

Acides aminés de 16 céréales et protéagineux : variations et clés du calcul de la composition en fonction du taux d'azote des grain(e)s. Conséquences nutritionnelles

En 1988, l'agriculture mondiale a produit 1,8 milliard de tonnes de céréales et environ 0,17 de protéagineux, dont respectivement 53,2 et 6,5 millions de tonnes en France. Dans les pays développés, l'alimentation animale en utilise près de 90 %. Bien qu'assouplis désormais par la disponibilité des acides aminés de synthèse, le calcul et la préparation des rations azotées animales n'en requièrent pas moins une connaissance exacte de la composition en acides aminés des grain(e)s (1). Or cette connaissance est encore très approximative, car la composition varie avec le taux d'azote des grain(e)s qui peut lui-même changer considérablement. Des clés de calcul sont données qui fournissent la composition précise en acides aminés des grain(e)s à partir de simples déterminations du taux d'azote. Ainsi un meilleur ajustement des rations est désormais possible qui épargne de coûteuses analyses et peut entraîner d'appréciables économies.

Résumé

Les changements parfois importants de composition en acides aminés des grain(e)s sont toujours en corrélation avec ceux de leurs taux d'azote. Ils sont décrits par des relations linéaires entre la teneur en chaque acide aminé et le taux d'azote mises en évidence chez 16 espèces cultivées pour leurs grain(e)s. Quelques rappels sont d'abord faits sur les grain(e)s, leurs réserves, la protéosynthèse dont elles sont le siège jusqu'à maturité, ainsi que sur les problèmes soulevés par l'analyse des acides aminés et l'expression des compositions. Les caractéristiques des variations de ces compositions sont discutées, sur le plan tant fondamental que pratique : qu'elles soient dues aux facteurs de l'environnement, à la fumure ou aux conditions culturales ou bien qu'elles soient d'origine variétale, ces variations obéissent strictement aux mêmes types de relations linéaires qui sont donc définies par deux coefficients déterminables expérimentalement pour tout couple correspondant à une espèce et un acide aminé donnés. Le tableau de ces coefficients est donné pour chacune des 16 espèces et pour chacun des 19 acides aminés analysables. Un certain nombre de conséquences nutritionnelles qui en découlent sont discutées, en particulier l'ampleur des variations intraspécifiques des acides aminés dans les protéines des grain(e)s, les variations comparées, en fonction du taux d'azote, des scores nutritionnels par espèce et entre espèces, celle du rapport leucine/isoleucine, ainsi que les changements éventuels dans l'ordre des acides aminés limitants et aussi ceux des coefficients de conversion de l'azote total en protéines réelles. En toute occasion, la connaissance de la composition en acides aminés des lots de grains utilisés dans les rations animales est désormais beaucoup plus simple à établir avec une précision et une sécurité accrues.

L'alimentation animale a recours depuis des décennies à des tables de composition des aliments. Pour les matières azotées, qui sont essentiellement constituées de protéines, notamment chez les grain(e)s, des tables de composition en acides aminés ont progressivement été établies. A partir des années 1960 où apparut l'analyse des acides aminés par chromatographie en milieu liquide, leur détermination gagna en possibilités de rigueur et de fiabilité au fur et à mesure de l'automatisation de cette chromatographie sur colonne. Une revue de Pion et Fauconneau (1968) sur ces compositions fut suivie par la parution d'un ouvrage de la FAO (1970) où étaient réunies, après un tri plus ou moins sélectif, les compositions moyennes en acides aminés des aliments les plus divers et les plus variés qui soient. De telles données ont été remises à jour dans plusieurs ouvrages récents (INRA 1984, 1988,

(1) Les céréales produisent des **grains** qui sont des fruits dont les graines ne sont pas séparables (voir § 1.1. Les légumineuses et le tournesol produisent des fruits dont on sépare et récolte les **graines**. Suivant les cas, nous serons donc conduits à parler de grains, de graines, ou encore, pour l'ensemble des deux, de **grain(e)s**.)

1989, Chung et Pomeranz 1985). Cependant depuis une dizaine d'années on observe en la matière une triple évolution : d'abord la poursuite de l'accroissement des tonnages de grains récoltés (et dévolus en majeure partie à l'alimentation animale dans les pays développés) ; ensuite une précision accrue dans le calcul des rations pour animaux d'élevage grâce aux progrès constants des sciences de la nutrition ; en dernier lieu, l'amélioration des connaissances sur la composition des protéines des grain(e)s.

Que ce soit à l'échelon planétaire ou à l'échelon national, la production des grain(e)s, tant céréales que légumineuses ou oléagineux ne cesse de croître comme le montre une comparaison sur un septennat de la moyenne triennale 1986-88 avec 1979-81, d'après les données de la FAO (1989). Pour les céréales, en dépit d'une diminution des surfaces cultivées, tant au niveau mondial (- 2 %) que français (- 5 %), la production est passée en 7 ans sur la planète de 1,6 à 1,8 milliards de tonnes (+ 13,4 %) et, en France, de 46 à 53 millions de tonnes (+ 15,4 %) grâce à l'augmentation des rendements. En matière de graines légumineuses et oléagineuses, superficies et rendements ont augmenté, la production totale passant de 173 à 215 millions de tonnes au niveau mondial (+ 24 %) et de 1,5 à 6,5 millions de tonnes au niveau français, soit une multiplication par 4,3.

Parallèlement, l'évaluation des besoins des animaux domestiques, tant monogastriques (INRA 1984, Henry 1988) que ruminants (INRA 1988) marque des progrès permettant un affinement des calculs des rations et un ajustement de mieux en mieux adapté à l'espèce et au stade physiologique de l'animal consommateur, ajustement qui rend plus aisé l'émergence des acides aminés de synthèse. Le calcul des rations azotées implique la connaissance de la disponibilité et de la digestibilité des acides aminés ainsi que de la nature et du taux d'éventuels facteurs antinutritionnels. Mais au départ il implique d'abord la connaissance de la composition en acides aminés des aliments qui, pour une très large part, sont à base de moulture de grain(e)s ou de produits dérivés de ces dernières.

En regard des progrès réalisés en nutrition animale, les données utilisées pour la composition des protéines des grain(e)s correspondent à des valeurs moyennes et négligent implicitement les variations existantes. Pour les grain(e)s à maturité, d'une part on sait depuis un siècle que leur taux de matières azotées peut varier dans de larges proportions chez une espèce ou chez une variété déterminée : du simple au quadruple ou même au quintuple chez plusieurs céréales par exemple. Ceci revient à dire que la teneur totale en acides aminés, sans préjuger de la composition, varie dans les mêmes proportions. Mais ce phénomène est en partie tamponné par la taille des lots - et donc le nombre considérable - de grain(e)s manipulé(e)s ou utilisé(e)s au niveau de l'exploitation agricole, des sites de stockage, ou des traitements industriels, de sorte qu'il est souvent oublié ou méconnu. D'autre part, divers auteurs signalent périodiquement depuis un demi siècle que la composition en acides

aminés des grain(e)s d'une même espèce est susceptible de variations importantes. Cependant, jusque vers les années 1970, peu de travaux ont abordé sérieusement et méthodiquement cette question qui reste encore confuse pour beaucoup à l'heure actuelle alors qu'elle est en grande partie résolue, comme se propose de le montrer la présente mise au point.

Son objet est en effet de faire le point des données récentes établies sur la composition en acides aminés des grain(e)s et ses variations chez 16 espèces de grande culture pour la plupart (10 céréales et 6 légumineuses ou oléagineuses). Une première partie s'arrêtera à quelques rappels sur les grain(e)s et leurs protéines. Une autre, à un survol des problèmes d'échantillonnage des grain(e)s et de ceux posés par l'analyse des acides aminés, problèmes trop méconnus de nombreux auteurs qui l'ont pratiquée peu ou prou. Une troisième partie présentera brièvement l'essentiel des résultats qui permettent désormais de prévoir par le calcul la teneur de grain(e)s d'une espèce donnée en un quelconque acide aminé à partir de la simple connaissance du taux d'azote total. Une dernière partie développera plus longuement les principales conséquences de tels résultats du point de vue nutritionnel.

1 / Quelques rappels sur les grain(e)s

1.1 / Constitution et réserves des graines

Chacun sait que la graine correspond à l'état ultime de l'ovule fécondé - et le fruit à l'état ultime de l'ovaire. La graine est en effet l'expression même du caractère vivipare des végétaux supérieurs les plus évolués (spermatophytes, jadis qualifiés de phanérogames). Comme chez les mammifères, ce caractère se traduit par la formation d'un nouvel individu dans l'organisme maternel, après fécondation d'un gamète femelle dépourvu de réserves nutritives. A l'intérieur de son enveloppe tégumentaire, la graine contient un embryon et aussi d'importantes réserves nutritives destinées à ce dernier et formées à partir de cellules ou de tissus différenciant suivant les types de graines. Chez les spermatophytes angiospermes qui comptent la quasi totalité des plantes cultivées, le phénomène de la double fécondation aboutit à la formation de deux zygotes quasiment jumeaux. Le principal, diploïde, est à l'origine de l'embryon qui donnera la jeune plantule. Le deuxième zygote, triploïde après fusion d'un gamète mâle avec deux gamètes femelles, aboutit à la formation d'un individu qualifié d'albumen qui s'hypertrophie rapidement en accumulant des réserves. Véritable kamikaze, il est destiné à être tôt ou tard digéré par l'embryon jusqu'au moment où les premières racines et feuilles permettront à la jeune plantule de devenir autotrophe.

Ainsi, chez les céréales, le grain (qui est botaniquement un fruit à cause des enveloppes externes issues de l'ovaire et adhérent à la graine) est constitué à maturité par un minuscule embryon représentant quelques % du

pois du grain (moins de 2 % dans le blé), et par un albumen, riche en amidon surtout et en protéines à l'apogée de son développement, correspondant à environ 90 % du grain.

En résumé, alors que chez les mammifères le jeune animal est alimenté aux dépens de sa mère par la lactation, chez les céréales, la jeune plantule se nourrit aux dépens d'un individu frère qu'elle consomme intégralement. Et de même que le lait des mammifères contient des protéines dont la principale, voire l'unique fonction, est de fournir des acides aminés au jeune, de même la graine contient essentiellement des protéines de réserve qui n'ont, pour la plupart, pas de fonction connue autre que trophique. Mais au fil de l'évolution, la sélection des protéines de réserve des graines a été ajustée aux conditions de vie de la graine et de la plantule et non pas aux besoins des prédateurs que sont les humains et les animaux domestiques : comme on le sait, l'équilibre des acides aminés des protéines des graines est parfois éloigné des profils moyens requis pour les mammifères.

1.2 / Azote aminé et azote total

Dans les grain(e)s, la quasi totalité de l'azote (97 à 98 %) est localisée dans les acides aminés qui sont eux-mêmes pratiquement tous combinés au sein des molécules de protéines (surtout de réserve). Dans ces protéines, comme dans celles de tous les êtres vivants, il y a 20 types d'acides aminés différents, ni plus, ni moins, contrairement à ce qu'écrivent encore quelques auteurs. Les éventuelles modifications chimiques des acides aminés ont toujours lieu après leur incorporation dans les chaînes protéiques et sont très exceptionnelles.

Le pourcentage presque négligeable d'azote non protéique dans la plupart des grain(e)s à maturité permet, avec une bonne approximation, d'assimiler l'azote des protéines réelles, c'est-à-dire celui des acides aminés qui leur sont incorporés, à celui des matières azotées totales (aussi qualifiées de protéines brutes). L'azote non protéique des grain(e)s est surtout constitué par des acides nucléiques. Quant à l'azote des acides aminés présents à l'état libre et qui sont presque uniquement de type protéique, il avoisine quelques millièmes de l'azote total et se trouve d'ailleurs pris en compte dans les analyses d'acides aminés des grain(e)s.

