

Encyclopédie des vitamines

Du nutriment au médicament

Volume 1

Données fondamentales :
métabolisme et fonctions

Encyclopédie des vitamines

Du nutriment au médicament

Volume 1

Données fondamentales :
métabolisme et fonctions

Jean-Claude Guiland

Unité Neuromédiateurs et Vitamines

Plateau Technique de Biologie – Centre hospitalier universitaire de Dijon

Bruno Lequeu

Laboratoire d'Analyse Médicales

Le Point Médical – Dijon



11, rue Lavoisier
75008 Paris



Allée de la Croix-Bossée
94234 Cachan cedex

Chez le même éditeur

Aliments fonctionnels

collection Sciences et techniques agroalimentaires

M.B. Roberfroid, V. Coxam, N. Delzenne (coord.), 2^e éd., 2008

L'équilibre nutritionnel

Concepts de base et nouveaux indicateurs : Le SAIN et le LIM

M. Darmon, N. Darmon, 2008

Les polyphénols en agroalimentaire

collection Sciences et techniques agroalimentaires

P. Sarni-Manchado, V. Cheynier, 2006

Radicaux libres et stress oxydant – Aspects biologiques et pathologiques

J. Delattre, J.-L. Beaudoux, D. Rousselot-Bonnefont, coord., 2004

Apports nutritionnels conseillés pour les enfants et adolescents sportifs de haut niveau de performance

M. Vidailhet, AFSSA, coord., 2004

Prévention nutritionnelle de l'ostéoporose

V. Coxan, M.-N. Horcajada, 2004

Minéraux et produits laitiers

F. Gaucheron, coord., 2003

Les vitamines dans les industries agroalimentaires

collection Sciences et techniques agroalimentaires

C.F. Bourgeois, coord., 2003

Apports nutritionnels conseillés pour la population française

A. Martin / AFSSA, coord., 3^e édition, 2000

Le magnésium en biologie et en médecine

J. Durlach, M. Bara, 2^e édition, 2000



© LAVOISIER, 2009

ISBN : 978-2-7430-0596-2

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans l'autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (20, rue des-Grands-Augustins - 75006 Paris), est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, et, d'autre part, les analyses et courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (Loi du 1^{er}-juillet 1992 - art. L 122-4 et L 122-5 et Code pénal art. 425).

Avant-propos

Cette *Encyclopédie des vitamines — du nutriment au médicament* succède à un précédent titre paru il y a plus de neuf ans et rédigé par les mêmes auteurs. Devant l'intérêt suscité par cet ouvrage, maintenant épuisé, la réalisation de cette Encyclopédie a été entreprise en tenant compte des suggestions faites par certains lecteurs, sur l'amélioration de la présentation des schémas ou la rédaction de certains chapitres.

L'idée directrice du premier livre, relative au plan utilisé a été conservée. En effet le plan classique : structure et nomenclature, propriétés physico-chimiques, sources et besoins, métabolisme, physiologie, exploration du statut, signes de carences, appliqué aux treize vitamines n'avait pas été retenu, car il nous paraissait ennuyeux. Nous avons choisi de nouveau une lecture transversale des connaissances actuellement disponibles sur les vitamines. Ceci nous a permis de regrouper dans les différents chapitres les données issues de différentes disciplines, que ce soit la biochimie, la biologie cellulaire, la génétique, l'histologie, la physiologie, l'épidémiologie, etc.

Par ailleurs des modifications importantes du contenu de ce livre initial se sont avérées nécessaires. Par exemple, l'évolution rapide de nos connaissances dans le domaine de la biologie cellulaire a permis des progrès considérables dans les multiples domaines qui touchent aux vitamines, tout particulièrement quant à leurs mécanismes d'action et leurs rôles physiologiques.

De plus, il a paru intéressant d'introduire dans ce volume des encadrés apportant des informations complémentaires sur des sujets d'actualité ou dans des domaines encore mal connus de tous.

Cependant, malgré son volume, cet ouvrage est nécessairement encore très incomplet étant donné l'importance des connaissances déjà acquises et leur évolution très rapide puisque chaque année plusieurs milliers d'articles sur les vitamines sont publiés dans des revues spécialisées.

« Pardonnez-moi si je me trompe,
si j'en oublie ou si j'en saute
ou si ma langue devient distraite.
Pour tout dévideur,
il faut bien qu'un jour son fil s'embrouille !
Quand ses fils s'emmêlent,
il les coupe et les noue à nouveau.
Pardonnez si ma langue se lasse ou se ramollit. »

