

L'ABSORPTION INTESTINALE DES LIPIDES CHEZ
LA TRUITE ARC-EN-CIEL (SALMO GAIRDNERI).

Jean-Marie VERNIER et Marie-France SIRE
Groupe Cytophysiologie de la Nutrition des Poissons
Bat 441, Université Paris-Sud, 91405 Orsay cedex

RESUME

Bien que l'absorption des lipides alimentaires soit plus lente que chez les Mammifères, les mécanismes ne diffèrent pas fondamentalement. Les acides gras à chaîne longue provenant de l'hydrolyse intraluminal des lipides sont estérifiés par les cellules épithéliales intestinales et transférés à la lymphe dans des VLDL ou des chylomicrons. La taille des lipoprotéines dépend de la nature des acides gras ingérés. Les étapes intracellulaires de cette synthèse de lipoprotéines sont définies.

ABSTRACT

Though the absorption of dietary lipids is much slower than in mammals, the mechanism does not differ fundamentally. The long chain fatty acids resulting from intraluminal hydrolysis are esterified by the epithelial cells and transferred as VLDL-like particles and chylomicrons to lymph. The size of granules depends on the nature of the ingested fatty acids. The intracellular stages of this lipoprotein synthesis are defined.

L'absence admise de chylomicrons dans la lymphe ou le sang des Poissons Téléostéens permettrait de supposer un mécanisme original de l'absorption intestinale des lipides. Pour Robinson et Mead (1973) la Truite est incapable de délivrer les triglycérides à la circulation selon le mode habituel (dans des chylomicrons), et reçoit les lipides sous forme d'acides gras non estérifiés, probablement via le système porte. Pour Kayama et Iijima (1976), chez la Carpe, les acides gras s'associent à une protéine vectrice de type albumine et sont transportés directement aux tissus, et, bien que les chylomicrons soient absents, les cellules épithéliales intestinales peuvent former des triglycérides qui seront pris en charge par les lipoprotéines plasmatiques. Pour Skinner et Youssef (1982), le système de transport des lipides chez les Poissons Téléostéens serait, comme chez les Mammifères, celui des lipoprotéines plasmatiques. Les lipides quitteraient l'intestin sous forme d'acides gras non estérifiés, fixés à une protéine vectrice, lesquels seraient alors captés par le foie où aurait lieu la synthèse de lipoprotéines.

Nous avons montré chez la Truite arc-en-ciel (Sire et al., 1981), que le processus de l'absorption des lipides ne diffère pas fondamentalement de celui des Mammifères. Les acides gras à chaîne longue sont, dans leur quasi-totalité, estérifiés par les cellules épithéliales intestinales et transférés à l'espace interstitiel de la lamina propria dans des lipoprotéines de très basse densité ou VLDL ("very low density lipoproteins"), (fig. 1,2).

Les lipides de la ration standard contenant environ 60% d'acides gras insaturés de C16 à C22, la synthèse entérocytaire de particules lipoprotéiques de petites dimensions est très surprenante.

Chez la Truite au cours de l'absorption intestinale des lipides, qui s'étend au-delà de 24 heures, l'étude ultrastructurale de l'épithélium nous a révélé la synthèse, durant la phase maximale d'absorption (entre 18 et 24 h), de particules pouvant atteindre un diamètre de 1500 Å (fig. 2). Bauermeister et al. (1979) démontrent que les constituants des cires du zooplancton (alcools primaires à longue chaîne et acides gras) sont transformés en triacylglycérols par les épithéliocytes intestinaux de la Truite où l'on peut alors mettre en évidence des particules lipoprotéiques pouvant atteindre 4000 Å de diamètre.

Nous nous sommes demandés si l'absence de chylomicrons de taille supérieure à 1500 Å n'était pas circonstancielle, liée à la composition de la fraction lipidique du régime. Nous avons donc tenté d'obtenir la formation de chylomicrons de taille comparable à celle obtenue chez les Mammifères en modifiant la charge en lipides de la ration et la composition de ceux-ci et en prolongeant les observations pour tenir compte de la longue durée de la période d'absorption chez la Truite. Nous avons mené de pair une étude ultrastructurale systématique de l'épithélium intestinal et, sur les lipoprotéines plasmatiques isolées au moment du pic d'absorption, une étude ultrastructurale et biochimique. L'étude biochimique des lipoprotéines plasmatiques n'est pas l'objet de la présente communication.

* Influence de la charge en lipides.

Pour un apport lipidique accru (régime S⁴) les animaux sont mis au jeûne pendant 8 jours et réalimentés. La prise de nourriture est très importante ce qui accroît l'apport lipidique et allonge la période d'absorption), et jusque 18 heures après le repas, les granules de lipoprotéines observées augmentent progressivement de diamètre pour atteindre 800 et même 1000 Å de diamètre et entrent donc dans la gamme de taille des VLDL. A ce moment l'absorption devient très importante, les espaces cellulaires proches de la basale se dilatent et se remplissent de granules de VLDL, innombrables également dans l'espace interstitiel de la lamina propria (fig. 3). Pendant la phase d'absorption maximale (aux environs de 24 h) cer-

tains granules atteignent 2600 Å et le hyaloplasme supranucléaire contient des gouttelettes lipidiques non incluses dans un système membranaire (fig. 4). Au-delà du pic d'absorption (vers 28 heures), les cellules situées à l'apex des villosités présentent un aspect voisin de celui observé à 24 heures, les granules présents au niveau du réticulum et de l'appareil de Golgi diminuant cependant de diamètre (fig. 5), tandis que les cellules situées à la base des villosités, synthétisent à nouveau des granules de lipoprotéines de petit diamètre alors que les espaces intercellulaires qui les séparent sont encore encombrés par les granules de plus grande taille de la phase de synthèse intracellulaire précédente. La vidange des cellules ne sera pas achevée avant trois jours.

Une augmentation de la charge en lipides s'accompagne donc d'une augmentation de la taille des lipoprotéines, la taille des chylomicrons ne dépasse pas toutefois 2600 Å.

* Influence du degré d'insaturation des acides gras.

- 6, 12 et 18 heures après ingestion d'acide palmitique (hexadécanoïque) par des animaux à jeûn depuis 4 jours, les images obtenues sont très semblables entre elles. L'absorption de l'acide gras se traduit par la formation de granules de lipoprotéines dont le diamètre demeure compris entre 400 et 700 Å de diamètre c'est-à-dire dans la gamme de taille admise pour les VLDL (fig. 6, 7). Aucune gouttelette lipidique "libre" n'est visualisable dans le hyaloplasme. Il n'existe pas de chylomicrons dans le plasma et l'étude ultrastructurale de la fraction VLDL révèle des granules qui s'inscrivent entre 250 et 700 Å de diamètre (fig. 8).

- Dès 3 heures après l'ingestion d'acide linoléique (9,12-octadiénoïque) par des animaux à jeun depuis 4 jours, des granules de lipoprotéines de 400 à 600 Å sont synthétisés par les cellules apicales des villosités. Après 6 heures, l'ensemble des entérocytes assure l'absorption de l'acide gras. Dès ce moment, certains granules peuvent atteindre 1800 Å de diamètre. Le phénomène s'amplifie et à 12 heures, les cellules, en particulier apicales, sont caractérisées par la présence dans tout le hyaloplasme de très nombreuses gouttelettes lipidiques qui peuvent atteindre 5 µm de diamètre (fig. 9). Dans le réticulum endoplasmique, les vésicules réticulaires ou golgiennes, les structures lamellaires, les espaces intercellulaires et l'espace interstitiel de la lamina propria, certains granules peuvent atteindre 2600 Å de diamètre (fig. 10). A 18 heures, les gouttelettes lipidiques sont beaucoup moins nombreuses et la taille des granules de lipoprotéines a diminué; le pic d'absorption est dépassé.

La comparaison avec les résultats obtenus chez les Mammifères apporte un élément capital. Chez le Rat, en effet, l'absorption intestinale de l'acide palmitique se traduit par la formation de particules dont la taille moyenne est de 700 Å de diamètre et celle des acides linoléique ou oléique (octadécaénoïque) par la synthèse de particules de 1800 Å de diamètre, les plus grosses atteignant 3000 Å (Ockner et Jones, 1970; Ockner et Isselbacher, 1974; Gangl et Ockner, 1975). La

situation chez la Truite semble donc très semblable. Chez le Rat, par contre, l'ingestion d'huile de Maïs qui comporte plus de 86% d'acides gras insaturés en C18 (oléique et linoléique essentiellement) entraîne la formation de chylomicrons de grande taille allant jusqu'à 10 000 Å (Friedman et Cardell, 1977; Sabesin et Frase, 1977; Caselli et al., 1979; Sire et Vernier, 1980). Les résultats sont donc très différents selon que les acides gras sont fournis sous forme libre ou sous forme estérifiée. Qu'en est-il chez la Truite ?

Pour notre expérimentation, nous avons choisi l'huile de Raisin, dont la composition en acides gras se rapproche de celle de l'huile de Maïs, la teneur en acide linoléique étant encore plus importante (plus de 70%), administrée pure ou incorporée à un régime dont les composants non lipidiques sont ceux du régime standard.

Les images obtenues (fig. 11) sont très comparables à celles observées après ingestion d'acide linoléique pur. En ce qui concerne les lipoprotéines plasmatiques, la fraction chylomicrons est quasi-inexistante; après 18 heures, la fraction VLDL, importante, est surtout formée de particules inférieures à 400 Å (fig. 12 et 13), vraisemblablement d'origine hépatique (Vernier, 1975).

Le volume de la particule de lipoprotéines synthétisée par l'entérocyte dépend donc en fait, non seulement du degré d'insaturation des acides gras et de la charge en lipides, mais également de la voie métabolique suivie pour l'estérification des acides gras et donc de l'hydrolyse intraluminale des triacylglycérols. Chez les Poissons Téléostéens, du fait soit de la non-spécificité de la lipase pancréatique (Patton et al., 1975) soit de l'action complémentaire d'une β -mono-glycéride lipase (Léger et Bauchart, 1972), l'hydrolyse intraluminale des triacylglycérols alimentaires permet la libération de la presque totalité des acides gras constitutifs. La voie majeure de l'estérification intracellulaire est donc celle du glycérol-3-phosphate. Elle conduit à la biosynthèse de glycérophospholipides et de triacylglycérols. Chez les Mammifères, l'un des produits majeurs de l'hydrolyse est formé par les 2-monoacylglycérols dont l'estérification conduit uniquement à la synthèse de triacylglycérols. Pour un même apport de triacylglycérols, la synthèse de matériel de surface (phospholipides) est plus importante chez les Poissons et donc les lipoprotéines plus petites. Si chez la Truite, il est à peu près indifférent de fournir des acides gras ou des triacylglycérols (cf. acide linoléique ou huile de Raisin), ce n'est pas le cas pour les Mammifères; en fournissant directement un acide gras comme l'acide linoléique, la voie exclusive de l'estérification est celle du glycérol-3-phosphate et la situation devient comparable à celle des Téléostéens.

Dans les conditions naturelles de vie, les Truites sont essentiellement carnivores, mais leur régime est très varié. Dans les cours d'eau alpins par exemple, la nourriture des juvéniles, durant la première année, est essentiellement constituée de larves de Chironomides, Copépodes et Ostracodes du fond, jeunes larves de Névroptères. A cette première période succède le régime définitif des juvéniles et des adultes. Ce régime comporte des Poissons, des Crustacés, des Vers, des larves diverses... La digestion des cires se traduit par la formation de chylomicrons (Bauermeister et al., 1979). L'ichtyophagie, compte tenu de la composition des triacylglycérols des tissus des Poissons (Kinsella et al., 1975), correspond à l'ingestion d'un aliment riche en lipides à très forte teneur en acides gras hautement polyinsaturés, en particulier en acide eicosapentaénoïque (C20:5 n-3) et en acide docosapentaénoïque (C22:6 n-3).

Pour étudier l'effet de l'ingestion en quantité importante de tels acides, nous avons fourni à nos animaux soit de l'huile de foie de Morue, soit un régime pour lequel l'huile de foie de Morue est incorporée à un aliment dont les composants non lipidiques sont ceux du régime standard.

Dès 6 heures après l'ingestion, l'étude ultrastructurale de l'épithélium intestinal révèle la présence, dans le réticulum lisse situé immédiatement sous le "terminal web", dans les éléments réticulaires lisses ou granulaires supra et infra-nucléaires (fig. 14 et 15), dans les vésicules probablement d'origine golgienne (fig. 15), dans les espaces intercellulaires et dans l'espace interstitiel de la lamina propria (fig. 16), dans la lumière des capillaires lymphatiques, de granules entrant dans la gamme de taille habituelle des chylomicrons des Mammifères, dépassant souvent 6000 Å de diamètre, atteignant parfois 8000 Å. L'aspect de l'épithélium est alors proche de celui des entérocytes de Rat, 1 ou 2 heures après ingestion d'huile de Maïs. Le pic d'absorption est dépassé après 18 heures mais de nombreux granules synthétisés entrent encore dans la gamme de taille des chylomicrons (fig. 17). L'isolement des lipoprotéines plasmatiques permet pour la première fois de recueillir une très importante fraction chylomicrons (fig. 19), en plus de l'habituelle fraction VLDL (fig. 18).