1.3 / Irréversibilité de la synthèse des protéines de réserve et interdépendance des taux de chacun des acides aminés

Au cours de la maturation des graines, au fur et à mesure de leur importation à partir de la plante mère ou de leur synthèse *in situ*, les acides aminés sont immédiatement incorporés dans les chaînes des molécules de protéines. En outre, très rapidement, la majeure partie de ces protéines est constituée par des protéines de réserve qui sont synthétisées de façon irréversible jusqu'à la maturité, sans jamais subir de dégradation ni de catabolisme. Aussi, comme les 20 acides aminés protéiques sont tous liés les uns aux autres dans les chaînes



polypeptidiques des protéines, leurs taux d'accumulation dépendent obligatoirement les uns des autres et par suite également de leur total qui, à une constante près, correspond au taux d'accumulation des protéines ou encore à celui de l'azote total. Il en résulte que les teneurs finales de chacun des acides aminés dans la matière sèche des graines ainsi que celle *N* de l'azote total sont interdépendantes. En dépit de son évidence, c'est là un point très important que beaucoup d'auteurs ont ou bien cru découvrir comme un résultat expérimental, ou mis en doute, ou encore le plus souvent ignoré.

L'accumulation de l'azote dans les graines résulte ainsi presque exclusivement de celle des acides aminés qui se combinent dans les protéines de réserve. Pour des raisons de simplicité d'expression, il est cependant commode de considérer le pourcentage *N* d'azote de la matière sèche des graines comme une variable indépendante et d'étudier les relations entre *N*

Dans les grain(e)s, la quasi-totalité de l'azote est localisée dans les acides aminés, eux-mêmes pratiquement tous inclus dans des protéines.

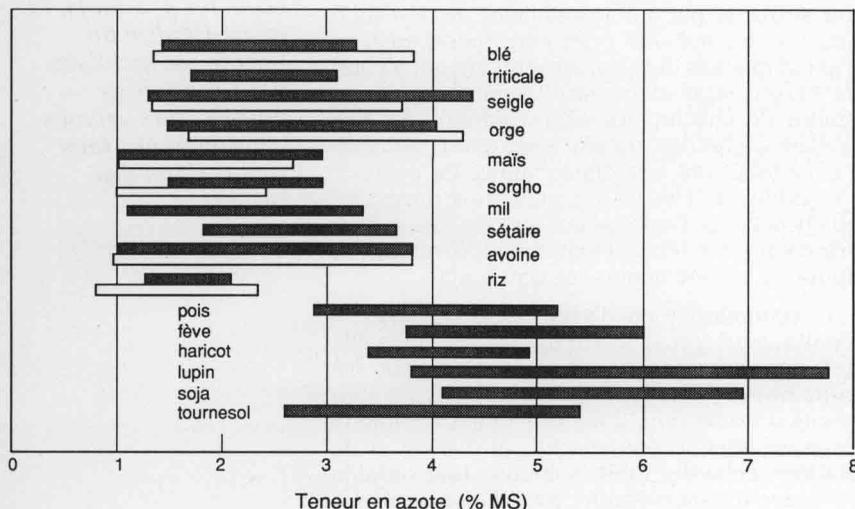
et la teneur A_i de la matière sèche en chaque acide aminé i (en g pour 100 g de matière sèche), c'est-à-dire les fonctions $A_i(N)$ dans la graine mûre, dans la mesure où ce sont des fonctions simples à décrire, ce qui est le cas : on verra plus loin que les corrélations entre A_i et N sont parfaitement linéaires.

2 / Sur l'échantillonnage et sur l'analyse et l'expression des compositions en acides aminés

2.1 / Echantillonnage des lots de grain(e)s et des moutures

La caractérisation des variations de composition en acides aminés avec le taux N d'azote chez les grain(e)s requiert le respect de plusieurs conditions relatives à l'intervalle de variation de N impliqué ; à l'effectif approprié d'échantillons soumis à l'analyse, tant au sein d'une même variété (génotype constant) que parmi toute une gamme de génotypes d'une espèce donnée ; aux précautions à prendre lors de la mouture des grain(e)s (précongelées) ainsi que pour les prélèvements des différentes aliquotes de mouture pour les diverses analyses chimiques (Mossé *et al* 1985, 1987). Il est de fait que parmi les innombrables publications sur les compositions en acides aminés des grain(e)s parues depuis près de 30 ans, ces diverses conditions ne sont jamais réunies, à l'exception de quelques travaux comme ceux d'Eppendorfer (1975, 1977, 1978).

Figure 1. Intervalles de variation du taux N d'azote des échantillons de grain(e)s des 16 espèces étudiées (en g pour 100 g de matière sèche). Les barres ombrées correspondent aux travaux du Laboratoire d'Etude des Protéines (INRA) cités par Mossé et Huet (1990) ; les barres blanches aux travaux d'Eppendorfer (1975, 1977, 1978). Le mil désigne le mil africain (*Pennisetum americanum*) et la sétairie désigne le mil aux oiseaux (*Setaria italica*).



Les corrélations linéaires mises en évidence entre A_i et N sont évidemment d'autant plus fiables que les taux d'azote N s'étendent pour chaque espèce sur l'intervalle le plus large possible. Or les échantillons les plus pauvres comme les plus riches en azote sont précisément les plus rares et les plus difficiles à trouver au sein des récoltes effectuées au niveau des exploitations. Comme le montre la figure 1, ces intervalles sont tels que pour chacune des 16 espèces étudiées, l'échantillon le plus riche contenait entre 2 et 4,5 fois plus d'azote total que le plus pauvre, cependant que les autres échantillons avaient des taux d'azote régulièrement échelonnés entre les deux extrêmes.

Plutôt que d'appliquer une technique peu fiable à un grand nombre d'échantillons, il est plus efficace d'analyser avec le maximum de précisions un nombre modéré d'échantillons. Aussi l'effectif moyen de ces derniers était-il voisin d'une vingtaine par espèce. De plus, dans la mesure du possible, entre le quart et la moitié des échantillons d'une espèce donnée correspondait à la même variété (avec des phénotypes différents, au moins pour le taux d'azote), les autres correspondant à toute une gamme de variétés (donc de génotypes différents).

2.2 / Analyse des acides aminés : quelques rappels et précisions

Les analyses d'acides aminés se raréfient actuellement et sont - momentanément - presque démodées, surtout eu égard à la lourdeur et au coût important des équipements requis et peut-être encore plus du travail laborieux et ingrat nécessaire pour les mener à bien. Aussi quelques rappels élémentaires à leur sujet peuvent-ils être salutaires.

Rappelons qu'il n'existe pas de composition complète en acides aminés publiée dans la littérature pour des mélanges ou des produits biologiques (sauf pour des protéines parfaitement pures dont la séquence a pu être déterminée). Aucune n'inclut la totalité des 20 acides aminés et beaucoup sont partielles, n'en donnant parfois qu'une quinzaine. On a pu pourtant approcher de près la détermination des 20 acides aminés dans les résultats qui sont relatés ici.

La méthode la plus éprouvée, tant pour des protéines pures que pour des mélanges de nombreuses protéines inclus au sein de produits biologiques, consiste dans une hydrolyse dans de l'acide chlorhydrique concentré provoquant la libération des acides aminés, suivie d'une séparation de ces derniers (par chromatographie sur colonne de résine échangeuse d'ions en milieu liquide), puis de leur dosage quantitatif. Or l'hydrolyse chlorhydrique n'est pas sans inconvénient. Elle détruit en effet le tryptophane, altère souvent les deux acides aminés soufrés, transforme l'asparagine en acide aspartique et la glutamine en acide glutamique (tableau 1). De plus, sérine, thréonine, tyrosine et histidine sont rapidement hydrolysées mais fragiles, une fois libérées en milieu chlorhydrique, tandis que valine et isoleucine sont stables à l'état libre mais lentes à être

Tableau 1. Caractéristiques ou modifications des acides aminés lors de l'hydrolyse de moutures de grains dans l'acide chlorhydrique concentré (HCl 6 N).

Acides aminés	Hydrolyse dans HCl	
	Rapide	Lente
Stables	Gly Ala Ile Phe Pro Lys Arg Asp Glu	Val Ile
Peu stables	Ser Thr Tyr His	
Transformés	Asn (\leftrightarrow Asp) Gln (\leftrightarrow Glu)	
Altérés	Met Cys	
Détruit	Trp	

hydrolysées. Devant cet état de fait, la solution consiste à doser : le tryptophane après une hydrolyse spéciale en milieu alcalin ; les soufrés après une hydrolyse chlorhydrique précédée d'une oxydation performique produisant des dérivés stables ; le total des deux amidés, asparagine plus glutamine, par une hydrolyse chlorhydrique ménagée ; le quatuor des fragiles vite libérables, après une hydrolyse courte (15 h) ; le binôme des stables lentement libérés, après une hydrolyse longue (48 h) ; tous les autres acides aminés après une hydrolyse de durée classique (24 h). Tous les détails de ces techniques sont décrits ailleurs (Mossé et al 1987). De la sorte, ce sont six hydrolyses différentes auxquelles ont été soumis tous les échantillons de la plupart des espèces examinées ici. En comparaison, la plupart des résultats publiés résultent d'une seule hydrolyse (environ 24 h), parfois doublée d'une autre pour les soufrés. L'utilisation de 6 hydrolyses différentes présente plusieurs avantages. Outre les déterminations individuelles des 16 acides aminés autres que le quatuor asparagine, acide aspartique, glutamine, acide glutamique, on obtient pour ce quatuor 3 données fournissant les 3 totaux partiels suivants : asparagine + glutamine (par l'azote amidé) ; asparagine + acide aspartique, abrégé Asx (= Asn + Asp) et dosé sous forme d'acide aspartique ; et glutamine + acide glutamique, abrégé Glx (= Gln + Glu) et dosé sous forme d'acide glutamique. D'autre part une heureuse coïncidence fait qu'asparagine et acide aspartique ont la même masse molaire, à 1 dalton près, et qu'il en est de même pour glutamine et acide glutamique : ceci permet de dresser des bilans pondéraux fournissant le poids total des acides aminés ou celui de leurs résidus (voir leur définition au paragraphe suivant). De plus la connaissance de l'azote amidé permet la détermination du total de l'azote des acides aminés et autorise à dresser des bilans azotés, précieux comme indices de la qualité des analyses et comme information pour calculer, par exemple, le véritable coefficient de conversion de l'azote en protéines (Mossé 1990). Enfin, comme divers acides aminés peuvent être déterminés à partir de plusieurs des hydrolysats obtenus, des recoupements sont possibles qui accroissent la fiabilité des dosages.

Rappelons enfin que les déterminations quantitatives obtenues avec des analyseurs par-

tiellement automatisés sont toujours étalonnées grâce à des solutions standards (des 20 acides aminés à l'état libre) achetées dans le commerce mais qui sont parfois inexacts. En outre divers facteurs peuvent entraîner une dérive des réponses des analyseurs au cours du temps. Aussi la reproductibilité et l'exactitude des résultats présentés ont-elles été systématiquement contrôlées par des analyses périodiques d'hydrolysats (stockés pour une longue durée au congélateur sous forme d'aliquotes) de 2 protéines de composition rigoureusement connue (lysozyme d'oeuf de poule et sérumalbumine humaine) et d'une préparation au laboratoire d'une farine délipidée de soja.

2.3 / Expression des compositions en acides aminés

Il y a une vingtaine de façons différentes d'exprimer une composition en acides aminés et une bonne dizaine d'entre elles sont répandues dans la littérature scientifique ou technique, ce qui ne simplifie guère les comparaisons.

Une composition s'exprime par un ensemble de rapports ou de quotients dont le numérateur correspond à une quantité d'acide aminé (ou de résidu d'acide aminé, comme expliqué un peu plus loin) et le dénominateur, soit à une quantité de produit biologique, soit à une quantité d'azote ou de protéine(s), soit encore à la quantité totale d'acides aminés (ou de résidus) retrouvés par analyse.