AMADOU HAMPÂTÉ BÂ
CONTES INITIATIQUES
PEULS

Volume 1

Table des matières

Avant-propos	V
Introduction	XIII
Définition	XIX
Nomenclature	XXIII

Chapitre 1

Métabolisme des vitamines	1
1. Absorption des vitamines	2
1.1. Cas des vitamines hydrosolubles	4
1.1.1. Cas de la thiamine	4
1.1.2. Cas de la riboflavine	11
1.1.3. Cas de la vitamine PP	14
1.1.4. Cas de l'acide pantothénique	16
1.1.5. Cas de la vitamine B ₆	17
1.1.6. Cas de la biotine	18
1.1.7. Cas des folates	20
1.1.8. Cas de la vitamine B ₁₂ (Cbl)	25
1.1.9. Cas de la vitamine C	41
1.2. Cas des vitamines liposolubles	50
1.2.1. Cas de la vitamine A et de ses précurseurs	50
1.2.2. Cas de la vitamine D	60
1.2.3. Cas de la vitamine E	60
1.2.4. Cas de la vitamine K	65
2. Transport des vitamines	67
2.1. Cas des vitamines hydrosolubles	67
2.1.1. Cas de la thiamine	67
2.1.2. Cas de la riboflavine	71

2.1.3. Cas de la niacine	72
2.1.4. Cas de l'acide pantothénique	72
2.1.5. Cas de la vitamine B ₆	74
2.1.6. Cas de la biotine	75
2.1.7. Cas des folates	76
2.1.8. Cas de la vitamine B ₁₂	88
2.1.9. Cas de la vitamine C	94
2.2. Cas des vitamines liposolubles	108
2.2.1. Cas de la vitamine A	108
2.2.2. Cas de la vitamine D	111
2.2.3. Cas de la vitamine E	113
2.2.4. Cas de la vitamine K	130
3. Métabolisme et stockage	131
3.1. Cas des vitamines hydrosolubles	131
3.1.1. Cas de la thiamine	131
3.1.2. Cas de la riboflavine	136
3.1.3. Cas de la niacine	136
3.1.4. Cas de l'acide pantothénique	146
3.1.5. Cas de la vitamine B ₆	149
3.1.6. Cas de la biotine	157
3.1.7. Cas des folates	159
3.1.8. Cas de la vitamine B ₁₂	171
3.1.9. Cas de la vitamine C	174
3.2. Cas des vitamines liposolubles	188
3.2.1. Cas des caroténoïdes	188
3.2.2. Cas de la vitamine A	194
3.2.3. Cas de la vitamine D	209
3.2.4. Cas de la vitamine E	234
3.2.5. Cas de la vitamine K	234
4. Catabolisme des vitamines	238
4.1. Cas des vitamines hydrosolubles	238
4.1.1. Cas de la thiamine	238
4.1.2. Cas de la riboflavine	239
4.1.3. Cas de la niacine	239
4.1.4. Cas de l'acide pantothénique	242
4.1.5. Cas de la vitamine B ₆	242
4.1.6. Cas de la biotine	242
4.1.7. Cas des folates	244
4.1.8. Cas de la vitamine B ₁₂	252
4.1.9. Cas de la vitamine C	254
4.2. Cas des vitamines liposolubles	256
4.2.1. Cas de la vitamine A	256
4.2.2. Cas de la vitamine D	257
4.2.3. Cas de la vitamine E	258
4.2.4. Cas de la vitamine K	261
Références bibliographiques	262

Chapitre 2

Mécanismes d'action moléculaire et rôles des vitamines	353
1. Cas des vitamines hydrosolubles	353
1.1. Cas de la vitamine B ₁ ou thiamine	353
1.1.1. Rôle coenzymatique du pyrophosphate de thiamine (TPP)	356
1.1.2. Rôle hypothétique de la vitamine B ₁ dans le fonctionnement du système nerveux central	366
1.2. Cas de la vitamine B ₂ ou riboflavine	372
1.2.1. FMN et FAD, deux transporteurs d'électrons	372
1.2.2. FAD et décarboxylation oxydative des α -cétoacides	375
1.2.3. FAD et déshydrogénation	376
1.2.4. Oxydases flaviniques	383
1.2.5. Activité antioxydante	384
1.2.6. Riboflavine et homocystéine	386
1.3. Cas de la vitamine PP ou niacine	387
1.3.1. Fonctions dans les réactions d'oxydoréduction	387
1.3.2. Différentes voies métaboliques dans lesquelles sont impliquées les coenzymes à pyridine	397
1.3.3. Les nucléotides à pyridine comme donneurs de liaison riche en énergie dans les réactions de transribosylation	407
1.3.4. Nécessité de deux pools distincts de NAD et de NADP	413
1.4. Cas de l'acide pantothénique	415
1.4.1. Métabolisme et synthèse de molécules biologiques	415
1.4.2. Sources de l'acétyl-CoA	418
1.4.3. Devenir métabolique de l'acétyl-CoA	420
1.4.4. Acétylation du N-terminal des protéines	422
1.4.5. Acétylation des résidus lysines	424
1.4.6. Acylation des protéines	427
1.5. Cas de la vitamine B ₆	437
1.5.1. Rôle du pyridoxal 5'-phosphate dans le métabolisme des acides aminés	438
1.5.2. Autres rôles coenzymatiques	443
1.5.3. Autres fonctions de la vitamine B ₆	444
1.6. Cas de la biotine	452
1.6.1. Mécanisme d'action	452
1.6.2. Carboxylases à biotine	455
1.6.3. Liaison de la biotine aux histones	459
1.7. Cas des folates	460
1.7.1. Rôle des folates dans le métabolisme cellulaire	460
1.7.2. Folates et pool des unités monocarbonées	461
1.7.3. Compartimentalisation du métabolisme des folates	474
1.7.4. Rôle central du 5,10-méthylène-tétrahydrofolate	477
1.7.5. Manifestations de la carence en folates	478
1.8. Cas de la vitamine B ₁₂	480
1.8.1. Réactions dépendantes de l'adénosyl-cobalamine	481

