HAL open science

La structure des aliments affecte la biodisponibilité des nutriments

Didier Dupont, Francoise Nau

To cite this version:

Didier Dupont, Francoise Nau. La structure des aliments affecte la biodisponibilité des nutriments. Cahiers de Nutrition et de Diététique, 2022, 57, pp.182 - 193. 10.1016/j.cnd.2021.12.003 . hal-03699786

HAL Id: hal-03699786

https://hal.inrae.fr/hal-03699786

Submitted on 20 Jun 2022

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.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Cahiers de nutrition et de diététique 57 (2022) 182—193

Disponible en ligne sur
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com

ALIMENTS

La structure des aliments affecte la biodisponibilité des nutriments

Food structure affects nutrient bioavailability

Didier Dupont*, **Françoise Nau**

STLO, INRAE, Institut Agro, Rennes, France

Reçu le 28 septembre 2021 ; accepté le 4 décembre 2021

MOTS CLÉS
Protéine ;
Digestion ;
Échelle ;
Structure ;
Cinétique d'hydrolyse

Résumé Étudier les mécanismes de désintégration des aliments dans le tractus gastro-intestinal doit permettre de mieux comprendre l'effet des aliments sur la santé humaine. De nombreuses études ont rapporté le comportement de composés purifiés (macro ou micronutriments) en conditions digestives. Cependant, les micro et macronutriments sont rarement consommés sous forme de composés purs mais la plupart du temps intégrés dans des matrices alimentaires. La structure des produits alimentaires est désormais considérée comme un paramètre clé qui influence fortement la libération des nutriments dans le tractus gastro-intestinal et leur biodisponibilité dans la circulation sanguine. Cet article correspond à une synthèse de travaux récemment conduits sur la digestion de matrices protéiques et lipidiques (produits laitiers, ovoproduits) en se focalisant sur la façon dont la structure des aliments et des constituants alimentaires affecte la digestion. Il montrera qu'en fonction de l'échelle considérée (moléculaire, micro ou macroscopique) pour suivre la désintégration des aliments, les données obtenues peuvent varier considérablement. Enfin, il démontrera que la structure des aliments peut être un levier pour optimiser la vectorisation de micronutriments, en particulier les vitamines hydrosolubles.
© 2021 Société française de nutrition. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant. STLO, INRAE, Institut Agro, 65, rue de St Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.
Adresse e-mail : didier.dupont@inrae.fr (D. Dupont).

https://doi.org/10.1016/j.cnd.2021.12.003
0007-9960/© 2021 Société française de nutrition. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

KEYWORDS
Protein;
Digestion;
Scale;
Structure;
Kinetics of hydrolysis

Summary Studying the mechanisms of food disintegration in the gastrointestinal tract should provide a better understanding of the effect of food on human health. Numerous studies have reported the behaviour of purified compounds (macro or micronutrients) under digestive conditions. However, micro and macronutrients are rarely consumed in the form of pure compounds but most of the time integrated into food matrices. The structure of food products is now considered to be a key parameter that strongly influences the release of nutrients in the gastrointestinal tract and their bioavailability in the bloodstream. This article will therefore focus on how the structure of foods and food constituents affects digestion. It will show that depending on the scale considered (molecular, micro or macroscopic) to follow the disintegration of foods, the data obtained can vary considerably. Finally, it will demonstrate that the structure of foods can be a lever for optimizing the delivery of micronutrients.
© 2021 Société française de nutrition. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Introduction

Étudier le devenir des aliments dans le tractus gastro-intestinal est essentiel pour mieux comprendre le métabolisme de leurs constituants (protéines, lipides, sucres) et leurs effets sur la santé de l'homme. Connaître les mécanismes de déconstruction des aliments dans le tube digestif est indispensable pour lutter efficacement contre les pathologies liées à l'alimentation telles que les maladies cardiovasculaires, le diabète de type 2, l'allergie alimentaire ou certains types de cancers. La digestion est le processus qui transforme les aliments en nutriments qui seront disponibles pour maintenir l'homéostasie. La première étape de la digestion se produit dans la bouche, où la mastication transforme les aliments solides et semi-solides en particules tandis que le mélange avec la salive permet la formation du bolus et initie la digestion des glucides. Ensuite, le bolus est transféré dans l'estomac, où des conditions acides et des enzymes spécifiques (pepsine, lipase gastrique) commencent à hydrolyser les macronutriments comme les protéines et les triglycérides. L'étape suivante se produit dans l'intestin grêle, où d'autres enzymes digestives dégradent davantage les macronutriments permettant leur absorption. Dans l'intestin grêle, les protéines sont hydrolysées par la trypsine, la chymotrypsine, l'élastase, la carboxypeptidase etc, les lipides par la lipase pancréatique et sa colipase, et les glucides par l'amylase pancréatique. La digestion est finalisée dans l'intestin grêle par les enzymes membranaires de la bordure en brosse pour libérer des nutriments qui peuvent traverser la barrière épithéliale pour atteindre la circulation sanguine. Les matières non digérées, les fibres par exemple, atteignent le gros intestin où elles sont ensuite métabolisées par le microbiote intestinal.

La structure de la matrice alimentaire joue-t-elle un rôle clé dans la digestion des aliments ?

La digestion et l'absorption des aliments ont été largement étudiées au cours des dernières décennies et l'impact de la structure de la matrice alimentaire a été clairement démontré sur la bioaccessibilité des nutriments (fraction d'un nutriment qui a été libérée dans le tractus gastro-intestinal par le processus de digestion et est disponible pour l'absorption) et leur biodisponibilité (fraction d'un nutriment qui a été digérée et absorbée et qui est disponible pour les fonctions métaboliques de l'organisme). Le concept de matrice alimentaire est basé sur le fait que « les nutriments sont contenus dans un milieu continu plus grand qui peut être d'origine cellulaire (dans les fruits et légumes) ou une microstructure produite par transformation où ils peuvent interagir à différentes échelles avec les composants et les structures du milieu » [1]. Par conséquent, la biodisponibilité d'un micronutriment diffère fortement s'il est libre et soluble dans un liquide, lié aux organites des plantes ou piégé dans une matrice macromoléculaire complexe. L'un des meilleurs exemples pour illustrer cela est la biodisponibilité des caroténoïdes. L'absorption des caroténoïdes nécessite leur libération de la matrice alimentaire, leur solubilisation dans la phase huileuse et la formation de micelles mixtes, l'absorption dans les cellules de la muqueuse intestinale, l'emballage dans les chylomicrons et la sécrétion dans le système lymphatique, des étapes critiques qui sont influencées par un ensemble complexe de facteurs. Les caroténoïdes dans les matrices de fruits et légumes sont situés à l'intérieur des organites chromoplastes dans une sous-structure spécifique de nature cristalline, membranaire ou globulaire qui est enchâssée dans une structure cellulaire [2]. Par conséquent, la sous-structure chromoplaste et la paroi cellulaire sont les deux principales barrières structurales naturelles qui régissent la libération des caroténoïdes de la matrice [3,4]. La structure des aliments, telle que modifiée par les procédés de transformation, influence l'absorption des micronutriments du régime alimentaire modulant ainsi leur biodisponibilité. L'impact de la cuisson des carottes sur la biodisponibilité des carotènes a été étudié dans plusieurs études *in vivo* [5,6]. A composition identique, la libération des carotènes dans le tractus gastro-intestinal est liée à la désagrégation des structures cellulaires et elle est donc favorisée par un traitement thermique appliqué à l'aliment. Un autre exemple

est l'impact de la taille des gouttelettes lipidiques d'une émulsion sur la digestion et l'absorption des lipides. En modifiant les conditions d'homogénéisation, Armand et al. ont modulé la taille moyenne des gouttelettes lipidiques de l'émulsion (0,7/10 μm). Ils ont constaté que 20 à 37 % des triglycérides étaient hydrolysés dans l'estomac pour le matériau de taille de gouttelette de 0,7 μm, alors que le taux d'hydrolyse n'était plus que de 7 à 16 % pour le système de taille de gouttelette de 10 μm [7]. Dans le duodénum, des différences importantes ont également été trouvées, avec 57 à 73 % de triglycérides hydrolysés pour l'émulsion fine, contre seulement 37 à 46 % pour l'émulsion grossière. Lorsque des triglycérides étaient administrés à l'homme sous forme émulsionnée versus sous forme non émulsionnée dans le cadre d'un petit-déjeuner standardisé, la cinétique des triglycérides plasmatiques postprandiaux était plus rapide et plus élevée pour la forme émulsionnée, en particulier chez les sujets obèses [8]. L'influence de la structure des aliments sur la digestion des glucides est également bien connue. Par exemple, l'indice glycémique (IG) d'un pain dépend de sa densité (d) [9]. Une baguette française de base (d = 0,16 g.cm-3) présente un IG de 75 alors qu'une autre de composition identique mais de densité plus élevée (d = 0,24 g.cm-3) présente un IG de 55, en raison de sa plus faible teneur en amidon accessible. En effet, l'IG peut être considéré comme une propriété de l'aliment lui-même [10], même s'il est également un paramètre métabolique qui va grandement varier en fonction de l'individu [11].