Le numérateur peut être exprimé en poids d'acide aminé (le plus souvent en g, parfois en mg) ou en nombre de moles ou encore en poids d'azote de l'acide aminé, ce qui représente déjà quatre possibilités. Une cinquième correspond au poids de résidu d'acide aminé. En effet, dans toute protéine, les acides aminés sont enchaînés linéairement les uns aux autres et reliés par des liaisons peptidiques dont la formation entraîne la perte d'une molécule d'eau : l'enchaînement de n acides aminés successifs entraîne la perte de $n-1$ molécules d'eau. Le nombre n est suffisamment grand dans la moyenne des protéines pour assimiler $n-1$ à n et admettre que le poids de(s) protéine(s) analysée(s) est égal à la somme des poids des résidus d'acides aminés. L'expression en g de résidus pour le numérateur est donc beaucoup plus

Les compositions en acides aminés ont été déterminées sur des échantillons représentant une large gamme de taux d'azote : selon l'espèce, l'échantillon le plus riche contenait de 2 à 4,5 fois plus d'azote que l'échantillon le plus pauvre.

réaliste que celle en g d'acides aminés. Et contrairement à ce que croient beaucoup d'auteurs, 100 g de protéines correspondent, non pas à 100 g d'acides aminés, mais pour les protéines des grain(e)s, par exemple, à 116 ± 1 g d'acides aminés.

Pour le dénominateur, les expressions les plus usitées correspondent à un poids de matière sèche du produit biologique (hg ou kg), à un poids d'azote (g, hg ou kg), à un poids de protéines réelles ou bien souvent à un poids très approximatif de protéines conventionnelles (protéines brutes) obtenu en multipliant le poids d'azote par un « coefficient de conversion » : la valeur de 6,25 (qui revient à admettre implicitement que les protéines brutes contiennent 16 % d'azote) est universellement adoptée par les nutritionnistes, mais d'autres valeurs plus faibles (souvent 5,7) sont utilisées par les chimistes céréaliers. Le troisième type d'expression du dénominateur, en total d'acides aminés retrouvés, par exemple, équivaut à exprimer les compositions en fractions pondérales (% ou ‰). Son avantage est de faciliter les comparaisons d'analyses dont les rendements ne sont pas égaux. Son inconvénient est d'empêcher le calcul des rendements des analyses qui sont un précieux indice de fiabilité. En pareil cas, les publications sérieuses indiquent par ailleurs les rendements des analyses.

Dans le présent article, les compositions sont exprimées sous deux formes principales : en g de l'acide aminé i , soit dans 100 g de matière sèche des grain(e)s (A_i), soit dans 16 g d'azote total des grain(e)s (C_i). On a déjà désigné plus haut par N le pourcentage d'azote de la matière sèche des grain(e)s. De sorte que par définition on a la relation :

$$C_i = 16 A_i / N \quad (1)$$

Si élémentaire que soit cette remarque ou cette relation, elle semble avoir été absente de l'esprit de la plupart des publications en la matière.

3 / Relations entre composition en acides aminés et taux d'azote des grain(e)s

3.1 / Linéarité entre les variations des taux A_i d'acides aminés et du taux N d'azote

Les travaux qui sont à la base des résultats relatés ici ont permis de montrer que, pour chacune des 16 espèces étudiées et pour chacun des 20 acides aminés protéiques, les fonctions $A_i(N)$, ou si l'on préfère, les régressions de A_i en fonction de N sont strictement linéaires et donc de la forme :

$$A_i = a_i N + b_i \quad (2)$$

Les coefficients de corrélation sont voisins de l'unité et correspondent souvent à des niveaux de signification de l'ordre de 10^{-4} (Mossé et Huet 1990). Les coefficients a_i et b_i , rapportés dans le tableau en annexe avec les coefficients de corrélation r_i (après multiplication par 1 000) ne dépendent que de l'acide aminé i et de

l'espèce impliqués et cela, dans les larges intervalles de variation de N représentés sur la figure 1. En d'autres termes, quelles que soient les conditions d'environnement, de culture ou de fumure (méthodiquement explorées par Eppendorfer 1975, 1978) et quel que soit le génotype, à un taux d'azote N donné correspond une composition en acides aminés et une seule et vice versa.

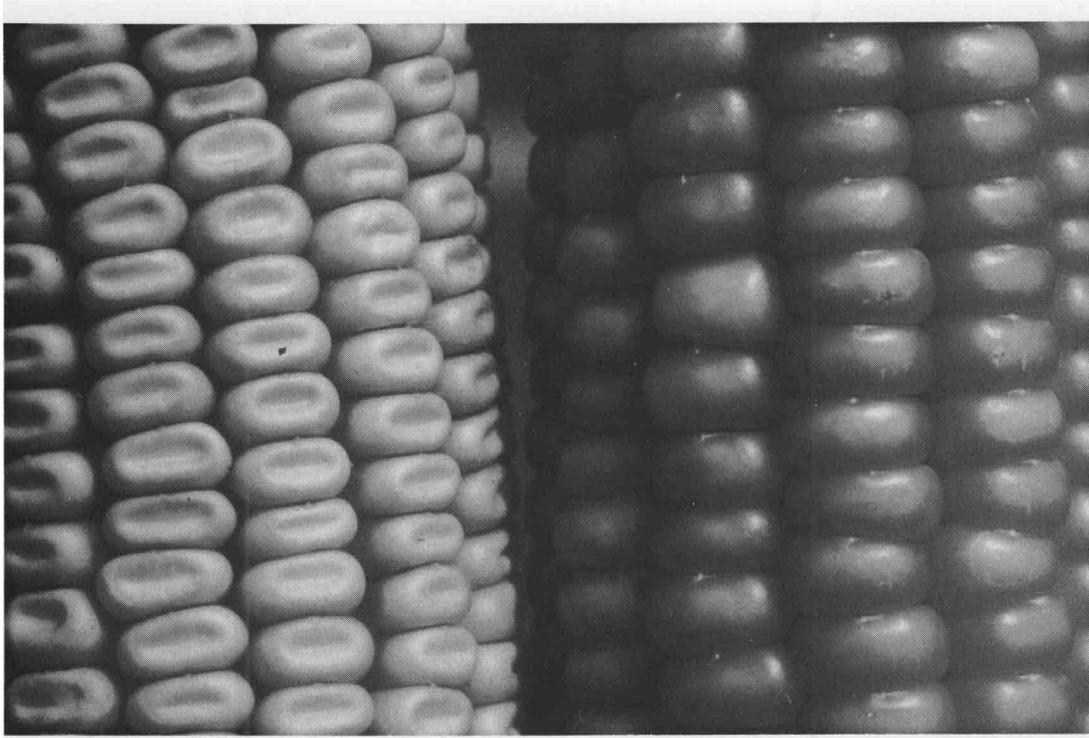
En vérité, dans les grain(e)s mûr(e)s et d'état sanitaire convenable, les variations intraspécifiques de composition en acides aminés ont une triple origine : analytique, phénotypique et génétique (Mossé et Huet 1990). Il est possible de démontrer que la principale cause des variations mentionnées dans de nombreuses données de la littérature scientifique est un artefact dû à l'imprécision des techniques analytiques mises en oeuvre. Moyennant des précautions analytiques sur lesquelles le présent article a insisté beaucoup, la seule source importante des variations de composition est d'ordre phénotypique, se traduisant surtout par une variation du taux global des protéines (c'est-à-dire de N), mais aussi, corrélativement, par des changements de composition qui peuvent atteindre de l'ordre de 100 % pour la teneur en certains acides aminés. Quant aux variations de composition d'origine génotypique, elles sont indéniabiles, comme en témoignent, par exemple, les changements intervariétaux de profil électrophorétique des protéines de réserve des graines, mais elles sont quantitativement négligeables et inférieures aux seuils de détection des techniques d'analyse d'acides aminés les plus élaborées.

3.2 / Signification de la linéarité de $A_i(N)$ sur le plan fondamental

La linéarité des fonctions $A_i(N)$ peut être interprétée comme le résultat d'un mécanisme relativement classique de la régulation de la protéosynthèse. Il est semblable à celui mis en évidence par Nomura (1984) pour la synthèse des 52 espèces moléculaires de protéines imbriquées dans la structure des ribosomes bactériens. Cette protéosynthèse est en effet régulée essentiellement au niveau de la transcription des gènes de structure, de telle façon que les 52 types de chaînes polypeptidiques impliquées soient synthétisées dans les proportions idoines sans excès ni manque d'aucune d'entre elles. Or chez les grain(e)s, si on compare deux échantillons d'une même espèce, l'un pauvre, l'autre riche en protéines, avec des taux d'azote respectifs $N1$ et $N2$ ($> N1$) l'équation (2) montre que la quantité de l'acide aminé i dans 100 g de matière sèche sera $A_i(N1)$ dans le premier échantillon et $A_i(N2)$ dans le deuxième. Donc dans 100 g de matière sèche, quand la quantité d'azote total augmente de $N2 - N1$ et les protéines brutes de $16(N2 - N1)$ g, la quantité d'acide aminé i augmente de $A_i(N2) - A_i(N1)$ g. Il en découle que dans le supplément de protéines brutes accumulées dans le deuxième échantillon par rapport au premier, la concentration de l'acide aminé i , exprimée en g pour 16 g d'azote est égale à :

$$16[A_i(N2) - A_i(N1)] / (N2 - N1) = 16 a_i$$

Pour les grain(e)s d'une même espèce, la teneur de la matière sèche en chaque acide aminé est reliée linéairement au taux d'azote : une augmentation du taux d'azote des grain(e)s correspond à une accumulation des protéines de réserve dont la composition est constante.



Pour une espèce donnée, les variations de composition en acides aminés d'origine génétique sont quantitativement infimes. Les seules variations importantes sont d'origine phénotypique, se traduisant presque exclusivement par une variation du taux global de protéines.

quantité qui n'est autre que la pente a_i (au coefficient 16 près) de la droite de régression entre A_i et N . Comme a_i est une constante caractéristique de l'espèce et de l'acide aminé impliqués, il en résulte que, lorsque l'on passe de grain(e)s pauvres à des grain(e)s riches en protéines, la composition en acides aminés du supplément de protéines déposées dans les grain(e)s est constante quels que soient les taux d'azote $N1$ et $N2$. Or ce supplément ne comporte pratiquement que des protéines de réserve. Ceci veut dire que, quel que soit le taux de protéines des grain(e)s mûr(e)s de l'espèce considérée, toutes les espèces protéiques qui composent ces protéines de réserve sont synthétisées dans les mêmes proportions mutuelles, exactement comme pour les protéines des ribosomes bactériens.

Les compositions en acides aminés des espèces moléculaires qui composent les protéines de réserve sont loin d'être toutes connues. Mais celles des principales familles de protéines de réserve sont connues et diffèrent souvent de façon importante. Ceci permet de déterminer la proportion de ces familles au sein des protéines de réserve. Par exemple, chez le maïs, les protéines de réserve du grain contiennent une proportion de prolamines (les zéïnes) double de celle des glutélines (Mossé *et al* 1986) alors que chez le sorgho la quantité de prolamines n'est que 1,5 fois celle des glutélines dans les protéines de réserve (Mossé *et al* 1988).

En outre la linéarité des fonctions $A_i(N)$ suggère que tout se passe comme si la composition en acides aminés des grain(e)s résultait du mélange de deux groupes de protéines : des

protéines fonctionnelles correspondant à la machinerie cellulaire de la graine, d'une part, et des protéines de réserve, d'autre part (Martens et Bach Knudsen 1980).

3.3 / Conséquences pratiques

La connaissance des coefficients a_i et b_i rapportés dans le tableau en annexe pour les principales espèces cultivées pour leurs grain(e)s permet, par un simple dosage de l'azote d'un quelconque lot de grain(e)s d'une de ces espèces, d'en calculer rapidement la composition quelle que puisse être l'hétérogénéité de ce lot. Pour des rations nécessitant un profil déterminé d'acides aminés, elle permet aussi, parmi divers mélanges de deux ou plusieurs lots d'espèces différentes, de prévoir les combinaisons d'espèces, celles des taux d'azote et les proportions respectives des lots approchant au mieux le profil requis.

