



HAL
open science

TRANSPORT DES MATIÈRES GRASSES PAR LA VOIE LYMPHATIQUE CHEZ LE PORC. I. – LIPIDES EXOGÈNES

Lucie Frémont, J. Flanzy, A.-C. François, Marie-Thérèse Gozzelino

► **To cite this version:**

Lucie Frémont, J. Flanzy, A.-C. François, Marie-Thérèse Gozzelino. TRANSPORT DES MATIÈRES GRASSES PAR LA VOIE LYMPHATIQUE CHEZ LE PORC. I. – LIPIDES EXOGÈNES. *Annales de Biologie Animale, Biochimie, Biophysique*, 1970, 10 (2), pp.271-289. <hal-00896523>

HAL Id: hal-00896523

<https://hal.science/hal-00896523v1>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

TRANSPORT DES MATIÈRES GRASSES PAR LA VOIE LYMPHATIQUE CHEZ LE PORC

I. — LIPIDES EXOGÈNES.

Lucie FRÉMONT, J. FLANZY et A.-C. FRANÇOIS

avec la collaboration technique de Marie-Thérèse GOZZELINO

Station centrale de Nutrition,

Centre national de Recherches zootechniques, 78-Jouy en-Josas

Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Différents types de triglycérides mixtes ont été administrés à des porcelets de 3 à 4 mois sous forme de graisses naturelles incorporées à la ration dans la proportion de 13 p. 100.

La lymphe intestinale ou thoracique a été collectée de façon continue par un cathéter et les lipides analysés. Ces derniers apparaissent dans la lymphe 10 mn après le repas gras. La quantité de lipides recueillie par unité de temps augmente jusque vers la 4^e heure, elle est élevée pendant environ 4 heures, puis diminue progressivement jusqu'à sa valeur initiale qu'elle n'atteint que vers la 30^e heure.

Pendant la période de forte lipémie, les proportions des acides gras dans la lymphe sont du même ordre que celles des acides gras dans l'ingéré si celui-ci contient moins de 15 p. 100 d'acide stéarique.

Si l'ingéré contient plus de 15 p. 100 d'acide stéarique, la proportion de cet acide gras dans la lymphe est constamment inférieure au cours des 24 heures qui suivent l'ingestion.

L'influence de la composition des lipides ingérés sur ceux de la lymphe se manifeste surtout dans les triglycérides qui représentent 80 p. 100 des lipides totaux.

La fraction phospholipides, dont la composition varie peu, est donc essentiellement d'origine endogène ; la proportion d'acide stéarique y est relativement élevée.

INTRODUCTION

Il est bien connu que, chez les mammifères monogastriques, les acides gras provenant de l'alimentation se répartissent après leur absorption intestinale entre la voie sanguine et la voie lymphatique. Cette répartition est la même quelle que soit leur forme d'ingestion (libre ou estérifiée). Les acides qui ont moins de 10 C sont recueillis sous forme non estérifiée par les capillaires du système porte et les acides gras qui ont

au moins 16 C, sous forme estérifiée par les capillaires du système lymphatique. Les acides gras dont la longueur de chaîne est intermédiaire se répartissent entre les deux voies, l'importance du transport par la voie lymphatique étant d'autant plus grande que la chaîne est plus longue (BLOOM *et al.*, 1950 ; BLOOM, CHAIKOFF et REINHARDT, 1951 ; REISER et BRYSON, 1951 ; BORGSTRÖM, 1951 ; KIYASU, BLOOM et CHAIKOFF, 1952 ; BORGSTRÖM, 1952 *a* et *b* ; BORGSTRÖM *et al.*, 1954 ; RAMPONE et ANNEGERS, 1954 ; BLOMSTRAND, 1954 ; CLEMENT *et al.*, 1962 ; GOTTENBOS et THOMASSON, 1963 ; CLEMENT *et al.*, 1964).

Chez le Rat et chez l'Homme, la répartition des acides gras entre les différentes classes de lipides de la lymphe se fait à peu près de la même manière. Après ingestion d'un repas comprenant des lipides constitués d'acides gras longs, la lymphe intestinale contient environ 85 p. 100 de triglycérides dont la composition reflète celle de l'ingéré, (FERNANDEZ *et al.*, 1953 ; CLEMENT, CLEMENT et BRASSEUL, 1959 ; BLOMSTRAND et DAHLBACK, 1960 ; KARMEN, WHYTE et GOODMAN, 1963 ; WHYTE, KARMEN et GOODMAN, 1963 ; WOOD *et al.*, 1964). Les phospholipides (environ 15 p. 100 des lipides totaux) et les esters du cholestérol (environ 2 p. 100 des lipides totaux) ont une composition beaucoup plus stable, car ils n'incorporent qu'une faible part des acides gras ingérés et ils ont une affinité particulière pour certains acides gras. Il a été montré que les phospholipides incorporent surtout l'acide stéarique, à un degré moindre l'acide linoléique (BORGSTRÖM, 1951 ; BORGSTRÖM 1952 *a* ; BLOMSTRAND, DAHLBACK et LINDER, 1959 ; BLOMSTRAND, GÜRTLER et WERNER, 1965).

Le but des expériences que nous rapportons dans cet article est de voir s'il en va de même chez le Porc.

L'intérêt scientifique de cette étude se double d'un intérêt zootechnique, puisque le Porc est un animal domestique dont la tendance à faire du tissu adipeux est bien connue. A l'heure actuelle, on cherche notamment à diminuer l'importance de ce tissu et à augmenter son point de fusion. Pour cela, il est nécessaire de connaître l'influence du régime sur la qualité de la carcasse, donc d'étudier les transformations qu'il subit dans l'organisme depuis le tube digestif jusqu'aux tissus utilisateurs.

Les lipides ont été administrés aux animaux sous forme de graisses naturelles composées essentiellement de triglycérides mixtes incorporés à la ration dans un régime équilibré. La lymphe d'origine digestive a été recueillie par un cathéter introduit soit dans un important collecteur de chyle intestinal, soit dans le canal thoracique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le sujet est un porcelet mâle ou femelle âgé de 3 à 4 mois (poids voisin de 40 kg) de race *Large White*. Pour mettre en évidence le vaisseau lymphatique à cathétériser, on fait ingérer environ 100 ml d'huile à l'animal dans l'heure qui précède l'intervention.

Dans le cas d'une fistule du canal thoracique, l'intervention est effectuée dans le thorax, au niveau de la 8^e ou de la 9^e côte qui est sectionnée et retirée. Le cathéter est introduit dans le canal thoracique ou dans le plus gros des deux vaisseaux lorsqu'il existe deux canaux thoraciques, l'ensemble étant fortement accolé à l'aorte.

Dans le cas d'une fistule d'un collecteur de chyle intestinal, le cathéter est introduit par voie extra-péritonéale dans le vaisseau situé au niveau du rein gauche derrière la veine rénale à quelques centimètres en deça de la citerne de Pecquet.

Pendant les deux jours qui suivent l'intervention, l'animal est laissé au repos et à la diète hydrique. Ensuite, il est placé dans une cage pour faciliter la collecte du chyle. Celui-ci est recueilli

de façon continue dans un appareil collecteur de fractions, réglé sur un temps choisi en fonction du débit de la lymphe (1 à 2 ml par mn en général).

L'aliment et l'eau sont distribués deux fois par jour en quantités correspondant aux exigences de l'animal (habituellement 400 g d'aliment sec additionné d'une quantité suffisante d'eau pour faire une bouillie).