Le cas des protéines a été plus largement étudié. Une comparaison entre les protéines digérées sous forme de molécules purifiées (échelle moléculaire), d'agrégats de protéines (échelle supramoléculaire), de gels de protéines (échelle micro et/ou macroscopique) est possible et renseigne sur les paramètres structuraux guidant la digestion de ce macronutriment.

Étude de la digestion des protéines à différentes échelles

Échelle moléculaire—Digestion de protéines purifiées

La capacité d'une protéine purifiée à être hydrolysée par les enzymes digestives dans le tractus gastro-intestinal dépend fortement des différentes caractéristiques physicochimiques et structurales de la protéine et, en particulier, de sa séquence d'acides aminés. En effet, pour être dégradée, la protéine d'intérêt devra contenir des liaisons peptidiques clivables par les protéases digestives. La spécificité du clivage des principales enzymes pancréatiques, c'est-à-dire la trypsine et la chymotrypsine, qui sont toutes les deux des sérine-protéases, est bien connue ; la trypsine coupe les liaisons Lys-X et Arg-X, tandis que la chymotrypsine hydrolyse les liaisons Tyr-X, Trp-X, Phe-X et Leu-X. En revanche, la pepsine qui est une protéase aspartique, a une spécificité plus large qui est plus difficile à prévoir. Sur la base de la digestion par la pepsine de 39 protéines et de l'identification exhaustive des peptides générés, Hamuro et al. [12] ont proposé un tableau résumant la probabilité d'hydrolyse par la pepsine de chacune des liaisons peptidiques possibles. La limite de ce travail pionnier est que la pepsine était immobilisée sur un support qui pouvait affecter sa spécificité. Plus récemment, Suwareh et al. ont soumis six protéines différentes (β-lactoglobuline, concanavaline A, lipoxygenase de soja, myoglobine, lysozyme et ovalbumine) à une digestion gastrique *in vitro*, et déterminé les liaisons peptidiques clivées grâce à l'identification des peptides libérés par spectrométrie de masse [13]. Une approche statistique originale, basée sur des scores de propension calculés pour chaque résidu d'acide aminé des deux côtés des liaisons peptidiques, a conclu que le clivage préférentiel par la pepsine se produisait après les résidus Leu et Phe, et avant Ile. De plus, des modèles statistiques fiables développés pour prédire la liaison peptidique clivée ont mis en évidence le rôle prédominant des résidus d'acides aminés du côté N-terminal de la liaison peptidique, jusqu'à la septième position (P7 et P7′). L'influence significative de l'hydrophobie, de la charge et des contraintes structurales autour des liaisons peptidiques ont également été mises en évidence.

Cependant, la présence d'un site de clivage au sein de la séquence ne signifie pas nécessairement que la protéine sera digérée. A titre d'exemple, la β-lactoglobuline, la principale protéine de lactosérum bovin, possède plusieurs sites de clivage potentiels le long de sa séquence mais elle n'est pas hydrolysée, sous sa forme native, par la pepsine [14]. La β-lactoglobuline est une protéine globulaire avec une structure très compacte et les principaux sites de clivage sont enfouis à l'intérieur de la structure et ne sont pas accessibles à la pepsine (données non publiées). Une fois la protéine dénaturée par traitement thermique, son dépliement expose les sites de clivage et la protéine devient dégradable. Par conséquent, les structures secondaires et 3D d'une protéine sont considérées comme des facteurs clés pour expliquer sa susceptibilité à la digestion. En utilisant la microspectroscopie infrarouge à transformée de Fourier basée sur un synchrotron, Doiron et al. ont montré que plus le rapport hélice α : feuillet β était élevé dans une protéine, plus cette protéine était absorbée par l'intestin [15], confirmant l'importance de la structure secondaire des protéines.

La digestion *in vitro* comparative de 3 protéines modèles de structures différentes a souligné le rôle joué par la structure sur la cinétique de la protéolyse [16]. La caséine β a été choisie comme représentante des protéines peu structurées tandis que la β-lactoglobuline a été sélectionnée en raison de sa résistance à la digestion gastrique causée par sa structure compacte. On s'attendait à ce que l'ovalbumine de blanc d'œuf présente un comportement intermédiaire. Les résultats obtenus après avoir soumis ces 3 protéines modèles à une digestion *in vitro* ont confirmé le lien entre la structure 3D de la protéine et sa capacité à être hydrolysée en conditions digestives. Au cours de la phase gastrique, la caséine β était complètement hydrolysée en 10 minutes alors que la β-lactoglobuline n'était pas affectée par l'action de la pepsine et l'ovalbumine était partiellement hydrolysée. La phase intestinale n'a pas modifié le classement de ces 3 protéines (Fig. 1).

L'un des principaux intérêts des scientifiques pour l'étude de la digestion des protéines purifiées est d'évaluer l'allergénicité. En effet, il est généralement considéré que, pour provoquer une réaction allergique, une protéine alimentaire doit, au moins en partie, persister dans le tractus

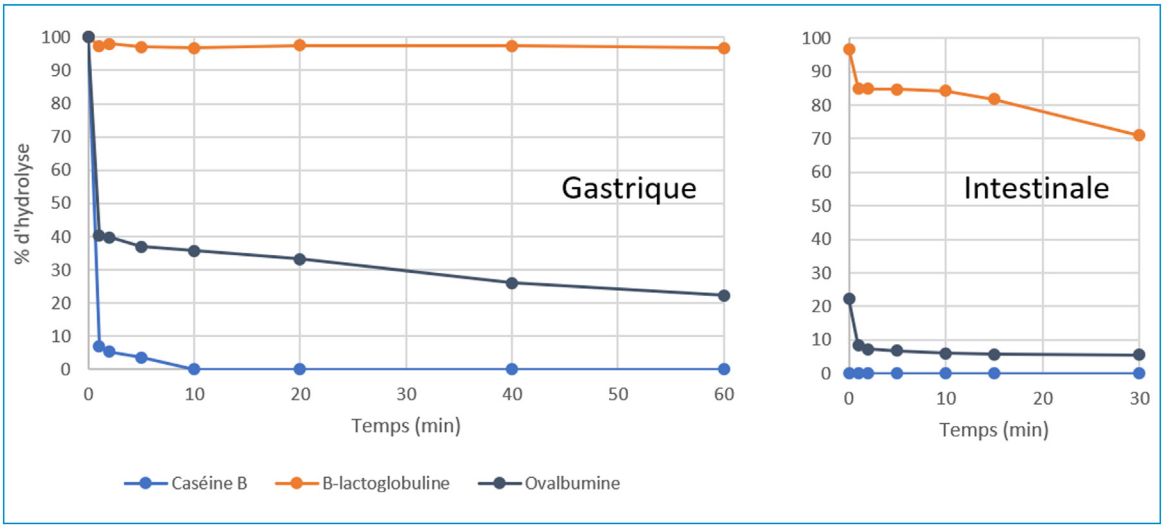


Figure 1. Évolution du pourcentage de caséine β, β-lactoglobuline et ovalbumine intactes au cours d'une digestion gastrointestinale simulée (phase gastrique à gauche, phase intestinale à droite).

