gln		non		La glutamine est fortement sollicitée par les besoins de l'organisme. Rôles importants dans : le système immunitaire, la structure de la barrière intestinale, la croissance et le renouvellement des tissus musculaires, la synthèse du neurotransmetteur GABA, l'équilibre acido-basique de l'organisme. C'est aussi un anti-oxydant.
Glycine	G - Gly		non		La glycine, ou glycocolle, est un précurseur de l'ADN et de la créatine, substance synthétisée dans le foie, les reins et le pancréas et intervenant dans le cerveau et les fibres musculaires. Autres rôles de la glycine : neurotransmetteur intervenant dans le sommeil, contribution à la synthèse du glutathion, de l'hémoglobine, du collagène et de l'élastine.
Histidine	H - His		Oui besoin : 10 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 15 mg/g de protéine)	Les poissons gras, légumes secs, champignons, pommes de terre.	Précurseur de l'histamine qui intervient dans la production de l'hémoglobine et la présence du fer. Participant à la synthèse du glutamate, l'histidine est donc une source d'énergie musculaire
Isoleucine	I - Ile		Oui besoin : 20 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 30 mg/g de protéine)	blanc de poulet, petits pois, saumon, œuf, noix, farine de blé complet	Agit sur la croissance musculaire, notamment par la fourniture de sucres (glucides).

Acide aminé protéinogène	Abréviation IUPAC	Structure chimique (en grisés, non universellement répandus chez les êtres vivants)	Essentiel (oui/non) et besoin pour adultes (norme OMS, FAO, UNU) réf. [8]	Source d'apport (si essentiel)	commentaires
Leucine	L - Leu		Oui besoin : 39 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 59 mg/g de protéine)	petits pois, blanc de poulet, saumon, œuf, noix, farine de blé complet	Contribue à la régulation cellulaire, au renouvellement des tissus musculaires, et, par sa dégradation, à la formation de l'acétyl-CoA (acétyl-coenzyme A) et de l'acétoacétate qui interviennent dans la production d'énergie cellulaire sous forme d'ATP (adénosine triphosphate)
Lysine	K - Lys		Oui besoin : 30 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 45 mg/g de protéine)	graines de courge, blanc de poulet, saumon, petits pois, tofu, œuf, farine de sarrasin, noix	Précurseur de la carnitine (formée dans le foie et les reins), qui assure le transport des acides gras à l'intérieur des mitochondries, permettant la production d'énergie sous la forme d'adénosine triphosphate (ATP). La lysine est impliquée aussi dans le système immunitaire, la synthèse du collagène, et l'hormone de croissance (somatotropine, formée dans l'hypophyse)
Méthionine	M - Met		Oui besoin : 10 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 16 mg/g de protéine)	noix du Brésil, saumon, sésame, viande de bœuf, œuf, brocoli, petits pois, épinards, maïs, millet	Précurseur de la créatine et de la S-adénosyl méthionine qui a un rôle important dans la structure de l'ADN. La méthionine est présente dans la kératine des cheveux.
Phénylalanine	F - Phe		Oui besoin : 25 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 38 mg/g de protéine)	soja, graines de courge, petits pois, volaille, noix, viande de porc, saumon, œuf	Précurseur de la tyrosine, agit dans le processus de satiété et de faim, ainsi que dans le développement musculaire.
Proline	P - Pro		non		La proline intervient dans la formation de l'ADN, de l'acide hyaluronique (macromolécule glucidique ayant un rôle important dans le milieu extra-cellulaire, le tissu conjonctif et la propagation cellulaire), et dans le collagène (protéine structurale ayant un rôle important dans le milieu extra-cellulaire, notamment dans la résistance mécanique des tissus).

Acide aminé protéinogène	Abréviation IUPAC	Structure chimique (en grisés, non universellement répandus chez les êtres vivants)	Essentiel (oui/non) et besoin pour adultes (norme OMS, FAO, UNU) réf. [8]	Source d'apport (si essentiel)	commentaires
Pyrrolysine	O - Pyl	 Chez certaines archées méthanogènes	Sans objet	Sans objet	Cité pour mémoire : ce 22ième acide aminé ne concerne pas l'organisme humain.
Sélénocystéine	U - Sel	 Chez les eucaryotes dans certaines enzymes oxydoréductases	Sans objet	Sans objet	Cité pour mémoire : ce 21ième acide aminé ne concerne pas l'organisme humain ; il est, chez les eucaryotes, les bactéries et les archéobactéries (réf. [9]), un analogue sélénié de la cystéine, c'est-à-dire où l'atome de soufre a été remplacé par l'atome de sélénium.
Sérine	S - Ser		non		La sérine contribue à la synthèse de la cystéine et des phospholipides du cerveau, qui interviennent dans ses fonctions cognitives. La sérine est le précurseur de la choline (alcool aminé, intervient dans l'intégrité des membranes cellulaires, et est précurseur du neurotransmetteur acétylcholine).
Thréonine	T - Thr		Oui besoin : 15 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 23 mg/g de protéine)	Blanc de poulet, viande de bœuf, petits pois, saumon, noix, œuf, farine de blé complet	La thréonine intervient dans la synthèse des lipoprotéines cérébrales (une lipoprotéine est une petite protéine en forme de sphère liée à un lipide, elle permet le transport dans le sang de certaines vitamines, hormones, et cholestérol). Elle contribue à baisser le cholestérol, à former le collagène, l'élastine (protéine liée aux propriétés élastiques de la peau) et l'émail des dents
Tryptophane	W - Trp		Oui besoin : 4mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 6 mg/g de protéine)	Soja, poudre de cacao non sucrée, noix de cajou, petits pois, blanc de poulet	Précurseur de la vitamine B3 et de la sérotonine