Suivant les cas, on administre soit un régime lipidoprive (formule B), soit un régime dans lequel une partie de l'amidon est supprimée et remplacée au moment du repas par une graisse choisie par l'expérimentateur dans la proportion de 13 p. 100 (formule A).

Composition des régimes

(en p. 100 en poids)

Composants	Formule A	Formule B
Lait écrémé Spray	35	30
Amidon	39	58,8
Lipides	13	0
Cellulose	5	4,3
Mélange minéral	6	5,2
Mélange vitaminique	2	1,7

Analyse.

Les échantillons de lymphe sont lyophilisés et stockés à -20° .

Les lipides sont extraits à froid par le mélange chloroforme-méthanol 2 : 1 avec lavage à l'eau salée (0,73 p. 100 de ClNa), selon la méthode de FOLCH *et al.* (1951 et 1957).

Les lipides non phosphorés (LNP) sont séparés des phospholipides (PL) par chromatographie sur colonne d'acide silicique selon la technique de BORGSTRÖM (1952 c). Les lipides non phosphorés sont élués par l'éther éthylique et les phospholipides par le méthanol. La pureté des pics est vérifiée par chromatographie sur couche mince d'acide silicique (silicagel G Merck) selon STAHL *et al.*, (1956). Les acides gras isolés après saponification des lipides, puis méthylés par le méthanol chlorhydrique. Les esters méthyliques des acides gras de C_{12} à C_{20} sont séparés par chromatographie en phase gazeuse.

Les résultats sont exprimés pour chaque acide gras en p. 100 des esters méthyliques dosés. Seuls les plus représentés quantitativement ont été considérés (acide palmitique, stéarique, oléique linoléique ainsi que les acides laurique et myristique dans le cas de l'huile de coprah, du beurre et de la margarine).

RÉSULTATS

Cinétique d'absorption

Les chylomicrons de la lymphe sont visibles au microscope moins de 10 mn après l'ingestion des lipides (huile de maïs, huile d'arachide, huile de coprah). Si la matière grasse a été préalablement colorée au noir ou au rouge Soudan, le colorant apparaît en même temps que les lipides dans la lymphe. Pendant les heures qui suivent, l'allure de la cinétique n'est pas la même pour les différentes huiles. Nous avons comparé en particulier les vitesses d'absorption de l'huile de maïs composée essentiellement d'acides gras longs non saturés et de l'huile de coprah composée surtout d'acides gras moyens saturés.

Les trois animaux expérimentaux ont reçu l'un, les deux huiles successivement à 72 heures d'intervalle et les deux autres, une seule de ces deux huiles (la cessation

d'écoulement de la lymphe par la fistule ayant empêché l'administration ultérieure d'une autre huile) (tabl. 1).

TABLEAU I

Nature et quantités de lipides ingérés

Désignation du porc	Origine de la lymphe	Lipides ingérés	Durée de la collecte (h)
O	intestinale	50 g huile de maïs	72
		50 g huile de coprah 1	32
Q	thoracique	50 g huile de maïs	24
R	thoracique	50 g huile de coprah 2	14,30

a) *Huile de maïs.*

1. *Porc O.*

Au cours des deux premières heures suivant l'ingestion d'huile de maïs, la quantité de lipides dans la lymphe collectée est d'environ 0,8 g par heure, puis la quantité augmente jusqu'à environ 4 g par heure pendant les quatre heures suivantes et atteint un maximum de 6 g par heure entre la 6^e et la 8^e heure. Le débit de matières grasses diminue ensuite jusqu'à la 20^e heure. A partir de ce temps et jusqu'à nouvelle ingestion de lipides 78 heures après la 1^{re}, il reste voisin de 0,4 g par heure (fig. 1).

La quantité totale de matières grasses contenue dans le chyle collecté pendant 30 heures est d'environ 46 g (fig. 2).

2. *Porc Q.*

Le pic correspondant au maximum d'absorption est moins élevé que dans le cas précédent. Il correspond à environ 3 g par heure entre la 4^e et la 6^e heure qui suivent l'ingestion. (fig. 1)

b) *Huile de coprah.*

1. *Porc O.*

L'augmentation de la concentration est beaucoup moins importante que pour l'huile de maïs. Le débit de matière grasse est voisin de 1,2 g par heure pendant les huit premières heures (fig. 1). La quantité totale de matières grasses contenue dans le chyle collecté pendant 30 heures est voisine de 15 g (fig. 2).

2. *Porc R.*

La concentration en matières grasses du chyle est à peu près constante pendant les dix premières heures. Elle correspond à un débit de 0,8 g par heure (fig. 1).

Analyse des lipides de la lymphe

Dans le tableau 2, on compare la composition en acides gras du chyle à celle de la matière grasse ingérée.

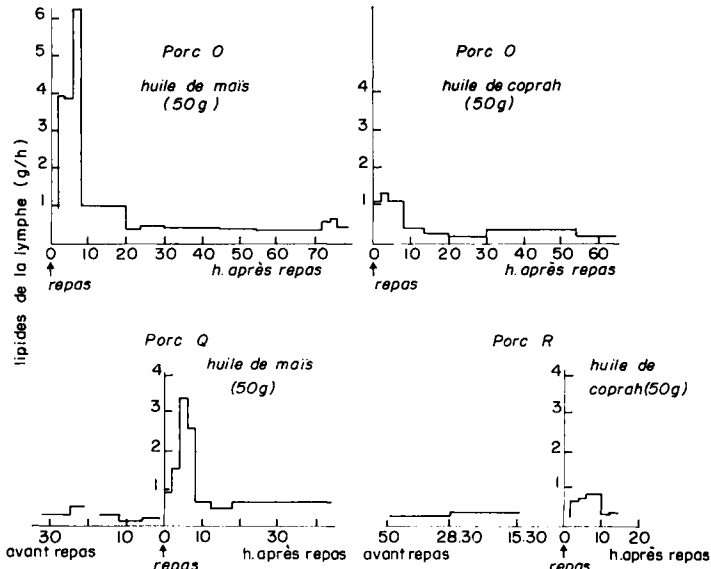


FIG. 1. — Débit des lipides de la lymphe chez les porcs (O, Q, R) ayant ingéré soit de l'huile de maïs (50 g) soit de l'huile de coprah (50 g)

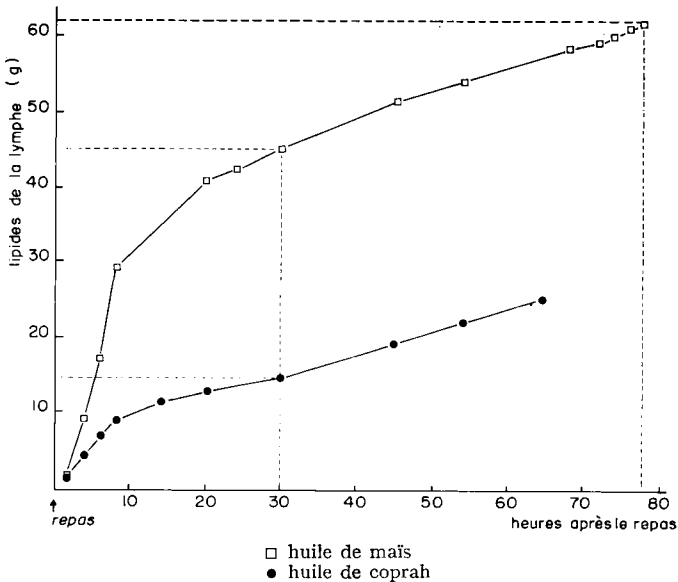


FIG. 2. — Évaluation quantitative du poids total des lipides recueillis à différents temps chez un même porc (porc O) après ingestion soit d'huile de maïs (50 g) soit d'huile de coprah (50 g)