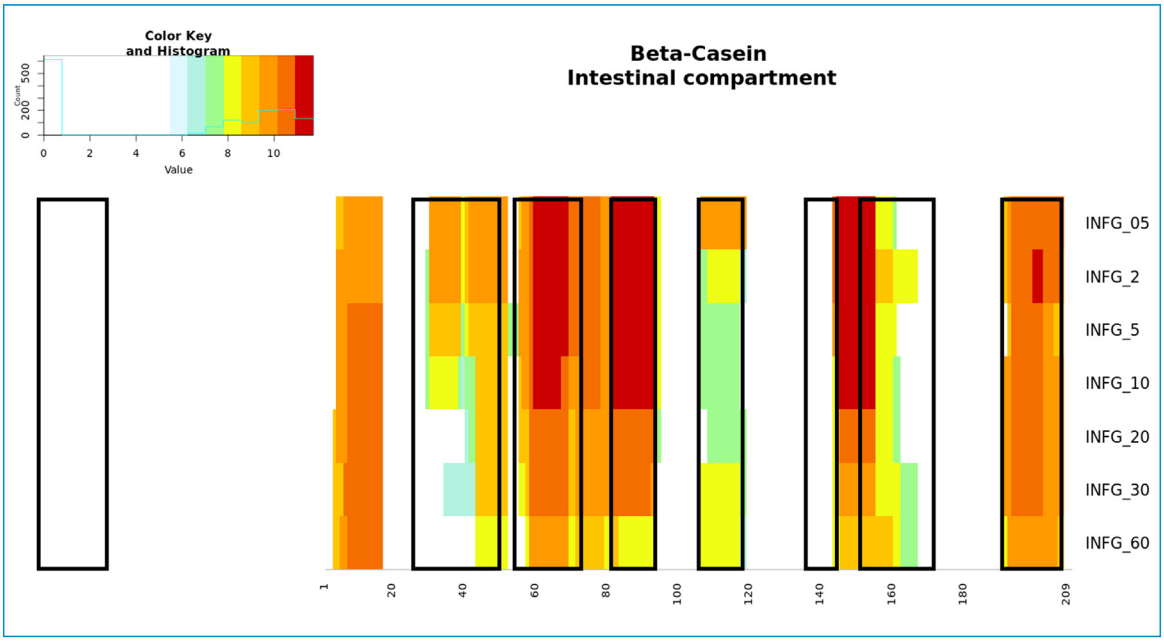


Figure 2. Évolution des domaines protéiques de la caséine β résistant à la digestion gastrointestinale tels qu'identifiés par spectrométrie de masse.

gastro-intestinal afin de stimuler le système immunitaire. En revanche, la protéine n'a pas besoin d'être intacte lorsqu'elle atteint les cellules épithéliales, et les peptides générés par le processus de digestion qui sont suffisamment longs pour contenir au moins 2 épitopes pourraient être responsables de la sensibilisation [17]. Ainsi, l'opinion générale est que la limite inférieure pour l'allergénicité des peptides serait un poids moléculaire d'environ 3,5 kDa [18]. Astwood et al., en utilisant un test d'incubation assez basique avec de la pepsine, a comparé la résistance à la digestion par la pepsine de 16 allergènes alimentaires connus, dont l'ovalbumine, la β-lactoglobuline, la β-conglycinine, et 9 protéines végétales courantes considérées comme non allergènes dont les protéines Rubisco LSU et SSU de feuille d'épinard, la lipoxygénase de graine de soja, la saccharose synthétase de grain de blé, la β-amylase de grain d'orge, la phosphatase acide et la phosphofructokinase de tubercule de pomme de terre [19]. Ils ont montré que si les principaux allergènes alimentaires résistaient en général au processus de digestion, les protéines non allergènes (principalement des enzymes) étaient en revanche rapidement digérées. En utilisant le caviar d'esturgeon et la parvalbumine, l'allergène majeur du poisson, à titre d'exemples, une altération du processus de digestion provoquée par la prise d'anti-acides s'est avérée augmenter l'allergénicité des protéines étudiées dans un modèle de souris Balb/c, ce qui confirme l'hypothèse d'un lien entre la résistance à la digestion et l'allergénicité [20,21]. En

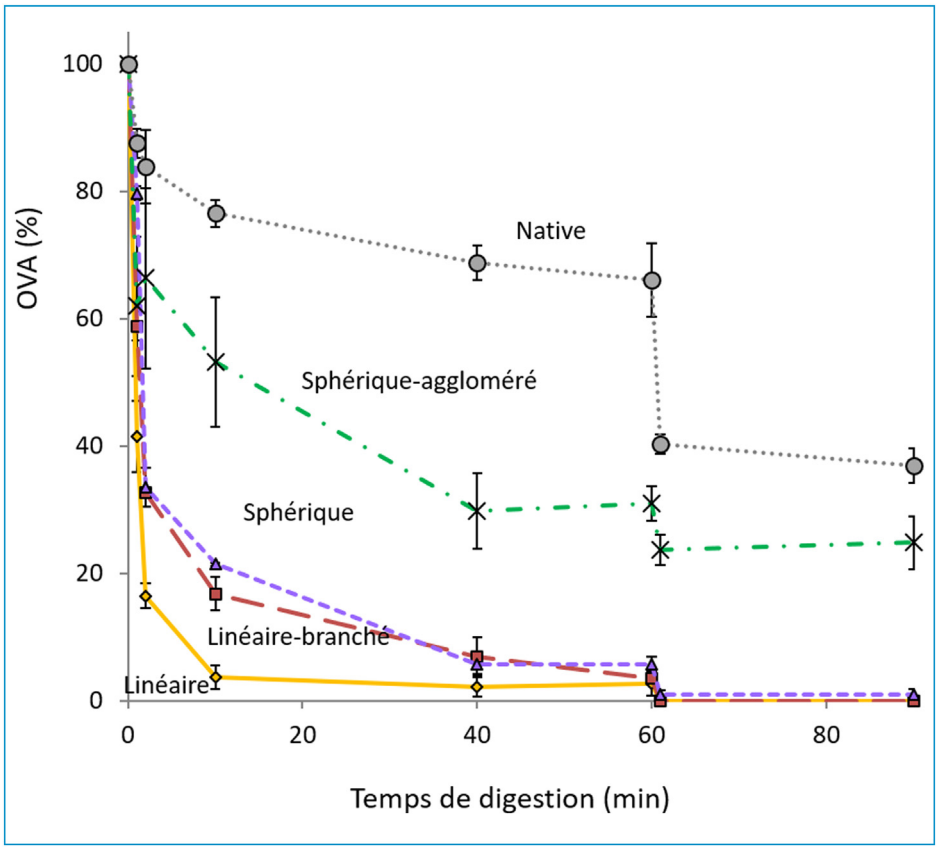


Figure 3. Étendue de la digestion de l'ovalbumine au cours de la digestion gastrique et intestinale simulée in vitro estimée par densitométrie sur gels SDS-PAGE de l'ovalbumine non agrégée et agrégée.

revanche, d'autres auteurs ont trouvé qu'il n'y avait pas de relation claire entre la digestibilité mesurée *in vitro* et l'allergénicité des protéines [22]. De même, lors de l'examen de toute la littérature disponible sur les études de digestibilité des allergènes purs, Bøgh et Madsen n'ont pas trouvé de preuves claires d'un tel lien [23]. La controverse globale peut certainement s'expliquer par les différentes conditions expérimentales (rapport enzyme : substrat, pH et durée de la phase gastrique, etc.) qui ont été utilisées dans ces différentes études et également par les différences de techniques analytiques utilisées pour caractériser le produit digéré. Récemment, dix protéines ont été soumises à une digestion *in vitro* en utilisant le modèle de résistance à la pepsine proposé par Astwood, le modèle international proposé par le réseau INFOGEST et un modèle « nouveau-né » développé par notre équipe. Les peptides générés au cours de la digestion ont été identifiés par spectrométrie de masse. L'étude a souligné l'importance du modèle de digestion utilisé dans la nature du profil peptidique généré au cours de la digestion. Pour certaines protéines comme la caséine β, les domaines protéiques résistant au processus digestif correspondent aux épitopes IgE immunodominants (Fig. 2).

La digestion de protéines purifiées a également été réalisée afin d'identifier des peptides bioactifs qui pourraient être libérés dans le tractus gastro-intestinal. Ce type d'expérimentation a été mené *in vitro* [24—27] mais aussi *in vivo* et l'identification de peptides dans le jéjunum d'adultes nourris avec des caséines ou des protéines de lactosérum a été publiée [28]. Dans cette étude, le peptide opioïde [60—66] et le peptide anti-hypertenseur [108—113] de la caséine β ont été quantifiés dans la lumière intestinale par spectrométrie de masse. Les concentrations mesurées se sont avérées suffisantes pour exercer une activité biologique, c'est-à-dire supérieure à la concentration inhibitrice médiane (CI_{50}). Cependant, pour exercer leur activité, les peptides doivent traverser la barrière épithéliale et les concentrations qui pourraient atteindre la circulation sanguine seraient ainsi beaucoup plus faibles. On peut toutefois imaginer que la fragilisation des fonctions barrières de l'épithélium intestinal qui peut survenir lors de phénomènes d'inflammation, suite à une prise médicamenteuse ou lors du vieillissement (concept du « *leaky gut* ») peut faciliter le passage de peptides bioactifs [29]. Néanmoins, le temps de survie d'un peptide alimentaire dans le sang est court et il est difficile de prédire si les peptides restent suffisamment longtemps dans la circulation pour atteindre leurs cibles. Des travaux supplémentaires sont donc nécessaires pour démontrer que les peptides bioactifs sont capables de traverser l'épithélium intestinal, d'atteindre la circulation sanguine et leurs cibles à des concentrations suffisantes pour générer un effet biologique sur l'hôte. De telles preuves pourraient faciliter l'acceptation des allégations de santé par l'EFSA.