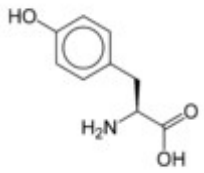
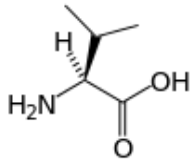
Acide aminé protéinogène	Abréviation IUPAC	Structure chimique (en grisés, non universellement répandus chez les êtres vivants)	Essentiel (oui/non) et besoin pour adultes (norme OMS, FAO, UNU) réf. [8]	Source d'apport (si essentiel)	commentaires
Tyrosine	Y - Tyr		Selon les cas (semi-essentiel)	Lait, œuf, viande, poisson, noix, noix de cajou, amande, avocat, champignon, haricot vert, pomme de terre, aubergine, betterave, radis, asperge, persil, concombre, oignon rouge, épinard, seigle	La tyrosine est précurseur des catécholamines tels que de la dopamine (neurotransmetteur agissant sur le circuit de la récompense), l'adrénaline, la noradrénaline, etc. (les catécholamines augmentent suite à un stress et favorisent le taux de glucose dans le sang, donc agissent de manière antagoniste à l'insuline). La tyrosine est aussi précurseur de la mélanine (pigment) et de la thyroxine (hormone thyroïdienne).
Valine	V - Val	 Énantiomère L de la Valine	Oui besoin : 26 mg/kg/jour (soit l'équivalent en besoin de protéine : 39 mg/g de protéine)	Chlorella (algue), spiruline, petits pois, poulet, farine de blé complet, fromage	Contribue à la protection du système nerveux et à la synthèse des protéines musculaires.

Tableau 1 : Acides aminés protéinogènes

L'organisme produit ses propres protéines à partir des acides aminés protéinogènes qui sont libérés lors de la digestion. Ces acides aminés proviennent d'aliments d'origine animale et végétale, mais les protéines animales contiennent toutes les acides aminés utiles à l'organisme, tandis que celles d'origine végétale en contiennent certains et, de toutes façons, en quantité moindre.

Le caractère essentiel des acides aminés n'est pas absolu : il dépend de la capacité de l'organisme humain à synthétiser les acides aminés, cette capacité pouvant être altérée par ses états physiologiques ou pathologiques. Les acides aminés affectés par ces conditions sont dits ***conditionnellement essentiels*** ; c'est le cas de : cystéine, glycine, tyrosine, proline, glutamine, arginine.
Les ***besoins en protéines*** doivent être satisfaits quotidiennement par l'organisme humain, car ils sont renouvelés chaque jour en quantité de quelques centaines de grammes. Ce besoin est quantifié par l'apport nutritionnel conseillé (ANC) exprimé en grammes de protéines/kg du corps humain/jour. L'ANC en protéines varie selon l'âge et le sexe (voir tableau 2 suivant) :

Âge et conditions particulières	ANC en protéines (g protéines/kg corps/jour)
0-1 mois	2,6
12-24 mois	1,0
24-36 mois	0,9
5-10 ans	0,9
adolescent(e)s (12-18 ans)	0,8-0,9
adultes	0,8
Femmes enceintes	0,9
Femmes allaitantes	1,4
Personnes âgées	1,0

Tableau 2 : Apport nutritionnel conseillé (ANC)

Une certaine proportion de protéines, synthétisées à partir des acides aminés, est transformée naturellement par l'organisme humain en glucides et en lipides ; il s'ensuit que, pour produire une quantité suffisante de protéines, il faut un apport adapté en acides aminés. On quantifie cet apport par le ***degré d'utilisation nette des protéines***, défini comme suit :

$$\text{degré d'utilisation nette des protéines} = \frac{\text{masse des acides aminés essentiels convertis en protéines}}{\text{masse des acides aminés essentiels apportés}}$$

► On appelle ***acide aminé essentiel limitant*** un acide aminé qui, lorsqu'il est déficitaire dans une protéine, l'utilisation des autres acides aminés essentiels dans cette protéine devient limitée. Aussi, compte tenu des acides aminés limitants, on quantifie par plusieurs indicateurs l'apport des protéines essentielles en référence aux besoins de l'organisme (selon FAO et OMS) :

● ***L'index chimique*** : pour une protéine donnée c'est le rapport

$$\frac{\text{concentration de l'acide aminé essentiel dans une protéine}}{\text{concentration de l'acide aminé essentiel pour satisfaire le besoin}}$$

Comme il y a plusieurs acides aminés essentiels dans une protéine, l'index chimique retenu est le plus faible. Pour une source alimentaire donnée, plus l'index est faible, plus elle est déficitaire en l'acide aminé correspondant qui devient alors limitant.

● ***La digestibilité*** : le système digestif n'assimile pas les protéines de la même manière ; la digestibilité est le rapport (quantité de protéine assimilée)/(quantité de protéine fournie). Elle dépend de divers facteurs : préparation de la source alimentaire (cuisson, etc.), présence de polyphénols, de fibres, de composés non nutritionnels dans l'aliment.

● ***L'index chimique corrigé de la digestibilité*** (ou PDCAAS, *« Protein Digestibility Corrected Amino Acid Score »*) défini par :

$$\text{PDCAAS} = (\text{index chimique}) \times (\text{digestibilité})$$

Comme l'index chimique peut être supérieur à 100% (c'est le cas lorsque la concentration en acide aminé dépasse le besoin de l'organisme), il est convenu que, dans ce cas, le PDCAAS est limité à 100%. Le tableau 3 suivant donne quelques valeurs de ces indicateurs.