1.8.2. Réactions dépendantes de la méthyl-cobalamine	486
1.8.3. Autres rôles de la vitamine B ₁₂	487
1.9. Cas de la vitamine C	488
1.9.1. Structure	488
1.9.2. Propriétés réductrices de l'acide L-ascorbique (AA)	490
1.9.3. Actions biologiques	490
1.9.4. Action antioxydante	505
1.9.5. Autres actions	512
2. Cas des vitamines liposolubles	519
2.1. Cas de la vitamine A	519
2.1.1. Récepteurs nucléaires de l'acide rétinoïque	521
2.1.2. Fonctions de la vitamine A	527
2.1.3. Rôles des caroténoïdes	576
2.2. Vitamine D	583
2.2.1. Mode d'action du 1,25(OH) ₂ D ₃	584
2.2.2. Fonctions de 1 α , 25(OH) ₂ D ₃	599
2.2.9. Le système nerveux	624
2.3. Vitamine E	624
2.3.1. Structure chimique	625
2.3.2. Activité biologique et activité antioxydante de la vitamine E	626
2.3.3. Activité pro-oxydante de la vitamine E	636
2.3.4. Propriétés de la vitamine E à l'échelon cellulaire et moléculaire	637
2.3.5. Liens possibles entre les actions cellulaires de l' α -tocophérol et certaines pathologies dégénératives dans lesquelles la vitamine E est impliquée de manière hypothétique	646
2.3.6. Perspectives	648
2.4. Cas de la vitamine K	648
2.4.1. Rôle de la vitamine K dans la coagulation	648
2.4.2. Protéines Gla et os	655
2.4.3. Autres protéines Gla	657
Références bibliographiques	658

Chapitre 3

Interrelations des vitamines avec les vitamines et avec les autres nutriments

1. Synergie entre vitamine C et vitamine E	747
2. Interaction entre vitamine C et fer	773
3. Folates et zinc	780
3.1. Introduction	780
3.2. Historique	780
3.3. Dépendance de la folate conjugase vis-à-vis du zinc	781
3.4. Le métabolisme des folates lors de la carence en zinc	782
3.4.1. Études conduites chez l'homme	782
3.4.2. Études conduites chez les animaux de laboratoire	783
3.5. Effet de l'acide folique sur l'absorption du zinc et l'état nutritionnel en zinc	784
3.5.1. Études conduites chez l'homme	784
3.5.2. Études conduites chez le rat	789

3.6. Interaction folates-zinc et issue de la grossesse	789
3.6.1. Études conduites chez l'homme	789
3.6.2. Études conduites chez les animaux de laboratoire	791
4. Folates et vitamine B ₁₂	791
Références bibliographiques	798

Chapitre 4

Abécédaire des vitamines	813
1. Vitamine A	813
2. Vitamine D	817
3. Vitamine E	819
4. Vitamine K	821
5. Thiamine	822
6. Riboflavine	824
7. Niacine	826
8. Acide pantothénique	828
9. Vitamine B ₆	830
10. Biotine	831
11. Vitamine B ₉	832
12. Vitamine B ₁₂	835
13. Vitamine C	836
Références bibliographiques	838

Introduction

Historiquement, les nutritionnistes ont pendant longtemps pensé que les vitamines avaient pour seul rôle de prévenir ou de guérir les maladies liées à des carences telles que le scorbut, la pellagre, le béribéri. Ces désordres sont prévenus par l'administration de doses physiologiques de vitamines, telles qu'on les trouve dans l'alimentation habituelle. Les nombreuses recherches dans le domaine de la nutrition et plus précisément celui des vitamines a fait rapidement évoluer ce concept. Il est apparu que les vitamines ont des effets importants et bénéfiques sur la santé non seulement en prévenant les carences et les maladies liées à ces carences. Si les effets protecteurs des vitamines restent importants (la plupart étaient « anti » : antinévritique, antiscorbutique, antipellagreuse, etc.), on sait maintenant qu'elles participent à la presque totalité des métabolismes et que, si les travaux expérimentaux ont permis des avancées considérables dans le domaine de la compréhension des mécanismes d'action des vitamines, toutes leurs propriétés biochimiques ne sont pas encore élucidées. Dans un premier temps, les vitamines du groupe B furent reconnues comme étant le groupement prosthétique de coenzymes ; par la suite, il apparut que plusieurs vitamines ont une activité antioxydante, ou des fonctions hormonales et peuvent jouer des rôles de régulation fine du métabolisme cellulaire. Ces observations conduisirent à prendre en compte pour chaque vitamine de nouveaux critères permettant d'établir les doses optimales qui assureraient à la population, ou à un groupe de population, un état de santé optimal.