Si les teneurs (A_i) des grain(e)s en acides aminés varient linéairement avec N , il n'en est pas de même des concentrations (C_i) des acides aminés des protéines brutes (ou matières azotées totales) exprimées en g pour 16 g d'azote. La combinaison des relations (1) et (2) donne :

$$C_i = 16a_i + b_i/N \quad (3)$$

Cette relation montre que les fonctions $C_i(N)$ sont du second degré et représentées par des segments d'hyperboles équilatères (figure 2) ayant pour asymptote verticale l'axe des ordonnées C_i et pour asymptote horizontale une droite d'ordonnée égale à $16 a_i$; on retrouve ici le fait que quand N augmente, la composition en acides aminés de la graine tend vers celle des protéines de réserve.

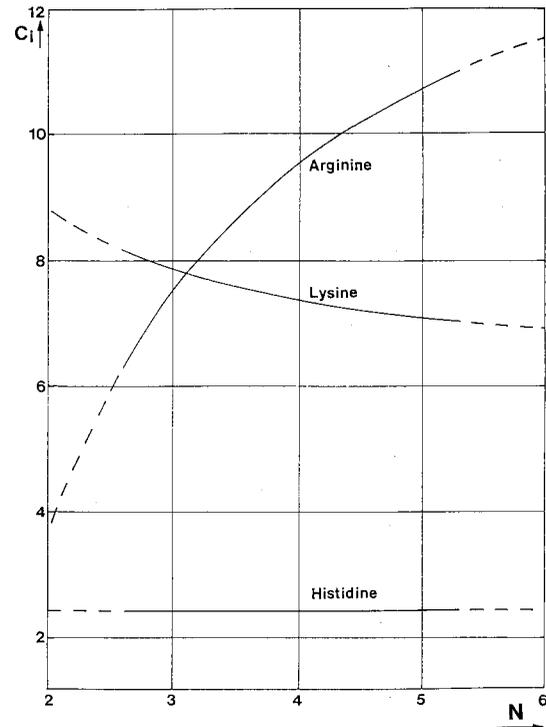
Suivant le signe du coefficient b_i , qui peut être négatif, voisin de zéro (ou nul) ou positif, les fonctions $C_i(N)$ sont respectivement croissantes, quasi constantes ou décroissantes. On peut montrer mathématiquement que les variations de C_i avec N sont d'autant plus importantes que la quantité $|b_i/a_i|$ est plus élevée pour une valeur ou pour une plage déterminée de N , d'une part, et que le taux d'azote N est plus faible, d'autre part. Ainsi dans les protéines du pois, quand N croît, la concentration en arginine augmente, celle de l'histidine reste constante, cependant que celle de la lysine diminue légèrement (figure 2). L'expérience montre que parmi les 20 acides aminés, le nombre de ceux dont la concentration dans les protéines brutes varie de manière significative, oscille entre 5 à 15 d'une espèce à une autre et avoisine le plus souvent une dizaine.

La relation (1) entre A_i et C_i montre que si $A_i(N)$ est linéaire, $C_i(N)$ ne peut l'être et *vice versa*. Or les publications relativement rares qui ont établi des corrélations entre N , d'une part, et A_i et C_i , de l'autre, ont toutes confirmé que les coefficients de corrélations entre A_i et N sont élevés pour tous les acides aminés tandis que celles entre C_i et N sont systématiquement faibles pour un nombre important d'acides aminés (Mossé et Huet 1990). Divers auteurs, comme par exemple Davies (1984) pour le pois se sont bornés à rechercher les corrélations entre C_i et N , trouvant parfois des niveaux de signification non négligeables, mais qui résultent toujours de l'étroitesse de l'intervalle de variation de N impliqué dans de tels travaux. Il est bien évident que dans un intervalle étroit de variation de N , presque n'importe quelle courbe peut être assimilée à une droite. Ainsi, Davies (1984) a analysé 91 échantillons de pois aux taux N d'azote compris entre 3,7 et 4,56, cependant que l'étude de 33 échantillons aux taux d'azote répartis entre 2,8 et 5,15 nous ont suffi pour démontrer la linéarité de $A_i(N)$ (Mossé *et al* 1987). Par ailleurs le calcul montre que, dans l'hypothèse où $C_i(N)$ serait linéaire, $A_i(N)$ serait alors une fonction parabolique passant par un maximum au-delà duquel A_i diminuerait quand N croît, ce qui correspond à une impossibilité. De sorte que, et les données expérimentales convenables, et le raisonnement montrent que C_i ne varie pas linéairement avec N comme c'est le cas pour A_i .

Une réduction du taux d'azote correspond à l'accroissement relatif des concentrations de certains acides aminés dans les protéines brutes : par exemple, le total méthionine + cystéine augmente de 60 % chez l'orge lorsque le taux d'azote passe de 3,3 à 1,1 %.



Figure 2. Variations comparées des concentrations C_i des acides aminés basiques dans les protéines brutes du pois en fonction du taux N d'azote des grain(e)s (Mossé *et al* 1987).



4 / Conséquences nutritionnelles

4.1 / Variations intraspécifiques de la concentration des acides aminés dans les protéines brutes

Dans un intervalle donné (N_1 , N_2) de variation du taux d'azote des grain(e)s, (avec $N_2 > N_1$), il est instructif de comparer les accroissements relatifs $100 \Delta C_i / C_i$ (exprimés en pourcentage) de la concentration C_i d'un acide aminé dans les protéines brutes. En pareil cas, l'accroissement relatif $\Delta C_i / C_i$ est égal à $[C_i(N_2) - C_i(N_1)] / C_i(N_1)$ ou bien $[C_i(N_1) - C_i(N_2)] / C_i(N_2)$ suivant que C_i est une fonction croissante de N ($b_i < 0$) ou décroissante ($b_i > 0$).

Chez les céréales, par exemple, quand le taux d'azote triple en passant de $N_1 = 1,12$ à $N_2 = 3,36$ (soit un taux de protéines brutes passant de 7 à 21 %), ce sont surtout la glutamine et la proline dont les concentrations augmentent le plus : la glutamine croît d'environ 40 % (orge), 45 % (blé ou seigle) ou même 100 % (triticale) et la proline d'environ 30 % (seigle), 40 % (blé), 60 % (orge) et 75 % (triticale). Glutamine et proline sont en effet très abondantes dans les prolamines, famille des protéines de réserve caractéristique de nombreuses monocotylédones et qui présente le plus fort taux d'accumulation parmi l'ensemble des protéines de réserve déposées dans le grain en maturation. Pour la même raison, la leucine abondante dans les prolamines du maïs, augmente d'environ 45 % chez cette espèce, et, curieusement, le

tryptophane, abondant dans les prolamines des mils, augmente de 25 (mil africain) ou 30 % (mil aux oiseaux appelé aussi sétaire).

Chez les légumineuses, l'arginine est le seul acide aminé subissant un accroissement relatif important d'environ 50 à 100 % suivant les espèces pour un doublement du taux d'azote. Ici encore, l'arginine est connue pour son abondance dans les légumineuses, famille de protéines de réserve des dicotylédones qui a souvent le plus fort taux d'accumulation durant la maturation de la graine.

En sens inverse une réduction du taux d'azote des céréales au tiers (de 3,36 % à 1,12 %) correspond à des accroissements relatifs importants de la concentration de plusieurs acides aminés dans les protéines brutes. La glycine croît dans des proportions variant de 40 à 70 % chez les maydées (maïs, sorgho, mils) et chez l'orge (50 %). L'alanine, de près de 50 % chez le triticale et l'orge. Le tryptophane, de 45 (maïs), 50 (blé) et 60 % (triticale et seigle). Le total méthionine + cystéine croît significativement chez toutes les céréales (sauf le mil aux oiseaux) : 40 (mil, avoine et riz) 50 (triticale et sorgho) ou même 60 % (orge). Mais, de tous les acides aminés, c'est malheureusement la lysine qui présente souvent les variations les plus spectaculaires chez les céréales : quand *N* décroît, elle augmente dans les protéines brutes de 40 (seigle), 55 (blé et maïs), 60 (orge et mil), 70 (sorgho), 80 (triticale) et même 110 % (mil aux oiseaux).

Chez les légumineuses, pour une baisse de moitié de *N*, à part le tryptophane qui croît de 40 % chez le lupin et la lysine de 30 % chez le soja (inférieur en cela aux autres légumineuses de la présente étude), seul le total des soufrés croît significativement, de 40 (pois et haricot), 50 (soja) ou 60 % (lupin), à l'exception de la fève où il varie peu.

Quant au tournesol, il est remarquable par la modicité des variations (toujours ≤ 20 %) de composition de ses protéines brutes. A cet égard, il est suivi de près par l'avoine chez qui seul le total des soufrés diminue significativement quand *N* croît dans les limites précisées ci-dessus.

4.2 / Variations inter et intraspécifiques des scores nutritionnels des acides aminés indispensables limitants en fonction de *N*

Dans le paragraphe précédent, le survol des variations de la concentration C_i en acides aminés dans les protéines brutes en fonction de *N* ne préjuge pas, pour les indispensables, en particulier pour les plus limitants, de leur niveau initial ou final dans les protéines brutes. La seule façon d'appréhender en même temps le niveau de ces acides aminés et ses variations et de les situer les uns par rapport aux autres chez diverses espèces consiste à représenter graphiquement les variations des scores nutritionnels des plus limitants en fonction de *N*.

a / Bases de calcul des scores

Le score nutritionnel (« chemical score » pour les anglo-saxons) d'un acide aminé indispensable est défini comme le rapport, exprimé en pourcentage, de sa concentration en g pour 16 g d'azote de l'aliment concerné, à sa concentration en g pour 16 g d'azote d'une protéine de référence (qualifiée aussi de standard ou d'équilibrée). Une telle protéine de référence peut correspondre, comme on le sait, à un mélange de protéines réelles (protéines de l'oeuf ou du lait, par exemple). Mais il peut s'agir aussi d'une protéine équilibrée théorique ou idéale pour une espèce animale donnée à un stade physiologique déterminé (Henry 1988). Seuls les acides aminés limitants ont des scores inférieurs à 100 %, mais il est intéressant, pour les diverses sources d'aliments, de les classer par ordre croissant de score.

A l'instar de Seligson et Mackey (1984), on peut objecter qu'un tel classement des acides aminés par score change parfois de façon non négligeable en fonction du mélange protéique de référence choisi. Pour l'espèce humaine, la comparaison des standards correspondant à l'oeuf de poule ou au lait de femme avec ceux suggérés successivement par les FAO/WHO (1973) ou le NRC (1980) montre que le profil des indispensables en pourcentage de leur total est quasiment le même. A partir du moment où

Tableau 2. Comparaison des besoins en acides aminés (FAO-WHO, 1973) avec la protéine idéale chez le porc en croissance d'après Wang et Fuller (1987).

Acides aminés	Besoins FAO	Protéine idéale	
	mg/g d'azote	% de lysine	
Lys	340	100	100
Thr	250	73	72
Met + Cys	220	64	64
Trp	60	18	19
Ile	250	73	63
Leu	440	127	99
Val	310	91	65
Phe + Tyr	380	109	104
His (¹)	-	-	26
Arg (¹)	-	-	45

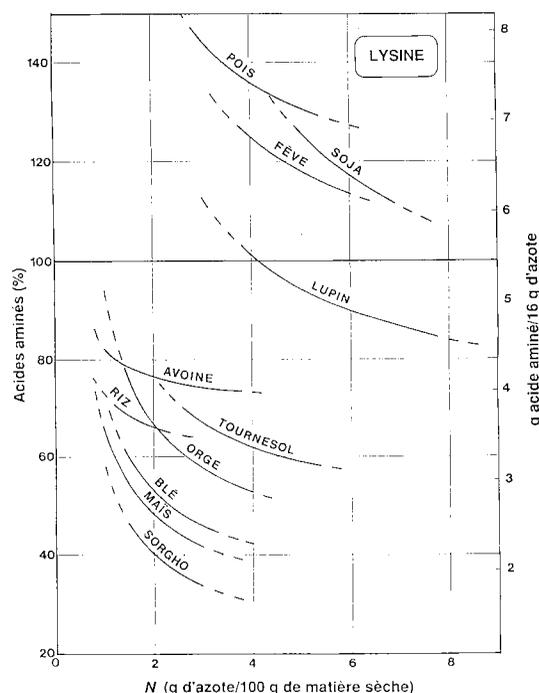
(¹) d'après INRA (1984).