TABLEAU 2

*Analyse des acides gras des lipides totaux du chyle
au cours de l'absorption des lipides ingérés.*

	Acides gras (p. 100 du total)					
	C _{12:0}	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{18:0}	C _{18:1}	C _{18:2}
Porc O						
Ingéré : huile de maïs			13,4	1,8	30,2	54,6
Chyle : temps après ingestion (h) :						
0- 2			22,8	7,7	35,8	33,1
2- 4			15,1	4,7	35,1	45,2
4- 6			13,5	3,5	31,4	51,5
6- 8			17,1	5,5	34,4	43
8-20			19	8	33,7	39,3
20-24			20,6	13	32,6	33,8
24-30			25,1	14,9	32,3	27,7
30-45			29,6	16,6	31,1	22,7
Porc O						
Ingéré : huile de coprah 1	48,3	22,2	12,4	7,7	9,5	0
Chyle : temps après ingestion (h) :						
0- 2	39,2	9,4	15,4	10,4	17,3	8,3
2- 4	46,5	14,3	13,5	7,7	12,8	5
4- 6	46	14,4	13,8	7,4	13,3	5
6- 8	54,5	16,4	14,4	4,4	7,6	2,6
8-14	54,1	5,3	13,3	7,1	13,8	6,3
14-20	30,1	11,9	20,9	7,9	17,3	11,8
20-30	31,6	12,4	20,1	8,7	17,3	9,8
30-45	21,2	8,4	21,6	11,9	25,1	11,8
Porc Q						
Ingéré : huile de maïs			13,4	1,8	20,2	54,6
Chyle : temps après ingestion (h) :						
0- 2			18,1	6,5	31,7	43,5
2- 4			17,7	5,6	33	43,5
4- 6			21,7	2,1	25,2	5,1
6- 8			13,3	3	28,1	55,6
8-10			20,9	5,8	29,8	43,5
10-12			21,9	3,7	27,8	46,5
12-18			20,4	6,4	28,1	45
18-44			17,1	8	27,8	47
Porc R						
Ingéré : huile de coprah 2	65,7	25,2	9,1	traces	traces	0
Chyle : temps après ingestion (h) :						
0- 2	35	7,7	17,8	7,5	20,4	11,6
2- 4	52,6	11,6	12,4	4,6	12,1	6,6
4- 6	65,1	12,2	8,1	2,7	8,2	3,6
6- 8	55,9	14,9	10,3	3	11,4	4
8-10	57	14,8	10,2	2,9	10,3	4,9
10-12	35,2	13,7	18,2	5,1	16,1	11,5
12-14,30	29,5	11,7	20	6,1	19,1	13,5

On remarque en particulier que la première tend à se rapprocher de la seconde en même temps que la quantité de lipides augmente dans la lymphe. Pendant la période de plus forte concentration en lipides (4 à 8 heures après l'ingestion), la composition des lipides de la lymphe est très proche de celle des lipides ingérés. Ceci est vérifié aussi bien chez un même animal qui a reçu successivement différentes graisses à 24 heures d'intervalle (fig. 3) que chez des animaux différents qui ont reçu l'une ou l'autre de ces graisses (fig. 4). Cette similitude est plus ou moins étroite selon la composition de l'ingéré.

Si l'ingéré est constitué d'huile d'arachide, d'huile de maïs, de margarine, d'huile de coprah, les proportions des acides gras les plus représentés (laurique, myristique, palmitique, oléique, linoléique) sont à peu près les mêmes dans le chyle.

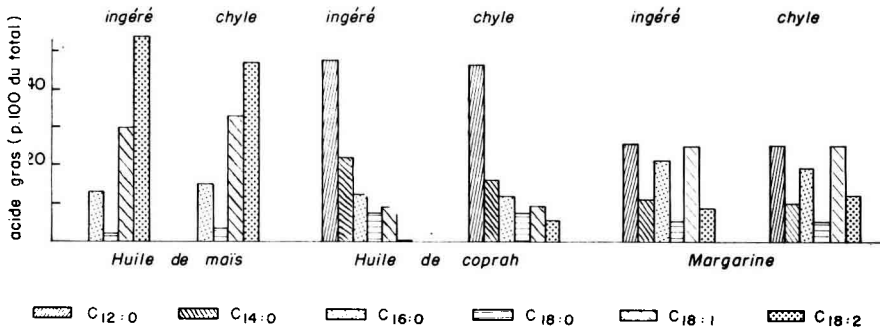


FIG. 3. — Influence de la composition en acides gras des lipides ingérés successivement à 24 heures d'intervalle par un même animal (porc J) sur la composition en acides gras des lipides totaux de la lymphe collectée 4 à 8 heures après l'ingestion

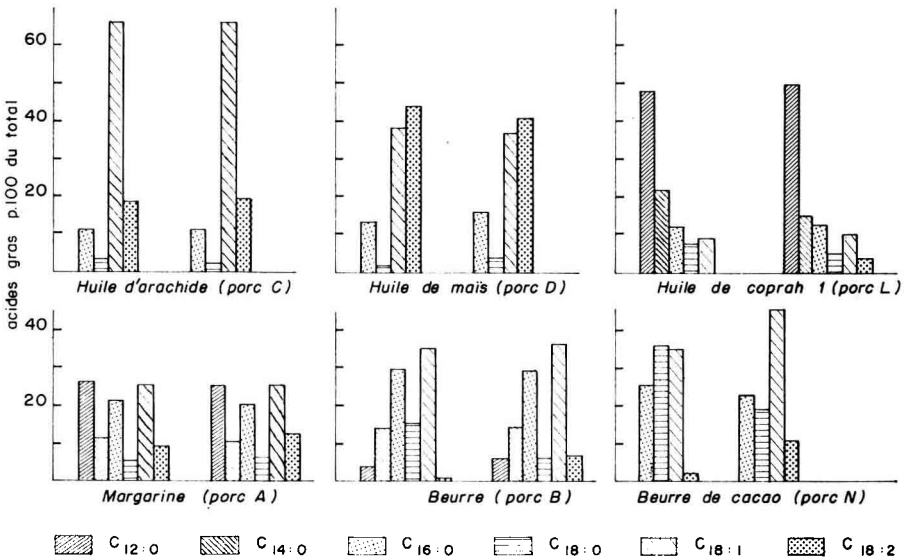


FIG. 4. — Influence de la composition en acides gras des lipides ingérés sur celle des lipides de la lymphe collectée 4 à 8 heures après l'ingestion chez des animaux différents

Lorsque l'ingéré est constitué de beurre ou de beurre de cacao, qui renferment plus de 15 p. 100 d'acide stéarique, le pourcentage de cet acide gras est plus faible dans le chyle que dans l'ingéré. En revanche, le taux d'acide linoléique est plus élevé dans le chyle que dans l'ingéré.

D'une façon générale, la composition de la lymphe reste influencée par celle de l'ingéré pendant environ 30 heures (fig. 5).