L'histoire des vitamines peut être scindée en cinq périodes (figure 1). Dans un premier temps, le traitement empirique de certaines maladies par quelques aliments est reconnu. C'est ainsi qu'en Égypte ancienne, on conseillait d'appliquer de l'extrait de foie sur les yeux des malades souffrant de cécité crépusculaire ; de même, plus près de nous, des marins découvrent l'efficacité des décoctions d'aiguilles de pin ou du jus de citron pour traiter le scorbut. L'huile de foie de morue, riche en vitamine D, fut employée en France chez le nourrisson à titre prophylactique vis-à-vis du rachitisme dans le premier tiers du XX^e siècle (Mouriquand, 1942). Au cours de la deuxième période, on découvre qu'il est possible d'induire une carence expérimentale chez les animaux ; cette constatation fut à l'origine des travaux de Lunin et Eijkmann

Périodes de l'histoire des vitamines

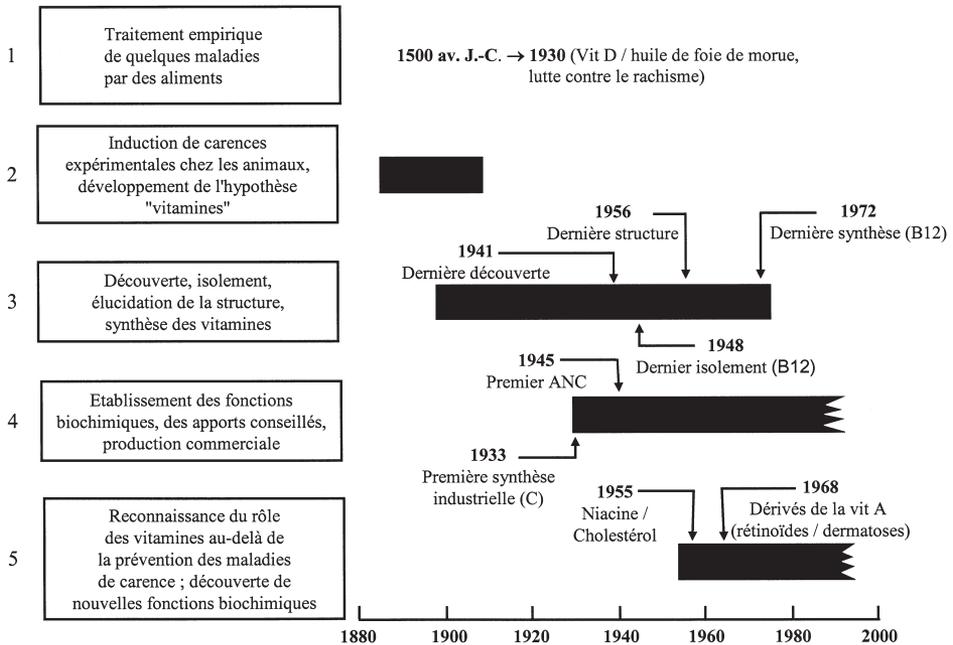


Figure 1 ■ Les différentes périodes de l'histoire des vitamines.

en 1890. Ce nouveau concept conduisit Hopkins à proposer que de faibles quantités de facteurs nutritionnels sont indispensables à la croissance et à la vie. En 1911, Casimir Funk désigne par le terme de « vitamine » (amine indispensable à la vie) le facteur nutritionnel extrait par Eijkmann de la cuticule de riz et susceptible de guérir le bériberi.

S'ensuivit une longue période au cours de laquelle la découverte, l'isolement, l'élucidation de la structure et la synthèse de toutes les vitamines furent réalisés. Cette période se termina en 1972 avec la synthèse de la vitamine B₁₂ (tableau 1). Bien que la plupart des scientifiques pensent que la découverte de nouvelles vitamines soit improbable, des efforts sont toujours conduits dans ce sens (Killgore *et al.*, 1989).

Au cours de la longue période de la découverte des vitamines, les fonctions biochimiques des vitamines furent précisées, les besoins vitaminiques furent établis et l'on commença à produire industriellement les vitamines. Au début des années 1930, la riboflavine (vitamine B₂) fut reconnue comme étant partie intégrante de « l'enzyme jaune » et en 1938, Warburg et Christian isolent et caractérisent le flavine adénine dinucléotide (FAD) et démontrent qu'il joue le rôle de coenzyme. Par la suite, la plupart des vitamines apparurent comme jouant le rôle de coenzyme et ce rôle resta pendant longtemps le seul qui leur fut attribué. Avec Reichstein débute en 1933 une ère nouvelle, celle de la synthèse des vitamines à l'échelle industrielle permettant ainsi de les produire en grande quantité et de les rendre disponibles à faible prix pour la recherche et surtout pour la préparation de mélanges vitaminiques ou l'enrichissement des aliments.