Le score nutritionnel de chaque acide aminé est calculé en comparant sa concentration dans les protéines brutes de la graine à celle dans une protéine de référence, par exemple une protéine équilibrée idéale pour un animal donné.

l'état physiologique est pris en compte pour l'espèce humaine (FAO/WHO/UNU 1985) ou pour l'espèce porcine (Henry 1988), il entraîne des différences importantes dans les besoins en indispensables. Les valeurs présentées en annexe permettent, pour n'importe laquelle des 16 espèces étudiées et pour n'importe quel état physiologique, le calcul de tels scores. Cependant, le tableau 2 montre que le standard FAO/WHO (1973) correspond à une valeur moyenne entre les besoins des humains réprécisés récemment et ceux du porc rassemblés et discutés par Henry (1988). Aussi les figures 3 à 6 illustrent-elles de telles comparaisons basées sur le standard moyen FAO/WHO (1973).

Pour faciliter l'interprétation des graphiques des figures 3 à 6, les espèces les moins répandues en France, telles que tritcale, seigle, mil aux oiseaux, haricot n'ont pas été figurées, non plus que le mil africain et le tournesol, chaque fois que les scores de ces deux espèces ont des variations très proches de l'une des espèces représentées.

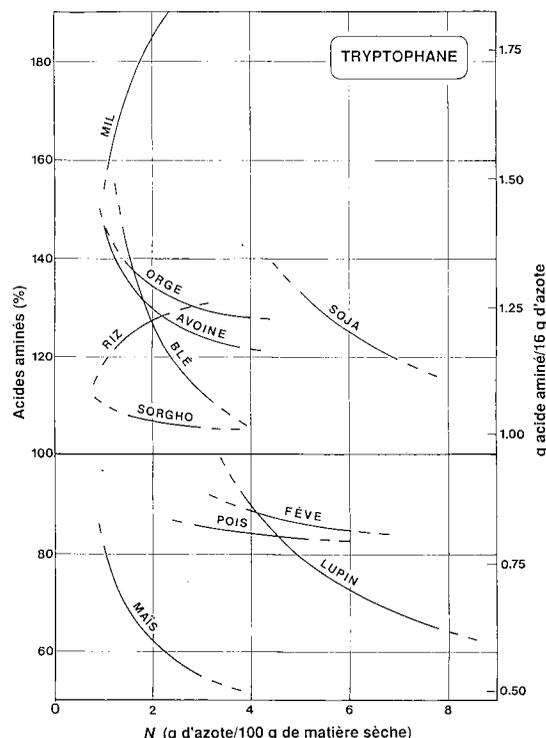
Figure 3. Variations du score nutritionnel de la lysine (ordonnées de gauche) chez quelques céréales et légumineuses et de sa concentration dans les protéines brutes (ordonnées de droite), en fonction du taux N d'azote des grain(e)s. Le score est calculé par rapport aux besoins définis par la FAO/WHO (1973).



b / Acides aminés indispensables les plus limitants

La figure 3 illustre, en y apportant quelques nuances, une classification relativement connue des espèces pour le taux de lysine dans leurs protéines. La supériorité des légumineuses sur les céréales y apparaît manifeste, le pois battant tous les records, même comparé à la graine de soja ; mais le lupin se montre légè-

Figure 4. Variations du score nutritionnel de la méthionine et de la cystéine (ordonnées de gauche) chez quelques céréales et légumineuses et de leur concentration dans les protéines brutes (ordonnées de droite), en fonction du taux N d'azote des grain(e)s. Le score est calculé par rapport aux besoins définis par la FAO/WHO (1973).



rement déficient aux taux de protéines les plus répandus. Le haricot (non figuré) a des variations très voisines de celles de la fève. A l'opposé, les céréales et le tournesol montrent des déficiences plus ou moins notoires suivant le taux d'azote. Le sorgho est bon dernier. Il présente en outre des variations de scores importantes (chute de 60 % pour $N = 1$ à 30 % pour $N = 2$), comme d'ailleurs aussi le maïs, le blé (avec lequel coïncide pratiquement le mil africain non représenté) et l'orge. L'avoine est de loin la céréale la plus favorable avec un score peu variable et voisin de 75 %. Elle est suivie par le riz et le tournesol avec une bonne dizaine de % en moins. On peut noter que pour $N = 1,1$, blé et riz ont le même score (73 %), c'est-à-dire même concentration en lysine dans leurs protéines brutes. Mais il est vrai que les blés à 1,1 % d'azote sont rarissimes alors que ce taux est très fréquent chez les riz d'Extrême Orient. Ceci explique en partie la réputation un peu surfaite du riz pour sa teneur en lysine, supérieure à celle du blé, du maïs et du sorgho, mais qui n'en est pas moins nettement plus faible que celle de l'avoine et inférieure aussi à celle de l'orge sauf si $N > 2,2$, taux d'azote que n'atteignent presque jamais les grains de riz. Ceci dit, un sorgho à 1 % d'azote, teneur assez répandue chez cette espèce, a des protéines plus riches en lysine et donc un score meilleur qu'une orge contenant plus de 2,7 % d'azote, taux fréquent chez les orges. Ceci illustre l'importance du taux d'azote dans la qualité protéique des grain(e)s.

L'importance de ces variations du score d'un acide aminé en fonction du taux d'azote des grain(e)s dépend bien évidemment de la concentration de cet acide aminé dans le mélange protéique de référence : lorsque cette concentration est modeste, elle tend à amplifier ces variations de scores. C'est un aspect qu'illustre la figure 4 relative au total des soufrés. On y voit en particulier que l'avoine, espèce aux protéines les mieux pourvues de toutes, a un score qui n'en chute pas moins de 180 à 120 % quand son taux d'azote passe de 1 à 4 %. Comparée avec la précédente, la figure 4 montre aussi une inversion connue des situations entre céréales et légumineuses : la plupart des céréales ont des protéines excédentaires par rapport aux besoins, à l'exception du sorgho et des orges riches en azote dont les scores peuvent chuter jusqu'à 85 % ; à l'inverse, à l'exception du soja tout juste équilibré avec la référence adoptée ici, les légumineuses ont des scores qui, quand N croît, passent de 100 à 60 % chez le lupin, 85 à 65 % chez le pois, mais restent pratiquement constants chez la fève (68 ± 1 %) qui a le plus mauvais score parmi les 16 espèces comparées ici.

La figure 4 ne rend cependant pas compte du score de la méthionine seule. Dans la mesure où elle doit représenter environ la moitié du total des soufrés pour le porc (Henry 1988) soit 1,75 g pour 16 g d'azote, son score est toujours supérieur à 100 % chez les céréales pauvres en protéines (soit pour $N = 1,12$) : 130 % (maïs), 145 % (riz) et 150 % (mil africain). Mais il tombe à 80 % chez le triticale et le sorgho et même 70 % chez l'orge lorsque les grains de ces trois espèces sont riches en protéines ($N = 3,36$). Légèrement excédentaire chez le tournesol, la méthionine est sérieusement limitante chez le pois (50 ± 5 %), la fève (40 à 45 %) et le lupin riches en protéines (50 %), et modérément chez le soja riche en protéines (85 %).

Pour le tryptophane, souvent non ou mal dosé, la figure 5 montre un comportement carrément différent de celui de la lysine et des soufrés. Quand N croît, son score chute considérablement chez le blé et plus modérément chez l'orge, l'avoine pour autant devenir limitant chez ces espèces. Il baisse beaucoup chez le maïs chez qui il atteint le plus faible score (soit 53 % pour $N = 3,36$) parmi les 16 espèces envisagées, et plus modérément chez le lupin (passant d'environ 90 à 65 %). Il est à peu près constant, mais non limitant, chez le sorgho et il oscille entre 90 et 85 % chez le pois et la fève. Curieusement il augmente chez le riz et surtout chez le mil africain qui bat tous les records, passant de 160 % ($N = 1,12$) à près de 200 % ($N = 3,36$). Les variations de score du tryptophane en fonction de N sont donc les plus diverses, tant dans leur sens (décroissance ou croissance) que dans leur ampleur et leur répartition interspécifique par rapport à l'équilibre.

Avec la thréonine (figure 6) les variations sont moins spectaculaires qu'avec les acides aminés précédents. Elles sont en effet limitées à l'intervalle 75-120 % pour la dizaine d'espèces représentées sur la figure 6 comme d'ailleurs pour les six autres. Fève, maïs, avoine et sur-



tout riz, orge et blé sont déficitaires quels que soient leurs taux d'azote. Mil africain, pois lupin le sont aussi quand ils sont riches en azote, mais ils sont excédentaires lorsqu'ils sont pauvres en azote. Seul le soja est toujours excédentaire avec un score voisin de 110 %. Le même type de commentaires peut être fait avec la valine (figure 6) dont le score change encore moins que celui de la thréonine, et dans un intervalle un peu plus élevé (85-125 %).

Pour l'alimentation humaine ou animale, les céréales présentent des déficiences en lysine plus ou moins importantes, et qui augmentent avec le taux d'azote des grains.

Figure 5. Variations du score nutritionnel du tryptophane (ordonnées de gauche) chez quelques céréales et légumineuses et de sa concentration dans les protéines brutes (ordonnées de droite), en fonction du taux N d'azote des grain(e)s. Le score est calculé par rapport aux besoins définis par la FAO/WHO (1973).

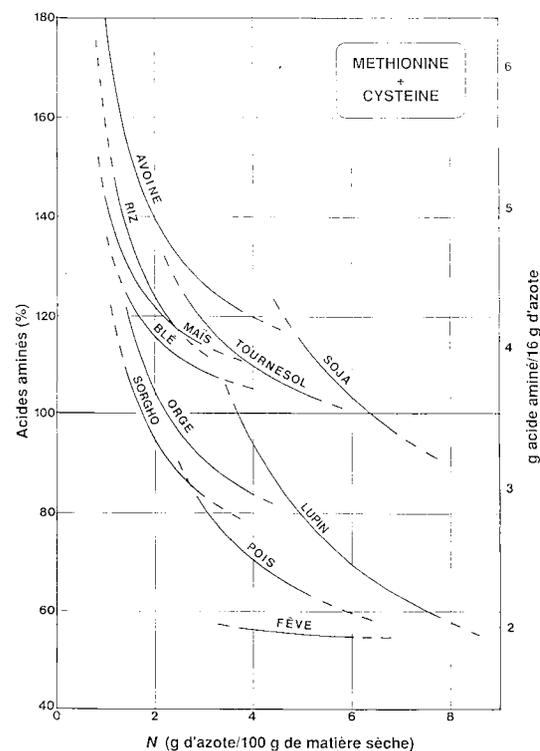
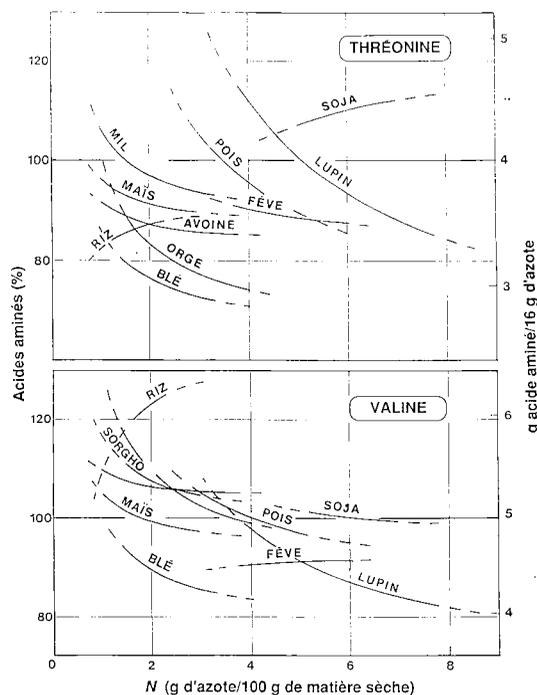