En plus des acides gras hautement polyinsaturés, l'huile de foie de Morue ou le régime "Morue" contiennent une quantité importante d'acide oléique comparable à celle de l'huile de Maïs. Il conviendrait donc de déterminer le rôle éventuel de cet acide dans l'obtention des chylomicrons.

Chez les Poissons, juvéniles et adultes, les acides gras essentiels appartiennent à la famille du 18:3 n-3 (linoléique). Chez la Truite, le C22:6 n-3 peut à lui seul prévenir tous les symptômes de carence en acides gras essentiels et assu-

rer une croissance optimale. L'acide linoléique aurait la même efficacité, liée à la capacité de l'animal à convertir cet acide gras en acides gras plus longs et plus insaturés. Lorsqu'on ne fournit que le C18:3 comme acides gras en n-3, les besoins seraient de 20% des lipides du régime. Sellner et Hazel (1982) ont démontré la capacité des hépatocytes de la Truite à effectuer désaturation et élongation de l'acide linoléique; cette capacité est supposée pour les entérocytes chez la même espèce (Léger et al., 1981). Pour notre expérimentation nous avons choisi l'huile de Lin, dont les acides gras sont pour l'essentiel en C18, le C18:3 n-3 comptant pour près de 60%, administrée pure ou incorporée à un régime dont les composants non lipidiques sont ceux du régime standard. Les résultats (fig. 20 à 22) sont très voisins de ceux obtenus avec l'huile de Raisin, qui ne contient pas d'acide linoléique. Une élongation-désaturation du C18:3 n-3 aurait dû se traduire par la synthèse d'acides gras hautement polyinsaturés et éventuellement alors par la synthèse de particules de lipoprotéines de grande taille, comme après l'ingestion d'huile de foie de Morue par exemple. Ce n'est pas le cas. L'élongation-désaturation du C18:3 n-3 est donc absente ou faible.

Par le biais de la composition de la fraction lipidique du régime alimentaire, nous pouvons contrôler la synthèse par l'entérocyte de lipoprotéines de différentes tailles dont le turn-over au niveau du plasma sera plus ou moins rapide.

+ +

| | Régime Standard S ou S* | Huile de Raisin | Régime Raisin | Huile de Foie de Morue | Régime Morue | Huile de Lin | Régime Lin | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|---|-----------------|---------------|------------------------|--------------|--------------|------------|-----|------|--|---|------|---|---|---|------|--|---|------|---|------|-----|---|---|------|---|-----|------|------|---|---|------|-----|-----|------|------|---|--|------|------|---|------|------|---|--|----|----|---|----|----|---|
| C14 | - | - | - | 4 | 4,6 | - | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C16 | 37,5 | 5,2 | 11 | 12,8 | 14,6 | 5,2 | 11 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C16:1 n-7 | - | - | 1 | 9,5 | 8,7 | - | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18 | - | 6,8 | 3,7 | 2,7 | 2,2 | 4,3 | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18:1 n-9 | 17,9 | 17,6 | 8,5 | 27 | 20,3 | 16,5 | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18:2 n-6 | 21,4 | 70,4 | 67,6 | 2 | 3,5 | 16,9 | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18:3 n-3 | 1,8 | - | - | 1,3 | 1 | 57,1 | 55 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18:4 n-3 | - | - | - | 2,9 | 2,7 | - | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C20:1 n-9 | - | - | - | 10,2 | 12,8 | - | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C20:4 n-6 | 7,1 | - | 8,2 | 1 | - | - | 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C20:5 n-3 | 5,4 | - | - | 16,1 | 9,8 | - | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C22:6 n-3 | 8,9 | - | - | 10,5 | 11 | - | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| saturés | 37,5 | 12 | 14,7 | 19,5 | 21,4 | 9,5 | 14 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| insaturés | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>n-3</td><td>16,1</td></tr> <tr><td>n-6</td><td>28,5</td></tr> <tr><td>n-7</td><td>-</td></tr> <tr><td>n-9</td><td>17,9</td></tr> </table> | n-3 | 16,1 | n-6 | 28,5 | n-7 | - | n-9 | 17,9 | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>-</td><td>70,4</td></tr> <tr><td>-</td><td>-</td></tr> <tr><td>-</td><td>17,6</td></tr> </table> | - | 70,4 | - | - | - | 17,6 | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>-</td><td>75,8</td></tr> <tr><td>1</td><td>85,3</td></tr> <tr><td>8,5</td><td>-</td></tr> </table> | - | 75,8 | 1 | 85,3 | 8,5 | - | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>30,8</td><td>3</td></tr> <tr><td>9,5</td><td>80,5</td></tr> <tr><td>37,2</td><td>-</td></tr> </table> | 30,8 | 3 | 9,5 | 80,5 | 37,2 | - | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>33,3</td><td>3,5</td></tr> <tr><td>8,7</td><td>78,6</td></tr> <tr><td>33,1</td><td>-</td></tr> </table> | 33,3 | 3,5 | 8,7 | 78,6 | 33,1 | - | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>57,1</td><td>16,9</td></tr> <tr><td>-</td><td>90,5</td></tr> <tr><td>16,5</td><td>-</td></tr> </table> | 57,1 | 16,9 | - | 90,5 | 16,5 | - | <table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td>56</td><td>19</td></tr> <tr><td>1</td><td>86</td></tr> <tr><td>10</td><td>-</td></tr> </table> | 56 | 19 | 1 | 86 | 10 | - |
| n-3 | 16,1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n-6 | 28,5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n-7 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| n-9 | 17,9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | 70,4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | 17,6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | 75,8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | 85,3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8,5 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 30,8 | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9,5 | 80,5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 37,2 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 33,3 | 3,5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8,7 | 78,6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 33,1 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 57,1 | 16,9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| - | 90,5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 16,5 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 56 | 19 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | 86 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10 | - | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lipides | 8 | | 10 | | 14 | | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Notre étude ultrastructurale systématique sur le modèle Truite nous permet de prendre position sur le problème de la compartimentation fonctionnelle de l'entérocyte, en particulier sur les rôles dévolus au réticulum endoplasmique et à l'appareil de Golgi dans la synthèse des lipoprotéines. Quelles sont, chez les Mammifères, les étapes intraentérocytaires admises de cette synthèse ? (schéma 1). La première étape, au niveau du réticulum endoplasmique lisse (REL) consiste en la resynthèse de triacylglycérols à partir des 2-monoacylglycérols estérifiés grâce à des acides gras "activés" (Acyl-CoA). La totalité du système enzymatique nécessaire à cette synthèse leur est inféodée. Ainsi se constitue dans les cavités du REL un coeur "apolaire" de triacylglycérols auxquels s'ajoutent des esters de cholestérol, l'enzyme qui contrôle l'estérification du cholestérol qui a pénétré sous forme libre étant également liée au réticulum lisse. Au niveau du réticulum rugueux (RER), seraient synthétisés des glycérophospholipides par la voie du glycérol-3-phosphate et des apoprotéines spécifiques AI, AII et surtout apoprotéine B. La fusion RER-REL entraînerait la formation dans le REL de chylomicrons naissants formés d'un coeur apolaire et d'une enveloppe polaire constituée de phospholipides, cholestérol et apoprotéines. L'élément essentiel supportant ce point est d'ordre morphologique: les lipoprotéines n'ont jamais été décrites dans les citernes du RER (point 1).

Le passage de ces chylomicrons naissants par l'appareil de Golgi est ensuite considéré comme une étape obligatoire (Sabesin et Frase, 1977). Il serait le site de la glycosylation terminale (addition de N-acétylglucosamine, galactose et acide sialique) des apoprotéines, en particulier de l'apo B, glycosylation qui permet de fournir aux lipoprotéines circulantes des sites de reconnaissance pour les récepteurs membranaires des cellules endothéliales des capillaires tissulaires. Il fournirait également le système membranaire transporteur permettant l'exocytose dans l'espace intercellulaire. Ce double rôle admis du Golgi n'est qu'une extrapolation des résultats obtenus pour la formation des VLDL par les hépatocytes. Compte tenu de la polarisation fonctionnelle de l'entérocyte, les seuls arguments sont d'ordre morphologique. En coupes fines, les chylomicrons perdent, au niveau de l'appareil de Golgi, la disposition monolinéaire qu'ils sont censés posséder dans les éléments du REL. Ce critère morphologique est utilisé pour vérifier la pureté des fractions golgiennes (point 2).

Aucune figure de fusion d'éléments du réticulum, contenant ou non des chylomicrons, avec la membrane plasmique n'a pu être observée (point 3). Les chylomicrons sont toujours observés dans l'espace intercellulaire au niveau des complexes golgiens ou en-dessous d'eux vers la base de la cellule, jamais dans l'espace intercellulaire au niveau du cytoplasme apical (point 4).

Le réticulum endoplasmique du cytoplasme infranucléaire ne renferme jamais de particules lipoprotéiques (point 5).

Sur notre modèle Truite, Chapman et al. (1978) ont montré qu'une apoprotéine représentant 60% des apoprotéines des VLDL sériques possède des propriétés physiques et chimiques semblables à celles qui caractérisent l'apo-B humaine. L'existence d'une composante glucidique de cette apoprotéine n'est toutefois pas encore établie. L'entérocyte absorbant de Truite, deux fois plus élevé (70 μm) et plus étroit (7-10 μm) que l'entérocyte de Mammifère, constitue un bien meilleur modèle pour l'approche ultrastructurale de l'absorption des lipides, en particulier du fait de la très nette compartimentation du hyaloplasme supranucléaire, qui peut s'étendre sur une quarantaine de μm de hauteur (schéma 2). Pendant la phase d'absorption des lipides, les saccules golgiens s'emplissent de granules de lipoprotéines (VLDL ou chylomicrons) et constituent autant de grandes vésicules (fig. 23 et 24) qui, comme en témoignent certaines images, peuvent déverser leur contenu dans l'espace intercellulaire (fig. 24). L'exocytose de lipoprotéines légères par le biais de l'appareil de Golgi est donc indéniable. Cependant, sur notre modèle, nous apportons des preuves morphologiques qui sont le contre-pied des cinq points développés plus haut, en particulier de tous ceux qui permettent d'affirmer l'obliteration de l'étape golgienne dans la synthèse et le transport des lipoprotéines (points 3,4 et 5).

La figure 25 montre que les lipoprotéines peuvent être observées dans l'espace intercellulaire immédiatement en-dessous du niveau du "terminal-web" sousmicrovillaire c'est à dire plus de 30 μm au-dessus du niveau golgien (point 4). La figure 26 correspond à une portion de hyaloplasme située immédiatement au-dessus de la membrane basale et montre divers éléments du réticulum renfermant des granules de lipoprotéines (point 5), ici surtout des éléments du réticulum granulaire (point 1). La présence de lipoprotéines au niveau du réticulum granulaire est également visible sur les figures 29, 30, 31 et 32. La disposition non-monolinéaire des lipoprotéines au niveau du réticulum est extrêmement banale (point 2; figures 26, 28, 29, 30 et 31). Enfin, point capital, les figures de fusion d'éléments du réticulum, contenant ou non des chylomicrons ou des VLDL, avec les structures lamellaires (invaginations de la membrane plasmique latérale ou basale, caractéristique des entérocytes des Poissons Téléostéens) ou la membrane plasmique latérale elle-même sont également banales (figures 27 à 32).

En résumé nous pensons que VLDL et chylomicrons peuvent être transportés vers l'espace intercellulaire, soit directement par le réticulum endoplasmique soit par l'intermédiaire de l'appareil de Golgi (schéma 2). Ceci ne signifie pas que celui-ci n'effectue pas la glycosylation terminale éventuelle de l'apo-B.

+
+ +

Les granules de lipoprotéines libérés dans l'espace intercellulaire s'y accumulent temporairement au-dessus de la basale provoquant son élargissement, facilité par l'absence de desmosomes. VLDL et chylomicrons gagnent alors l'espace interstitiel de la lamina propria, innombrables entre fibroblastes et fibres de collagène (fig. 33 à 36). Quelle est la voie d'exportation des lipoprotéines? Pour distinguer à l'échelle ultrastructurale capillaires sanguins et capillaires lymphatiques nous avons adopté la classification de Bennett et al. (1959). Les capillaires sanguins (fig 33 et 35) présentent un revêtement endothélial d'épaisseur variable, perforé dans les régions les plus minces (capillaires "fenestrés") et une membrane basale mince continue. Ils peuvent être rattachés au type A2 \propto de Bennet et al.. Les capillaires lymphatiques (fig. 34), de forme plus irrégulière possèdent une paroi endothéliale très mince, non perforée, dépourvue de membrane basale et peuvent être rapportés au type B1 \propto de Bennet et al.. Si les cellules endothéliales des capillaires sanguins manifestent une intense activité pinocytotique, la présence de VLDL ou de chylomicrons dans leur lumière demeure exceptionnelle et il est possible que des lipoprotéines proviennent de la circulation générale. Au contraire, la lumière des capillaires renferme toujours de nombreux granules qui parfois la couvrent entièrement. Le passage des lipoprotéines se fait par l'espace intercellulaire des cellules endothéliales. La voie d'exportation est donc la voie lymphatique.