Tableau 1 ■ Historique des vitamines.

Vitamine	Découverte	Isolement	Élucidation de la structure	Synthèse
Vitamine A	1909	1931	1931	1947
Provitamine A		1931	1930	1950
Vitamine D	1918	1932	1936	1959
Vitamine E	1922	1936	1938	1938
Vitamine K	1929	1939	1939	1939
Vitamine B ₁	1897	1926	1936	1936
Vitamine B ₂	1920	1933	1935	1935
Niacine	1936	1935	1937	1894
Vitamine B ₆	1934	1938	1938	1939
Vitamine B ₁₂	1926	1948	1956	1972
Acide folique	1941	1941	1946	1946
Acide pantothénique	1931	1938	1940	1940
Biotine	1931	1935	1942	1943
Vitamine C	1912	1928	1933	1933

En 1940, le *Food and Nutrition Board* (FNB) est créé aux États-Unis ; il reçoit comme mission principale d'émettre des avis sur les problèmes de nutrition en relation avec la défense nationale. En 1945, un nombre suffisant de données sur les besoins nutritionnels sont disponibles et le FNB publie les premiers apports recommandés (« *recommended dietary allowances* » ou RDA) pour six vitamines. Le comité choisit délibérément le terme de « *recommended allowances* » au lieu de « *standards* ». Une telle attitude avait pour objectif de permettre aux RDA d'être modifiés en fonction de l'évolution des connaissances dans le domaine des vitamines et des autres nutriments.

L'accumulation de données sur les effets bénéfiques des vitamines sur la santé au-delà de leur rôle dans la prévention des maladies de carence et les résultats des recherches sur les fonctions biochimiques des vitamines a conduit à identifier une cinquième période dans l'histoire des vitamines. Il est difficile en fait de dire quand cette cinquième période débute. De tout temps, on a prêté aux vitamines des vertus plus ou moins miraculeuses, le plus souvent sans fondement scientifique. L'exemple de la vitamine C est particulièrement frappant. Heureusement, la production scientifique portant sur les vitamines est restée de bon niveau et les vitamines ont été l'objet d'un regain d'intérêt dans les deux dernières décennies. Arbitrairement, on peut considérer que l'ère moderne des vitamines débute en 1955 avec la découverte de l'effet hypolipémiant des fortes doses d'acide nicotinique, effet tout à fait indépendant

de son rôle de coenzyme et qui, en termes de santé, va bien au-delà de la prévention de la pellagre (Altschul *et al.*, 1955).

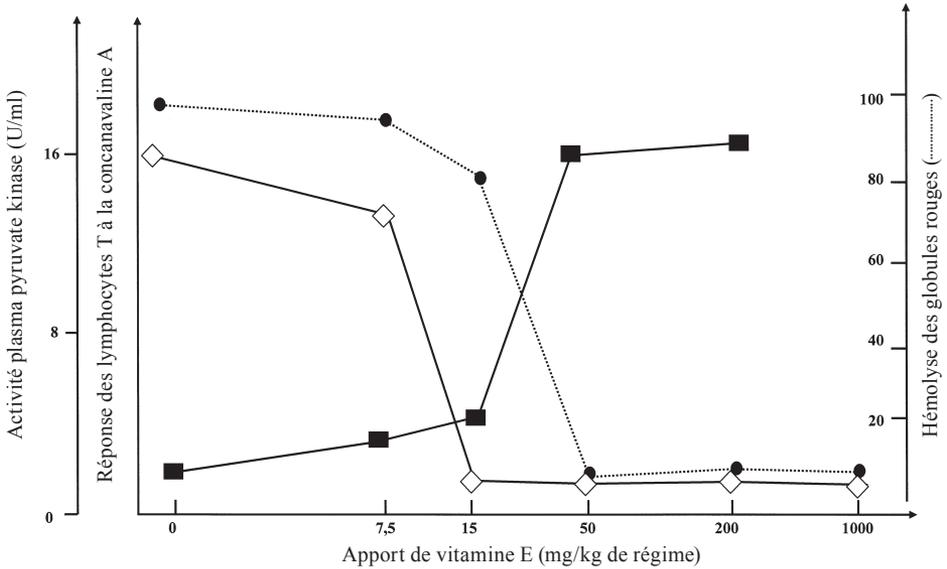


Figure 2 ■ Relation entre la teneur du régime en vitamine E (mg/kg de régime) et la lyse des globules rouges (● - - - ●), la myopathie évaluée par l'activité plasmatique de la pyruvate kinase (◇—◇) et la fonction immunitaire évaluée par la réponse proliférative des lymphocytes T à un mitogène, la concanavoline A (■—■) chez le rat (d'après Bendich *et al.*, 1986).