Source de protéines	Index chimique (%)	Acide aminé limitant	Digestibilité (%)	PDCAAS (%)
Protéines d'origine animale				
Viande de bœuf	94	Méthionine, cystéine, tryptophane	98	92
Blanc d'œuf	119	aucun	100	100
Lait écrémé	110	aucun	94	100
Lait (contient la protéine caséine)	119	aucun	99	100
Protéines d'origine végétale				
Soja concentré	104	En général les légumineuses sont faibles en méthionine, qui devient donc limitant	95	99
soja	94		98	92
Pois concentré	79		92	73
pois	84 à 93		73 à 82	61 à 68
Farine de pois	79		88	69
Pois chiche en conserve	74 à 81		88 à 89	66 à 71
Lentilles en conserve	62		84	52
Fèves autoclavées	55		86	47
Haricots blancs	84		81	68
Blé, farine de blé	46	En général les céréales sont faibles en lysine qui devient donc limitant (c'est aussi le cas des noix et graines)	90	41
Blé complet	63		91	57

Tableau 3 : indicateurs des sources d'apport des protéines essentielles

Remarques : L'index chimique renseigne sur les conséquences d'une carence en acide aminé correspondant. Par exemple, pour la viande l'index est élevé malgré l'existence d'un acide aminé limitant (le tryptophane) parce que le déficit de celui-ci dans la viande est peu important. Dans les céréales, en revanche, le déficit en lysine (acide aminé limitant) est fréquent, c'est pourquoi leur index est plus faible. De

manière générale pour les protéines d'origine animale l'index chimique est grand et leur digestibilité est proche de 100%. Il est à noter, cependant, que les protéines d'origine végétale ont des caractéristiques nutritionnelles plus étendues que celles d'origine animale. Cela présente un intérêt dans l'apport de protéines d'origine végétale mais à la condition suivante : puisque la carence en certains acides aminés (limitants) est plus importante dans l'alimentation d'origine végétale, mais que d'une source à l'autre on a affaire à des acides aminés limitants différents, il suffit, pour couvrir l'ensemble des besoins nutritionnels en protéines, de diversifier et de combiner les sources alimentaires d'origine végétale. Par exemple : la combinaison des céréales, qui sont assez carencées en lysine mais riches en méthionine, et des légumineuses, qui ont sont assez carencées en méthionine mais riches en lysine, permet simultanément l'apport correct des deux acides aminés lysine et méthionine. C'est ce principe de combinaison qui est employé dans les ***régimes végétariens***.

► L'action des acides aminés protéinogènes ne se limite pas à la seule synthèse de protéines, elle peut aussi contribuer à la formation de composés biochimiques ayant un rôle important dans l'organisme humain. Voici quelques ***actions biochimiques d'acides aminés protéinogènes*** :

● ***Arginine*** : précurseur du monoxyde d'azote NO, formé par réactions avec l'oxygène O_2 et des enzymes NO-synthases (NOS), catalysées par le fer contenu dans l'hème présent entre autres dans l'hémoglobine du sang, ces réactions donnant de la citrulline avec dégagement de NO. Le monoxyde d'azote a plusieurs actions :

■ C'est un neurotransmetteur, le seul qui ait la possibilité de diffuser dans plusieurs neurones simultanément, cette propriété pouvant être déterminante dans le fonctionnement de la mémoire.

■ Il a un effet vasodilatateur (dilatation des vaisseaux) : l'endothélium (paroi la plus interne) des vaisseaux sanguins utilise NO pour relâcher leurs muscles lisses, ce qui permet leur dilatation et donc l'augmentation du débit sanguin ; de ce fait, l'accumulation ou l'engorgement des plaquettes dans les vaisseaux n'ont pas lieu. Lorsque l'organisme ne synthétise pas suffisamment de NO, les maladies cardiovasculaires surviennent, et nécessitent un traitement médicamenteux qui favorise cette synthèse (comme la trinitrine).

■ De par sa capacité à faire relâcher les muscles lisses, le NO permet aussi au système digestif d'assurer le tractus intestinal, les mouvements de l'estomac, et le stockage par celui-ci des liquides.

■ En présence de bactéries pathogènes, les macrophages (de la famille des globules blancs) produisent le NO en grande quantité pour les éliminer. Cependant, l'inconvénient est qu'avec une telle quantité de NO les vaisseaux se dilatent de manière excessive, ce qui entraîne une très forte baisse de la tension artérielle provoquant le choc septique. Etc.

● ***Glycine*** : précurseur des porphyrines (molécules permettant le transport du dioxygène O_2 et présentes dans l'hémoglobine et les globules rouges). Elle est aussi précurseur de la créatine, formée au niveau du foie, présente dans le cerveau et les fibres musculaires et indispensable pour leur énergie. Elle est précurseur d'un neurotransmetteur, l'acétylcholine, qui agit au niveau du système nerveux central (mémoire...) et du système nerveux autonome (système végétatif, activité musculaire...). C'est elle-même un neurotransmetteur qui a un rôle inhibiteur dans la moelle épinière. La glycine intervient dans la formation du collagène (protéine structurale contribuant à l'élasticité et à la résistance des tissus), dans la composition des acides biliaires (rôle important dans la digestion), dans la formation du glutathion (molécule intervenant dans la régulation du potentiel redox des cellules, et qui contribue à l'inhibition de l'effet oxydant des radicaux libres). Comme l'aspartate et la glutamine, la glycine est aussi un précurseur des nucléotides (éléments des acides nucléiques ADN et ARN).

● ***Méthionine*** : elle contribue à la formation des polyamines (composés comportant des fonctions amines $-NH_2$ ou -HN, participant à la prolifération des cellules et à la croissance).