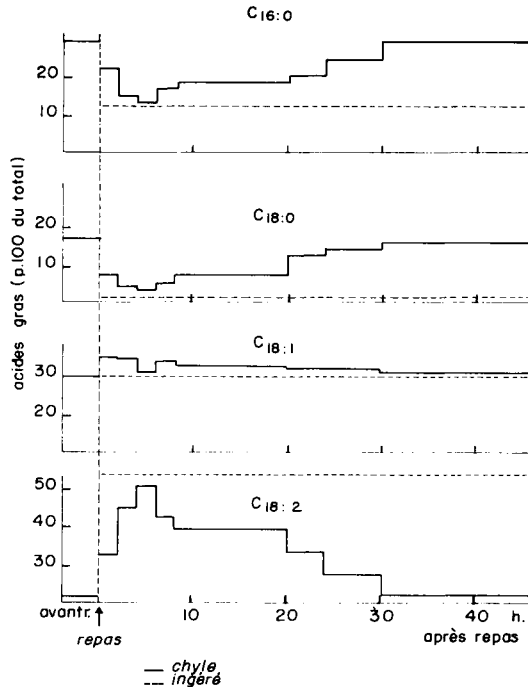


FIG. 5. — Composition en acides gras de la lymphe avant et pendant les 45 heures qui suivent l'ingestion d'huile de maïs par un porc (O)

Les variations dans les proportions relatives d'acides gras avant et pendant les 24 heures qui suivent l'ingestion montrent, d'une part, qu'avant le repas gras la lymphe transportait déjà une proportion appréciable des acides palmitique, stéarique, oléique, linoléique et, d'autre part, que pendant toute la durée de l'absorption, le pourcentage d'acide stéarique reste toujours plus faible et le pourcentage d'acide linoléique plus élevé dans le chyle que dans l'ingéré (fig. 6). Dans le cas de l'ingestion d'huile de maïs qui contient beaucoup plus d'acide linoléique que d'acide stéarique, c'est l'inverse qui se produit (fig. 5).

Chez un animal ayant ingéré de l'huile de coprah, on remarque dans le chyle la présence d'acide oléique et d'acide linoléique, alors que cette huile en contient peu ou n'en contient pas (tabl. 2).

En ce qui concerne les acides laurique et myristique, qui se répartissent entre les voies sanguine et lymphatique, nous avons recueilli au cours des 65 heures qui suivent l'ingestion d'huile de coprah par un animal avec fistule intestinale (porc O), 6 g d'acide laurique et 2 g d'acide myristique, ce qui représente respectivement 28 p. 100 et 20 p. 100 des quantités ingérées (tabl. 3).

Ce qui précède concerne les lipides totaux de la lymphe. La composition en acides gras a été également déterminée sur les deux fractions lipides non phosphorés et phospholipides qui, en période d'absorption, représentent respectivement 80 à 85 p. 100 et 15 à 20 p. 100 des lipides totaux.

Nous avons vérifié sur quelques échantillons que les proportions relatives des diverses catégories de lipides non phosphorés varient peu.

En moyenne, ces proportions sont les suivantes :

Esters du cholestérol	4 à 5 p. 100
Triglycérides	80 à 85 p. 100
Diglycérides + cholestérol	7 à 9 p. 100
Monoglycérides	2 à 3 p. 100
Acides gras non estérifiés	1 à 3 p. 100

Le tableau 4 met nettement en évidence que les acides gras venant de l'aliment se retrouvent dans la lymphe essentiellement dans les lipides non phosphorés.

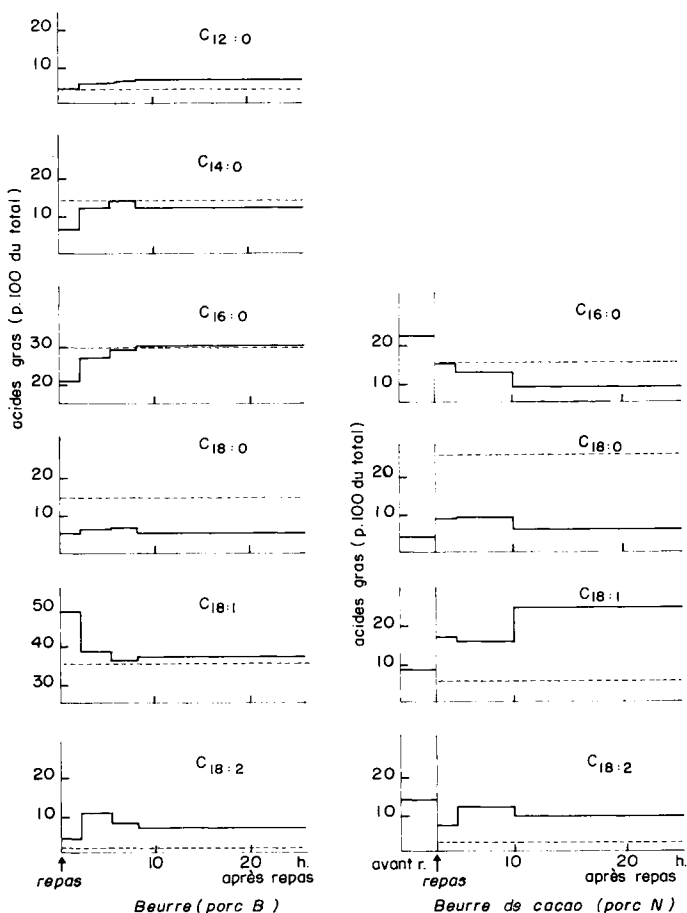


FIG. 6. — Composition en acides gras des lipides de la lymphe avant et pendant les 20 heures qui suivent l'ingestion de lipides riches en acide stéarique
 — chyle - - - - - ingéré

TABLEAU 3
*Évaluation quantitative de l'acide laurique et de l'acide myristique recueillis
 par fistule intestinale chez un porc ayant ingéré de l'huile de coprah I*
 (21 g d'acide laurique et 10 g d'acide myristique).

Temps après ingestion de lipides (h)	Lipides du chyle (g/l)	Volume recueilli (ml)	Quantité totale de lipides (g)	Quantité d'acides (g) (80 p. 100 des LI)	Acide laurique p. 100 des AG	Acide myristique p. 100 des AG	Quantité totale d'acide laurique (g)	Quantité totale d'acide myristique (g)
0-2	21,5	106	2,28	1,82	39,2	9,4	0,713	0,171
2-4	27,6	100	2,76	2,21	46,5	14,3	1,030	0,316
4-6	26,8	86	2,30	1,84	46	14,4	0,847	0,265
6-8	19,6	114	2,24	1,79	54,5	16,4	0,975	0,294
8-14	9,9	232	2,30	1,84	30,1	11,9	0,554	0,219
14-20	18,3	74	1,35	1,08	54,1	5,3	0,585	0,057
20-30	22,8	80	1,82	1,46	31,6	12,4	0,462	0,181
30-45	29,5	162	4,77	3,82	21,2	8,4	0,810	0,320
45-54	10,2	294	3	2,40	4,2	2	0,029	0,048
54-65	6,6	402	2,66	2,13	3,3	3,2	0,070	0,068
0-65	19,3	1 650	25,28	20,39	32,7	9,8	6,075	2,039

TABLEAU 4
*Composition en acides gras des lipides non phosphorés (LNP)
 et des phospholipides (PL) au chyle après ingestion d'une huile naturelle.*