L'importance du choix des critères utilisés pour établir des besoins en vitamines est particulièrement bien illustrée dans le cas de la vitamine E (figure 2) (Bendich *et al.*, 1986). La quantité de vitamine E devant être administrée au rat pour prévenir la myopathie évaluée par la mesure de l'activité pyruvate kinase dans le plasma est de 15 mg/kg de régime alors que 50 mg/kg de régime sont nécessaires pour inhiber totalement la lyse des globules rouges ou pour obtenir une réponse optimale des lymphocytes T à la concanavoline A. La dose de vitamine E nécessaire pour assurer une fonction immune maximale chez les personnes âgées semble aussi supérieures à celle requise pour éviter une hémolyse ; en fait de nombreux facteurs physiologiques et environnementaux peuvent influencer les besoins et rendent l'établissement de recommandations d'autant plus difficile. L'incertitude inhérente à l'établissement de recommandations pour les vitamines apparaît encore plus importante du fait du nombre restreint d'indicateurs fiables disponibles pour évaluer le statut vitaminique d'une part et de l'existence de « déficiences localisées » liées au phénomène de compartimentalisation du métabolisme des vitamines ; c'est ainsi que les taux vitaminiques peuvent être normaux dans le sang et la plupart des tissus et abaissés dans quelques tissus (tableau 2). Ces « déficiences localisées » pourraient favoriser le développement de pathologies spécifiques.

Tableau 2 ■ Exemples de déficience vitaminique localisée.

Vitamine	Tissus	Références
Folates	Bronchopulmonaire, œsophage, col de l'utérus	Heimburger, 1992 ; Butterworth, 1985
Vitamine E	Poumons (chez les fumeurs)	Pacht <i>et al.</i> , 1986
Vitamine A	Poumons	Biesalski et Stofft, 1992
Vitamine C	Leucocytes et gencives chez les diabétiques	Ginter et Chorvathova, 1983

Finalement, au cours de ces trois dernières décennies, les nouvelles données sur les fonctions biochimiques des vitamines ont considérablement fait évoluer le concept de « vitamines » et ont fourni un fondement scientifique à leurs effets sur la santé. Ainsi, de nouvelles fonctions sont attribuées aux vitamines (tableau 3) et, de plus en plus, il apparaît qu'elles peuvent jouer un rôle majeur dans la prévention de nombreuses pathologies (cancer, maladies cardiovasculaires, cataracte, ostéoporose, etc.).

Tableau 3 ■ Exemples de fonctions biochimiques des vitamines.

Vitamine	Fonction classique	Nouvelles fonctions
Vitamine C	Réactions d'hydroxylation	Régulation de l'expression de gènes
β -carotène	Provitamine A	Antioxydant, fonction immune
Vitamine K	Coagulation	Minéralisation osseuse
Vitamine D	Absorption du calcium, minéralisation osseuse	Différenciation cellulaire, fonction immune
Vitamine B ₆	Coenzyme	Régulation des hormones stéroïdiennes
Niacine	Coenzyme	ADP-ribosylation des protéines

Définition

Dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de donner une définition qui regroupe sous la même bannière les treize vitamines reconnues comme telles à ce jour (tableau 4). Classiquement, les vitamines sont des substances organiques, sans valeur énergétique propre, agissant à faible dose, indispensables à l'organisme car l'homme ne peut les synthétiser en quantité suffisante, et dont l'absence dans la ration a pour conséquence, à moyen ou à long terme, le développement de maladies de carence.

Les vitamines constituent en fait un groupe de molécules très hétérogène sur le plan de leurs caractères physicochimiques, de leur métabolisme et de leur mode d'action.

Si les plantes et les micro-organismes auxotrophes peuvent fabriquer toutes les vitamines dont ils ont besoin, il n'en va pas de même pour l'homme et les animaux à qui le régime alimentaire doit fournir ces éléments indispensables. La plupart des êtres vivants souffrent d'hétérotrophies du fait des pertes de pouvoir de synthèse qu'ils ont subies au cours de l'évolution. Si l'alimentation doit fournir à l'animal des substances énergétiques (première hétérotrophie, première « infirmité »), un certain nombre d'acides aminés et d'acides gras essentiels (deuxième hétérotrophie, deuxième « infirmité »), elle doit aussi apporter des minéraux, des oligoéléments et des vitamines. L'organisme peut élaborer des agents fonctionnels tels que les coenzymes dont la synthèse est effectuée à partir des vitamines du groupe B. Chez l'être humain, les dystrophies des processus enzymatiques résultant d'hypovitaminoses conduisent à des symptômes physiologiques et morphologiques spécifiques, qui traduisent l'état de haute différenciation de notre organisme. Toutes les vitamines ne sont pas nécessaires à tous les animaux. La vitamine C est une vitamine pour l'homme, le singe et le cobaye, mais ne l'est pas pour le rat qui peut la synthétiser. De plus, certaines vitamines sont fabriquées de manière indirecte dans l'organisme humain :