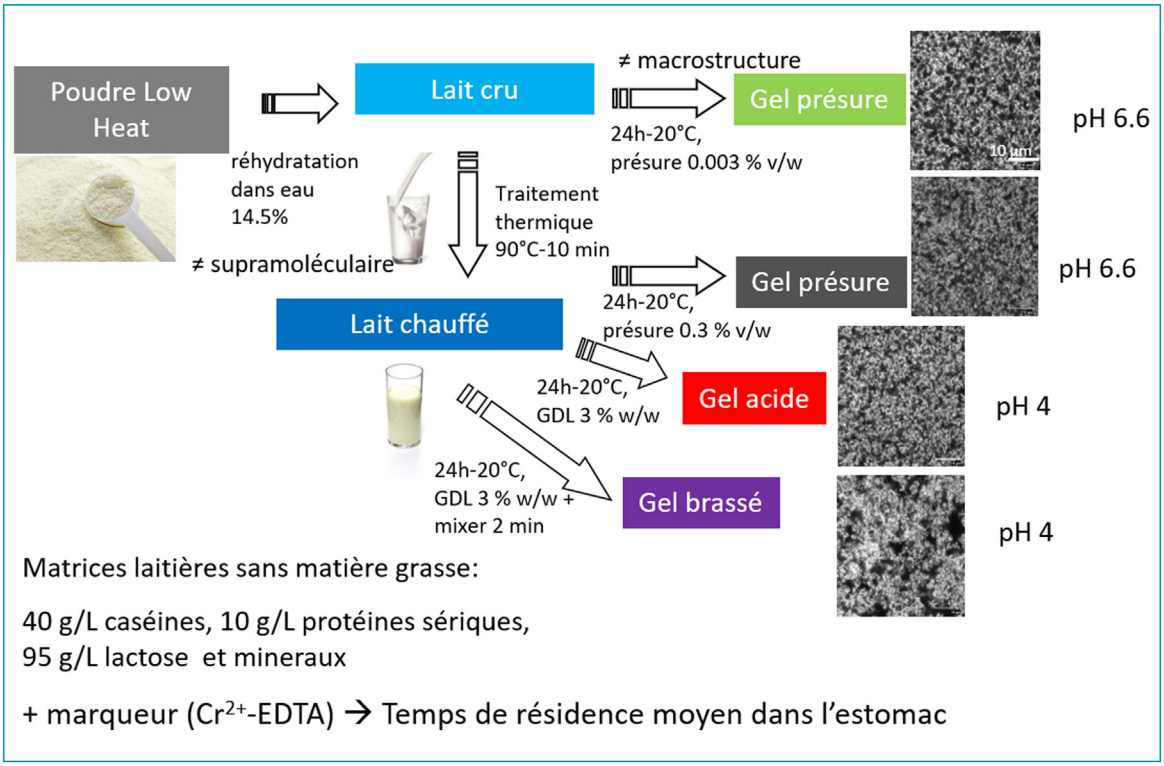


Figure 4. Conception de 6 matrices laitières iso-caloriques de composition identique mais de microstructures différentes.

Échelle nanoscopique - Digestion d'agrégats de protéines induits par la chaleur

L'impact de l'agrégation induite par la chaleur sur la digestibilité des protéines a été étudié sur différents modèles de protéines alimentaires et les résultats sont parfois contradictoires. Alors que certains auteurs ont rapporté une diminution de la digestibilité des caséines de lait [30], de viande [31] ou des protéines de blé [32], d'autres ont trouvé une augmentation de la digestibilité de protéines comme la β-lactoglobuline ou la concanavaline A [33,34]. Une explication possible de ces différences peut être attribuée à la structure de la protéine elle-même. Le lait, par exemple, contient deux types de protéines aux caractéristiques structurales opposées : alors que les caséines sont des protéines naturellement dépliées avec une structure très lâche et flexible, les protéines de lactosérum sont globulaires et présentent des structures denses et compactes. L'application d'un traitement thermique à des protéines dépliées extrêmement sensibles à la protéolyse dans leur état natif peut induire une agrégation et fournir une structure à ces protéines limitant l'accès des enzymes digestives dans le tractus gastro-intestinal. En revanche, les protéines globulaires traditionnellement résistantes aux enzymes protéolytiques sont dénaturées avant d'être agrégées et la dénaturation entraîne une ouverture des structures compactes les rendant plus sensibles à la digestion. Les différences entre les études peuvent également être attribuées à des différences de conditions expérimentales et notamment à l'intensité du traitement thermique appliqué aux protéines. Par exemple, à 70 °C, les protéines de viande ont subi une dénaturation qui a amélioré la vitesse de digestion de la pepsine en augmentant l'accessibilité des enzymes aux sites de clivage des protéines, alors qu'au-dessus de 100 °C, l'agrégation des protéines liée à l'oxydation a ralenti la digestion de la pepsine [31].

Nous avons étudié l'impact de l'agrégation de protéines induite par la chaleur sur leur digestibilité en utilisant l'ovalbumine de blanc d'œuf comme modèle [35]. L'agrégation induite par la chaleur a été réalisée en utilisant différentes combinaisons de pH et de force ionique afin d'obtenir une gamme de morphologies d'agrégats différentes. Les différentes structures d'ovalbumine agrégées sont présentées dans (Fig. 7).

À pH 5 et force ionique 0,8 M, la solution protéique apparaissait sous la forme d'une suspension de particules solides au sein d'une phase aqueuse limpide ; la granulométrie variait de 20 µm à 250 µm, avec une taille moyenne de 80 µm. À pH 9 et force ionique 0,03 M, la taille des particules mesurées variait de 10 nm à 140 nm avec une taille moyenne de 33 nm. Les agrégats formés à pH 7 étaient plus similaires aux agrégats formés à pH 9 ou pH 5 selon la force ionique de la solution à pH 7. Par exemple, pour la solution pH 7 avec une force ionique de 0,03 M, la granulométrie des agrégats variait de 7,5 nm à 140 nm (avec une taille moyenne de 16 nm) et la solution était pratiquement transparente, caractéristiques plus proches de la solution d'agrégat préparée à pH 9. En revanche, pour la solution d'agrégats préparée avec une force ionique de 0,3 M à pH 7, les particules étaient plus grosses (10 µm à 80 µm, avec une taille moyenne de 30 µm) et l'apparition de la solution était plus opaque, plus similaire à la solution d'agrégats formée à pH 5. La microstructure des quatre solutions d'agrégats

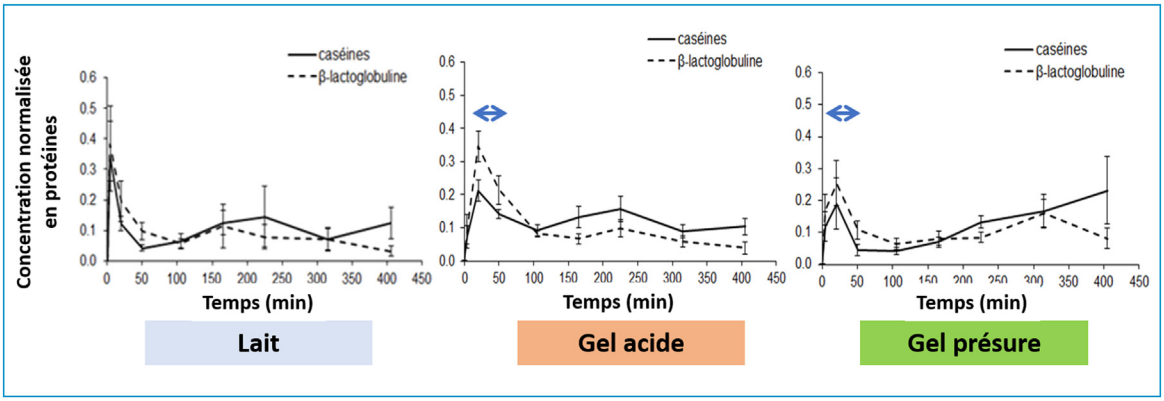


Figure 5. Évolution des concentrations de caséine (trait plein) et de β-lactoglobuline (trait pointillé) mesurées dans le duodénum de 6 mini-porcs nourris avec un lait chauffé, un gel acide et un gel présure de composition brute identique.