Figure 6. Variations du score nutritionnel de la thréonine et de la valine (ordonnées de gauche) chez quelques céréales et légumineuses et de leur concentration dans les protéines brutes (ordonnées de droite), en fonction du taux N d'azote des grain(s). Le score est calculé par rapport aux besoins définis par la FAO/WHO (1973).



c / Autres acides aminés indispensables

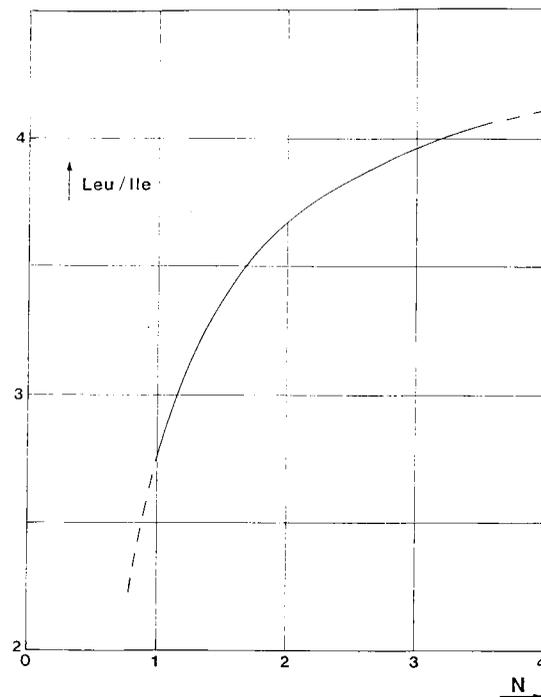
Il en est de même pour la leucine et l'isoleucine dont les scores avoisinent $100 \pm 10\%$ chez la plupart des 16 espèces. Le seigle est le plus pauvre en leucine (80 %) et en isoleucine (75 à 85 %). A l'opposé, les maydées sont exceptionnellement riches en leucine. Ainsi le rapport leucine/isoleucine (rapport pondéral et aussi molaire), les deux ayant la même masse moléculaire, qui peut être aisément calculé à partir des données du tableau 2 est toujours ≤ 2 chez les 12 autres espèces mais peut largement excéder cette valeur chez les maydées. Chez le maïs, par exemple, la figure 7 montre qu'il augmente avec N et passe d'environ 2,9 pour $N = 1,12$ à plus de 4 pour $N = 3,36$.

Le total phénylalanine + tyrosine n'est jamais limitant et l'histidine ne l'est modérément (80 %) que chez le seigle, l'orge et le sorgho riches en protéines et chez l'avoine pauvre en protéines. Enfin l'arginine n'est jamais limitante chez aucune des 16 espèces dans la mesure où son besoin correspond à environ la moitié de celui en lysine. Par contre elle risque d'être surabondante chez les légumineuses telles que pois, fève et lupin lorsqu'elles sont riches en protéines : alors son taux atteint de 3 à 3,5 fois ce besoin en pareil cas.

4.3 / Variation intraspécifique de l'ordre de limitation des acides aminés en fonction de N

Les données du tableau en annexe permettent, pour chaque espèce, de classer en fonc-

Figure 7. Variations chez le maïs du rapport leucine/isoleucine (rapport pondéral et molaire) en fonction du taux N d'azote du grain.



tion du taux d'azote les acides aminés limitants par ordre d'importance. Ainsi chez le seigle, le calcul sur la base du standard FAO/WHO (1973) montre que la lysine est toujours l'acide aminé limitant primaire. Mais l'ordre des 5 acides aminés suivants change avec N . En effet, comme le montre le tableau 3, la leucine, limitant secondaire pour $N < 1,6$ est supplantée par l'isoleucine qui, de sa 4^e position pour $N < 1,6$ passe à la seconde pour $N > 1,6$. En outre, pour $N = 1,6$, leucine, isoleucine et thréonine sont les 3 acides aminés colimitants secondaires. Quand on passe à des taux d'azote encore plus élevés, la leucine devient graduellement le 6^e acide aminé limitant dès que $N > 3,3$, tandis que le tryptophane, en 6^e position pour la plage $1,6 < N < 2,1$ remonte graduellement à la 3^e pour $N > 3,6$. En même temps la valine oscille, passant de la 5^e position (pour $N < 2,1$) à la 6^e dans l'intervalle $2,1 < N < 3,3$, puis de nouveau remonte à la 5^e pour $N > 3,3$.

De même, chez le blé, l'ordre de limitation : lysine, thréonine, valine, leucine, isoleucine change pour les grains très pauvres en protéine. La valine passe d'abord au 4^e rang, entre la leucine et l'isoleucine si $N < 1,4$, puis au 5^e rang si $N < 1,2$. Et ainsi de suite, avec bien entendu les nuances pouvant dépendre du standard de référence adopté. Ces exemples montrent que chez certaines espèces l'ordre de limitation des acides aminés en fonction de N n'est pas immuable.

4.4 / Autres exemples de variations calculables

Il est souvent commode d'exprimer les besoins en chaque acide aminé indispensable en pourcentage pondéral de la lysine. Comme

Pour une même espèce, l'ordre des acides aminés limitants peut varier en fonction du taux d'azote total.

cette dernière décroît malheureusement toujours de façon plus ou moins significative chez toutes les graines des 16 espèces envisagées lorsque *N* croît, de tels pourcentages changent considérablement pour les acides aminés indispensables susceptibles d'augmenter avec *N*. Par exemple quand *N* triple de 1,12 à 3,36 %, chez le maïs, le rapport leucine/lysine passe de 312 à 700 % et chez le mil le rapport tryptophane/lysine de 39 à 78 %, alors que les besoins pour le porc en croissance correspondent respectivement à 72 et 18 % (INRA 1984). De même quand *N* double chez le pois (de 2,6 à 5,8) ou chez le lupin (de 3,8 à 7,6), le rapport arginine/lysine passe respectivement de 77 à 155 % et de 123 à 260 % alors que le besoin est estimé à 45 % chez le porc en croissance (Henry 1988).

Le même genre de calcul permet aussi de décrire et de représenter les variations de chaque indispensable par rapport à leur total. Il autorise aussi l'évaluation du rapport du poids total d'acides aminés retrouvés par analyse au poids total des résidus de ces acides aminés (c'est-à-dire au poids total des protéines réelles, au sens strict ou biochimique du terme). Comme on l'a mentionné plus haut (voir paragraphe 2.3), le calcul montre que 100 g de protéines de grain(e)s correspondent, quelle que soit l'espèce concernée, à une quantité pratiquement constante d'acides aminés : 116 ± 1 g.

Il est également possible de calculer avec une bonne précision les variations du fameux coefficient de conversion de l'azote en matières azotées totales, ou plutôt en protéines réelles, chimiquement parlant, ce qui n'est pas tout à fait pareil. En réalité, on peut démontrer que le coefficient de conversion de l'azote total en protéines réelles est toujours compris entre deux valeurs calculables, souvent très proches l'une de l'autre, et qui dépendent de la composition en acides aminés des grains, donc à la fois de l'espèce végétale et du taux d'azote des grains (Mossé 1990). Les résultats montrent que ce coefficient de conversion est presque constant chez plusieurs espèces : 5,65 (sorgho), 5,52 (soja), 5,50 (orge), 5,34 (seigle) et environ 5,2 (fève et tournesol). Mais chez les autres espèces il varie sensiblement. Il augmente avec *N* chez les autres céréales : quand *N* croît de 1,12 à 3,36, il passe respectivement de 5,38 à 5,94 (mil aux oiseaux) ; 5,50 à 5,75 (maïs) ; 5,30 à 5,40 (triticale) ; 5,30 à 5,35 (seigle et mil africain) ; 5,20 à 5,48 (blé) ; 5,20 à 5,41 (avoine). Chez le riz, beaucoup moins riche en protéines, quand *N* croît de 0,8 à 2,5, il croît de 5,13 à

5,45 : ceci montre qu'il est bien inférieur au coefficient 5,95 souvent adopté pour le riz. Enfin il diminue chez les autres légumineuses : quand *N* passe de 2,6 à 5,8 chez le pois, il décroît de 5,50 à 5,30 et quand *N* passe de 3,8 à 7,6 chez le lupin, il passe de 5,50 à 5,33. En gros, ce coefficient s'échelonne entre 5,1 et 5,95 pour les 16 espèces envisagées ici, valeurs qui sont en moyenne nettement inférieures au coefficient 6,25.

Conclusion

Les résultats qui viennent d'être passés en revue avec quelques-unes de leurs conséquences montrent que, sans être toujours spectaculaires, les variations du taux d'azote total des grain(e)s sont corrélatives de modifications significatives de la composition en acides aminés, modifications dont la nature et les lois sont à la fois déterminées, quantifiées et interprétées. Leur intérêt sera accru le jour, prochain peut-être, où le tri des grain(e)s suivant leur taux d'azote sera possible et automatisé au niveau de l'exploitation ou du silo, en même temps que le taux d'azote sera pris en compte dans les prix de vente. Ces résultats sont cependant limités aux grains entiers et ne s'appliquent pas à leurs fractions de mouture ou à leurs sous-produits. De plus les variations mises en évidence et quantifiées ont toujours tendance à s'atténuer parmi les grain(e)s les plus riches en protéines. Il reste que pour l'emploi des grain(e)s dans les rations animales, malgré la facilité qu'apportent les acides aminés de synthèse, il est possible de mieux utiliser les caractéristiques de leurs protéines. De plus, pour des mélanges variétaux comme pour des lots hétérogènes par leur taux d'azote, les données du tableau en annexe permettent de prévoir avec une sécurité et une précision accrues leur composition en acides aminés à partir d'un simple dosage du taux moyen d'azote du mélange ou du lot, sans nécessiter la mise en oeuvre d'analyses d'acides aminés lourdes et coûteuses. A l'heure où les céréales entrent pour moitié dans les aliments composés et où l'utilisation des protéagineux autres que le soja va croissant, tant en France que dans la CEE, il faut souligner que les équations (2) ou (3) appliquées aux données rapportées dans le tableau en annexe se prêtent aisément, en particulier pour les acides aminés indispensables, à une insertion dans les programmes informatiques des industries de l'aliment du bétail.

Tableau 3. Variations de l'ordre dans lequel les acides aminés sont limitants dans le grain de seigle (') suivant le pourcentage *N* d'azote du gain (derrière la lysine, qui est toujours le premier limitant).

Plages de <i>N</i>	2°	3°	4°	5°	6°
1,0 - 1,6	Leu	Thr	Ile		
1,6 - 2,1	Ile	Thr	Leu	Val	Trp
2,1 - 2,8	Ile	Thr	Leu	Trp	Val
2,8 - 3,3	Ile	Thr	Trp	Leu	Val
3,3 - 3,6	Ile	Thr	Trp	Val	Leu
> 3,6	Ile	Trp	Thr	Val	Leu

(') Les acides aminés sont classés par ordre décroissant de score nutritionnel calculé à partir des données du tableau 2 et du standard de référence de la FAO/WHO (1973).

Cet article développe une communication présentée à la table ronde organisée sous le patronage de l'Association Française de Zootechnie par l'ITCF sur le thème : « Les acides aminés pour porcs : évolutions récentes », en septembre 1988 au SIMAVIP.

Remerciements

Plusieurs collègues et amis permettront que je les remercie : M. Leuillet et B. Maupetit (ITCF) pour la fourniture de nombreux lots de grains appropriés ; à l'INRA, Y. Henry et B. Sève (Station de Recherches porcines, L'Hermitage) pour leurs précieux conseils ; J.C. Pernollet, Marie-Noëlle Pineau et Danielle Vivier pour la disponibilité et le travail du secrétariat, et tout particulièrement J. Baudet et J.C. Huet pour leur important travail analytique au Laboratoire d'Etude des Protéines (Versailles).