- la vitamine A est présente sous la forme d'esters de rétinol dans certains aliments (foie, lait, beurre, œufs) mais également sous forme de précurseurs (ou caroténoïdes) dans les légumes et les fruits colorés. Ces précurseurs sont transformés en vitamine A lors de leur absorption intestinale ;

- la vitamine D dont les deux principales formes sont la vitamine D₂ (ergocalciférol), d'origine végétale, et la vitamine D₃ (cholécalférol), d'origine animale, est en très faible quantité dans l'alimentation humaine. La source essentielle de vitamine D dans l'organisme résulte en fait de la transformation dans les couches profondes de la peau sous l'action des rayons UV du soleil d'un précurseur, le 7-déshydrocholestérol. Ce dernier peut être apporté par l'alimentation, mais pour l'essentiel il est synthétisé à partir du cholestérol ;
- la vitamine K et certaines vitamines du groupe B peuvent être synthétisées dans le côlon par les bactéries de la flore intestinale ;
- la vitamine PP, ou niacine, a une double origine : alimentaire et endogène. Dans ce dernier cas, elle résulte de la transformation par une série de réactions enzymatiques d'un acide aminé essentiel : le tryptophane. La vitamine PP peut donc être considérée comme un nutriment conditionnellement indispensable.

Un parallèle intéressant entre vitamines et hormones peut être établi. Les vitamines liposolubles (A, D, E et K) présentent de nombreuses similitudes au niveau de leur biosynthèse, de leur structure, de leurs propriétés et de leurs fonctions avec les hormones liposolubles stéroïdiennes. Par exemple, la vitamine D est synthétisée dans les couches basales de l'épiderme à partir du 7-déshydrocholestérol sous l'influence des rayons ultraviolets de la lumière. Les vitamines liposolubles sont des polymères isoprénoïdes partiellement cyclisés, très proches sur le plan structural des précurseurs du cholestérol. Ces vitamines semblent agir du fait de leur liposolubilité au niveau des membranes en modifiant leur stabilité et leur fluidité (cas de la vitamine E) ou se lient à des récepteurs nucléaires (cas des vitamines A et D). En 1970, Wolf et DeLuca notaient : « il est généralement admis que la vitamine A peut être considérée plus comme une hormone que comme une vitamine si l'on se réfère à la définition classique des vitamines, qui ne prend en compte que le rôle coenzymatique joué par les vitamines. Par hormone, nous entendons une substance sécrétée dans le torrent circulatoire qui influence les tissus et les organes au niveau de leur différenciation et de l'élaboration de nouveaux types cellulaires et de nouvelles enzymes. Il n'y a *a priori* aucune raison pour qu'une hormone soit synthétisée par l'animal même. Il est possible de concevoir qu'une hormone puisse être présente dans le régime, stockée dans le foie et sécrétée dans le sang en cas de besoin. Le foie peut agir alors comme un organe endocrine ». Les vitamines hydrosolubles (thiamine, riboflavine, vitamines B₆ et B₁₂, niacine, acide pantothénique, acide folique, biotine et vitamine C) sont en général des dérivés d'un sucre (cas de la vitamine C), de la pyridine (cas de la niacine, de la vitamine B₆), des purines et des pyrimidines (cas de la vitamine B₉, de la riboflavine, de la thiamine), ou des complexes d'acides aminés et d'acide organique (cas de la vitamine B₉, la biotine, l'acide pantothénique), ou un complexe porphyrine-nucléotide (cas de la vitamine B₁₂). Celles-ci sont soit des activateurs directs d'enzyme en participant par leur fonction coenzymatique à la structure et à l'activité d'une apoenzyme spécifique (cas des vitamines B₅, B₆, B₈, B₉, B₁₂, C, PP, de la thiamine et de la riboflavine), soit des agents nucléaires (cas des vitamines B₉ et B₁₂). Les hormones liposolubles stéroïdiennes semblent agir en stabilisant les membranes cellulaires, en modifiant leur perméabilité, en régulant des activités enzymatiques, en régulant le potentiel d'oxydoréduction cellulaire et, enfin, en contrôlant l'expression génomique. Les hormones hydrosolubles agissent en stimulant l'activité d'enzymes

Tableau 4 ■ Les treize vitamines.