		Acides gras (p. 100 du total)											
		C _{12:0}		C _{14:0}		C _{16:0}		C _{18:0}		C _{18:1}		C _{18:2}	
Porc R		65,7		25,2		9,1		Traces		Traces		0	
Ingré : huile de coprah 2													
	LNP	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL
	p. 100 des lipides totaux	Temps par rapport à l'ingestion (h)											
	79	44,7	3,9	8	3,9	30,4	32,5	12	22,3	31,7	19,9	26,2	25,3
	80	46,6	7,2	15,5	4,9	14,7	31,9	5,7	18,9	18	21,6	9	19,7
	80	51,2	5,1	19	6,2	11,6	31,3	5,6	17	42,4	20,1	8,2	19,5
	82	44,9	4,7	19,6	7,4	10,5	30,8	2,9	16,7	42,4	21,2	3,9	19,9
	80	52,3	7,5	17	9,1	12	30,3	3,9	16,9	14,4	21,9	5,2	18,7
	80	29,8	5	15,2	4,7	11,1	30	3,2	15,6	11,8	22,8	4,6	15
	78	26,1	4,1	12,8	4,5	18,4	30,1	4,9	15,6	19,2	21,5	12,5	23
						20,6	31,1	5,3	17	20,8	19,6	14,3	23,7

CHYLE

TABLEAU 4 (suite)

Porc Q Ingréré : huile de maïs		Acides gras (p. 100 du total)													
		C _{12:0}		C _{14:0}		C _{16:0}		C _{18:0}		C _{18:1}		C _{18:2}			
LNP p. 100 des lipides totaux	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL	LNP	PL		
														Temps par rapport à l'ingestion (h)	
72	24			29,9		34,5		10,4		22,6		39,7		20	17,9
80	19			16,2		35,1		4,1		23,6		32,9		46,8	12,7
80	18			13,4		34,9		2,3		21,7		30,7		53,6	15,5
86	12			12,1		42,3		2,4		21,7		29,2		56,2	7,5
81	14			14		45,6		2,4		24,5		29		54,6	2,4
80	18			16,8		39,2		3,7		21,6		30,4		49,1	16,6
79	20			14,5		38,9		4		23,6		31,4		49,9	16,1
80	20			18,2		47,2		11,2		29,5		30,6		47,1	2,5
79	21			17,8		39,6		4,6		26,4		29,3		48,4	11,1
								13,4		1,8		30,2		54,6	

CHYLE

La composition des phospholipides en effet varie peu lorsque l'animal a ingéré des graisses aussi différentes que l'huile de maïs et l'huile de coprah.

DISCUSSION

Sur le plan quantitatif, les résultats représentent le poids minimum de lipides transportés par la lymphe, car plusieurs faits laissent à penser que le cathéter ne collecte pas tout le chyle aussi bien dans le cas d'une fistule intestinale que dans le cas d'une fistule thoracique. En effet, plusieurs auteurs ont observé le passage de la lymphe venant de l'intestin par d'autres voies que le canal thoracique aussi bien chez des animaux normaux que chez des animaux cathétérisés (LEE, 1922 ; ECKSTEIN, 1925 ; CARLSTEN et OLIN, 1952 ; HEATH, 1964). Dans le cas de nos expériences, il a été remarqué à plusieurs reprises la présence d'un canal thoracique accessoire. Ceci explique peut-être le fait paradoxal que la quantité de matières grasses recueillie par une fistule intestinale chez le porc O ait été plus abondante que celle qui a été collectée pendant le même temps par une fistule thoracique chez les porcs Q et R. De la même façon, lorsque la lymphe cesse de couler dans la canule, l'animal reste en excellente santé même si le canal thoracique accessoire a été ligaturé ou sectionné. Si l'animal est sacrifié, l'autopsie met en évidence soit l'arrachement de la canule, soit la formation d'un coagulum au niveau de la fistule, mais pas d'œdème. Il semble donc que la lymphe soit drainée vers le sang par d'autres voies.

L'apparition des chylomicrons dans la lymphe peu de temps après l'ingestion de lipides indique que, dans la première phase de la digestion, les temps de séjour dans l'estomac, d'hydrolyse dans la lumière intestinale et d'absorption dans la muqueuse sont très courts. Ce laps de temps est du même ordre chez le Porc que chez l'Homme, puisque BIERMAN *et al.* (1953) remarquent, dans le cas de ce dernier, la lactescence de la lymphe thoracique 10 minutes après ingestion de crème. La coloration au noir ou au rouge Soudan des matières grasses ingérées facilite la mise en évidence du début de l'absorption des lipides, mais on ignore de quelle façon le colorant est absorbé, car l'observation microscopique montre que les graisses perdent leur coloration au moment du passage de la cellule épithéliale, puis se recolorent dans la lactéale (VODOVAR, 1967).

Pendant les heures qui suivent, les quantités de lipides recueillies chez le même porc (porc O) pendant une même durée de 14 heures 30 sont plus importantes dans le cas d'une ingestion d'huile de maïs que dans le cas d'une ingestion d'huile de coprah. Cette différence est normale, puisque la seconde huile contient une forte proportion d'acides gras moyens qui se répartissent entre les voies sanguine et lymphatique. Les proportions, par rapport à l'ingéré, des acides laurique et myristique collectés par le cathéter représentent les quantités minimales de ces acides gras recueillies par le système lymphatique, puisqu'on ignore quelle est la fraction du chyle total passant dans le cathéter.

Chez le porc O, on a seulement établi une fistule lymphatique, alors que chez les porcs Q et R on a pratiqué, un mois avant cette intervention, un abouchement de l'estomac au duodénum, qui permet de voir si la vitesse d'arrivée des lipides dans la lymphe est limitée ou non par la vitesse de vidange stomacale. L'apparition des chy-

lomicrons dans la lymphe (10 minutes après l'ingestion) et la période correspondant à la plus forte concentration en lipides dans la lymphe (4 à 8 heures après l'ingestion) se situent en même temps chez les porcs avec ou sans l'abouchement.

Il semble donc que, dans le cas normal, l'absorption n'est pas retardée par la rétention des lipides dans l'estomac.

Cette observation rejoint celle d'AUFFRAY *et al.* (1967), qui ont montré que la vidange stomacale est précoce et rapide et que le sphincter pylorique ne joue qu'un rôle secondaire dans ce processus. Pour ce qui concerne les quantités totales de lipides recueillies pendant une longue durée dans les deux cas, nous avons observé, pour une même graisse et une même durée de collecte (14 heures 30) qu'elles sont plus importantes chez les animaux normaux que chez les porcs avec l'abouchement estomac-duodénum. Cette différence provient peut-être du fait que le cathéter collecte une plus forte proportion de chyle dans le premier cas que dans le second, mais on peut également supposer que la libération progressive des lipides de l'estomac dans l'intestin augmente la quantité de lipides pouvant être absorbés par la paroi; RAMPONE (1961) retrouve, en effet, dans la lymphe intestinale 23 g de lipides chez des chiens ayant ingéré de l'huile d'olive et 10 g seulement lorsqu'ils ont reçu la même quantité par sonde duodénale.