Bauermeister A.E.M. and Sargent J.R., 1979 - Biosynthesis of triacylglycerols in the intestine of rainbow trout (Salmo gairdneri) fed marine zooplankton rich in wax esters. Bioch. Bioph. Acta, 575, p. 358-364.

Bauermeister A.E.M., Pirie B.J.S. and Sargent J.R., 1979 - An electron microscopic study of lipid absorption in the pyloric coeca of rainbow trout (Salmo gairdneri) fed wax ester-rich zooplankton. Cell Tissue Res., 200, p. 475-486.

Bennett H.S., Luft J.H. and Hampton J.C., 1959 - Morphological classification of vertebrate blood capillaries. Amer. J. Physiol., 196, p. 381-390.

- Caselli C., Carlier H. and Bezard J., 1979 - Size of lipoprotein particles in the intestinal lymph of rats fed on corn oil, peanut oil, rapeseed oil or canbra oil. Nutr. Metab., 23, p. 73-87.
- Chapman J., Goldstein S., Mills G.L. and Léger C., 1978 - Distribution and characterization of the serum lipoproteins and their apoproteins in the rainbow trout (Salmo gairdneri). Biochem., 17, p. 4455-4464.
- Friedman H.I. and Cardell R.R. Jr., 1977 - Alterations in the endoplasmic reticulum and golgi complex of intestinal epithelial cells during fat absorption and after termination of this process: a morphological and morphometric study. Anat. Rec., 188, p. 77-102.
- Gangl A. and Ockner R.K., 1975 - Intestinal metabolism of lipids and lipoproteins. Gastroenterology, 68, p. 167-187.
- Kayama M. and Iijima N., 1976. Studies on lipid transport mechanism in the fish. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 42, p. 987-996.
- Kinsella J.E., Shimp J.L. and Weihrach J., 1977 - Fatty acid content and composition of freshwater finfish. J. Am. Oil Chem. Soc., 54, p. 424-429.
- Léger C. and Bauchart D., 1972 - Hydrolase des triglycérides par le système lipasique du pancréas de truite. Mise en évidence d'un nouveau type de spécificité d'action. C.R. Acad. Sci. (D) (Paris), 275, p. 2419-2422.
- Léger C., Frémont L. and Boudon M., 1981 - Fatty acid composition of lipids in the trout. I.- Influence of dietary fatty acids on the triglyceride fatty acid desaturation in serum, adipose tissue, liver, white and red muscle. Comp. Biochem. Physiol., 69B, p. 99-105.
- Ockner R.K. and Jones A.L., 1970 - An electron microscopic and functional study of very low density lipoproteins in intestinal lymph. J. Lipid Res., 11, p. 284-292.
- Ockner R.K. and Isselbacher K.J., 1974 - Recent concepts of intestinal fat absorption. Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol., 71, p. 107-146.

- Patton J.S., Nevenzel J.C. and Benson A.A., 1975 - Specificity of digestive lipases in hydrolysis of wax esters and triglycerides studied in anchovy and other selected fish. Lipids, 10, p. 575-583.
- Robinson J.S. and Mead J.F., 1973 - Lipid absorption and deposition in rainbow trout (Salmo gairdneri). Can. J. Biochem., 51, p. 1050-1058.
- Sabesin S.M. and Frase S., 1977 - Electron microscopic studies of the assembly, intracellular transport, and secretion of chylomicrons by rat intestine. J. Lipid Res., 18, p. 496-511.
- Sellner P.A. and Hazel J.R., 1982 - Desaturation and elongation of unsaturated fatty acids in hepatocytes from thermally acclimated rainbow trout. Arch. Bioch. Biophys., 213, p. 58-66.
- Skinner E.R. and Youssef A.M., 1982 - The characterization of lipoprotein lipase isolated from the post-heparin plasma of the rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson. Biochem J., 203, p. 727-734.
- Sire M.F. and Vernier J.M., 1980 - Lipid staining on semithin sections with Sudan black B or Nile blue sulphate. Application to intestinal fat absorption. Acta Histochem. Cytochem., 13, p. 193-201.
- Sire M.F., Lutton C. and Vernier J.M., 1981 - New views on intestinal absorption of lipids in teleostean fishes: an ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout. J. Lipid Res., 22, p. 81-94.
- Vernier J.M., 1975 - Etude ultrastructurale des lipoprotéines hépatiques de très basse densité au cours du développement de la Truite arc-en-ciel Salmo gairdneri Rich.. J. Microscopie Biol. Cell., 23, p. 39-50.

PLANCHE I.

Figures 1 et 2. - Régime standard.

Figure 1. - Jusque vers 18 heures après la prise de nourriture, l'absorption des lipides alimentaires se traduit par la synthèse de granules de lipoprotéines dont la taille n'excède que très exceptionnellement 1000 Å. Ces granules sont présents dans tous les éléments réticulaires et golgiens. G: dictyosome; N: noyau;
x 11 000.

Figure 2. - Au-delà de 18 heures, au moment de la phase maximale d'absorption la taille moyenne des granules augmente, certains atteignant 1500 Å (tête de flèche). Ils encombrant les divers éléments du réticulum endoplasmique (re), les dictyosomes (G) et l'espace intercellulaire (ei).
x 20 000.

Figure 3. - Régime S⁺, 18 heures après le repas, juste avant la phase maximale d'absorption. Les granules de VLDL (la plupart de moins de 1000 Å de diamètre) s'accumulent dans l'espace intercellulaire (ei) au-dessus de la membrane basale (MB). Ils encombrant l'espace interstitiel de la lamina propria (LP). EP: épithélio-cyte; fc: fibre de collagène; m: mitochondrie.
x 17 000.

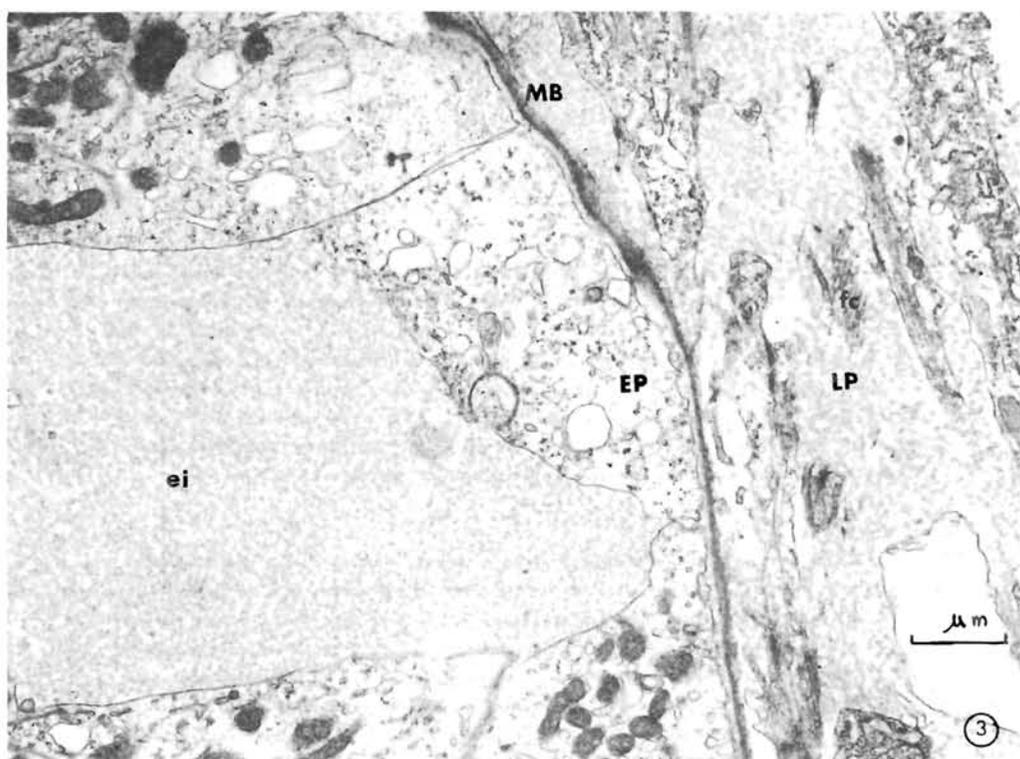
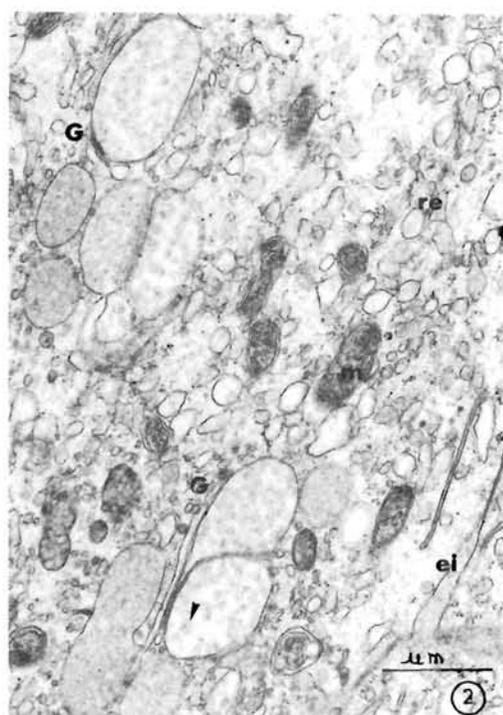
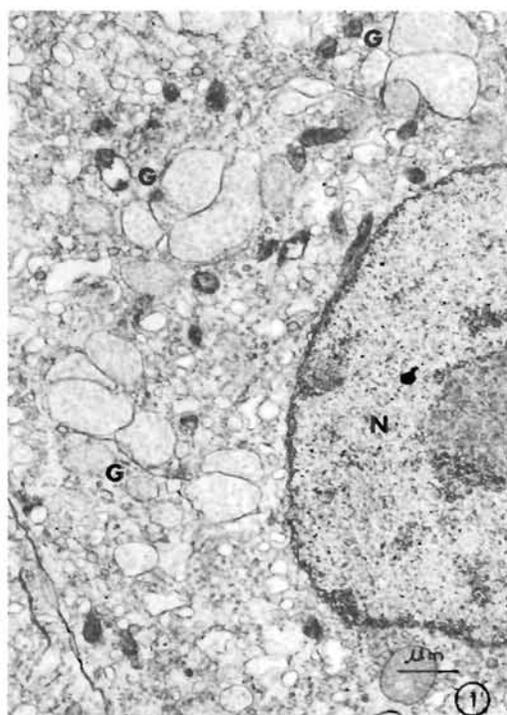


PLANCHE II. Régime S⁺.

Figure 4. - Régime S⁺, 24 heures après le repas. Dans le réticulum endoplasmique comme dans les éléments golgiens de nombreux granules ont une taille comprise entre 2000 et 2500 Å (têtes de flèches). Les saccules golgiens se dilatent sur toute leur longueur, un dictyosome n'est le plus souvent qu'un ensemble de grandes vésicules contenant des lipoprotéines. Un élément réticulaire s'abouche ici sur une structure lamellaire, invagination de la membrane plasmique caractéristique de l'entérocyte des Téléostéens (flèche). Noter la présence de gouttelettes lipidiques "libres" (gl) non entourées par une membrane dans la matrice hyaloplasmique.

x 17 000.

Figure 5. - Régime S⁺, 28 heures après le repas. Au delà du pic d'absorption, les cellules apicales des villosités synthétisent des granules dont la taille moyenne déjà plus faible continuera à s'abaisser. Les espaces intercellulaires (ei) sont encombrés par des lipoprotéines de plus grandes dimensions synthétisées par les cellules au cours de la phase précédente. L'observation serait du même type pour les cellules situées à la base des villosités mais elles ne synthétisent déjà plus que des granules entrant dans la gamme de taille des VLDL. G: dictyosome; rer: réticulum endoplasmique rugueux; sl: structure lamellaire.

x 17 000.