Vitamines	Noms chimiques	Formes vitaminiques actives
Vitamine A	Rétinol	Rétinol, rétinal, acide rétinolique
Vitamine D	Cholécalciférol (D ₃), ergocalciférol (D ₂)	1,25(OH) ₂ cholécalciférol 1,25 (OH) ₂ ergocalciférol
Vitamine E	α-tocophérol, β-tocophérol, δ-tocophérol, γ-tocophérol, α-tocotriénol, β-tocotriénol, δ-tocotriénol, γ-tocotriénol	RRR-α-tocophérol, γ-tocophérol
Vitamine K	Phylloquinone (K ₁), Ménaquinone (K ₂)	Dihydroxy-vitamine K (vit KH ₂)
Vitamine B ₁	Thiamine	Thiamine pyrophosphate, thiamine triphosphate
Vitamine B ₂	Riboflavine	Flavine adénine dinucléotide, flavine adénine mononucléotide
Vitamine PP ou B ₃	Acide nicotinique, nicotinamide	Nicotinamide dinucléotide
Vitamine B ₅	Acide pantothénique	Coenzyme A, <i>Acyl carrier protein</i>
Vitamine B ₆	Pyridoxal, pyridoxal 5'-phosphate (PLP), pyridoxamine, pyridoxamine 5'-phosphate, pyridoxine, pyridoxine 5'-phosphate	Pyridoxal 5'-phosphate
Vitamine B ₈	Biotine	Biotinyl-AMP
Vitamine B ₉	Acide folique, folates	5-méthyltétrahydrofolate
Vitamine B ₁₂	Cobalamine (Cbl)	Méthyl-Cbl, Ado-Cbl
Vitamine C	Acide ascorbique, déshydroascorbate	Anion ascorbate

intracytoplasmiques et en activant certains gènes à l'intérieur du noyau. Eu égard à la phylogénie, les vitamines, d'apparition plus précoce dans l'évolution des espèces, semblent assurer un contrôle direct de l'activité cellulaire plus grossier alors que les hormones, d'apparition plus tardive dans l'évolution, assurent un contrôle plus fin. Les vitamines des « archéohormones » toujours d'actualité ?

Nomenclature

Sur le plan de l'identification, il était logique de marquer le nom de chaque nouvelle vitamine de celui de la maladie engendrée par sa carence. C'est ainsi que la substance apte à préserver de la xérophtalmie fut baptisée « axérophtol » et que de même naquirent la vitamine PP pour « pellagre-preventive » et l'acide ascorbique du fait de ses propriétés antiscorbutiques. La liste des termes utilisés dans un premier temps pour désigner les différentes vitamines est longue (tableau 5). Puis est venue, lorsque l'arsenal des éléments découverts commença à s'étoffer, la subdivision des vitamines en fonction de leur solubilité dans les solvants et la codification en lettres, connue de tous, mais pronée surtout par les Européens (tableau 5). La tendance actuelle est de baptiser chaque vitamine par sa dénomination chimique telle que l'a recommandé l'« *International Union of Pure and Applied Chemistry* » (IUPAC), (Nomenclature Policy, 1978), (tableau 5). L'internationalisation des échanges scientifiques impose à chacun la connaissance de cette référence au terme chimique, indubitablement plus réaliste. Certaines substances de type « paravitaminique » ont été rattachées occasionnellement aux vitamines mais leur caractère essentiel n'a pu être démontré chez l'homme (tableau 5). On trouve ici l'adénine (B₄), la choline, l'acide para-amino-benzoïque, la carnitine, la xanthoptérine (B₁₄), l'acide pangamique (B₁₅), le *méso*-inositol ou *myo*-inositol, l'acide lipoïque, etc. Les acides gras polyinsaturés essentiels ont parfois été désignés comme étant la « vitamine F ».

Tableau 5 ■ Nomenclature des vitamines.

Code lettres	Vitamines	Facteurs paravitaminiques
A ₁		Rétinol (axérophtol, vitamine anti-infectieuse)
A ₂	Déshydro-rétinol	
B ₁	Thiamine (aneurine, antibériberique)	
B ₂	Riboflavine (lactoflavine)	

Tableau 5 (suite) ■ Nomenclature des vitamines.

Code lettres	Vitamines	Facteurs paravitaminiques
B ₃	Niacine (facteur antipellagreu, facteur PP)	
B ₄		Adénine
B ₅	Acide pantothénique (facteur filtrant)	
B ₆	Pyridoxine [facteur antiacrodynique, antidermatique, substance antipellagreuse (rat)]	
B ₇		Choline
B ₈	Biotine (vitamine H)	
B ₉	Acide folique, folates	
B ₁₀		Acide para-aminobenzoïque
B ₁₁		Carnitine
B ₁₂	Cobalamines (facteur antipernicieux, facteur extrinsèque, érythroline)	
B ₁₃		Acide orotique
B ₁₄		Xanthoptérine
B ₁₅		Acide pangamique
C ₁	Acide ascorbique (facteur antiscorbutique)	
C ₂		Rutine/Esculoside/Flavonoïdes
D ₂	Ergocalciférol	
D ₃	Cholécalciférol	
E	Tocophérols et tocotriénols (vitamine antidystrophique, antistérilité, de fertilité)	
F		Acides gras polyinsaturés, essentiels
I		<i>Méso</i> -inositol ou <i>myo</i> -inositol
J		Choline
K ₁	Phylloquinone, Phytoménadione	
K ₂	Ménaquinone	
K ₃	Ménadiones	
N		Acide thioctique, acide lipoïque
PP	cf. B ₃	
Q		Ubiquinones (coenzymes Q)
U		Facteur antiulcéreux
V		Diphosphopyridine nucléotide