Quoi qu'il en soit, le facteur limitant la quantité de lipides transportés par le chyle n'est pas le nombre de cellules épithéliales disponibles pour la resynthèse, car l'absorption des lipides est possible tout le long de l'intestin depuis le débouché du canal cholédoque jusqu'à environ 30 cm avant la valvule de Bauhin (VODOVAR *et al.*, 1965). Enfin il faut remarquer que les variations dans le temps des quantités de lipides recueillis par la fistule ne fournissent pas d'indication sur la vitesse d'entrée des produits d'hydrolyse dans les cellules épithéliales, car on ne connaît pas la durée du séjour des lipides à l'intérieur de celles-ci. Ainsi, dans certains cas de malabsorption où la formation des chylomicrons est inhibée, cette durée est prolongée. On constate en effet que les processus d'entrée et de réestérification des acides gras et glycérides partiels dans les cellules épithéliales se poursuivent normalement (VODOVAR, MASSICARD et FLANZY, 1968), mais on ne trouve pas de triglycérides dans la lymphe.

La diminution de la lipémie lymphatique au bout des 6 ou 8 heures qui suivent l'ingestion se fait très progressivement, puisqu'il faut plus de 24 heures pour que la composition de la lymphe ne soit plus influencée par l'ingéré. Cette présence prolongée dans la lymphe de lipides venant de l'aliment a été également remarquée chez le Rat (BOLLMAN *et al.*, 1950; RAMPONE, 1961) et chez l'Homme (BLOMSTRAND, GÜRTLER et WERNER, 1965). On peut supposer que les processus de digestion et d'absorption sont ralentis vers la fin; il se pourrait également que ces lipides soient recueillis par des vaisseaux lymphatiques qui ne conduisent pas la lymphe vers le cathéter, puis déversés dans le sang, qui les transporterait jusqu'aux différents tissus, d'où ils seraient repris par les capillaires lymphatiques. Le cycle serait parcouru plusieurs fois et il se produirait à chaque tour une fuite partielle de ces lipides par le cathéter. S'il en est ainsi, la présence de lipides dans la lymphe au-delà de la période d'absorption peut s'expliquer de la même manière, mais l'hypothèse n'est pas vérifiée.

Si on considère séparément les acides gras des lipides dans l'ingéré et dans la lymphe, on remarque qu'ils ne se comportent pas tous de la même façon. Lorsque dans l'ingéré la proportion d'acide stéarique, par rapport aux autres acides gras, est inférieure à 15 p. 100 (cas de l'huile de maïs, de l'huile d'arachide, de l'huile de coprah,

de la margarine...), la répartition des quatre acides gras : palmitique, stéarique oléique et linoléique est, pendant la période qui correspond à la concentration maximum en lipides, à peu près la même dans le chyle que dans l'ingéré. Ensuite, la concentration des lipides de la lymphe diminue et sa composition est de moins en moins influencée par celle de l'ingéré, donc, elle transporte de moins en moins d'acides gras d'origine alimentaire. Dans le cas de l'huile de maïs, par exemple, au fur et à mesure que la quantité de lipides diminue dans la lymphe, les proportions d'acide stéarique et d'acide palmitique augmentent, tandis que les proportions d'acide oléique et linoléique diminuent jusqu'aux valeurs correspondant à la composition des lipides de la lymphe avant l'ingestion de lipides. Il apparaît donc que ces acides gras sont livrés à la lymphe à la même vitesse. Chez un animal différent des nôtres, le Chien, RAMPONE et LINO (1966) observent pendant les 10 heures qui suivent l'ingestion soit d'huile de maïs, soit d'une huile végétale hydrogénée, que la composition reste dans l'un et l'autre cas semblable à celle de l'ingéré ; elle devient très différente seulement après 24 heures, lorsque la lymphe ne transporte plus guère que des lipides d'origine endogène.

Ce fait que la composition des chylomicrons soit le reflet de celle de la graisse ingérée n'implique pas que, dans la cellule épithéliale, l'estérification se produise à la même vitesse pour tous les acides gras. D'après les expériences *in vitro* de GELB et KESSLER (1963), sur coupe d'intestin grêle de Hamster, il semblerait que la vitesse d'estérification des acides gras soit en rapport avec la longueur de leur chaîne et leur degré d'insaturation. Quoiqu'il puisse se passer au niveau cellulaire, l'analyse du chyle fournit des renseignements sur l'utilisation digestive des matières grasses. Dans le cas de la plupart des matières grasses citées précédemment, nous avons vu que, pendant la période d'absorption, les proportions des acides palmitique, stéarique oléique et linoléique sont du même ordre dans la lymphe que dans l'ingéré ; toutefois, pour certaines graisses qui contiennent beaucoup d'acide stéarique, la proportion de ce dernier est, pendant la même période, moins élevée dans le chyle que dans l'ingéré (6 p. 100 contre 15 p. 100 pour le beurre et 19 p. 100 contre 36 p. 100 pour le beurre de cacao). On pourrait supposer que ce faible pourcentage est dû à une absorption tardive de l'acide stéarique, mais ce n'est pas le cas, puisque la proportion de cet acide gras reste constamment moins élevée dans la lymphe que dans l'ingéré pendant les 24 heures qui suivent l'ingestion. Du fait que les proportions des acides gras considérés sont exprimées en p. 100 du total, la diminution du taux d'acide stéarique produit nécessairement une augmentation de pourcentage des autres acides gras. Si leur taux d'absorption est le même, le pourcentage de chaque acide doit donc être augmenté dans les mêmes proportions ; or, on observe que seuls les pourcentages des acides oléique et linoléique sont plus élevés que dans l'ingéré, alors que le pourcentage d'acide palmitique est du même ordre ; on ne peut mettre ces différences sur le compte d'une désaturation dans la paroi, car l'acide linoléique n'est pas synthétisé par l'animal, et si BLOMSTRAND et DAHLBACK (1959) observent que l'acide stéarique peut se désaturer en acide oléique, l'importance de cette transformation est très faible. Il semble donc que, dans le cas de l'ingestion de ces graisses, les acides oléique et linoléique sont mieux absorbés que l'acide palmitique et que ce dernier l'est mieux que l'acide stéarique.

Ces résultats rejoignent ceux que FLANZY, RÉRAT et FRANCOIS (1968) ont obtenus également chez le Porc par l'analyse des fèces. Leurs animaux ont reçu les acides gras

sous forme de triglycérides naturels incorporés à la ration dans la proportion de 13 p. 100 ; le pourcentage d'acide stéarique variait de 15 à 22 p. 100. Les conditions d'alimentation étaient donc comparables dans ces expériences et dans les nôtres. Les résultats mettent en évidence que la digestibilité des acides gras est bonne pour les acides insaturés et saturés jusqu'à C₁₂, mais qu'elle décroît de 20 à 40 p. 100 pour les acides saturés à partir de C₁₂ en fonction de la longueur de la chaîne carbonée. Ces auteurs montrent que la mauvaise digestibilité des acides saturés est liée à une augmentation des sels de calcium insolubles retrouvés dans les fèces. En effet, dans les matières grasses utilisées pour ces expériences, les acides gras saturés estérifient en majeure partie la fonction alcool primaire du glycérol ; ils sont libérés en priorité par la lipase pancréatique. Au pH de l'intestin, la proportion d'acides gras ionisés est faible (BORGSTRÖM, 1967 ; HOFMANN et BORGSTRÖM, 1963), mais en présence des ions Ca⁺⁺ du contenu, les acides gras saturés forment des savons insolubles. L'équilibre est donc continuellement déplacé et, du même coup, la proportion des acides gras saturés susceptibles d'être absorbés diminue. Cette mauvaise utilisation digestive de l'acide stéarique paraît plus marquée dans le cas du Porc que dans le cas du Rat, car chez ce dernier, si l'absorption intestinale de l'acide stéarique est incomplète lorsqu'il est ingéré sous forme libre, elle est satisfaisante lorsqu'il est ingéré sous forme de triglycéride (CONSTANTIN et SAVARY, 1965).