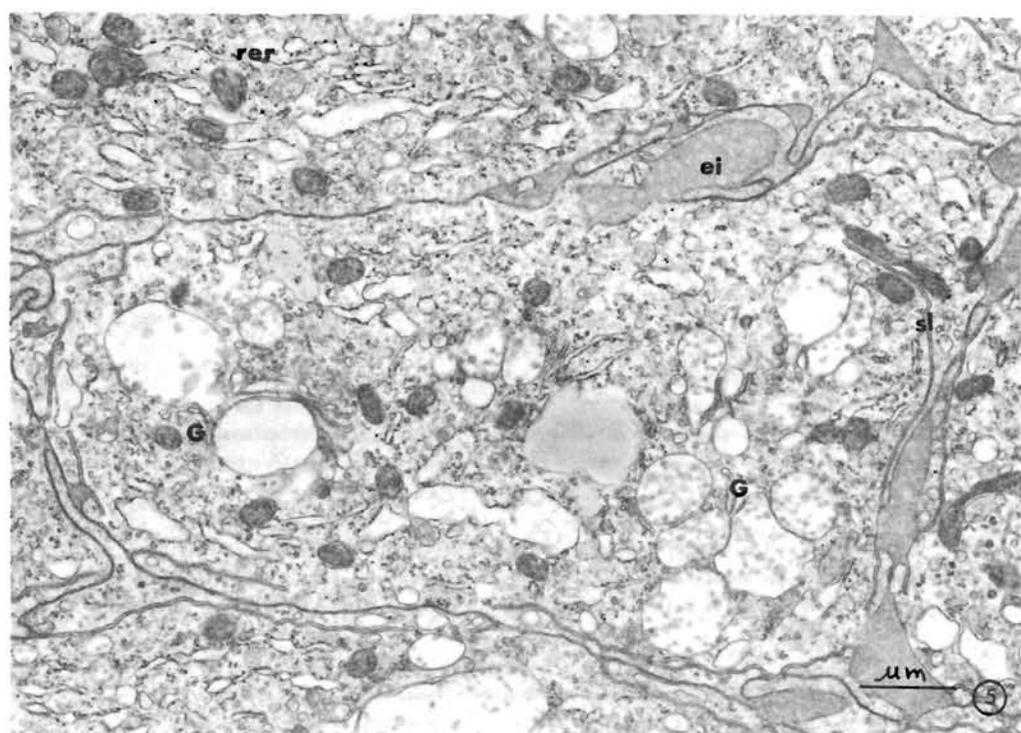
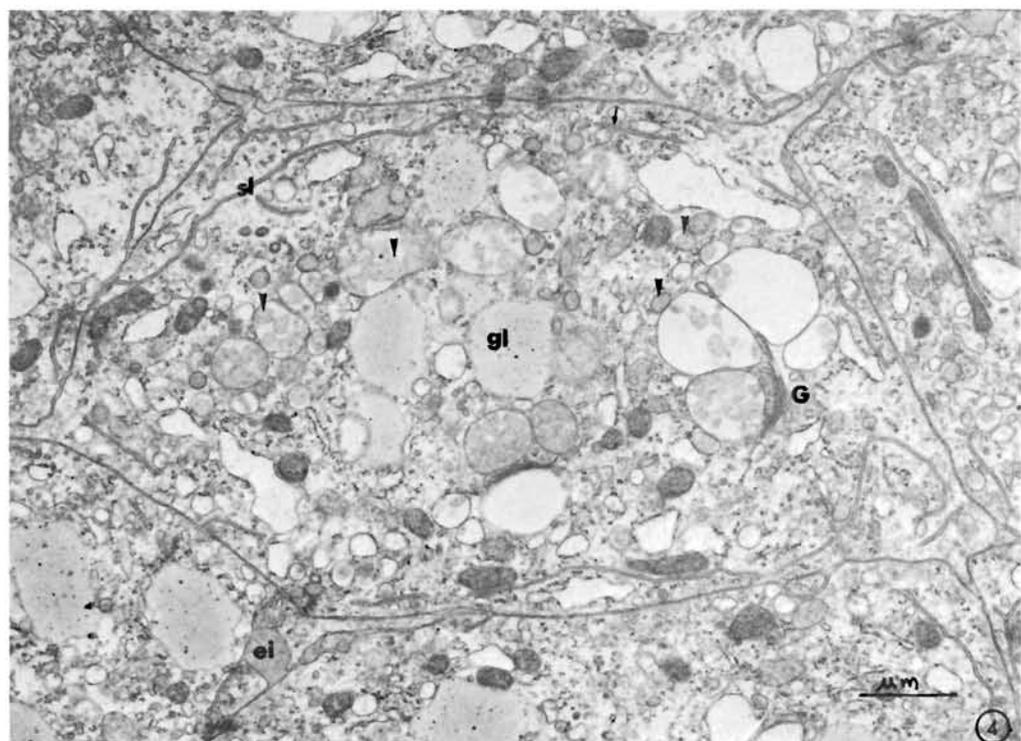


PLANCHE III. Acide palmitique, 18 heures après l'ingestion.

Figure 6. - L'absorption se traduit par la formation de granules qui n'excèdent pas 700 Å (VLDL). Les éléments golgiens sont toujours bien identifiables (G). Aucune gouttelette "libre" ne peut être observée. ei: espace intercellulaire. Méthode OTO.
x 20 000.

Figure 7. - Les VLDL synthétisées qui ont migré par l'espace intercellulaire (ei) s'accumulent au-dessus de la membrane basale avant de gagner l'espace interstitiel par les pores de celle-ci. N: noyau.
x 20 000.

Figure 8. - VLDL plasmatiques. Au niveau du plasma, on ne peut isoler la fraction chylomicrons. Dans la fraction VLDL la taille des VLDL est comprise entre 250 et 700 Å environ. Il s'agit alors d'un mélange de VLDL intestinales et hépatiques.
x 80 000.

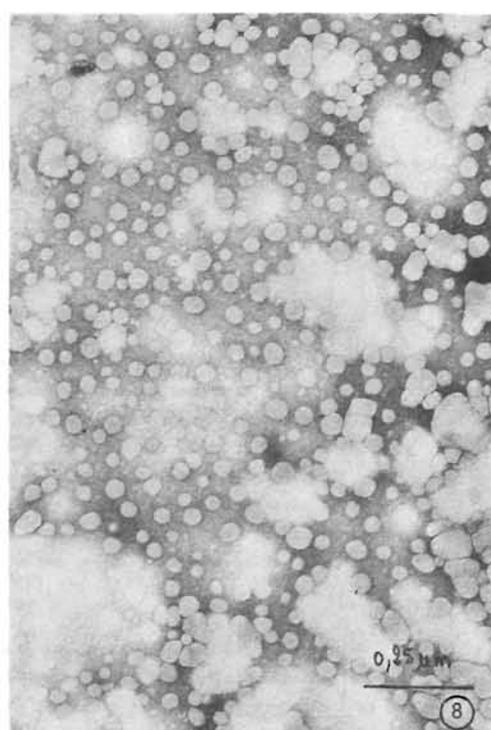
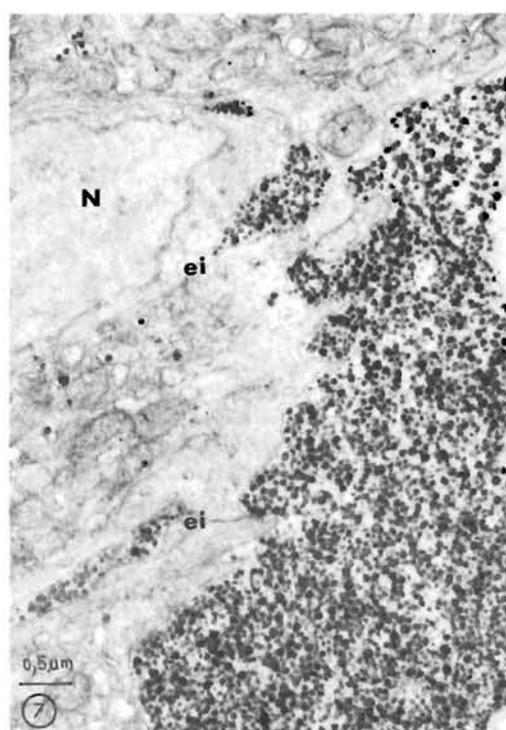
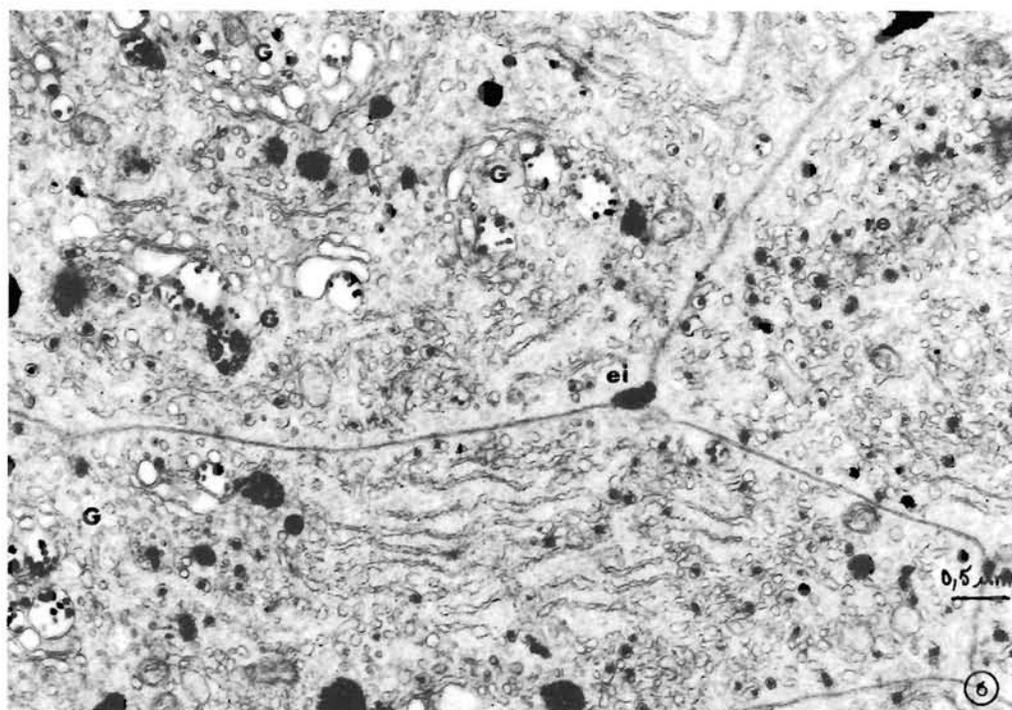


PLANCHE IV. Acide linoléique 13 heures après l'ingestion.

Figure 9. - Au moment du pic d'absorption, plus précoce qu'avec le régime standard, le réticulum endoplasmique est très développé, en particulier au niveau du hyaloplasme apical de la zone des mitochondries (ZM), juste sous le terminal web (TW). Il renferme des granules qui ici peuvent atteindre 1800 Å (têtes de flèches). L'élément caractéristique des cellules apicales pour lesquelles l'absorption semble plus importante, est la présence dans le cytosol de gouttelettes lipidiques libres (GL) souvent de grandes dimensions. Méthode OTO.

x 12 000.

Figure 10. - La taille moyenne des granules qui, par l'espace intercellulaire (ei) et après avoir franchi la membrane basale (MB), gagnent le liquide interstitiel de la lamina propria (LP) est nettement plus élevée que lors de l'ingestion d'acide palmitique. Certains granules ici approchent 2500 Å (têtes de flèches). F: fibroblaste; fc: fibre de collagène.

x 34 000.