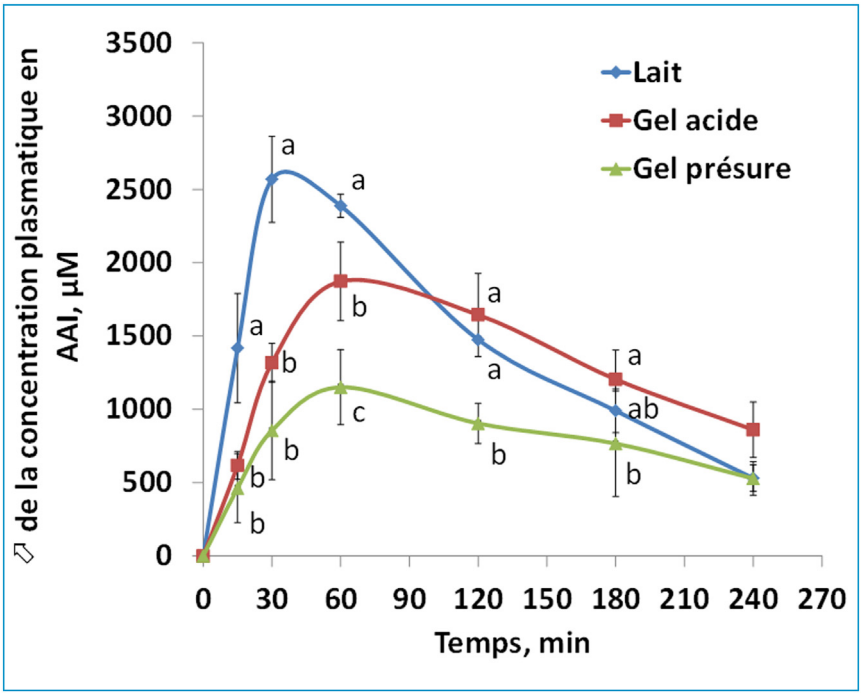


Figure 6. Concentration plasmatique de la teneur en leucine après ingestion par des mini-porcs d'un lait, d'un gel acide ou d'un gel présure.

a été examinée en utilisant la microscopie électronique à transmission (MET) (Fig. 7). Des agrégats linéaires étaient présents dans la solution préparée à pH 9/force ionique 0,03 M, tandis que des agrégats linéaires ramifiés ont été observés dans la solution préparée à pH 7/force ionique 0,03 M. À pH 7, l'augmentation de la force ionique de 0,03 M à 0,3 M a conduit à des caractéristiques morphologiques complètement différentes, avec la formation de particules sphériques. À pH 5/force ionique 0,8 M, les agrégats étaient constitués d'amas de grosses particules sphériques agglomérées.

Lorsqu'elles ont été soumises à une digestion *in vitro*, les formes natives et les différentes formes agrégées ont présenté des comportements différents (Fig. 3). La forme native s'est avérée la plus résistante au processus digestif avec 70 % et 40 % de la protéine restant intacte après la phase gastrique et intestinale respectivement. En revanche, les agrégats linéaires étaient presque totalement hydrolysés après seulement 10 min de digestion gastrique. Les assemblages agrégés sphériques ont montré une résistance significative à la digestion *in vitro*, avec c.a. 30 % de la protéine restant intacte après digestion gastro-intestinale. Enfin, les agrégats linéaires ramifiés et sphériques ont présenté des comportements intermédiaires. De ces données, il apparaît que la cinétique de digestion dépend à la fois du degré d'agrégation de la protéine (native plus résistante qu'agrégée) et de la morphologie des agrégats (linéaires plus hydrolysés que sphériques) ; le rapport surface/volume des agrégats et le degré de dépliement des protéines ont été proposés comme les principaux facteurs contribuant à l'efficacité de la digestion *in vitro* de l'ovalbumine. Des données similaires ont été obtenues par Macierzanka et al. sur

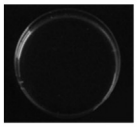
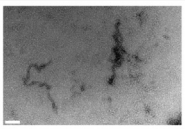
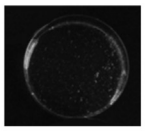
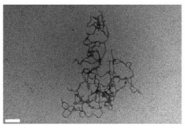
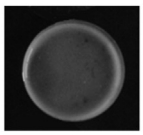
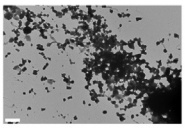
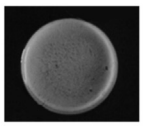
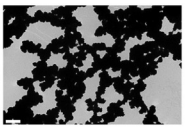
Traitement	Macrostructure	Microstructure (MET)	Morphologie	Taile particule moyenne	Charge nette prédite
pH 9 / FI 0.03 M			Linéaire	33 nm	- 63
pH 7 / FI 0.03 M			Linéaire-branchée	16 nm	- 38
pH 7 / FI 0.3 M			Sphérique	30 µm	- 38
pH 5 / FI 0.8 M			Sphérique-agglomérée	80 µm	+ 16

Figure 7. Résumé des différentes conditions de traitement, macrostructure, microstructure, morphologie, taille des particules et charge nette prédite des différents agrégats.

une autre protéine modèle, à savoir la β-lactoglobuline [36]. Ces auteurs ont trouvé que les gels de β-lactoglobuline formés à proximité du point isoélectrique des protéines étaient très résistants à la digestion gastrique simulée avec plus de 85 % de la protéine restée intacte après 1 h dans l'estomac. Cela a clairement montré le potentiel des gels de protéines en tant que systèmes de vectorisation ou pour une utilisation dans la modulation de l'absorption. En effet, l'incorporation de molécules bioactives sensibles à l'action de la pepsine ou au faible pH des sécrétions gastriques dans ces gels les protégerait de la dégradation dans l'estomac et permettrait leur libération dans l'intestin grêle où elles pourraient être absorbées.

Échelle microscopique—Digestion de gels de protéines

Dans le paragraphe précédent, il a été montré que les agrégats induits par la chaleur de protéines globulaires pures étaient plus largement digérés que la protéine native et que les agrégats sphériques étaient plus résistants que les linéaires. Pour étudier l'effet de l'agrégation à plus grande échelle, des gels thermo-induits de blanc d'œuf (composés de plusieurs protéines) ont été fabriqués dans différentes conditions physico-chimiques (pH et force ionique) afin d'induire 4 types différents d'agrégats et de microstructures de gel (Fig. 8).

La microstructure des quatre gels a été examinée en utilisant la microscopie électronique à balayage (MEB) et la cryo-MET. La MEB a été utilisée pour examiner l'organisation globale du réseau de gel et pour obtenir des informations sur la morphologie globale [37]. La cryo-MET a été utilisée pour examiner la morphologie et l'organisation détaillées des agrégats. À une force ionique élevée et à un pH de 5, proche du point isoélectrique de l'ovalbumine (protéine majoritaire du blanc d'œuf), la charge nette des protéines et les répulsions électrostatiques entre les protéines sont minimisées. La prédominance des forces d'attraction sur la dénaturation favorise alors l'agrégation au détriment du dépliement des protéines, conduisant à la formation de gels particulaires constitués d'agrégats sphériques [38]. Ainsi, le gel granuleux-spongieux apparaît sous forme de gros agrégats plus ou moins interconnectés avec de gros pores entre les particules de gel. Les gels lisses-rigides (pH 9) et intermédiaires (pH 7) étaient composés à la fois d'agrégats sphériques (taches noires sur les micrographies cryo-MET, correspondant probablement à des agrégats d'ovotransferrine) et d'agrégats linéaires d'ovalbumine ; les quantités relatives et l'organisation de ces deux types d'agrégats diffèrent entre les gels lisses-rigides et intermédiaires, ce qui rend la plage de taille de pores du maillage plus grande pour le gel intermédiaire que pour le gel rigide lisse. Enfin, à pH 2 et à faible force ionique, la charge nette des protéines et les répulsions électrostatiques sont aussi élevées qu'à pH 9, et les protéines ont tendance à se dénaturer plutôt qu'à s'agréger. La formation d'un gel filamenteux constitué d'agrégats linéaires est alors également favorisée dans ces conditions. Le gel fracturable présente donc toutes les caractéristiques d'un réseau de gel dense et homogène.

Il a été observé qu'à la fin des phases de digestion gastrique et intestinale *in vitro*, l'étendue de la digestion était positivement corrélée avec la taille des pores des gels de blanc d'œuf. Ainsi, la microstructure des gels peut être un facteur qui influence l'étendue de la digestion des protéines, et on pourrait imaginer que les pores plus grands des gels granuleux-spongieux et intermédiaires ont amélioré la diffusion des enzymes par rapport aux gels lisses-rigides et fracturables.