Dans les expériences effectuées sur ces deux espèces, les acides gras saturés sont accompagnés d'acides gras insaturés, mais il se peut que les teneurs en calcium de la ration soient plus élevées dans le régime pour Porc que dans le régime pour Rat.

L'analyse séparée des lipides non phosphorés et des phospholipides met nettement en évidence que la composition de cette dernière classe est beaucoup moins influencée par l'ingéré que celle des triglycérides. Il apparaît donc que les constituants des phospholipides doivent être principalement d'origine endogène, puisque la majorité de leurs acides gras ne provient pas de la matière grasse ingérée. De plus, cette dernière, composée presque exclusivement de triglycérides, n'apporte pas de radical glycérophosphate.

La proportion des phospholipides par rapport aux lipides totaux de la lymphe reste voisine de 20 p. 100 pendant toute la durée de l'absorption, alors que les quantités totales de lipides collectées par le cathéter augmentent, puis diminuent, en passant par un maximum élevé.

Il apparaît donc que, du point de vue quantitatif, les phospholipides suivent la même courbe, ce qui implique que, pendant l'absorption, il y a dans l'épithélium intestinal une accélération de la vitesse d'arrivée soit de phospholipides de composition donnée, soit d'acides gras qui servent à élaborer des phospholipides grâce à des enzymes ayant une spécificité pour ces acides.

Plusieurs auteurs, qui observent également l'augmentation des phospholipides dans la lymphe pendant l'absorption des lipides ingérés, suggèrent qu'ils proviennent du plasma (BOLLMAN *et al.*, 1950 ; BORGSTRÖM, 1952 *b* ; MORRIS, 1954 ; RAMPONE 1960). Ce transfert est possible, car REINHARDT, FISHLER et CHAIKOFF (1944) ont observé que des phospholipides marqués injectés par voie intraveineuse se retrouvent dans la lymphe. Plus récemment, ZILVERSMIT (1968) a analysé séparément, après centrifugation du chyle, les fractions chylomicrons et lymphe sous-jacente. Les phospholipides de cette classe proviennent probablement du plasma par filtration, car leurs acides gras sont incorporés dans des proportions sensiblement égales. En re-

vanche, les phospholipides des chylomicrons ont une composition tout à fait différente et l'auteur pense qu'ils ont été synthétisés dans le réticulum endoplasmique des cellules intestinales. Cette hypothèse de l'origine mixte des phospholipides de la lymphe est tout à fait vraisemblable, car on sait que les cellules de l'épithélium intestinal sont capables de synthétiser des phospholipides (GURR, BRINDLEY et HÜBSCHER, 1965). Lorsqu'on examine la composition moyenne de ces phospholipides, on remarque la proportion élevée des acides saturés, en particulier de l'acide stéarique, puisqu'elle est d'environ 20 à 25 p. 100. Ce taux est nettement supérieur à celui que l'on retrouve dans les triglycérides, même lorsque la graisse ingérée est riche en acide stéarique. Sur ce point, on retrouve donc, chez le Porc, la même particularité que chez l'Homme et le Rat.

En conclusion, ces expériences mettent en évidence que le transport des acides gras alimentaires par la voie lymphatique se fait à peu près de la même façon chez le Porc que chez l'Homme et le Rat. Les analogies sont observées, en particulier, dans les cinétiques d'absorption, la composition des triglycérides de la lymphe par rapport à ceux de l'ingéré, la répartition chyloportale et l'affinité de certains acides gras pour les phospholipides.

Il apparaît, en outre, que la lymphe ne transporte pas exclusivement les acides gras venant d'être absorbés. L'étude quantitative et qualitative de ces lipides d'origine endogène a fait l'objet d'expériences qui seront rapportées ultérieurement.

Reçu pour publication en janvier 1970.

SUMMARY

TRANSPORT OF FATS BY THE LYMPHATIC ROUTE IN PIGS.

I. — EXOGENOUS LIPIDS

Different types of mixed triglycerides were given to pigs 3 to 4 months old in the form of natural fats included in the diet at 13 p. 100.

Intestinal or thoracic lymph was collected continuously by catheter and the lipids were analysed. These latter appeared in the lymph 10 minutes after the feed containing the fat had been given. The concentration of lipids in the lymph increased up to about 4 hours after ingestion; it remained high during 4 to 6 hours then gradually diminished to its initial value which was not reached until 30 h after ingestion.

During the period when blood lipids were high the fatty acid composition of the lymph was close to that of the fat ingested if it contained less than 15 p. 100 stearic acid. In contrast, if the proportion of this fatty acid in the ingested fat was more than 15 p. 100, it remained constantly lower in the lymph during the 24 hours after ingestion. It was shown that this difference was due to poor digestibility of stearic acid.

Chyloportal repartition of medium-chain fatty acids was shown by comparing the amounts of lipids in the lymph when the pig had been given oil containing mainly long-chain fatty acids and when it had been given an oil rich in medium-chain fatty acids. It was noted, in fact, that in periods of equivalent duration the amount of lipids recovered was much greater in the first case than in the second.

If the pig is given fat which contains neither oleic nor linoleic acid it seems that these fatty acids are present in intestinal lymph; their origin is therefore endogenous.