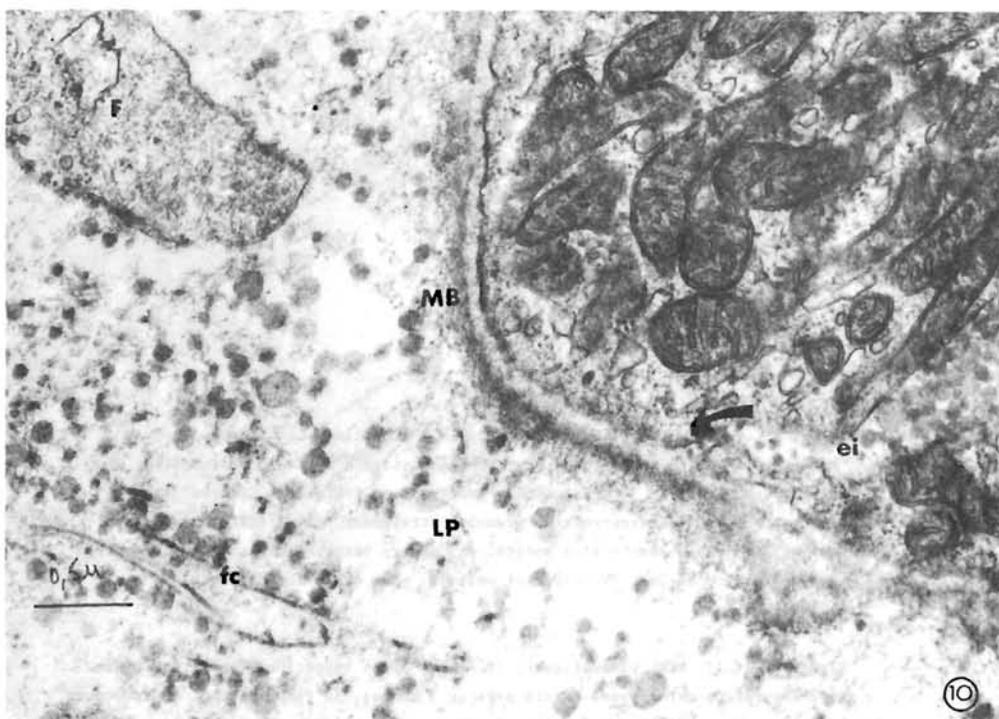
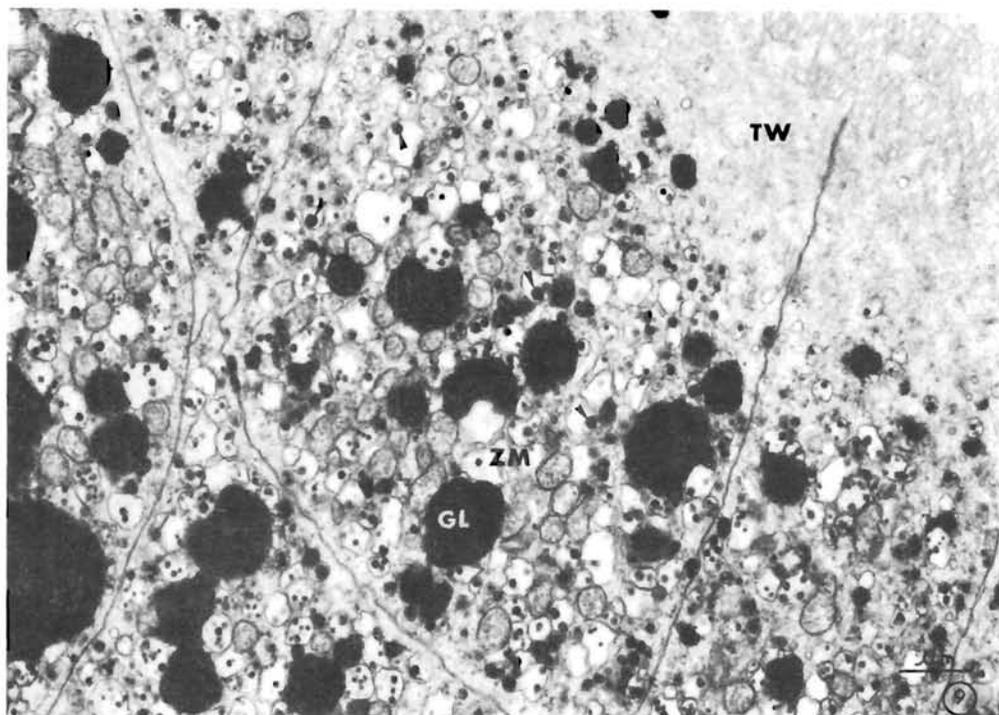


PLANCHE V.

Figure 11. - Régime raisin, 13 heures après l'ingestion. Les images obtenues sont très comparables à celles obtenues après ingestion d'acide linoléique (fig.9), en particulier du fait de la présence des gouttelettes lipidiques "libres" dans le hyaloplasme (GL). Ici encore certains granules atteignent 1800 Å (têtes de flèches) mais la taille moyenne semble plus petite. ei: espace intercellulaire; G: éléments golgiens; m: mitochondries; TW: terminal web; ZM: zone des mitochondries.

x 11 000.

Figures 12 et 13. VLDL plasmatiques, 18 heures après ingestion d'huile de raisin. Le pic d'absorption est dépassé depuis près de 5 heures, la fraction VLDL est surtout formée de granules de taille inférieure à 400 Å ce qui laisse présumer de leur origine hépatique. Les granules supérieurs à 500 Å donc d'origine intestinale sont mineurs. La figure 13 correspond à une zone plus favorable à leur observation.

x 60 000.

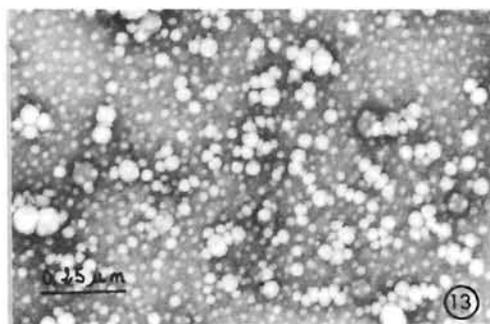
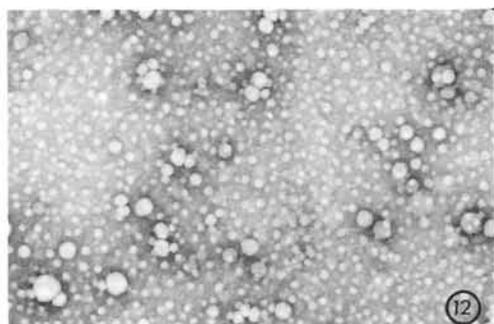
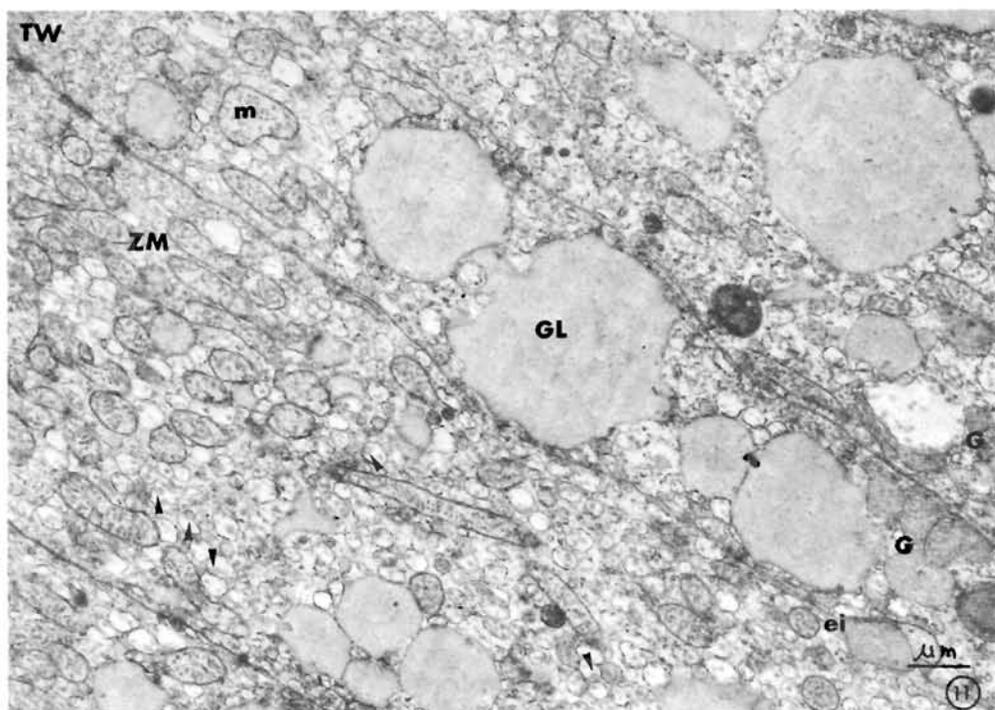


PLANCHE VI. Régime Morue.

Figures 14 à 16. - Régime morue, 6 heures après l'ingestion.

Figure 14. - Dès 6 heures après l'ingestion les éléments réticulaires renferment des granules dont la plupart entrent dans la gamme de taille admise pour les chylomicrons, certains d'entre eux dépassant 5000 Å.

x 30 000.

Figure 15. - L'observation au niveau réticulaire (tête de flèche) vaut pour les éléments golgiens (flèches).

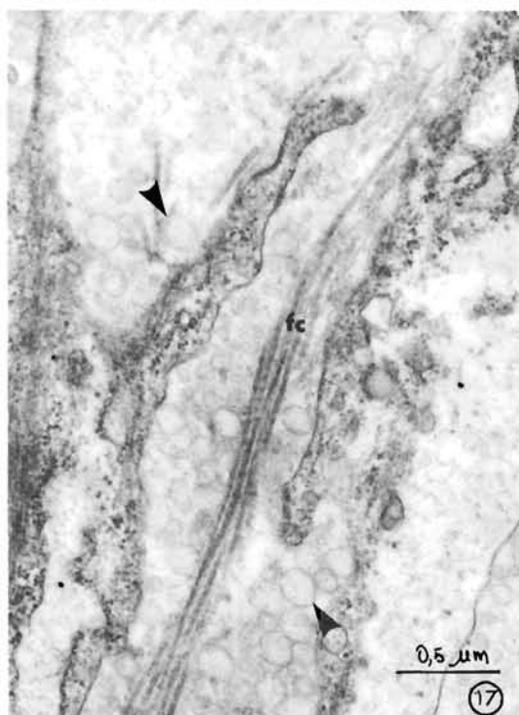
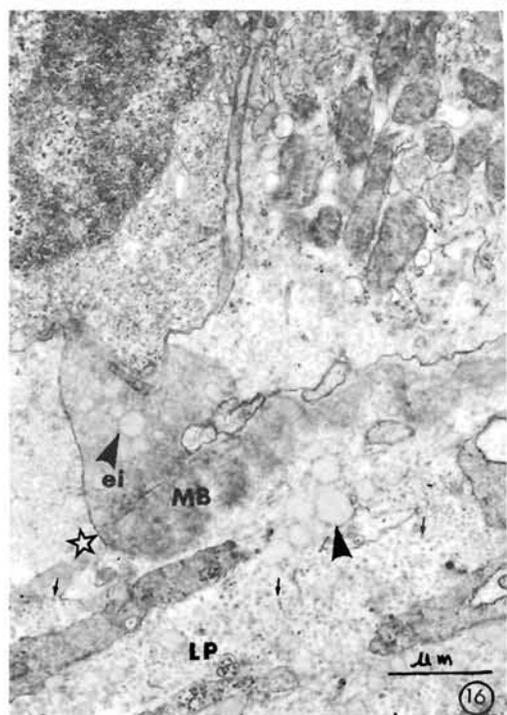
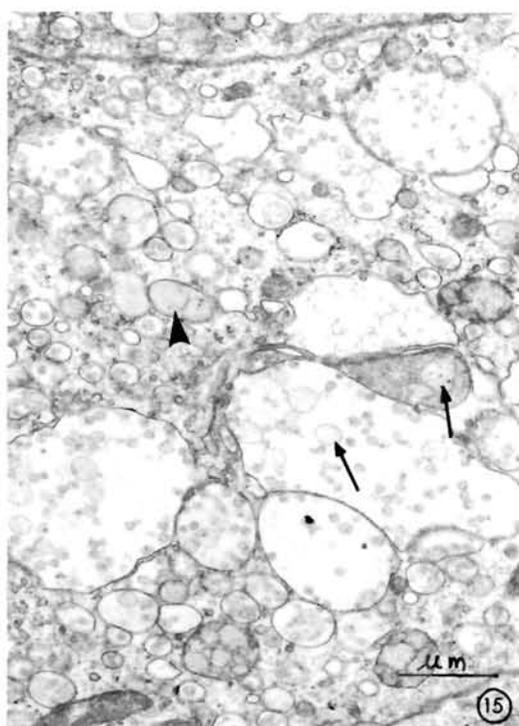
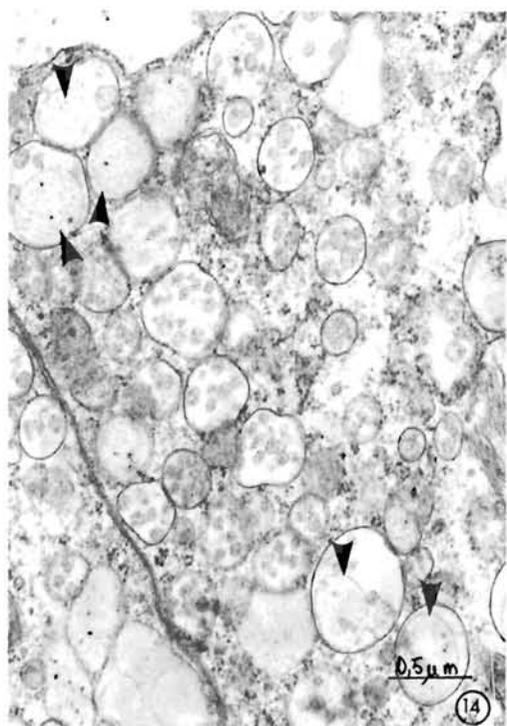
x 18 000.