Il est à noter que les gels lisses-rigides, intermédiaires et granuleux-spongieux, fabriqués dans des conditions similaires à celles conduisant à des agrégats d'ovalbumine respectivement linéaires, à ramifications linéaires et sphériques, ont montré le comportement opposé à celui des

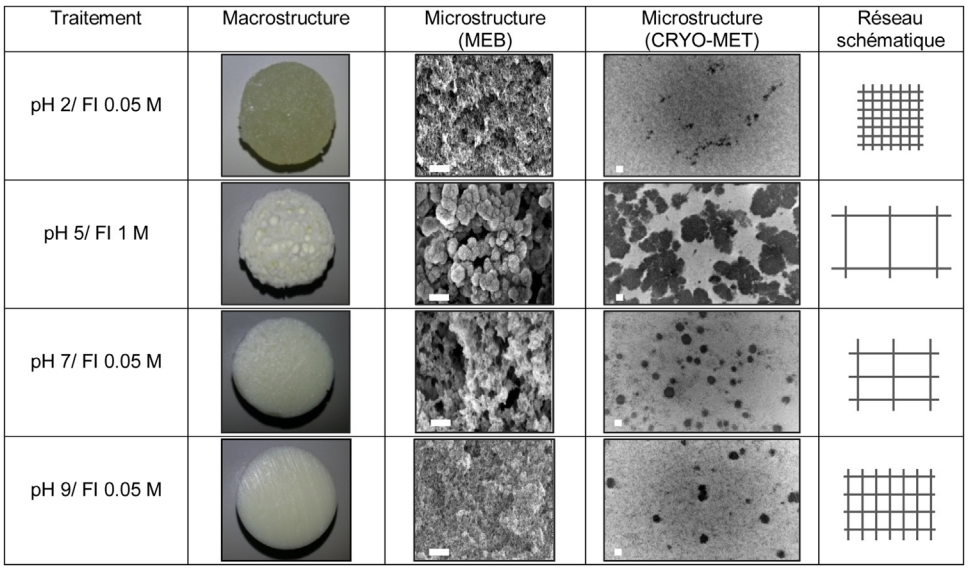


Figure 8. Résumé des conditions de traitement, morphologie, macrostructure, microstructure des différents gels de blanc d'œuf.

agrégats correspondant en ce qui concerne l'étendue de la digestion. Ainsi, alors que les agrégats linéaires étaient les plus sensibles à la digestion, ils conduisaient à des réseaux de protéines très denses qui inhibaient la diffusion des protéases digestives, limitant la protéolyse. Ces exemples soulignent l'importance de l'échelle d'étude sur le processus digestif.

Néanmoins, davantage de recherches sont nécessaires pour mieux comprendre le mécanisme d'action des enzymes digestives sur leurs substrats dans les différents compartiments du tractus gastro-intestinal. Dans le cas des gels protéiques, on cherche actuellement à déterminer si une enzyme comme la pepsine est capable de pénétrer dans les particules de gel pour les digérer de l'intérieur ou si elle agit par un mécanisme d'érosion [39].

Échelle macroscopique—Cinétique comparative de digestion de liquides et gels de composition identique

La seule façon de vraiment démontrer l'effet de la structure alimentaire au niveau macroscopique sur l'hydrolyse dans le tractus gastro-intestinal est de comparer le comportement d'aliments de composition et de charge calorique identiques mais de macrostructures différentes. À titre d'exemple, 6 matrices laitières liquides, gélifiées ou semi-solides (laits crus écrémés ou traités thermiquement, gel acide brassé et non brassé, gel présure préparé à partir de lait cru ou traité thermiquement) fabriquées à partir de la même poudre de lait (Fig. 4) ont été données à 6 mini-porcs munis de deux canules dans le duodénum et le milieu du jéjunum, et équipés d'un cathéter dans l'aorte abdominale. Le temps de demi-vidange gastrique s'est avéré être directement influencé par la structure de l'aliment ; elle était de 98 min pour les matrices liquides et augmentait jusqu'à 148 min pour le gel acide [40]. Le brassage du gel conduit à une structure liquide visqueuse intermédiaire et, par conséquent, à un temps de demi-vidange intermédiaire de 124 min. La coagulation de la présure augmente significativement le temps de demi-vidange gastrique. Il a été montré que le gel de présure se transformait en un caillé dense dans des conditions gastriques. Le caillé s'est lentement érodé par la pepsine dans l'estomac, ce qui explique une rétention plus longue de la matrice dans l'estomac et l'augmentation spectaculaire du temps de demi-vidange gastrique [41]. Ceci démontre bien qu'à composition et charge calorique identiques, la macrostructure de la matrice alimentaire régule la vidange gastrique.

La quantification des protéines du lait dans les effluents duodénaux a montré des différences significatives de cinétique de protéolyse dans l'intestin grêle entre les échantillons (Fig. 5). Après ingestion de lait, les caséines et les protéines de lactosérum pénètrent massivement et rapidement dans le duodénum et leurs concentrations respectives y diminuent rapidement après 30 min pour revenir au niveau basal. En revanche, le gel acide a conduit à une augmentation plus faible des protéines dans le duodénum, mais qui a duré beaucoup plus longtemps que dans le cas du lait (Barbe et al.). Enfin le gel présure a conduit à de faibles concentrations de protéines dans le duodénum tout au long de la digestion, avec une légère augmentation après 7 h de digestion, confirmant la lente érosion par la pepsine du caillé formé dans l'estomac [41].

La quantification des acides aminés plasmatiques a montré des tendances similaires à celles observées pour les protéines du lait dans le duodénum. Pour la leucine (Fig. 6) ainsi que pour les autres acides aminés, le lait a conduit à un pic intense et précoce alors que le pic était plus faible et apparaissait plus tard pour les gels laitiers. Encore une fois, le gel acide brassé a montré un comportement intermédiaire entre le lait et le gel non brassé, et le gel de présure a conduit à de très faibles niveaux d'acides aminés dans la circulation sanguine. La quantification de la ghréline dans le plasma a montré une forte diminution de la concentration de cette hormone dans les heures suivant une ingestion de gel acide par rapport à l'ingestion de lait indiquant que la consommation de gel acide pourrait favoriser la satiété.

L'influence de la matrice sur la libération de nutriments a été également démontrée dans de nombreuses autres études. En particulier, une étude a montré que l'augmentation de la teneur en protéines du lactosérum modifiait la structure et la texture de yaourts et, par voie de conséquence, ralentissait la vitesse de déconstruction de ces matrices et la libération des protéines en conditions digestives simulées [42].

La structure de la matrice peut affecter la libération et l'absorption d'autres nutriments que les protéines (lipides, micronutriments)

À l'échelle microscopique, la taille des gouttelettes lipidiques dans une émulsion a été démontrée comme étant un facteur clef permettant de réguler la vitesse de lipolyse au cours de la digestion. Par exemple, des digestions gastriques *in vitro* semi-dynamiques ont été réalisées sur trois matrices : une émulsion de lait standardisée contenant des globules gras de lait natifs et deux formules pour nourrissons modèles transformées : homogénéisée ou homogénéisée et pasteurisée [43]. L'émulsion native était lipolysée et protéolysée plus lentement que les formules homogénéisées. Les différences de vitesse de lipolyse ont été attribuées à la surface spécifique des gouttelettes lipidiques qui est plus élevée sur les matrices homogénéisées et apparait comme le paramètre clé pour contrôler la cinétique de lipolyse dans l'estomac, le profil des acides gras libérés et la protéolyse par une hydrolyse accélérée des protéines adsorbées à la surface des gouttelettes lipidiques.

Ces résultats obtenus *in vitro* ont été confirmés quelques années plus tard par une étude *in vivo* réalisée sur des nouveau-nés prématurés alimentés via une sonde nasogastrique [44]. Ces enfants ont reçu soit du lait maternel pasteurisé, soit le même lait maternel mais pasteurisé et homogénéisé. Des prélèvements stomacaux ont été réalisés à différents temps après ingestion de l'aliment et le degré de lipolyse a été déterminé. Les résultats obtenus ont permis de confirmer une accélération de la vitesse de lipolyse gastrique par l'homogénéisation. Une augmentation de la vitesse de lipolyse pendant les premiers jours de vie de ces nouveau-nés pourrait favoriser une prise de poids rapide et augmenter ainsi les chances de survie de ces enfants.

Une étude portant sur la digestion in vitro de fromages commerciaux a permis de mettre en évidence une forte implication de la texture de ces produits sur leur aptitude à la déconstruction en conditions digestives et la vitesse de libération des acides gras. Des paramètres tels que la cohésion et la dureté sont négativement corrélés avec la vitesse de déconstruction des fromages au cours de la digestion [45].

La structure de la matrice alimentaire a récemment été montrée comme un moyen de réguler la vectorisation de micronutriments chez l'homme [46]. Dans une étude *in vivo* sains, 4 matrices alimentaires (flan, pudding, cake, biscuit) de composition globale identique à l'exception de leur teneur en eau, ont été enrichies par 1 mg d'acide folique et données à 12 volontaires sains. Leur sang a été collecté pendant 8 h en période post-prandiale et les vitamines quantifiées dans le plasma. La biodisponibilité la plus forte en folate a été observée avec le pudding et, à un degré moindre, avec le cake. À contrario, le flan, matrice la plus humide, a induit une biodisponibilité plus faible pour cette vitamine hydrosoluble. De même, une étude in vivo menée chez le porc a permis de mettre en évidence l'impact de la structure d'une matrice ovoproduit sur la biodisponibilité du DHA [47]. Ainsi, à composition égale, l'omelette s'est avérée un vecteur plus efficace pour l'absorption du DHA que l'œuf cuit dur (+ 56 %) et surtout qu'une matrice liquide constituée de jaune d'œuf et de blanc foisonné (+ 120 %). Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives pour la conception d'aliments fortifiés en micronutriments.