● ***Glutamate*** : précurseur du neurotransmetteur l'acide γ-aminobutyrique (ou GABA). Chez l'adulte, le GABA est un inhibiteur (limite l'excitation des neurones), mais chez l'embryon c'est un excitateur qui contribue à son développement. Le GABA contribue aussi à la croissance de certains neurones. Chez l'adulte, il est important que l'effet excitateur des neurones dû au glutamate soit régulé par l'effet inhibiteur du GABA ; en cas de déséquilibre, il apparaît le risque de développer l'épilepsie et l'ischémie cérébrale (diminution de l'apport de sang au cerveau entraînant sa sous-oxygénation). Le GABA contribue aussi à la flore intestinale, à la régénération des cellules du pancréas productrices de l'insuline dans le cas du diabète de type 1. Dans le cas d'excitations neuronales excessives (anxiétés, convulsions...) l'action inhibitrice du GABA est amplifiée par les anxiolytiques (benzodiazépines...).

● ***Tryptophane*** : c'est un précurseur du neuromédiateur sérotonine. La sérotonine est un neurotransmetteur qui joue un rôle déterminant dans l'humeur et la régulation des prises de risque. Ses actions sur le système nerveux sont opposées à celles d'un autre neurotransmetteur, la dopamine, qui agit directement sur le système de récompense/renforcement, sur le rythme circadien (veille et sommeil) et dans les fonctions digestives, et la dopamine est le précurseur de l'adrénaline et de la noradrénaline. Un déséquilibre entre la sérotonine et la dopamine, dans un sens ou dans l'autre, a donc des conséquences importantes sur les troubles psychiques et la gestion des risques. Le tryptophane est aussi précurseur de la vitamine B3.

● ***Phénylalanine*** : c'est le précurseur direct de la tyrosine, acide aminé précurseur de la dopamine

qui, comme on vient de le voir, est elle-même précurseur de l'adrénaline et de la noradrénaline.

► ***Conséquences d'une carence en protéines essentielles*** :
L'organisme puise les protéines dans les muscles, lesquels finissent par s'affaiblir et dysfonctionner. La carence en protéines résulte d'un apport insuffisant soit de protéines soit d'acides aminés essentiels (référence [10]). La carence en un seul acide aminé essentiel, sur une durée longue, a les mêmes effets qu'une carence en protéines. A termes, les conséquences de la carence, hormis les muscles, sont : fatigue, ongles cassants et chute des cheveux (manque de kératine), troubles visuels, ligaments fragilisés, fragilisation des os (ostéoporose), sensibilité aux infections (baisse du système immunitaire)...

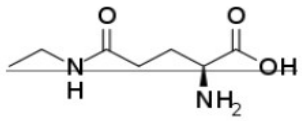
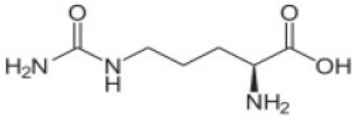
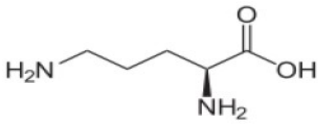
► ***Conséquences d'un excès de protéines essentielles*** :
Augmentation de l'urée et de l'acide urique (avec pour conséquences, entre autres, des crises de goutte), attaque des os et des articulations due à l'augmentation de l'acidité dans l'organisme... (référence [10]).

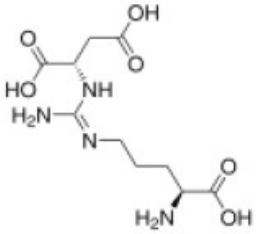
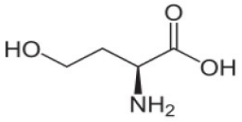
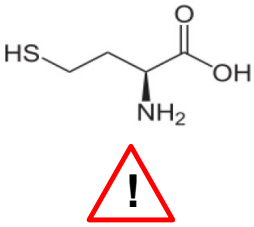
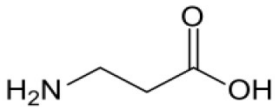
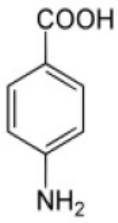
4 - Acides aminés non protéinogènes

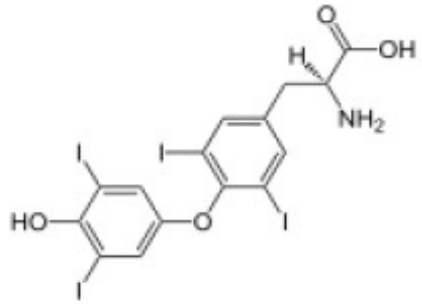
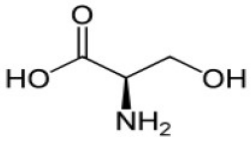
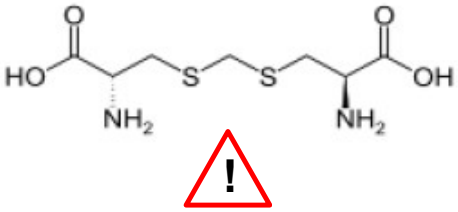
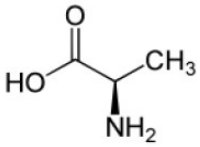
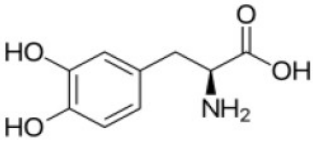
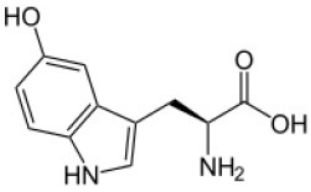
A côté des 22 acides aminés protéinogènes que nous venons de voir, existent quelques 500 acides aminés non protéinogènes. Quoique n'ayant pas de fonction dans la formation des protéines, 140 d'entre eux peuvent être présents dans celles-ci, incorporés par leurs ribosomes. Beaucoup d'acides aminés non protéinogènes (AA non protéinogènes) ont des fonctions importantes dans la physiologie et le métabolisme humains, telles que :