Figure 16. - Cette image montre que dès ce moment, les chylomicrons et les VLDL par l'espace intercellulaire (ei) arrivent au niveau de la basale qu'ils franchissent par des pores (étoile) pour gagner l'espace interstitiel de la lamina propria (LP) entre les fibres de collagène, la plupart coupées ici transversalement (flèches). Têtes de flèches: grands chylomicrons.

x 18 000.

Figure 17. - Régime morue, 18 heures après l'ingestion. L'espace interstitiel de la lamina propria est encore encombré par les chylomicrons (têtes de flèches). fc: fibre de collagène.

x 36 000.



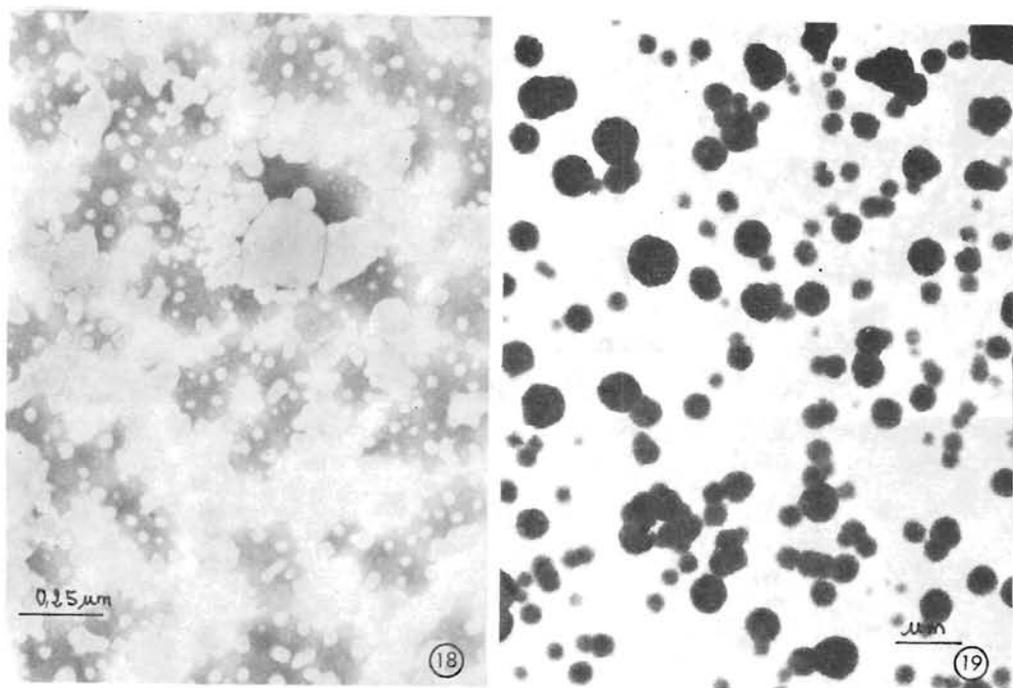


PLANCHE VII. Lipoprotéines plasmatiques légères, 18 heures après ingestion d'huile de foie de morue.

Figure 18. - Fraction VLDL. Son origine est double, hépatique et intestinale.
x 60 000.

Figure 19. - Fraction chylomicrons. Celle-ci est très importante; certains granules atteignant 8000 Å.
x 12 000.

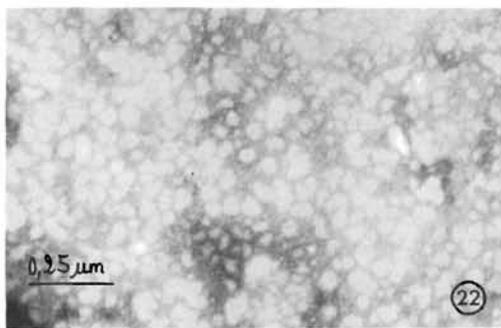
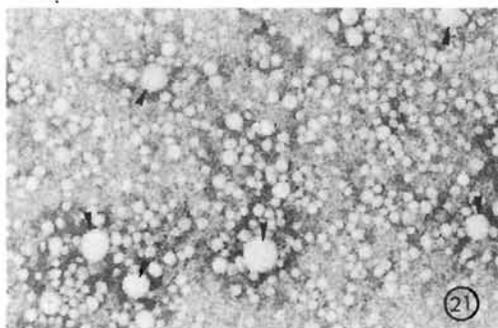
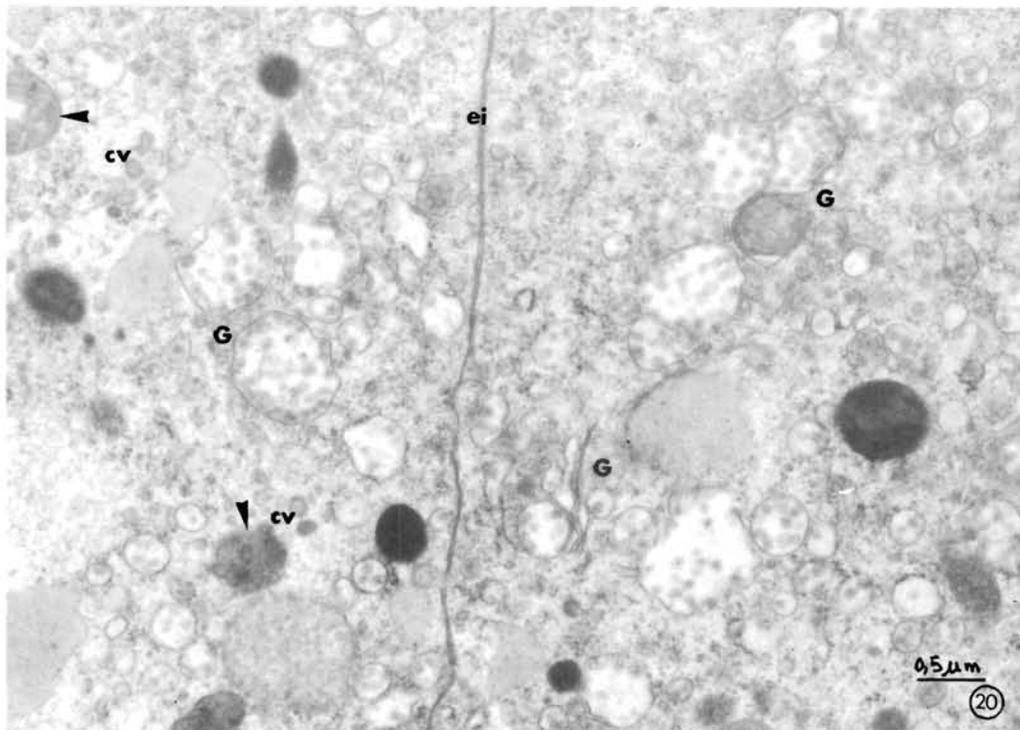


PLANCHE VIII.

Figure 20. - Régime lin, 13 heures après l'ingestion. Les images obtenues sont très comparables à celles obtenues après ingestion d'huile de raisin. Ici, les éléments des complexes golgiens (G) contiennent de nombreux granules de taille supérieure à 800 Å. Noter au voisinage immédiat de "coated vesicles" (cv) de la face de maturation d'un complexe golgien, deux vésicules contenant des granules de lipoprotéines vraisemblablement en cours de dégradation lysosomique (têtes de flèches). ei: espace intercellulaire.
x 24 000.

Figures 21 et 22. Lipoprotéines plasmatiques légères, 18 heures après l'ingestion d'huile de lin.

Figure 21. - Fraction VLDL + chylomicrons. Les granules de la taille des chylomicrons (diamètre > 800 Å) sont très minoritaires (têtes de flèches).
x 60 000.

Figure 22. - Fraction VLDL. La zone d'observation présentée ici est particulièrement riche en VLDL de grandes tailles (> 500 Å) et donc vraisemblablement d'origine intestinale.
x 60 000.

PLANCHES IX, X et XI. Le passage par l'appareil de Golgi est-il une étape obligatoire dans la synthèse des lipoprotéines?

PLANCHE IX. Cellules intestinales au niveau de l'appareil de Golgi.

Figure 23. - Lorsque l'absorption intestinale des lipides devient importante, les saccules golgiens (G) se dilatent et forment autant de vésicules dans la lumière desquelles la densité des granules de lipoprotéines peut être considérable (d). Les dictyosomes perdent donc progressivement leur aspect "conventionnel" et leur identification devient problématique. Ici on perçoit encore pour certains éléments la disposition en saccules (têtes de flèches). GL: gouttelette lipidique libre.

x 28 000.

Figure 24. - Certaines images favorables permettent de mettre en évidence l'exocytose de vésicules de sécrétion golgiennes. Ici une vésicule golgienne dont la densité en granules du contenu est importante (d) s'ouvre directement sur l'espace intercellulaire (ei) après fusion avec la membrane plasmique latérale (tête de flèche). G: dictyosome; GL: gouttelette lipidique libre.

x 28 000.

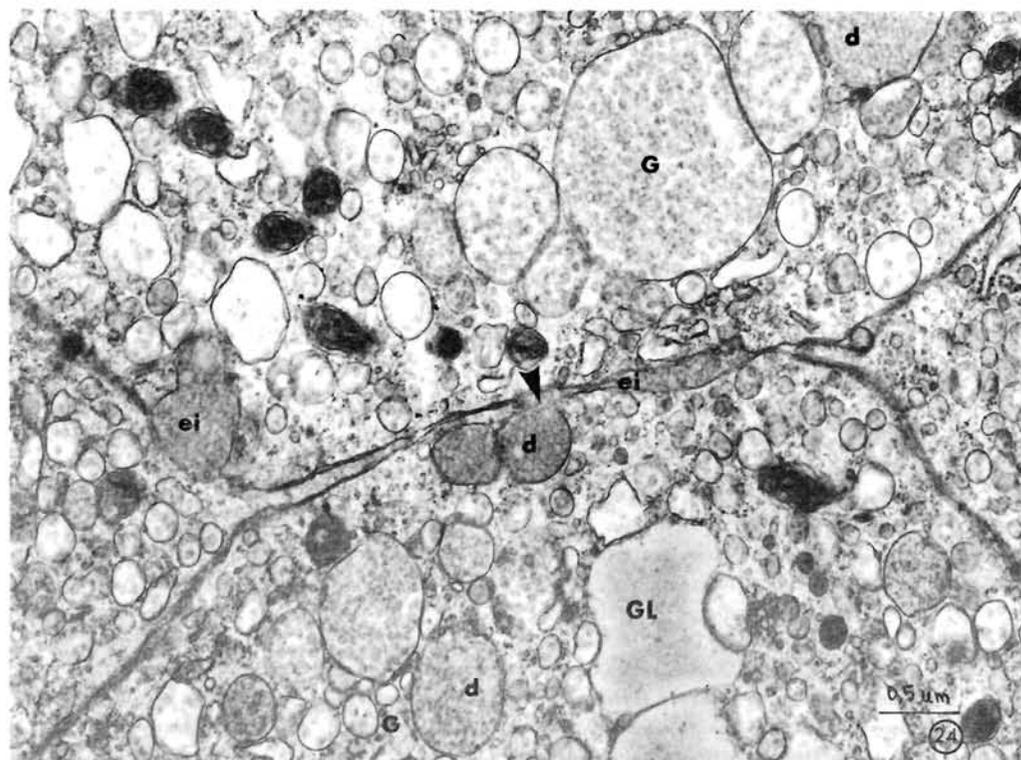
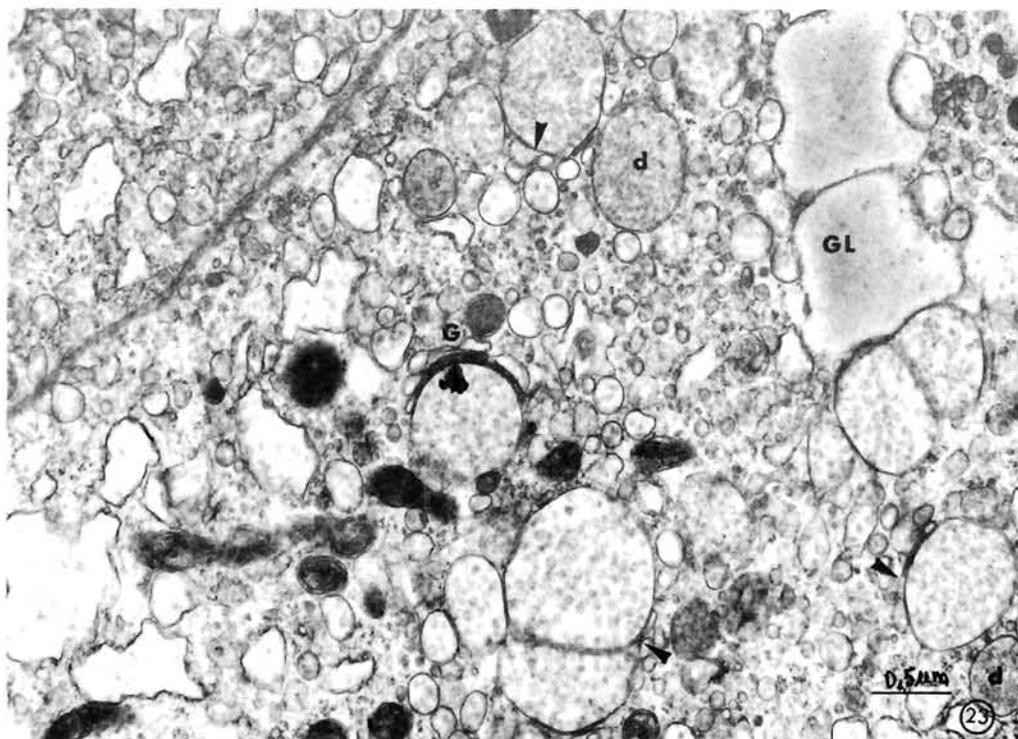


PLANCHE X.