La structure de la matrice est ainsi l'un des paramètres à prendre en compte pour optimiser le métabolisme protéique chez les personnes âgées et permettre une restauration de la synthèse protéique musculaire chez des personnes souffrant de fonte musculaire lié au vieillissement (sarcopénie) [48].

Conclusion

Le présent article montre que la digestion d'un micro ou macronutriment dépend fortement de la structure adoptée par cette molécule au sein de la matrice alimentaire, de son interaction avec les autres constituants alimentaires et de son niveau de structuration. De plus, il est crucial de considérer toutes les échelles pour caractériser correctement la digestion d'un aliment. Une protéine comme l'ovalbumine sous sa forme native est assez résistante à la digestion, mais peut générer des agrégats linéaires très sensibles à l'hydrolyse, qui en revanche peuvent constituer des gels protéiques très résistants à la digestion. Des gels laitiers présure et acides de composition identique qui présentaient des caractéristiques similaires au niveau macroscopique se sont avérés se comporter de manière très différente au cours de la digestion. Alors que les gels acides se désintégraient rapidement dans l'estomac et étaient facilement transférés dans l'intestin grêle, les gels présure formaient de gros agrégats dans des conditions gastriques qui restaient plus longtemps dans l'estomac et étaient lentement érodés par la pepsine. Ces comportements opposés étaient certainement dus à des différences au niveau moléculaire et/ou microscopique.

Il est donc essentiel, pour caractériser la digestion d'un aliment et de ses constituants d'appliquer une caractérisation multi-échelle des structures alimentaires et de leur évolution au cours du processus digestif. Cette démarche consiste à analyser les aliments au niveau moléculaire, supra-moléculaire, microscopique et macroscopique. L'approche a été récemment appliquée à la digestion *in vitro* et *in vivo* du lait maternel [49—51]. La SDS-PAGE, la spectrométrie de masse et la chromatographie ont été utilisées pour quantifier respectivement les protéines, les peptides et les acides aminés tandis que la chromatographie en phase gazeuse a permis la caractérisation des lipides au niveau moléculaire. La microscopie confocale à balayage laser a permis de caractériser l'organisation des différents constituants alimentaires à l'échelle microscopique tandis que la diffusion de la lumière laser a permis de déterminer la distribution granulométrique. C'est un moyen puissant de

comprendre parfaitement comment les aliments sont désintégrés dans le tractus gastro-intestinal.

La structure de la matrice s'avère être également un levier pour augmenter ou réduire la biodisponibilité de micronutriments comme les vitamines. Il faut maintenant développer de nouveaux travaux pour trouver des règles génériques qui soient valables pour des familles de micro constituants, ce qui représenterait une avancée significative pour la conception d'aliments fortifiés.

Enfin, même si notre connaissance de l'effet de la structure de l'aliment sur la biodisponibilité des nutriments a beaucoup progressé au cours des dernières années, de futurs travaux devront être menés à l'échelle du repas car il est probable que la consommation de plusieurs aliments dans le cadre d'un repas génère des interactions entre constituants qui modifient la biodisponibilité des nutriments.

Déclaration de liens d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de liens d'intérêts.

Références

[1] Parada J, Aguilera JM. Food microstructure affects the bioavailability of several nutrients. J Food Sci 2007;72:R21—32, http://dx.doi.org/10.1111/j.1750-3841.2007.00274.x.

[2] Schweiggert RM, Mezger D, Schimpf F, Steingass CB, Carle R. Influence of chromoplast morphology on carotenoid bioaccessibility of carrot, mango, papaya, and tomato. Food Chem 2012;135:2736—42, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.07.035.

[3] Palmero P, Lemmens L, Ribas-Agusti A, Sosa C, Met K, Umutoni JD, et al. Novel targeted approach to better understand how natural structural barriers govern carotenoid in vitro bioaccessibility in vegetable-based systems. Food Chem 2013;141:2036—43, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.05.064.

[4] Jeffery J, Holzenburg A, King S. Physical barriers to carotenoid bioaccessibility. Ultrastructure survey of chromoplast and cell wall morphology in nine carotenoid-containing fruits and vegetables. J Sci Food Agric 2012;92:2594—602, http://dx.doi.org/10.1002/jsfa.5767.

[5] Tydeman EA, Parker ML, Faulks RM, Cross KL, Fillery-Travis A, Gidley MJ, et al. Effect of carrot (Daucus carota) microstructure on carotene bioaccessibility in the upper gastrointestinal tract. 2. In vivo digestions. J Agric Food Chem 2010;58:9855—60.

[6] Livny O, Reifen R, Levy I, Madar Z, Faulks R, Southon S, et al. beta-carotene bioavailability from differently processed carrot meals in human ileostomy volunteers. Eur J Nutr 2003;42:338—45, http://dx.doi.org/10.1007/s00394-003-0430-6.

[7] Armand M, Pasquier B, Andre M, Borel P, Senft M, Peyrot J, et al. Digestion and absorption of 2 fat emulsions with different droplet sizes in the human digestive tract. Am J Clin Nutr 1999;70:1096—106.

[8] Vors C, Pineau G, Gabert L, Drai J, Louche-Pelissier C, Defoort C, et al. Modulating absorption and postprandial handling of dietary fatty acids by structuring fat in the meal: a randomized crossover clinical trial. Am J Clin Nutr 2013;97:23—36, http://dx.doi.org/10.3945/ajcn.112.043976.

[9] Saulnier L, Ducasse M, Chiron H, Della Valle G, Martin C, Issanchou S, et al. Impact of texture modification and dietary fibre content on the glycemic index and the acceptability of French bread. Wageningen: Wageningen Acad Publ; 2010.

[10] ISO. ISO 26642-2010. Food Products - Determination of the Glycaemic index (GI) and recommandation for food classification 2010.

[11] Sayegh M, Henderson J, Farquharson AJ, Horgan G, Ranawana V, Drew JE. Inter-individual variation in postprandial glycemic responses in women co-ingesting green leafy vegetables with a carbohydrate meal: interactions with the sirtuin system. Mol Nutr FOOD Res 2021:65, http://dx.doi.org/10.1002/mnfr.202000923.

[12] Hamuro Y, Coales SJ, Molnar KS, Tuske SJ, Morrow JA. Specificity of immobilized porcine pepsin in H/D exchange compatible conditions. Rapid Commun Mass Spectrom 2008;22:1041—6, http://dx.doi.org/10.1002/rcm.3467.

[13] Suwareh O, Causeur D, Jardin J, Briard-Bion V, Le Feunteun S, Pezennec S, et al. Statistical modeling of in vitro pepsin specificity. Food Chem 2021;362:130098, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.130098.

[14] Mandalari G, Adel-Patient K, Barkholt V, Baro C, Bennett L, Bublin M, et al. In vitro digestibility of beta-casein and beta-lactoglobulin under simulated human gastric and duodenal conditions: a multi-laboratory evaluation. Regul Toxicol Pharmacol 2009;55:372—81.

[15] Doiron K, Yu P, McKinnon JJ, Christensen DA. Heat-induced protein structure and subfractions in relation to protein degradation kinetics and intestinal availability in dairy cattle. J Dairy Sci 2009;92:3319—30, http://dx.doi.org/10.3168/jds.2008-1946.

[16] Dupont D, Mandalari G, Moll' D, Jardin J, L'onil J, Faulks RM, et al. Comparative resistance of food proteins to adult and infant in vitro digestion models. Mol Nutr Food Res 2009;53:1—14.

[17] Mills ENC, Jenkins JA, Alcocer MJC, Shewry PR. Structural, biological, and evolutionary relationships of plant food allergens sensitizing via the gastrointestinal tract. Crit Rev Food Sci Nutr 2004;44:379—407, http://dx.doi.org/10.1080/10408690490489224.

[18] Lack G, Chapman M, Kalsheker N, King V, Robinson C, Venables K. Report on the potential allergenicity of genetically modified organisms and their products. Clin Exp Allergy 2002;32:1131—43.

[19] Astwood JD, Leach JN, Fuchs RL. Stability of food allergens to digestion in vitro. Nat Biotechnol 1996;14:1269—73.

[20] Untersmayr E, Scholl I, Swoboda I, Beil WJ, Forster-Waldl E, Walter F, et al. Antacid medication inhibits digestion of dietary proteins and causes food allergy: A fish allergy model in Balb/c mice. J Allergy Clin Immunol 2003;112:616—23, http://dx.doi.org/10.1016/mai.2003.1681.