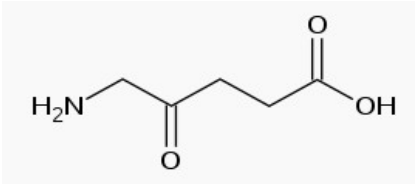
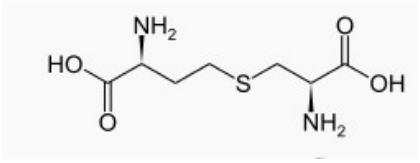
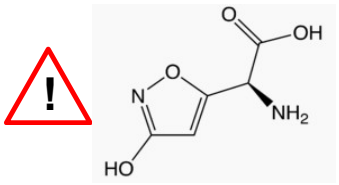
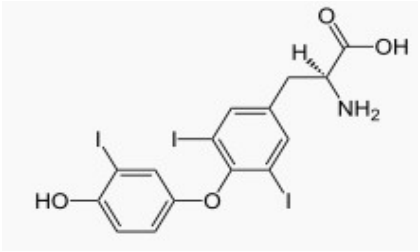
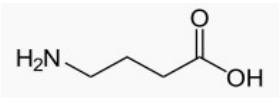
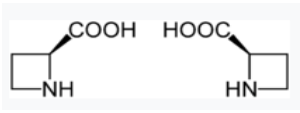
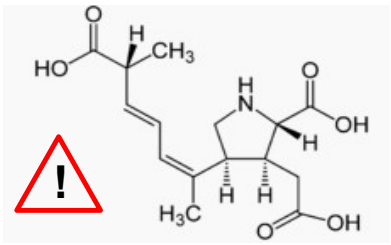
- agents du métabolisme ;
- hormones (référence [11]) ;
- neurotransmetteurs ;
- acides aminés synthétisés par des enzymes spécifiques (référence [7]) et non par les ribosomes des cellules (appelés alors ***peptides non ribosomiques***) contribuent aux fonctions suivantes : antifongiques, antibiotiques, immunosuppresseurs (actions sur le système immunitaire, anticorps), anti-inflammatoires, etc.

La structure chimique de quelques AA non protéinogènes est présentée ci-après, en distinguant ceux qui sont incorporés dans les protéines (tableau 5) et ceux qui ne le sont pas (tableau 4) :

Acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines	
	***Théanine*** (ou L-Théanine, $C_7H_{14}N_2O_3$) : présent dans les feuilles de thé vert (*Camellia sinensis*)et le champignon bolet bai (*Xerocomus badius*). Actions : réduction du stress psychique et physique, effet relaxant. En synergie avec le 5-HTP (ou 5-hydroxytryptophane, précurseur du neurotransmetteur sérotonine) ainsi que le magnésium, les vitamines B3, B6, B9, la théanine a une action efficace contre les insomnies
	***Citrulline*** ($C_6H_{13}N_3O_3$) : présent en grande quantité dans la pastèque (*Citrullus lanatus*), et en moindre quantité dans : concombre, melon, courge, citrouille. Actions : la citrulline contribue à la synthèse de l'AA protéinogène arginine, qui a une action importante dans la production de monoxyde d'azote NO et donc dans la vasodilatation. La déficience en citrulline entraîne de graves perturbations du cycle de l'urée. La citrulline s'avère être un complément efficace contre la baisse de vitalité et la dénutrition, en particulier chez les personnes âgées, réf. [12]. Elle peut être accompagnée par : le ginseng, qui soutient l'organisme en cas de baisse d'énergie ; les vitamines C, B6 et le magnésium, qui soutiennent la résistance physique et psychique.
	***Ornithine*** (ou acide ornithurique, $C_5H_{12}N_2O_2$) : cet AA non protéinogène est produit à partir de l'arginine, suite à l'action de l'enzyme arginase dihydrolase, il est donc intégré dans le cycle de l'urée.

Acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines	
	***Acide argininosuccinique*** (ou argininosuccinate ou ASA, $C_{10}H_{18}N_4O_6$) : cet AA non protéinogène est converti en arginine par l'enzyme argininosuccinate synthase, dans le cycle de l'urée.
	***Homosérine*** (ou L-Homosérine, $C_4H_9NO_3$) : produit par la méthionine et intervient dans le métabolisme de la thréonine, l'isoleucine et la méthionine (qui sont des AA essentiels).
	***Homocystéine*** (ou L-Homocystéine ou S-Homocystéine, $C_4H_9NO_2S$) : cet acide aminé est cité pour mémoire, car, en excès, il a un **rôle négatif dans l'organisme**. Il a pu être impliqué dans l'apparition de la Vie sur Terre, réf. [13]. Cependant, de par son action fortement inflammatoire, il est associé, soit comme indicateur, soit comme facteur, à certaines pathologies : athérosclérose, thrombose veineuse cérébrale..., certaines maladies neurologiques ou neuropsychiatriques (Alzheimer, schizophrénie, dépression...), ou affectant les articulations (arthroses, rhumatismes...), ainsi que les risques de fractures chez les personnes âgées. La consommation d'alcool favorise son taux élevé. L'homocystéine est détruite par une enzyme (la méthylènetétrahydrofolate réductase), qui utilise la vitamine B9, celle-ci est employée pour contribuer à ramener le taux d'homocystéine dans le sang à des valeurs normales : moins de 6,3 µmol/L. Par ailleurs, une carence en vitamines B6, B9 et B12 entraîne un taux élevé d'homocystéine.
	***β-Alanine*** (ou acide 3-aminopropanoïque, $C_3H_7NO_2$) : avec l'histidine, la β-alanine est un précurseur de la carnosine, dipeptide de formule brute $C_9H_{14}N_4O_3$, présent dans les tissus musculaires et cérébraux, et produit issu de la viande digérée. La carnosine a par ailleurs des propriétés anti-oxydantes qui expliquent son rôle favorable contre le vieillissement précoce, ainsi que contre les complications du diabète sucré telles que l'insuffisance rénale. Une quantité importante de β-alanine entraîne une augmentation de carnosine dans les muscles ainsi qu'une baisse de la fatigue musculaire lors des efforts physiques intenses, réf. [14].
	***Acide para-aminobenzoïque*** (ou acide 4-aminobenzoïque, ou PABA, de formule brute $H_2NC_6H_4CO_2H$) : cet AA non protéinogène intervient dans certaines séquences du métabolisme, toutefois aucun résultat n'a montré de conséquences négatives en cas de sa carence. Principales sources de PABA : levure de bière, œufs, germe de blé, gelée royale, yaourt, banane...

Acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines	
	***Thyroxine*** (ou T4, formule brute $C_{15}H_{11}I_4NO_4$) : cet AA non protéinogène est une hormone synthétisée dans la thyroïde sous l'action de l'iode. Pour cette synthèse, l'iode doit être oxydé par une enzyme, la thyroperoxydase, activée par la thyréostimuline (ou TSH). Une fois synthétisée, la T4 doit être désiodée en T3 par une autre enzyme, la thyroxine-5'-désiodase, pour agir en tant qu'hormone. Comme toute hormone, la T4 joue un rôle important dans l'organisme : croissance, énergie, réponse au stress, etc. Sa carence peut avoir plusieurs causes : ablation de la thyroïde suite à un cancer, maladie auto-immune d'Ashimoto, etc. où il est nécessaire de compenser cette carence par un apport externe de L-thyroxine, ou lévothyroxine, qui est un isomère de la T4.
	***D-Sérine*** (ou R+-sérine, formule brute $C_3H_7NO_3$) : la D-sérine est synthétisée à partir de la L-sérine (ou sérine, ou S-sérine), acide aminé protéinogène (voir tableau 1), à partir de l'enzyme sérine racémase, par changement de sa stéréochimie. La D-sérine a un rôle déterminant dans la production de neurotransmetteurs, concernant notamment la mémoire, ainsi que dans la plasticité neuronale.
	***Acide djenkolique*** (ou acide jengkolique, nom tiré de l'arbre jengkol, formule brute $C_7H_{14}N_2O_4S_2$) : naturellement présent dans les graines de jengkol, cet AA est **toxique** pour l'homme ; il affecte les reins et le système urinaire de par sa forte acidité et ses précipités sous forme de cristaux qui peuvent provoquer des calculs rénaux. En cas d'ingestion, sans avoir fait bouillir les graines, il faut beaucoup s'hydrater et traiter à l'aide d'une solution basique, telle le bicarbonate de soude
	***D-Alanine*** (formule brute $C_3H_7NO_2$) : citée pour mémoire, la D-alanine est l'énantiomère de l'AA essentiel alanine (voir plus haut) ; l'énantiomère d'une molécule est une molécule de même composition mais qui présente des propriétés de symétrie spatiale différente. La D-alanine est le produit de l'action d'une enzyme sur l'alanine (référence [7]). La D-alanine contribue à la construction de la paroi des bactéries.
	***DOPA*** (ou 3,4-dihydroxyphénylalanine, $C_9H_{11}NO_4$) : cet AA possède 2 isomères, la L-dopa (isomère lévogyre, qui dévie à gauche le plan d'une lumière polarisée) et la D-dopa (isomère dextrogyre, qui dévie à droite le plan d'une lumière polarisée). La L-dopa produit le neurotransmetteur dopamine par l'action d'une enzyme, la dopa-décarboxylase (réf. [7]). C'est pourquoi la L-dopa est employée pour traiter la maladie de Parkinson, responsable de la diminution de dopamine. Mais cet apport de dopamine entraîne une baisse de sérotonine, risquant ainsi d'occasionner des syndromes dépressifs, ces 2 neurotransmetteurs ayant des actions antagonistes.
	***5-Hydroxy-L-Tryptophane*** (ou 5-HTP, $C_{11}H_{12}N_2O_3$) : cet AA est le précurseur du neurotransmetteur sérotonine. C'est pourquoi il est employé pour le traitement des dépressions sévères, des troubles obsessionnels compulsifs (TOC), des troubles anxieux, du stress post-traumatique... Il doit être accompagné des inhibiteurs sélectifs de recapture de la sérotonine (ISRS) afin d'empêcher sa recapture par le neurone pré-synaptique ; ainsi le 5-HTP peut transiter dans l'espace inter-synaptique et stimuler le neurone récepteur.

Acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines	
	***Acide aminolévulinique*** (ALA, $C_5H_9NO_3$) : cet AA participe à la formation de l'hème chez les mammifères, et de la chlorophylle chez les plantes. L'hème est un cofacteur enzymatique contenant un métal (généralement du fer) qui intervient dans la formation des protéines suivantes : hémoglobine (dans le sang), myoglobine (dans les muscles).
	***Cystathionine*** ($C_7H_{14}N_2O_4S$) : cet acide aminé est un intermédiaire dans la formation de la cystéine (qui, comme on l'a vu au tableau 1, a un rôle important dans la protection de l'organisme contre les oxydants), à partir de l'homocystéine et de la sérine.
	***Acide iboténique*** ($C_5H_6N_2O_4$) : neurotoxique, présent dans certains champignons, provoquant des lésions cérébrales, avec hallucinations, vertiges, perte d'équilibre, contractions musculaires.
	***Triiodothyronine*** (T_3, $C_{15}H_{12}I_3NO_4$) : c'est la plus importante des hormones thyroïdiennes, intervenant dans tous les processus physiologiques. L'antéhypophyse libère la thyréostimuline (TSH) qui intervient dans la production de T_3 (et de la prohormone T_4). Cette production est régulée : un excès de T_3 (ou T_4) dans le plasma sanguin tend à inhiber la production de TSH, et inversement, un déficit entraîne une surproduction de TSH. C'est pourquoi la mesure du taux de TSH dans le sang donne un bon indicateur de la production d'hormones thyroïdiennes, dans la surveillance des hypo ou hyperthyroïdie.
	***γ-Aminobutyrate*** (GABA, $C_4H_9NO_2$) : c'est un neurotransmetteur, modulant le fonctionnement du système nerveux central, et présent dans tout l'organisme ; le GABA limite l'activation excessive des neurones, notamment provoquée par le glutamate (voir tableau 1). Un déséquilibre entre GABA et le glutamate peut causer l'épilepsie, ou encore l'ischémie cérébrale (défaut des afflux sanguins). Le GABA assure aussi la croissance des neurones.
 Les deux énantiomères L et D de Aze	***Acide azétidine-2-carboxylique*** (Aze, $C_4H_7NO_2$) : De structure proche de celle de la proline (tableau 1), Aze peut prendre la place de celle-ci dans les protéines de certaines plantes : Liliacées telles que le Muguet commun, le Polygonatum officinal..., Fabacées, Betterave à sucre... Cette substitution entraîne chez la plante des effets très toxiques affectant sa croissance, et chez les animaux qui la consomment (canards, lapins, souris...).
	***Acide domoïque*** ($C_{15}H_{21}NO_6$) : c'est une toxine produite par des algues, telle que l'Algue rouge, et certaines Diatomées. Les anchois, sardines, fruits de mer qui se nourrissent des phytoplanctons contaminés par cet acide aminé, contaminent à leur tour l'homme qui les consomme. Une fois dans son organisme, l'acide domoïque amplifie les effets du glutamate sur le système nerveux, agissant alors comme neurotoxine causant : lésions cérébrales (hippocampe, amygdale...) par afflux excessif de calcium causant la destruction des cellules nerveuses, atteinte de la mémoire, et même la mort.

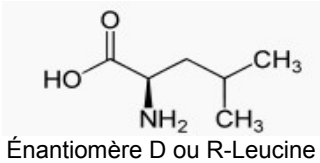
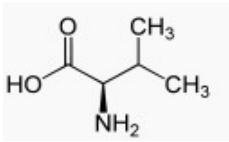
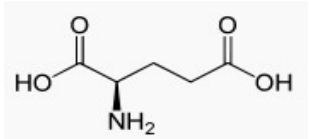
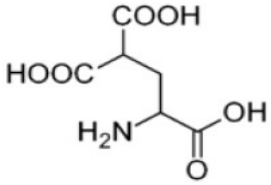
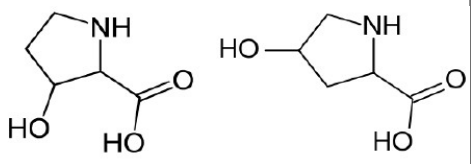
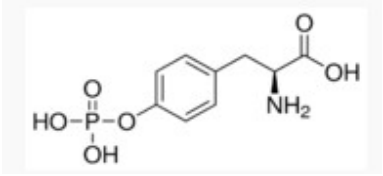
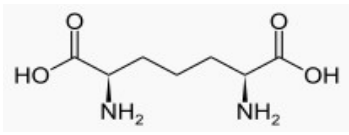
Acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines	
 Énantiomère D ou R-Leucine	***D-Leucine*** (ou ***R-Leucine***) : c'est l'énantiomère D ou R de la Leucine, l'autre énantiomère, S ou L-Leucine étant un des AA protéinogènes (voir tableau 1)
 Énantiomère D ou R-Valine	***D-Valine*** (ou ***R-Valine***) : c'est l'énantiomère D ou R de la Valine, l'autre énantiomère L ou S-Valine étant un des AA protéinogènes (voir tableau 1)
 Énantiomère acide D ou R-glutamique	***Acide D ou R-glutamique*** : c'est l'énantiomère D ou R de l'acide glutamique (ou glutamate), l'autre énantiomère acide L ou S-glutamique étant un des AA protéinogènes (voir tableau 1)

Tableau 4 : Quelques acides aminés non protéinogènes non incorporés dans les protéines

Acides aminés non protéinogènes incorporés dans les protéines	
	***γ-Carboxyglutamate*** (ou acide carboxyglutamique, ou acide gamma-carboxyglutamique, formule brute $C_6H_9NO_6$) : cet AA non protéinogène est présent dans les protéines participant à la fixation du calcium (protéines des os, protéines de la coagulation sanguine). La vitamine K (voir plus haut) participe à la carboxylation du glutamate : retrait d'un hydrogène H au carbone C n°4 du glutamate, et transfert en celui-ci de CO_2 issu d'un ion bicarbonate. Le résultat de cette transformation est l'acide carboxyglutamique, qui est intégrée dans une prothrombine (notée prothrombine Gla), l'autre prothrombine contenant le glutamate (prothrombine Glu). Rappel (réf. [15]) : une prothrombine est une protéine précurseur de l'enzyme thrombine, ou facteur II de coagulation, ayant un rôle déterminant dans la coagulation sanguine et la digestion des viandes.
 Isomères : à gauche : 3-hydroxyproline à droite : 4-hydroxyproline	***Hydroxyproline*** (formule brute $C_5H_9NO_3$) : cet AA non protéinogène est un dérivé de l'AA proline (voir plus haut), sous l'action d'une enzyme, la prolyl hydroxylase. Il existe sous forme de 8 isomères répartis en 3-hydroxyproline et 4-hydroxyproline. L'hydroxyproline intervient dans la consolidation des chaînes de polypeptides : en conséquence les protéines structurales, telles le collagène, sont rendues plus résistantes aux efforts mécaniques. L'hydroxyproline empêche aussi les enzymes protéases de détruire les protéines.
	***O-Phosphotyrosine*** ($C_9H_{12}NO_6P$) : intervient dans l'activation des plaquettes dans le sang et la régénération du foie
	***Acide diaminopimélique*** (DAP, $C_7H_{14}N_2O_4$) : intervient dans la formation et la croissance des parois bactériennes