Figure 25. - En période d'absorption, le hyaloplasme apical situé entre le "terminal web" (TW) et la zone des mitochondries (ZM) présente un réseau de réticulum endoplasmique lisse développé. De nombreux granules s'y forment (têtes de flèches). Ces granules peuvent être très généralement mis en évidence dans l'espace intercellulaire à ce niveau, c'est à dire 20 ou 30 μm au-dessus de la zone golgienne (flèche). Noter les très nombreux microfilaments. cm: corps multivésiculaire; MV: microvillosités.

x 36 000.

Figure 26. - Le hyaloplasme infranucléaire montre un réseau réticulaire bien développé dont les éléments lisses comme granulaires contiennent des granules de lipoprotéines à disposition non-monolinéaire (têtes de flèches). Noter l'abondance des microfilaments. CL: gouttelette lipidique libre; rer: réticulum endoplasmique granulaire.

x 54 000.

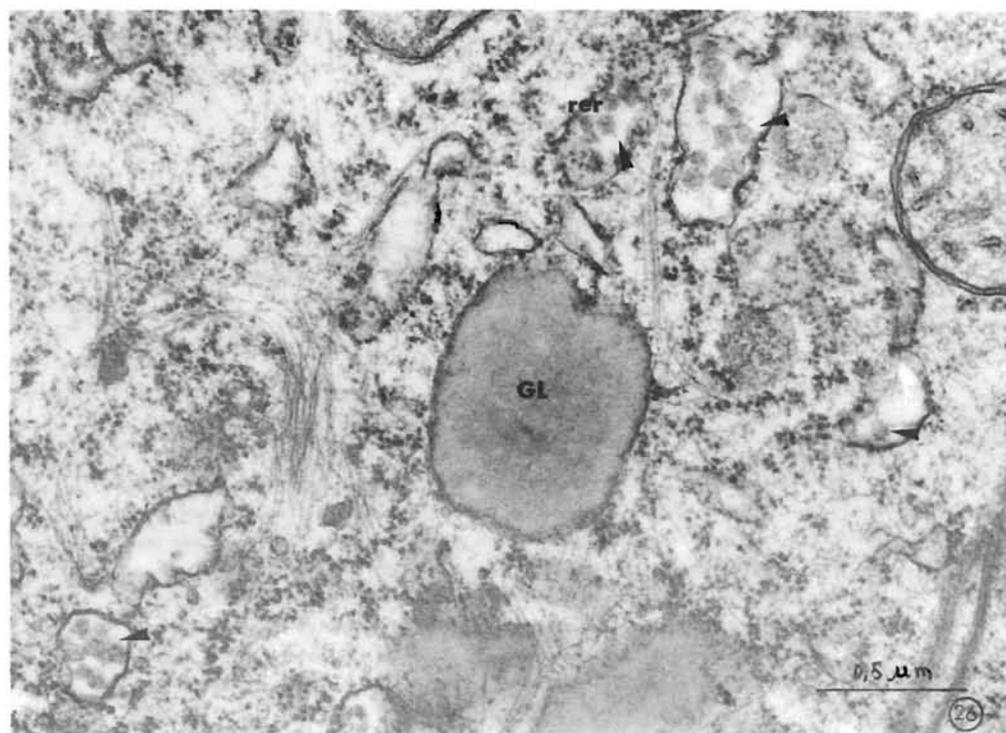
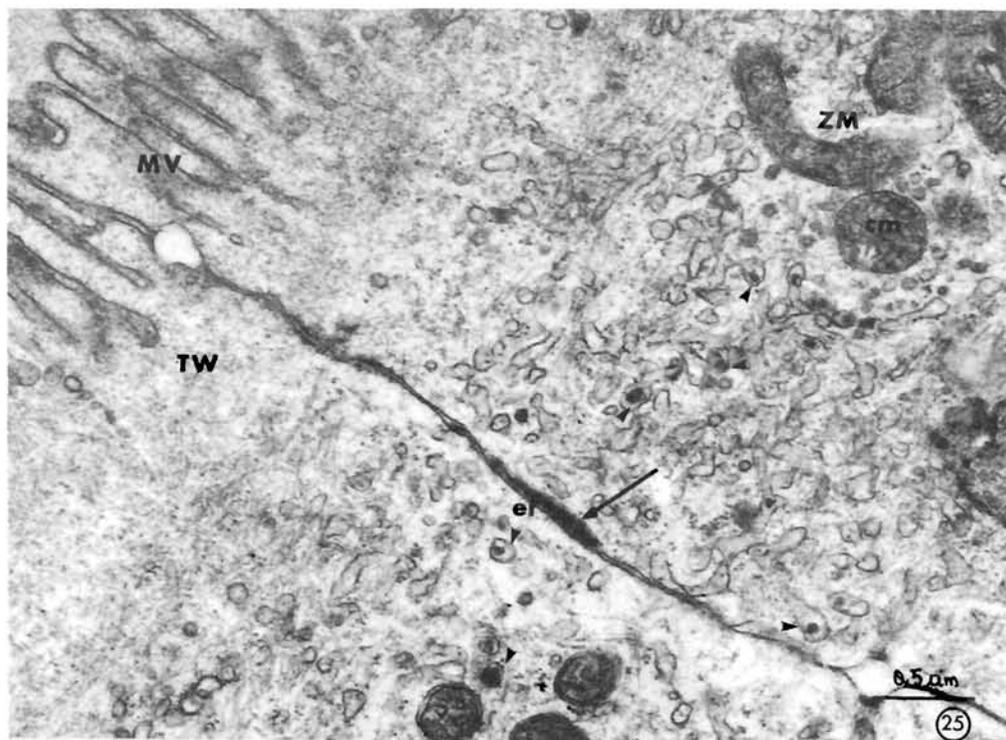


PLANCHE XI.

Figures 27 à 32. - L'étude ultrastructurale montre que les éléments du réticulum lisse comme granulaire, contenant ou non des granules de lipoprotéines peuvent s'aboucher soit directement sur la membrane plasmique latérale soit sur une structure lamellaire (flèches). Ces structures, invaginations de la membrane plasmique latérale, sont caractéristiques de l'entérocyte des Téléostéens. La vésiculation des éléments du réticulum fait que la disposition des granules n'est pas la disposition monolinéaire habituellement admise. ei: espace intercellulaire; rel: réticulum endoplasmique lisse; rer: réticulum endoplasmique rugueux; sl: structure lamellaire.

fig.27: x 32 000

fig.29: x 34 000

fig.31: x 36 000

fig.28: x 44 000

fig.30: x 36 000

fig.32: x 30 000.

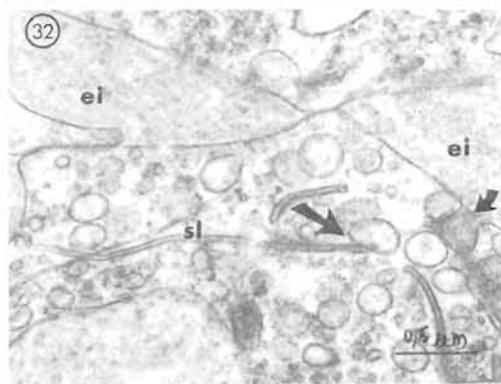
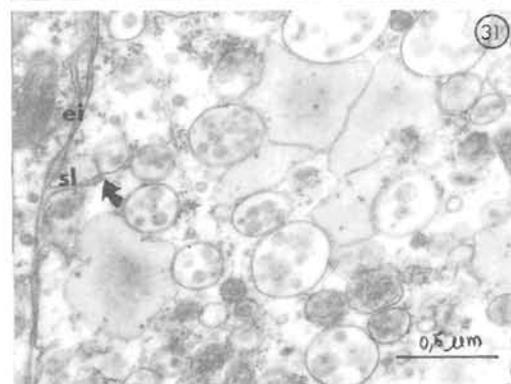
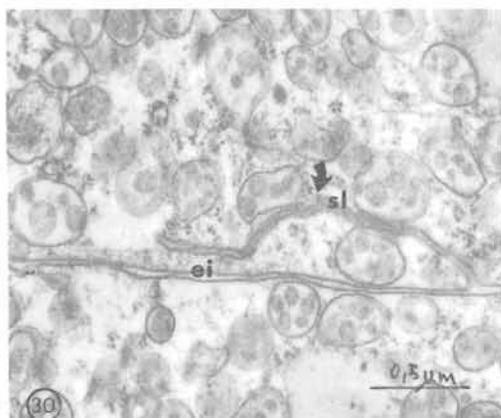
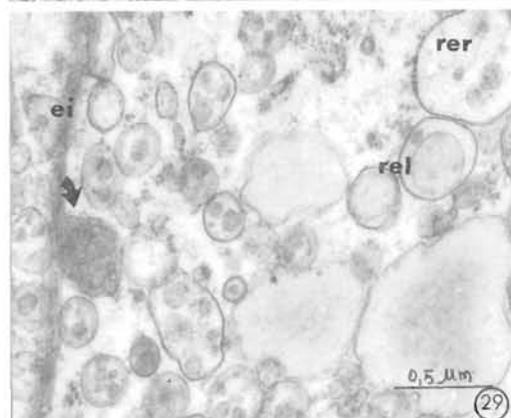
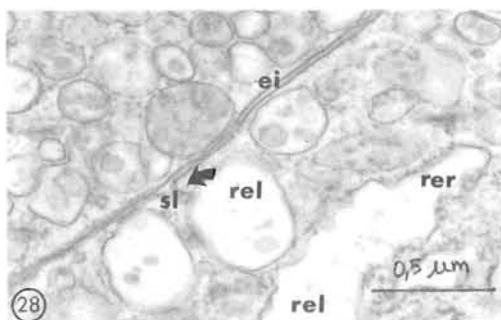
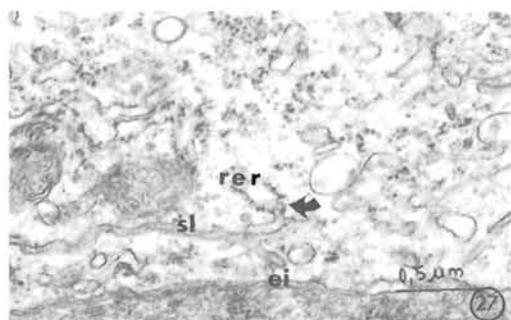


PLANCHE XII. Quelle est la voie d'exportation des lipoprotéines intestinales?