Références bibliographiques

- CHUNG O.K., POMERANZ Y., 1985. Aminoacids in cereal proteins and protein fractions. In : J.W. FINLEY and D.T. HOPKINS (ed.). Digestibility and amino acid availability in cereals and oilseeds. 65-107. American Association of Cereal Chemists, Inc St Paul, Minnesota.
- DAVIES R.L., 1984. Field peas (*Pisum sativum*) as a feed for growing and finishing pigs. 1. Nutrient levels in commercial crops. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 24, 350-353.
- EPPENDORFER W.H., 1975. Effects of fertilizers on quality and nutritional value of grain protein. In : Fertilizer use and protein production. 249-263. Proc. 11th coll. Internat. Potash Inst., Rönne Bornholm, Dk, IPI Berne.
- EPPENDORFER W.H., 1977. Nutritive value of oat and rye grain protein as influenced by nitrogen and amino acid composition. J. Sci. Food Agric., 28, 152-156.
- EPPENDORFER W.H., 1978. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium on amino acid composition and on relationships between nitrogen and amino acids in wheat and oat grain. J. Sci. Food Agric., 29, 995-1001.
- FAO, 1970. Teneur des aliments en acides aminés et données biologiques sur les protéines. Etudes de Nutrition de la FAO N° 24, FAO Rome, 285 p.
- FAO, 1989. Yearbook production 1988. FAO Statistics series N° 88, 42, 350 p.
- FAO/WHO, 1973. Energy and protein requirements. Nutrition Meetings Rep. Series, n° 52, FAO, Roma.
- FAO/WHO/UNU, 1985. Energy and protein requirements. Report of a joint FAO/WHO/UNU Expert consultation, Technical report series 724, WHO Geneva, 206 p.
- HENRY Y., 1988. Signification de la protéine équilibrée pour le porc : intérêt et limites. INRA Prod. Anim., 1, 65-74.
- INRA, 1984. L'alimentation des animaux monogastriques : porc, lapin, volailles. INRA publ. Paris, 282 p.
- INRA, 1988. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Dir. R. JARRIGE, INRA publ. Paris, 471 p.
- INRA, 1989. L'alimentation des monogastriques. 2^e éd. INRA Publications, Paris, 291 p.
- MARTENS H., BACH KNUDSEN K.E., 1980. Fractionating barley proteins by computer factor analysis. Cereal Chem., 57, 97-105.
- MOSSÉ J., 1990. Nitrogen-to-protein conversion factor for ten cereals and six legumes or oilseeds. A reappraisal of its definition and determination. Variation according to species and to seed protein content. J. Agric. Food Chem., 38, 18-24.
- MOSSÉ J., HUET J.-C., 1990. Amino acid composition and nutritional score for ten cereals and six legumes or oilseeds : causes and ranges of variations according to species and to seed nitrogen content. Sci. Aliments, 10, 151-173.
- MOSSÉ J., HUET J.-C., BAUDET J., 1985. The amino acid composition of wheat grain as a function of nitrogen content. J. Cereal Sci., 3, 115-130.
- MOSSÉ J., HUET J.-C., BAUDET J., 1986. Evidence from amino acid analysis for the constancy of composition of storage proteins accumulated in maize seed. J. Plant Physiol., 125, 199-205.
- MOSSÉ J., HUET J.-C., BAUDET J., 1987. Changements de la composition en acides aminés des graines de pois en fonction de leur taux d'azote. Sci. Aliments, 7, 301-324.
- MOSSÉ J., HUET J.-C., BAUDET J., 1988. The amino acid composition of whole sorghum grain in relation to its nitrogen content. Cereal Chem., 65, 271-277.
- NOMURA Y., 1984. La régulation de la synthèse des ribosomes. Pour la Science, 77, 68-80.
- NRC (National Research Council), 1980. Recommended dietary allowances, 9th ed., Nat. Acad. Sci., Washington DC, 72 p.
- PION R., FAUCONNEAU G., 1968. Les ressources mondiales actuelles et futures en protéines disponibles pour l'alimentation de l'homme. Leurs possibilités d'utilisation. In : Isotope studies on the nitrogen chain, Proceed. Symp. in Vienna, IAEA Vienna.
- SELIGSON F.H., MACKAY L.N., 1984. Variable predictions of protein quality by chemical score due to amino acid analysis and reference pattern. J. Nutr., 114, 682-691.
- WANG T.C., FULLER M.F., 1987. An optimal dietary amino acid pattern for growing pigs. Anim. Prod., 44, 476.

Summary

Amino acids in cereals, legumes and oilseeds : variation and prediction of composition as a function of seed nitrogen content in 16 crop species. Nutritional consequences.

There are sometimes large changes in grain amino acid composition. They are always correlated with those of grain nitrogen content. It has been shown for 16 crop species that these changes can be described by linear relationships between amino acid content in grain and nitrogen content. Some general data is firstly briefly reviewed on seeds, on their storage products, on proteosynthesis occurring during development and also on questions raised by amino acid analysis and expression of composition. The main features of these variations are interpreted from both basic and practical viewpoints. It is emphasized that the same kinds of linear relationships are obeyed, whether they result from environmental or cultivation conditions, or from fertilization or also from genotype. These relationships are defined by two coefficients which have been determined : they are reported in a table for each of the 16 species investigated and for each of the 19 amino acids which can be analysed. Practical and nutritional consequences are discussed, such as magnitude of intraspecific variation of amino acids in grain proteins, compared variations of chemical scores as a function of nitrogen content as well as intra and inter, species variation of the leucine/isoleucine ratio, modifications of the sequence in which amino acids of grains become limiting and also variations of the nitrogen to (true) protein conversion factor. Thus, amino acid composition of grain samples used for animal nutrition can be predicted with high accuracy and reliability from the mean nitrogen content.

MOSSÉ J., 1990. Acides aminés de 16 céréales et protéagineux : variations et clés du calcul de la composition en fonction du taux d'azote des grain(s). Conséquences nutritionnelles. INRA Prod. Anim. 3 (2), 103-119.

Annexe

Tableau des valeurs (multipliées par 1000) a_i , b_i , et r_i permettant le calcul des compositions en acides aminés en fonction du pourcentage N d'azote dans la matière sèche des grain(e)s. Pour les références, se rapporter à Mossé et Huet (1990).

Ainsi dans le blé, le taux de glycine dans le grain en g/100 g de matière sèche est égal à $A_{Gly} = (221 N + 71)/1000$ (avec un coefficient de corrélation $r_{Gly} = 0,996$) et la concentration dans les protéines brutes en g/16 g d'azote à $C_{Gly} = 0,016 (221 + 71/N)$.

Au bas des tableaux relatifs à chaque espèce sont indiqués les niveaux des coefficients de corrélation correspondant à une probabilité donnée, eu égard au nombre d'échantillons analysés.

BLÉ			
Gly	221 ± 3	71 ± 8	996
Ala	174 ± 4	108 ± 9	993
Val	242 ± 8	71 ± 19	986
Leu	419 ± 7	9 ± 17	996
Ile	230 ± 7	- 9 ± 16	988
Ser	323 ± 10	- 26 ± 24	986
Thr	165 ± 5	52 ± 12	986
Tyr	210 ± 6	- 30 ± 14	989
Phe	338 ± 7	- 87 ± 16	994
Trp	50 ± 4	53 ± 11	899
Pro	775 ± 20	- 305 ± 49	990
Met	88 ± 7	26 ± 16	930
Cys	121 ± 6	67 ± 15	962
Lys	108 ± 3	145 ± 8	986
His	134 ± 7	19 ± 9	994
Arg	258 ± 5	114 ± 12	994
Asx	270 ± 10	108 ± 25	980
Glx	2363 ± 38	-1138 ± 92	996
NH ₃	243 ± 5	- 95 ± 11	995

$r_i = 0,574 : P = 0,001$

SEIGLE			
Gly	192 ± 11	142 ± 31	983
Ala	210 ± 9	102 ± 26	990
Val	197 ± 13	173 ± 36	979
Leu	330 ± 14	79 ± 42	990
Ile	152 ± 9	102 ± 26	982
Ser	253 ± 14	40 ± 41	983
Thr	167 ± 9	78 ± 26	984
Tyr	137 ± 11	37 ± 33	965
Phe	304 ± 17	- 44 ± 50	983
Trp	33 ± 2	44 ± 7	982
Pro	785 ± 62	- 252 ± 179	968
Met	86 ± 8	22 ± 24	954
Cys	109 ± 21	55 ± 60	848
Lys	162 ± 8	133 ± 24	986
His	101 ± 6	54 ± 17	981
Arg	290 ± 12	41 ± 34	991
Asx	439 ± 19	66 ± 55	990
Glx	2050 ± 93	-1003 ± 270	989
NH ₃	221 ± 7	- 91 ± 17	996

$r_i = 0,803 : P = 0,001$

TRITICALE			
Gly	197 ± 6	141 ± 13	993
Ala	166 ± 9	185 ± 21	976
Val	220 ± 11	148 ± 25	980
Leu	380 ± 8	35 ± 17	997
Ile	208 ± 9	54 ± 20	985
Ser	288 ± 12	- 7 ± 27	986
Thr	145 ± 8	119 ± 19	974
Tyr	177 ± 9	27 ± 20	980
Phe	333 ± 11	- 113 ± 26	990
Trp	45 ± 8	62 ± 18	803
Pro	807 ± 37	- 477 ± 85	982
Met	64 ± 7	84 ± 15	922
Cys	107 ± 9	103 ± 21	943
Lys	109 ± 9	254 ± 20	947
His	121 ± 5	48 ± 11	988
Arg	248 ± 9	159 ± 21	988
Asx	252 ± 24	298 ± 55	930
Glx	2359 ± 98	-1569 ± 223	986
NH ₃	246 ± 8	- 160 ± 18	992

$r_i = 0,696 : P = 0,001$

ORGE			
Gly	157 ± 6	163 ± 15	995
Ala	155 ± 7	166 ± 18	992
Val	275 ± 22	128 ± 57	978
Leu	361 ± 10	132 ± 26	997
Ile	193 ± 8	74 ± 20	994
Ser	238 ± 8	81 ± 20	996
Thr	163 ± 3	93 ± 7	999
Tyr	181 ± 12	44 ± 29	986
Phe	371 ± 11	- 93 ± 28	997
Trp	73 ± 2	16 ± 5	998
Pro	999 ± 20	-533 ± 49	999
Met	57 ± 4	61 ± 9	986
Cys	82 ± 9	122 ± 23	960
Lys	133 ± 5	190 ± 11	996
His	111 ± 4	45 ± 10	996
Arg	237 ± 5	126 ± 14	998
Asx	307 ± 22	107 ± 55	983
Glx	1930 ± 38	-743 ± 95	999
NH ₃	206 ± 4	- 83 ± 9	999

$r_i = 0,903 : P = 0,001$

Pour chaque espèce mentionnée, chacun des 19 acides aminés i (ou couples d'acides aminés) est caractérisé par 3 coefficients : la pente a_i (\pm écart type), l'ordonnée à l'origine b_i (\pm écart type), et le coefficient de corrélation r_i . Toutes ces données sont fournies après multiplication par 1000 pour éviter des décimales encombrantes.