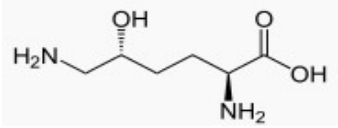
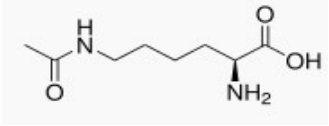
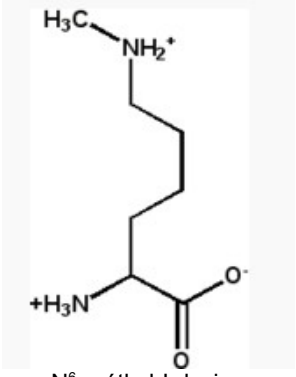
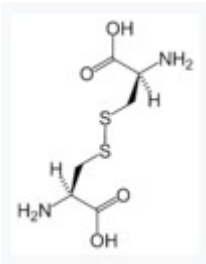
Acides aminés non protéinogènes incorporés dans les protéines	
	***Hydroxylysine*** ($C_6H_{14}N_2O_3$) : une de ses formes intervient dans le collagène
 Isomère N^6-Acétyl-L-lysine	***Acétyllysine*** ($C_8H_{16}N_2O_3$) : Elle a deux isomères : N^2 et N^6. L'isomère N^6 intervient dans l'expression des gènes dans les chromosomes.
 N^6-méthyl-L-lysine	***Méthyllysine*** ($C_7H_{16}N_2O_2$) : Sous la forme N^6-méthyl-L-lysine, existe dans les histones (protéines présentes dans les chromosomes, dans lesquels elles assurent l'enroulement des ADN)
	***Cystine*** ($C_6H_{12}N_2O_4S_2$) : formé à partir de deux cystéines (tableau 1) liées par pont disulfure. Participe à divers effets: - indésirables : calculs rénaux, mauvaise haleine - thérapeutiques : favorise, en association avec la vitamine B6, la croissance des cheveux et des ongles ; contribue à la cicatrisation de la cornée.

Tableau 5 : Quelques acides aminés non protéinogènes incorporés dans les protéines
(Le nombre total de tels acides aminés est d'environ 140)

Références

[1] A. Puisieux : *Les acides aminés*, Tutorat Santé Lyon Sud (2016-2017) UE1

[2] Frédéric Élie : *Notions sur les glucides* - site http://fred.elie.free.fr , décembre 2022

[3] Frédéric Élie : *Notions sur les lipides et les acides gras* - site http://fred.elie.free.fr , décembre 2022

[4] Frédéric Élie : *Notions sur les vitamines* - site http://fred.elie.free.fr , décembre 2022

[5] Jimonet Christine, Métivier Henri coordonnateurs : *Principes de radioprotection, réglementation* – EDP Sciences 2007

[6] Edgar Relyveld et Jean-Claude Chermann : *Les protéines*, coll. Que sais-je ? N°679, Presses Universitaires de France, 1970

[7] Frédéric Élie : *Notions sur les enzymes et coenzymes* - site http://fred.elie.free.fr, décembre 2022

[8] WHO/FAO/UNU. 2007 : *Protein and amino acid requirements in human nutrition*. Technical Report Series 935. Report of a Joint WHO/FAO/UNU Expert Consultation.

[9] Frédéric Élie : *Archéobactéries ou Archées, et les trois grands domaines du vivant* - site http://fred.elie.free.fr, décembre 2022

[10] Daniel Tomé : *Besoin en protéines et en acides aminés, et qualité des protéines alimentaires*. Cholé-Doc n°111, janvier-février 2009, Centre de Recherche et d'Information Nutritionnelles, www.cerin.org

[11] Frédéric Élie : *Les hormones* - site http://fred.elie.free.fr, décembre 2022

[12] Cécile Faure : *Intérêt de la citrulline dans la prise en charge du sujet âgé dénutri : études expérimentale et clinique* – Thèse de doctorat. Alimentation et Nutrition. AgroParisTech, 2010. Français. NNT : 2010AGPT0096. Pastel-00565413

[13] Yannick Vallee, Ibrahim Shalayel, Kieu-Dung Ly et K. V. Raghavendra Rao, *« At the very beginning of life on Earth: the thiol-rich peptide (TRP) world hypothesis* », International Journal of Developmental Biology, vol. 61, n 8-9, 8 novembre 2017

[14] Wim Derave et al : *β-Alanine supplementation augments muscle carnosine content and attenuates fatigue during repeated isokinetic contraction bouts in trained sprinters* - J Appl Physiol 103: 1736–1743, 2007

[15] Frédéric Élie : *La coagulation du sang et ses défauts : taux de prothrombine, INR, phlébite, thrombose, embolie pulmonaire* – site http://fred.elie.free.fr octobre 2009