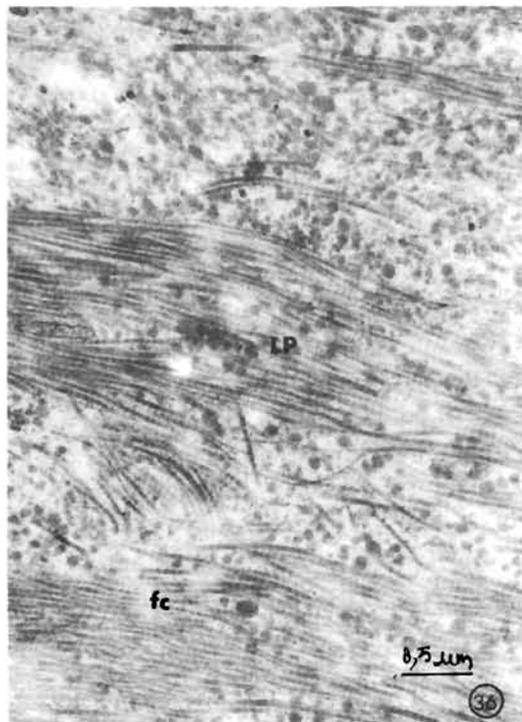
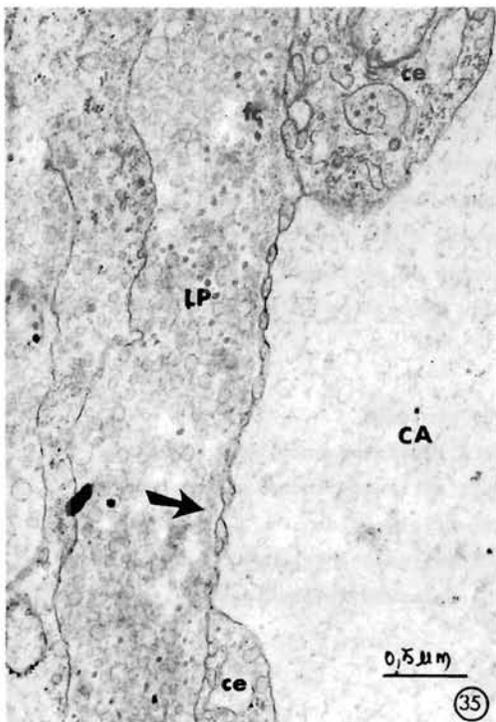
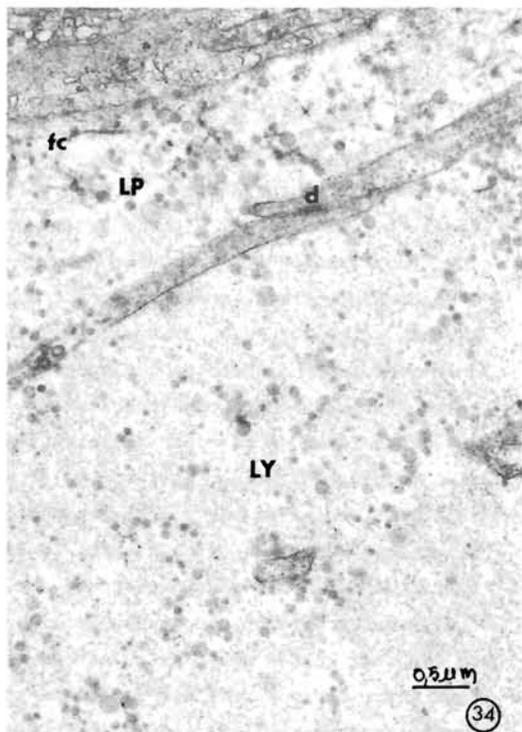
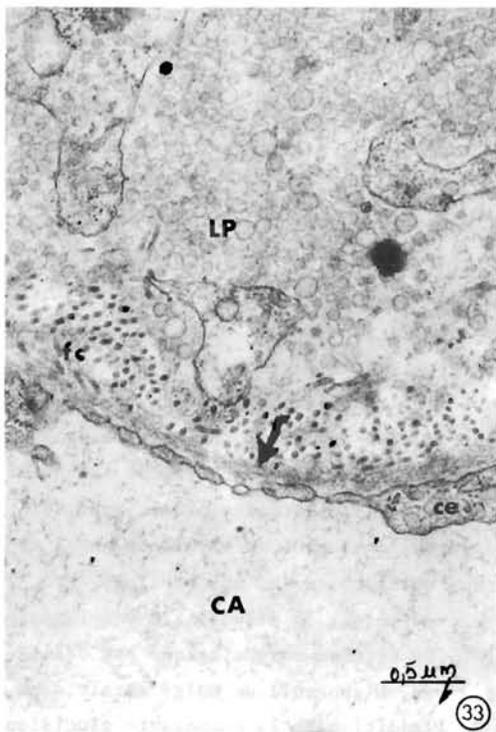
Figures 33 à 36. - Les granules de lipoprotéines qui encombrant l'espace interstitiel de la lamina propria (LP) (fig.36) ne gagnent pas la lumière des capillaires sanguins (CA) dont les cellules endothéliales (ce), fenestrées dans leurs parties amincies et doublées par une fine lame basale (flèches), présentent une intense activité pinocytotique (fig. 33 et 35). Les granules gagnent la lumière des capillaires lymphatiques (LY) dont la paroi endothéliale est très mince et non doublée par une membrane basale (fig.34). d: desmosome; fc: fibre de collagène.

fig.33: x 30 000

fig.34: x 20 000

fig.35: x 30 000

fig.36: x 24 000.



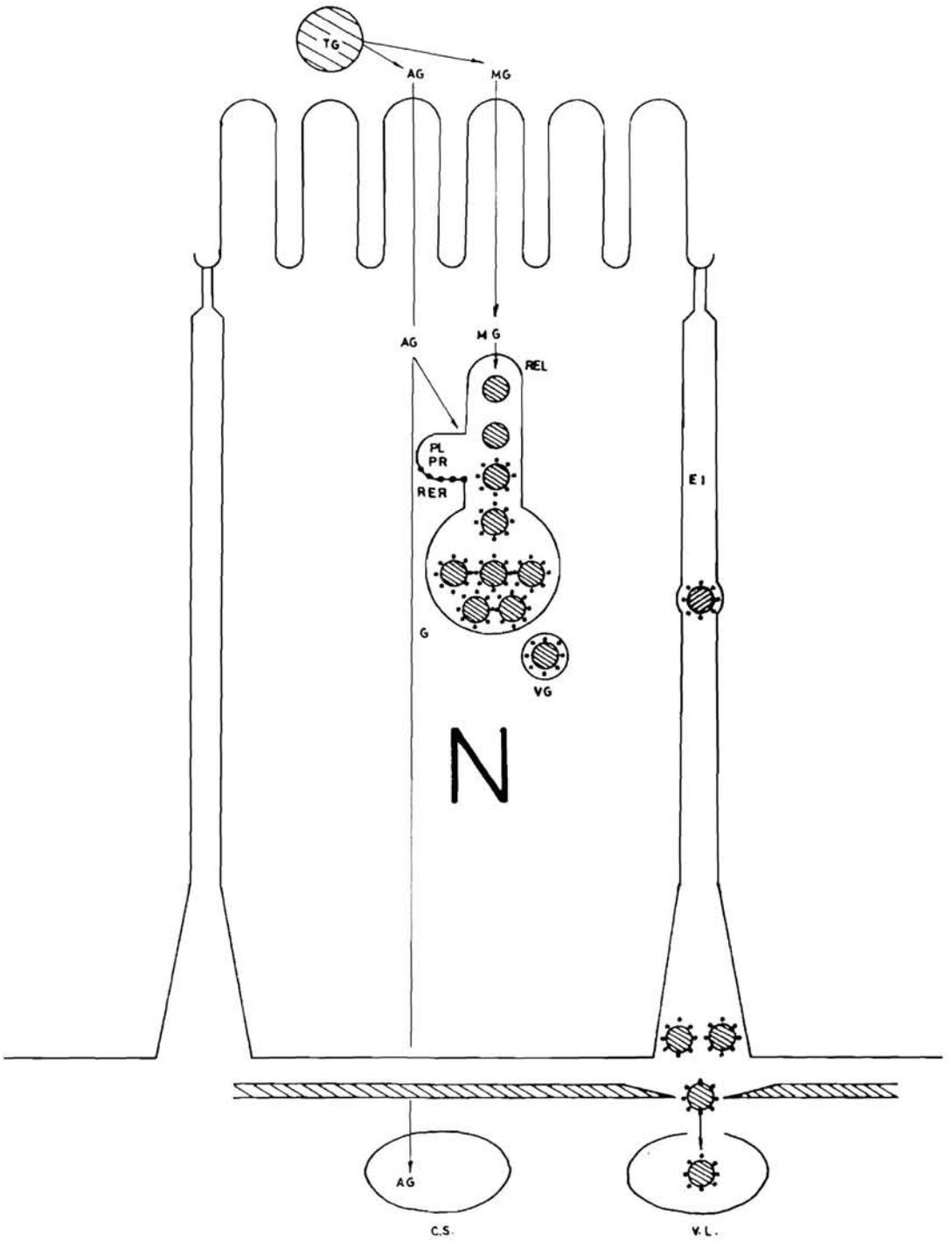
SCHEMA 1. Etapes intraentérocytaires de la synthèse des chylomicrons chez les Mammifères.

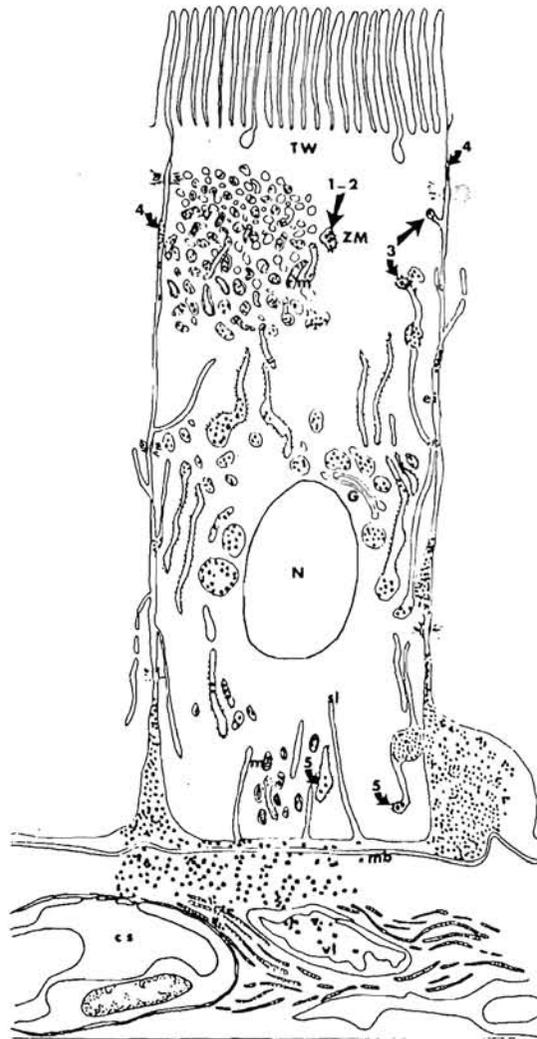
Les acides gras à chaîne courte sont transportés directement au sang portal où ils se lient à l'albumine pour constituer les acides gras "libres" plasmatiques.

Les acides gras à chaîne longue ($\geq 14C$) sont toujours estérifiés et incorporés à des chylomicrons qui gagnent la lymphe. La première étape, au niveau du réticulum endoplasmique lisse consiste en une resynthèse de triacylglycérols à partir des 2-monoacylglycérols estérifiés grâce aux acides gras "activés" (Acyl-CoA). Au niveau du réticulum rugueux seraient synthétisés des glycérophospholipides par la voie du glycérol-3-phosphate et des apoprotéines spécifiques AI, AII et surtout apoprotéine B. La fusion REL-RER entraînerait la formation dans le REL de chylomicrons naissants formés d'un coeur apolaire (hachures) et d'une enveloppe polaire constituée de phospholipides, cholestérol et apoprotéines (étoiles). L'élément essentiel supportant ce point est d'ordre morphologique: les lipoprotéines n'ont jamais été décrites dans les citernes du RER. Le passage des chylomicrons naissants par l'appareil de Golgi est considéré comme une étape obligatoire. En coupes fines, les chylomicrons perdent, au niveau de l'appareil de Golgi, la disposition monolinéaire qu'ils sont censés posséder au niveau du REL. Ce critère morphologique est utilisé pour vérifier la pureté des fractions golgiennes. L'appareil de Golgi aurait deux fonctions essentielles: il serait le lieu de l'addition de la composante glucidique des lipoprotéines (glycosylation de l'apo B) et fournirait le système membranaire transporteur permettant l'exocytose dans l'espace intercellulaire.

L'obligation de l'étape golgienne repose sur des critères morphologiques liés à la polarisation structurale de l'entérocyte. Aucune figure de fusion d'éléments du réticulum, contenant ou non des chylomicrons, avec la membrane plasmique n'a pu être observée. Les chylomicrons sont toujours observés dans l'espace intercellulaire au niveau des complexes golgiens ou en dessous d'eux vers la base de la cellule, jamais dans l'espace intercellulaire au niveau du réticulum endoplasmique du cytoplasme apical. Le réticulum endoplasmique du cytoplasme infranucléaire ne renferme jamais de particules lipoprotéiques.

| | |
|----------------------------|--------------------------------------|
| AG: acide gras | PR: protéine |
| CS: capillaire sanguin | REL: réticulum endoplasmique lisse |
| EI: espace intercellulaire | RER: réticulum endoplasmique rugueux |
| G: appareil de Golgi | TG: triglycérade |
| MG: monoglycérides | VG: vésicule golgienne |
| PL: phospholipides | VL: vaisseau lymphatique |





SCHEMA 2. Etapes intraentérocytaires de l'absorption des lipides chez la Truite arc-en-ciel.

En régime standard, cette absorption se traduit par la synthèse de lipoprotéines de très basse densité (VLDL).

Les dimensions de la cellule (70 μm de haut sur 7-10 μm de large) et des éléments de la lamina propria ne sont pas respectés.

- cs: capillaire sanguin
- ei: espace intercellulaire
- G: appareil de Golgi
- m: mitochondrie
- mb: membrane basale
- N: noyau
- sl: structure lamellaire
- TW: terminal web
- vl: vaisseau lymphatique
- ZM: zone des mitochondries