[21] Untersmayr E, Bakos N, Scholl I, Kundi M, Roth-Walter F, Szalai K, et al. Anti-ulcer drugs promote IgE formation toward dietary antigens in adult patients. FASEB J 2005;19:656—8, http://dx.doi.org/10.1096/fj.04-3170fje.

[22] Fu TT, Abbott UR, Hatzos C. Digestibility of food allergens and nonallergenic proteins in simulated gastric fluid and simulated intestinal fluid - a comparative study. J Agric Food Chem 2002;50:7154—60.

[23] Bøgh KL, Madsen CB. Food allergens: is there a correlation between stability to digestion and allergenicity? Crit Rev Food Sci Nutr 2015;56:1545—67, http://dx.doi.org/10.1080/10408398.2013.779569.

[24] Capriotti AL, Caruso G, Cavaliere C, Samperi R, Ventura S, Chiozzi RZ, et al. Identification of potential bioactive peptides generated by simulated gastrointestinal digestion of soybean seeds and soy milk proteins. J Food Compos Anal 2015;44:205—13, http://dx.doi.org/10.1016/j.jfca.2015.08.007.

[25] Capriotti AL, Cavaliere C, Foglia P, Piovesana S, Samperi R, Chiozzi RZ, et al. Development of an analytical strategy for the identification of potential bioactive peptides generated by in vitro tryptic digestion of fish muscle proteins. Anal Bioanal Chem 2015;407:845—54, http://dx.doi.org/10.1007/s00216-014-8094-z.
[26] Caron J, Cudennec B, Domenger D, Belguesmia Y, Flahaut C, Kouach M, et al., Simulated GI. digestion of dietary protein: release of new bioactive peptides involved in gut hormone secretion. Food Res Int 2016;89:382—90, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2016.08.033.
[27] Ferranti P, Nitride C, Nicolai MA, Mamone G, Picariello G, Bordoni A, et al. In vitro digestion of Bresaola proteins and release of potential bioactive peptides. Food Res Int 2014;63:157—69, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2014.02.008.
[28] Boutrou R, Gaudichon C, Dupont D, Jardin J, Airinei G, Marsset-Baglieri A, et al. Sequential release of milk protein-derived bioactive peptides in the jejunum in healthy humans. Am J Clin Nutr 2013;97:1314—23, http://dx.doi.org/10.3945/ajcn.112.055202.
[29] Camilleri M. What is the leaky gut? Clinical considerations in humans. Curr Opin Clin Nutr Metab CARE 2021;24:473—82, http://dx.doi.org/10.1097/MCO. 0000000000000778.
[30] Dupont D, Mandalari G, Molle D, Jardin J, Rolet-Repecaud O, Duboz G, et al. Food processing increases casein resistance to simulated infant digestion. Mol Nutr Food Res 2010;54:1677—89.
[31] Bax ML, Aubry L, Ferreira C, Daudin JD, Gatellier P, Remond D, et al. Cooking temperature is a key determinant of in vitro meat protein digestion rate: investigation of underlying mechanisms. J Agric Food Chem 2012;60:2569—76, http://dx.doi.org/10.1021/jf205280y.
[32] Petitot M, Brossard C, Barron C, Larré C, Morel M-H, Micard V. Modification of pasta structure induced by high drying temperatures. Effects on the in vitro digestibility of protein and starch fractions and the potential allergenicity of protein hydrolysates. Food Chem 2009;116:401—12.
[33] Peram MR, Loveday SM, Ye AQ, Singh H. In vitro gastric digestion of heat-induced aggregates of beta-lactoglobulin. J Dairy Sci 2013;96:63—74, http://dx.doi.org/10.3168/jds.2012-5896.
[34] Takagi K, Teshima R, Okunuki H, Sawada J. Comparative study of in vitro digestibility of food proteins and effect of preheating on the digestion. Biol Pharm Bull 2003;26:969—73.
[35] Nyemb K, Guerin-Dubiard C, Dupont D, Jardin J, Rutherfurd SM, Nau F. The extent of ovalbumin in vitro digestion and the nature of generated peptides are modulated by the morphology of protein aggregates. Food Chem 2014;157:429—38, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.02.048.
[36] Macierzanka A, Bottger F, Lansonneur L, Groizard R, Jean AS, Rigby NM, et al. The effect of gel structure on the kinetics of simulated gastrointestinal digestion of bovine beta-lactoglobulin. Food Chem 2012;134:2156—63, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.04.018.
[37] Nyemb K, Guerin-Dubiard C, Pezennec S, Jardin J, Briard-Bion V, Cauty C, et al. The structural properties of egg white gels impact the extent of in vitro protein digestion and the nature of peptides generated. Food Hydrocoll 2016;54:315—27, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodhyd.2015.10.011.
[38] Croguennec T, Nau F, Brule G. Influence of pH and salts on egg white gelation. J Food Sci 2002;67:608—14, http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2621.2002.tb10646.x.
[39] Thevenot J, Cauty C, Legland D, Dupont D, Floury J. Pepsin diffusion in dairy gels depends on casein concentration and microstructure. FOOD Chem 2017;223:54—61, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.12.014.
[40] Le Feunteun S, Barbe F, Remond D, Menard O, Le Gouar Y, Dupont D, et al. Impact of the dairy matrix structure on milk protein digestion kinetics: mechanistic modelling based on mini-pig in vivo data. Food Bioprocess Technol 2014;7:1099—113, http://dx.doi.org/10.1007/s11947-013-1116-6.
[41] Barbe F, Menard O, Le Gouar Y, Buffiere C, Famelart MH, Laroche B, et al. Acid and rennet gels exhibit strong differences in the kinetics of milk protein digestion and amino acid bioavailability. Food Chem 2014;143:1—8, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.07.100.
[42] Turgeon SL, Brisson G. Symposium review: the dairy matrix? Bioaccessibility and bioavailability of nutrients and physiological effects. J DAIRY Sci 2020;103:6727—36, http://dx.doi.org/10.3168/jds.2019-17308.
[43] Bourlieu C, Menard O, De La Chevasnerie A, Sams L, Rousseau F, Madec MN, et al. The structure of infant formulas impacts their lipolysis, proteolysis and disintegration during in vitro gastric digestion. Food Chem 2015;182:224—35, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.03.001.
[44] de Oliveira SC, Bellanger A, Menard O, Pladys P, Le Gouar Y, Henry G, et al. Impact of homogenization of pasteurized human milk on gastric digestion in the preterm infant: a randomized controlled trial. Clin Nutr 2017;20:1—11.
[45] Guinot L, Rioux L-E, Labrie S, Britten M, Turgeon SL. Identification of texture parameters influencing commercial cheese matrix disintegration and lipid digestion using an in vitro static digestion model. FOOD Res Int 2019;121:269—77, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2019.03.022.
[46] Buffiere C, Hiolle M, Peyron M, Richard R, Meunier N, Batisse C, et al. Food matrix structure (from Biscuit to Custard) has an impact on folate bioavailability in healthy volunteers. Eur J Nutr 2021;60:411—23, http://dx.doi.org/10.1007/s00394-020-02258-5.
[47] Pineda-Vadillo C, Nau F, Guerin-Dubiard C, Bourlieu C, Capozzi F, Bordoni A, et al. In vivo digestion of egg products enriched with dha: effect of the food matrix on DHA bioavailability. FOODS 2021:10, http://dx.doi.org/10.3390/foods10010006.
[48] Dardevet D, Mosoni L, Savary-Auzeloux I, Peyron M-A, Polakof S, Remond D. Important determinants to take into account to optimize protein nutrition in the elderly: solutions to a complex equation. Proc Nutr Soc 2021;80:207—20, http://dx.doi.org/10.1017/S0029665120007934.
[49] de Oliveira SC, Bellanger A, Menard O, Pladys P, Le Gouar Y, Dirson E, et al. Impact of human milk pasteurization on gastric digestion in preterm infants: a randomized controlled trial. Am J Clin Nutr 2017;105:379—90, http://dx.doi.org/10.3945/ajcn.116.142539.
[50] de Oliveira SC, Bourlieu C, Ménard O, Bellanger A, Henry G, Rousseau F, et al. Impact of pasteurization of human milk on preterm newborn in vitro digestion: Gastrointestinal disintegration, lipolysis and proteolysis. Food Chem 2016;211:171—9, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.05.028.
[51] de Oliveira SC, Deglaire A, Menard O, Bellanger A, Rousseau F, Henry G, et al. Holder pasteurization impacts the proteolysis, lipolysis and disintegration of human milk under in vitro dynamic term newborn digestion. Food Res Int 2016;88:263—75, http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2015.11.022.