The influence of the composition of the ingested fat on that of lymph is shown above all in the non-phosphorylated lipid fraction, composed essentially of triglycerides. The phospholipid fraction which is little modified is, therefore, mainly of endogenous origin. It was noted that it contained a high proportion of stearic acid.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUFFRAY P., MARTINET J., RERAT A., 1967. Quelques aspects du transit gastro-intestinal chez le Porc. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **7**, 261-280.
- BERGSTRÖM S., BORGSTRÖM B., TRYDING N., WESTOO G., 1954. Intestinal absorption and metabolism of 2 : 2 dimethylstearic acid in the rat. *Biochem. J.*, **58**, 604-608.
- BIERMAN H. R., BYRON R. L., KELLY K. H., GILFILLAN R. S., WHITE L. P., FREEMAN N. E., PETRAKIS N. L., 1953. The characteristics of thoracic duct lymph in man. *J. Clin. Invest.*, **32**, 637-649.
- BLOMSTRAND R., 1954. The intestinal absorption of linoleic ^{14}C acid. *Acta physiol. scand.*, **32**, 99-105.
- BLOMSTRAND R., DAHLBACK O., 1959. Gas liquid chromatography of human lymph fatty acids after feeding ^{14}C labelled fats. *Acta Soc. Med. Upsal.*, **64**, 177-184.
- BLOMSTRAND R., DAHLBACK O., 1960. The fatty acid composition of human thoracic duct lymph lipids. *J. clin. Invest.*, **39**, 1185-1191.
- BLOMSTRAND R., DAHLBACK O., LINDER E., 1959. Asymmetric incorporation of linoleic acid ^{14}C and stearic ^{14}C into human lymph lecithins during fat absorption. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **100**, 768-771.
- BLOMSTRAND R., GÜRTLER J., WERNER B., 1965. Intestinal absorption and esterification of ^{14}C labelled fatty acids in man. *J. clin. Invest.*, **44**, 1766-1776.
- BLOOM B., CHAIKOFF I. L., REINHARDT W. O., 1951. Intestinal lymph as pathway for transport of absorbed fatty acids of different chain lengths. *Am. J. Physiol.*, **166**, 451-455.
- BLOOM B., CHAIKOFF I. L., REINHARDT W. O., ENTENMAN C., DAUNE W. G., 1950. The quantitative significance of the lymphatic pathway in transport of absorbed fatty acids. *J. biol. Chem.*, **184**, 1-8.
- BOLLMAN I. L., FLOCK E. V., CAIN J. C., GRINDLAY J. H., 1950. Lipids of lymph following feeding of fat : an experimental study. *J. Physiol.*, **163**, 41-47.
- BORGSTRÖM B., 1951. On the mechanism of the intestinal fat absorption. *Acta chem. scand.*, **5**, 643-646.
- BORGSTRÖM B., 1952 a. On the mechanism of the intestinal fat absorption. III. Metabolism of lipids 4. *Acta physiol. scand.*, **25**, 140-149.
- BORGSTRÖM B., 1952 b. On the mechanism of the intestinal fat absorption. IV. Metabolism of lipids 6. *Acta physiol. scand.*, **25**, 291-314.
- BORGSTRÖM B., 1952 c. Investigation on lipid separations methods. Separation of phospholipid from neutral fat and fatty acids. *Acta physiol. scand.*, **25**, 101-110.
- BORGSTRÖM B., 1967. Partition of lipids between emulsified oil and micellar phases of glyceride bile salt dispersions. *J. Lipid Res.*, **8**, 598-608.
- CARLSTEN A., OLIN T., 1952. The route of the intestinal lymph to the blood stream. *Acta physiol. scand.*, **25**, 259-266.
- CLEMENT J., CLEMENT G., BRASSEUL G., 1959. Études des esters de cholestérol et des glycérides de la lymphe chez le rat en fonction des lipides du régime. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **248**, 746-749.
- CLEMENT G., CLEMENT J., COUREL E., KLEPPING J., BRIET S., 1962. Absorption des acides gras à chaînes moyennes et courtes. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **255**, 2004-2006.
- CLEMENT J., COUREL E., KLEPPING J., BRIET S., 1964. Étude de la répartition chyloportale des acides gras à chaînes courtes et moyennes. *Arch. Sci. physiol.*, **18**, 453-468.
- CONSTANTIN M. J., SAVARY P., 1965. Sur l'incorporation des chaînes stéariques dans les chylomicrons lymphatiques du rat. *Biochim. biophys. Acta*, **106**, 248-260.
- ECKSTEIN H. C., 1925. Fat absorption through channels other than the left thoracic duct. *J. biol. Chem.*, **62**, 737-742.
- FERNANDES J., VAN DE KAMER J. H., WEIJERS H. A., 1953. The lymphatic absorption of fat studied in a patient with a chylothorax. In : *Colloque International sur les problèmes biochimiques des lipides*, Bruxelles, 1953, 201-211. Palais der Academiens, Bruxelles.
- FLANZY J., RERAT A., FRANÇOIS A. C., 1968. Étude de l'utilisation digestive des acides gras chez le Porc. *Annls Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **8**, 537-548.
- FOLCH J., ASCOLI I., LEES M., MEATH J. A., LE BARON F. N., 1951. Preparation of lipid extracts from brain tissue. *J. biol. Chem.*, **191**, 833-841.
- FOLCH J., LEES M., SLOANE STANLEY G. H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. biol. Chem.*, **226**, 497-509.
- GELB A. M., KESSLER J. I., 1963. Effect of fatty acid structure on esterification by the small intestine *in vitro*. *Am. J. Physiol.*, **204**, 821-824.
- GOTTENBOS J. J., THOMASSON N. J., 1963. The fatty acid composition of thoracic lymph fats of rats fed single triglycerides. In : FRAZER A. C., *Biochemical problems of lipids*, p. 272-279. Elsevier, Amsterdam.

- GURR M. I., BRINDLEY D. N., HÜBSCHER G., 1965. Metabolism of phospholipids. VIII. Biosynthesis of phosphatidyl-choline in the intestinal mucosa. *Biochim. biophys. Acta*, **98**, 486-501.
- HEATH T., 1964. Pathways on intestinal lymph drainage in normal sheep and in sheep following thoracic duct occlusion. *Amer. J. Anat.*, **115**, 569-580.
- HOFMANN A. F., BORGSTRÖM B., 1963. Hydrolysis of long-chain monoglycerides in micellar solution by pancreatic lipase. *Biochim. Biophys. Acta*, **70**, 317-331.
- KARMEN A., WHYTE M., GOODMAN de W. S., 1963. Fatty acid esterification and chylomicron formation during fat absorption. I. Triglycerides and cholesterol esters. *J. Lipid Res.*, **4**, 312-321.
- KIYASU J. K., BLOOM B., CHAIKOFF I. L., 1952. The portal transport of absorbed fatty acid. *J. biol. Chem.*, **199**, 415-419.
- LEE F. C., 1922. The establishment of collateral circulation following ligation of the thoracic duct. *Johns Hopkins Hosp. Bull.*, **33**, 21-31.
- MORRIS B., 1954. The interrelationships of the plasma and lymph lipid fractions before and during fat absorption. *Aust. J. exp. Biol. Med. Sci.*, **32**, 763-782.
- RAMPONE A. J., 1960. Role of phospholipids in lymphatic transport of dietary lipids in the dog. *Am. J. Physiol.*, **199**, 1015-1020.
- RAMPONE A. J., 1961. Rate of fat uptake by intestinal lymphatics. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **108**, 278-282.
- RAMPONE A. J., ANNEGERS J. H., 1954. Transport of absorbed dietary fat from intestine of the dog. *Fedn. Proc.*, **13**, 115.
- RAMPONE A. J., LINO L., 1966. Fatty acid composition of lymph lipids in relation to diet lipids. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **121**, 748-751.
- REINHARDT W. O., FISHLER M. C., CHAIKOFF I. L., 1944. The circulation of plasma phospholipids their transport to thoracic duct lymph. *J. biol. Chem.*, **152**, 79-82.
- REISER R., BRYSON M. J., 1951. Route of absorption of free fatty acids and triglycerides from the intestine. *J. biol. Chem.*, **189**, 87-91.
- STAHL E., SHRÖTER G., KRAFT G., RENZ R., 1956. Thin-layer chromatography (the method, affecting factors, and a few examples of application). *Pharmazie*, **11**, 633-637.
- VODOVAR N., 1967. Contribution à l'étude de l'absorption intestinale des lipides. *Thèse de doctorat Sciences Naturelles*. Paris, 169 p.
- VODOVAR N., MASSICARD N., FLANZY J., Formation et rôle des chylomicrons au cours de l'absorption des acides gras à chaîne longue. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **266**, 814-817.
- VODOVAR N., THIEULIN C., PIHET A., FLANZY J., 1965. Lieu d'absorption des graisses dans l'intestin grêle du porc. *Annls Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **5**, 249-265.
- WHYTE M., KARMEN A., GOODMAN de W. S., 1963. Fatty acid esterification and chylomicron formation during fat absorption, 2. Phospholipids. *J. Lipid Res.*, **4**, 322-239.
- WOOD P., IMAICHI K., KNOWLES J., MICHAELS G., KINSELL L., 1964. The lipid composition of human plasma chylomicrons. *J. Lipid Res.*, **5**, 225-231.
- ZILVERSMIT D. B., 1968. The surface coat of chylomicrons lipids chemistry. *J. Lipid Res.*, **9**, 180-186.
-