MAÏS			
Gly	145 ± 7	137 ± 12	970
Ala	576 ± 9	-160 ± 15	997
Val	291 ± 7	34 ± 12	992
Leu	1110 ± 17	-491 ± 30	997
Ile	245 ± 7	- 19 ± 11	990
Ser	362 ± 5	- 70 ± 9	997
Thr	217 ± 4	24 ± 7	995
Tyr	282 ± 7	- 28 ± 12	991
Phe	381 ± 6	-113 ± 10	997
Trp	25 ± 2	24 ± 3	949
Pro	571 ± 17	8 ± 29	988
Met	99 ± 7	47 ± 11	943
Cys	119 ± 7	53 ± 12	958
Lys	99 ± 9	130 ± 16	894
His	143 ± 6	56 ± 10	979
Arg	199 ± 10	143 ± 17	968
Asx	415 ± 12	- 12 ± 21	989
Glx	1568 ± 14	-584 ± 23	999
NH ₃	204 ± 4	- 95 ± 7	995

r_i = 0,574 : P = 0,001

SORGHO			
Gly	110 ± 10	148 ± 22	962
Ala	666 ± 15	-156 ± 32	998
Val	306 ± 12	56 ± 26	993
Leu	960 ± 35	-192 ± 76	994
Ile	283 ± 7	- 34 ± 16	997
Ser	280 ± 7	14 ± 15	997
Thr	176 ± 6	49 ± 13	995
Tyr	250 ± 11	10 ± 25	990
Phe	368 ± 11	- 59 ± 24	995
Trp	62 ± 5	4 ± 11	969
Pro	501 ± 21	54 ± 46	991
Met	71 ± 11	54 ± 24	900
Cys	63 ± 11	95 ± 24	876
Lys	71 ± 12	131 ± 26	883
His	105 ± 7	61 ± 15	980
Arg	171 ± 22	141 ± 48	927
Asx	455 ± 27	- 33 ± 58	983
Glx	1564 ± 38	-436 ± 83	997
NH ₃	212 ± 9	- 84 ± 20	991

r_i = 0,826 : P = 0,001

MIL			
Gly	144 ± 6	130 ± 14	983
Ala	506 ± 11	- 44 ± 25	996
Val	328 ± 9	23 ± 21	993
Leu	672 ± 15	-121 ± 33	996
Ile	279 ± 8	- 22 ± 18	992
Ser	295 ± 8	4 ± 18	994
Thr	219 ± 5	48 ± 11	996
Tyr	195 ± 6	- 5 ± 13	992
Phe	326 ± 8	- 42 ± 17	995
Trp	129 ± 4	- 37 ± 10	992
Pro	389 ± 8	- 44 ± 18	996
Met	97 ± 7	76 ± 15	958
Cys	89 ± 7	85 ± 16	943
Lys	104 ± 5	160 ± 10	983
His	121 ± 4	26 ± 9	990
Arg	245 ± 12	80 ± 28	977
Asx	477 ± 13	52 ± 29	994
Glx	1385 ± 31	-332 ± 69	996
NH ₃	200 ± 7	- 12 ± 15	990

r_i = 0,682 : P = 0,001

SÉTAIRE			
Gly	100 ± 14	176 ± 36	904
Ala	813 ± 51	-452 ± 127	979
Val	376 ± 22	- 71 ± 56	981
Leu	995 ± 65	-367 ± 163	977
Ile	332 ± 21	-116 ± 52	980
Ser	365 ± 12	-105 ± 30	994
Thr	258 ± 7	- 13 ± 18	996
Tyr	226 ± 20	- 22 ± 51	959
Phe	402 ± 16	-108 ± 39	992
Trp	138 ± 7	- 49 ± 17	987
Pro	638 ± 27	-321 ± 67	990
Met	240 ± 22	- 49 ± 54	958
Cys	107 ± 8	82 ± 21	968
Lys	51 ± 11	203 ± 28	812
His	107 ± 9	70 ± 22	966
Arg	150 ± 18	189 ± 43	938
Asx	458 ± 20	88 ± 50	990
Glx	1669 ± 71	-755 ± 180	990
NH ₃	201 ± 20	- 59 ± 51	948

r_i = 0,803 : P = 0,001

RIZ			
Gly	283 ± 9	- 8 ± 14	997
Ala	365 ± 9	- 46 ± 15	998
Val	425 ± 17	- 87 ± 28	995
Leu	550 ± 17	- 90 ± 28	997
Ile	306 ± 23	- 78 ± 37	984
Ser	378 ± 15	-102 ± 24	995
Thr	231 ± 8	- 25 ± 13	996
Tyr	379 ± 11	-102 ± 18	997
Phe	342 ± 15	- 45 ± 24	995
Trp	82 ± 3	- 11 ± 4	997
Pro	320 ± 17	- 74 ± 28	991
Met	109 ± 23	59 ± 38	885
Cys	88 ± 16	92 ± 25	916
Lys	201 ± 11	49 ± 18	991
His	135 ± 9	17 ± 15	986
Arg	517 ± 25	- 2 ± 40	993
Asx	548 ± 17	- 13 ± 27	997
Glx	1299 ± 47	-402 ± 76	996
NH ₃	168 ± 19	- 61 ± 30	965

r_i = 0,835 : P = 0,01

AVOINE			
Gly	275 ± 8	75 ± 19	980
Ala	268 ± 6	52 ± 16	985
Val	321 ± 12	18 ± 31	963
Leu	464 ± 9	- 7 ± 23	989
Ile	250 ± 7	- 24 ± 17	980
Ser	288 ± 8	32 ± 19	981
Thr	208 ± 4	22 ± 11	988
Tyr	225 ± 11	- 3 ± 27	942
Phe	354 ± 7	- 73 ± 17	991
Trp	68 ± 5	20 ± 11	952
Pro	393 ± 29	- 12 ± 71	882
Met	88 ± 11	43 ± 28	727
Cys	132 ± 19	132 ± 47	693
Lys	240 ± 5	40 ± 11	990
His	150 ± 4	- 32 ± 9	983
Arg	487 ± 11	-117 ± 28	986
Asx	561 ± 15	-117 ± 38	981
Glx	1424 ± 35	-279 ± 88	984
NH ₃	167 ± 5	- 20 ± 10	994

r_i = 0,432 : P = 0,001

Pour chaque espèce mentionnée, chacun des 19 acides aminés *i* (ou couples d'acides aminés) est caractérisé par 3 coefficients : la pente *a_i* (± écart type), l'ordonnée à l'origine *b_i* (± écart type), et le coefficient de corrélation *r_i*. Toutes ces données sont fournies après multiplication par 1000 pour éviter des décimales encombrantes.

SOJA			
Gly	298 ± 30	- 133 ± 169	980
Ala	238 ± 38	258 ± 214	952
Val	296 ± 39	69 ± 221	966
Leu	568 ± 29	- 499 ± 160	995
Ile	253 ± 18	223 ± 102	990
Ser	448 ± 41	- 609 ± 231	983
Thr	314 ± 39	- 255 ± 220	970
Tyr	109 ± 15	709 ± 81	967
Phe	395 ± 22	- 496 ± 121	994
Trp	56 ± 6	116 ± 35	982
Pro	329 ± 13	- 75 ± 71	997
Met	32 ± 19	394 ± 108	644
Cys	37 ± 41	519 ± 45	689
Lys	257 ± 31	849 ± 172	972
His	166 ± 7	- 3 ± 40	996
Arg	658 ± 25	-1198 ± 138	997
Asx	761 ± 30	- 269 ± 168	997
Glx	1296 ± 127	-1185 ± 714	981
NH ₃	136 ± 16	- 176 ± 82	987

r_i = 0,984 : P = 0,001r_i = 0,923 : P = 0,01

TOURNESOL			
Gly	273 ± 25	294 ± 112	980
Ala	251 ± 15	60 ± 66	992
Val	319 ± 18	- 57 ± 79	993
Leu	381 ± 14	18 ± 63	997
Ile	271 ± 10	- 59 ± 46	997
Ser	255 ± 10	75 ± 43	997
Thr	213 ± 15	54 ± 69	987
Tyr	147 ± 6	- 1 ± 25	996
Phe	294 ± 8	- 33 ± 35	998
Trp	n.d.		
Pro	266 ± 16	- 27 ± 71	991
Met	88 ± 17	104 ± 79	914
Cys	93 ± 30	137 ± 134	816
Lys	160 ± 8	206 ± 27	914
His	127 ± 9	68 ± 40	988
Arg	612 ± 15	-284 ± 70	998
Asx	629 ± 20	-133 ± 91	997
Glx	1584 ± 53	-863 ± 238	997

r_i = 0,959 : P = 0,001r_i = 0,877 : P = 0,01

FÈVE			
Gly	233 ± 18	175 ± 86	943
Ala	238 ± 18	98 ± 91	941
Val	292 ± 34	- 43 ± 167	879
Leu	454 ± 41	100 ± 203	921
Ile	247 ± 27	34 ± 134	889
Ser	333 ± 39	- 78 ± 195	874
Thr	205 ± 23	87 ± 113	886
Tyr	200 ± 21	- 7 ± 103	898
Phe	247 ± 23	73 ± 116	914
Trp	46 ± 4	27 ± 20	946
Pro	271 ± 21	- 63 ± 105	939
Met	33 ± 7	55 ± 36	693
Cys	83 ± 21	- 18 ± 104	647
Lys	309 ± 36	465 ± 175	880
His	151 ± 10	34 ± 51	952
Arg	917 ± 73	-1538 ± 361	937
Asx	805 ± 148	- 275 ± 732	758
Glx	1147 ± 105	- 235 ± 519	919
NH ₃	n.d.		

r_i = 0,632 : P = 0,001

HARICOT			
Gly	169 ± 29	229 ± 118	960
Ala	159 ± 35	392 ± 144	934
Val	260 ± 13	179 ± 54	996
Leu	446 ± 65	317 ± 268	969
Ile	253 ± 26	54 ± 107	985
Ser	388 ± 83	- 53 ± 342	937
Thr	177 ± 45	388 ± 185	915
Tyr	191 ± 29	95 ± 118	968
Phe	386 ± 44	- 22 ± 181	981
Pro	150 ± 21	287 ± 88	971
Trp	n.d.		
Met	53 ± 14	84 ± 55	915
Cys	22 ± 21	204 ± 88	507
Lys	343 ± 39	324 ± 160	981
His	173 ± 7	- 17 ± 29	998
Arg	702 ± 79	-1223 ± 323	982
Asx	677 ± 110	416 ± 451	963
Glx	985 ± 89	24 ± 367	988
Me-Cys	11 ± 62	258 ± 255	101

r_i = 0,989 : P = 0,001r_i = 0,955 : P = 0,01r_i = 0,804 : P = 0,1

POIS			
Gly	217 ± 5	218 ± 22	990
Ala	213 ± 6	222 ± 24	988
Val	265 ± 10	181 ± 41	977
Leu	420 ± 11	108 ± 43	990
Ile	234 ± 11	177 ± 45	966
Ser	268 ± 8	147 ± 33	985
Thr	165 ± 6	297 ± 25	978
Tyr	141 ± 9	289 ± 37	939
Phe	231 ± 10	285 ± 38	975
Trp	48 ± 4	10 ± 15	913
Pro	238 ± 10	123 ± 40	973
Met	47 ± 3	65 ± 13	935
Cys	37 ± 6	220 ± 23	753
Lys	374 ± 9	358 ± 35	992
His	152 ± 5	0 ± 18	986
Arg	972 ± 42	-1497 ± 167	972
Asx	774 ± 18	- 152 ± 72	991
Glx	1122 ± 20	- 286 ± 78	995
NH ₃	102 ± 4	- 30 ± 15	979

r_i = 0,550 : P = 0,001

LUPIN			
Gly	185 ± 6	379 ± 36	990
Ala	138 ± 6	443 ± 38	981
Val	204 ± 9	398 ± 52	984
Leu	389 ± 10	393 ± 59	994
Ile	278 ± 8	69 ± 45	993
Ser	311 ± 9	138 ± 53	993
Thr	142 ± 12	553 ± 71	942
Tyr	319 ± 13	- 168 ± 75	986
Phe	219 ± 7	148 ± 40	992
Trp	23 ± 3	124 ± 16	900
Pro	263 ± 8	5 ± 49	991
Met	7 ± 4	256 ± 26	354
Cys	41 ± 13	378 ± 77	603
Lys	227 ± 10	472 ± 59	983
His	99 ± 5	229 ± 28	980
Arg	1070 ± 27	-2419 ± 160	994
Asx	693 ± 17	- 174 ± 102	994
Glx	1442 ± 44	- 887 ± 263	992
NH ₃	136 ± 5	- 86 ± 27	990

r_i = 0,682 : P = 0,001r_i = 0,560 : P = 0,01

Pour chaque espèce mentionnée, chacun des 19 acides aminés *i* (ou couples d'acides aminés) est caractérisé par 3 coefficients : la pente *a*, (± écart type), l'ordonnée à l'origine *b*, (± écart type), et le coefficient de corrélation *r_i*. Toutes ces données sont fournies après multiplication par 1000 pour éviter des décimales encombrantes.