

# Physiologie Végétale

## Chapitre 0 : Propriétés de l'eau et notion du potentiel hydrique

### ► Structure et propriétés de l'eau :

- L'eau constitue 90 à 95 % du poids sec de la plante

- Teneur et Teneur relative en Eau :

$$\left[ TE = \frac{P_F - P_S}{P_S} \right] \quad \left[ TER = \frac{P_F - P_S}{P_T - P_S} \% \right]$$

- Propriétés :
  - Excellent solvant
  - Facilité de transport } Polarité
  - Etablissement de liaisons hydrogènes

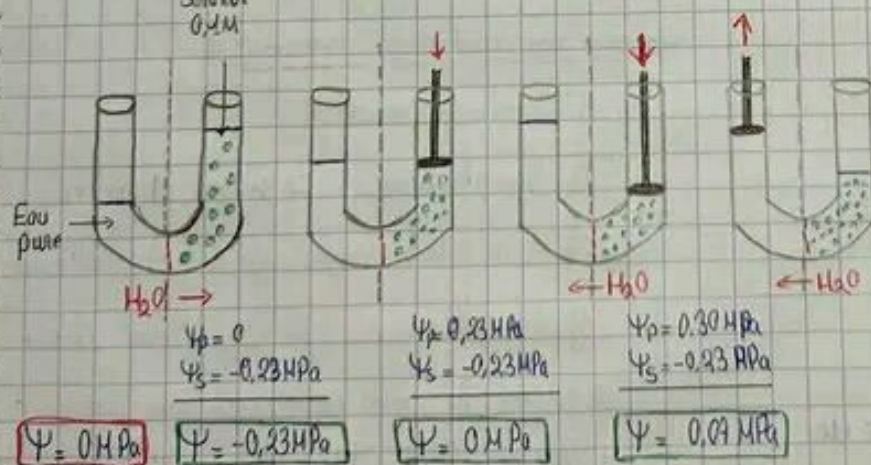
### ► Potentiel Chimique de l'eau :

Le potentiel chimique de l'eau est l'énergie qui permet aux molécules d'eau de se déplacer. Ce potentiel est influencé par les facteurs :

- ⇒ La concentration (nombre de soluté)
- ⇒ La pression hydrostatique (pression du litigeance)
- ⇒ La gravité

Donc

$$\left[ \Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g \right]$$



$$\Psi_p = -0.3 \text{ MPa}$$

$$\Psi_s = 0 \text{ MPa}$$

$$\Psi = -0.30 \text{ MPa}$$

$$\Psi_p = 0$$

$$\Psi_s = -0.23 \text{ MPa}$$

$$\Psi = -0.23 \text{ MPa}$$

Tension

NB :

$$\Psi_p = 0 \text{ pression standard}$$

$$\Psi_s = -RTC$$

$$\Rightarrow \Psi_w = \Psi_s \downarrow + \Psi_p \uparrow$$

Pression



## ► L'eau dans le sol :

Eau utilisable par la plante compris entre :

⇒ Capacité au champ : Capacité de retenon maximale d'eau après drainage

⇒ Point de flétrissement : Si  $\Psi_{\text{sol}} \ll \Psi_{\text{plante}}$



## ► Conductivité hydraulique du sol

- C'est la mesure de la facilité du déplacement d'eau à travers le sol.
- Elle est liée au type du sol et sa teneur en eau.

## ► Le potentiel hydrique du sol :

$$[\Psi_{\text{sol}} = \Psi_s + \Psi_p]$$

⇒ Solution du sol faiblement concentrée →  $\Psi_s$  négatif (-0,02 MPa)

⇒ Adhésion des molécules d'eau aux particules de sol →  $\Psi_p$  négatif

✓ sol mouillé →  $\Psi_p$  faiblement négatif

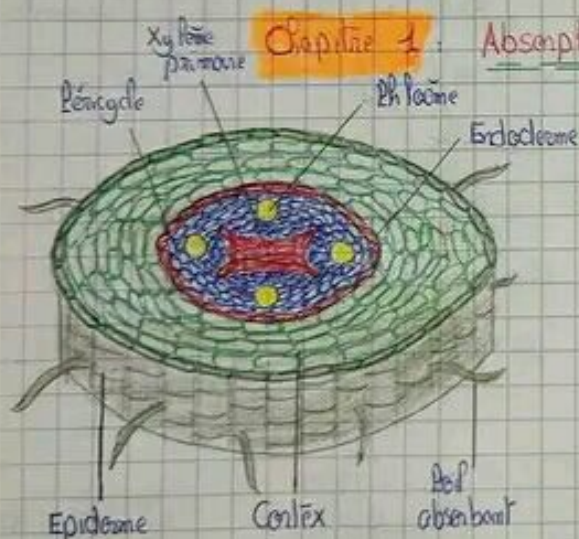
✓ sol sec →  $\Psi_p$  fortement négatif

⚠ Mouvements d'eau dans le sol par courant de masse (Gradient) de pression

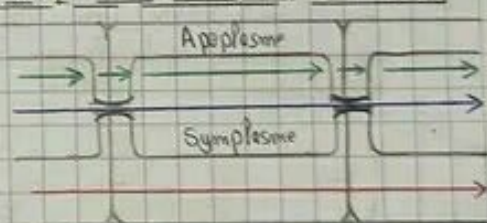
## ► L'équilibre hydrique de la plante

Si la plante est dans un état de stress hydrique → Inhibition de la division cellulaire → La synthèse des protéines et des sucres inhibée → Accumulation de solutés → Fermeture des stomates → Inhibition de la photosynthèse

## Chapitre 1 : Absorption et Transport de l'eau



## ► Absorption de l'eau par les racines



## ⇒ Les Voies d'absorption d'eau

1) Transmembranaire

2) Symplasmique : le passage d'eau d'une cellule à la cellule voisine par les plasmodesmes

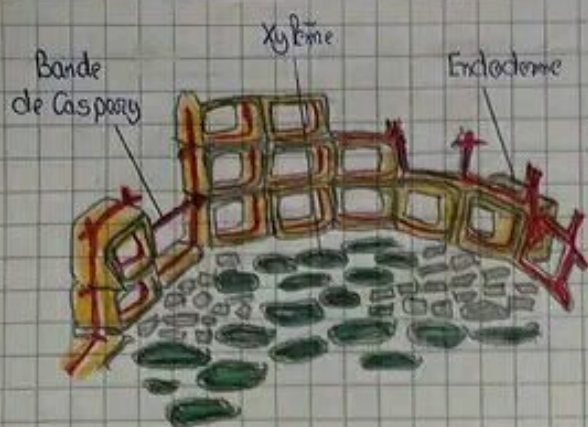
3) Apoplasique : le déplacement d'eau à travers les parois cellulaires sans avoir à traverser les membranes cytoplasmiques

⚠ Aquaporines : Canaux impliqués dans le transport d'eau

## ⇒ Situation Bixadexale :

- Sol inondé → Anoxie ( $O_2$ ) → baisse de la respiration → Alcalinisation du pH intracellulaire
- Diminution de la conductance des aquaporines
- Blocage complet du transport d'eau racinaire → Flétrissement II





La bande de Caspari est une bande de cellules radiales subémergées qui se trouve au niveau de l'endoderme.

Elle oblige le passage par voie symplasmique et rompt la continuité des voies apoplasmiques.

### ► La poussée racinaire et la guttation.

• Si on coupe une tige, on observe qu'il y a une liquidité qui s'écoule de la section, c'est ce qu'on appelle la poussée racinaire (Absence de transpiration).

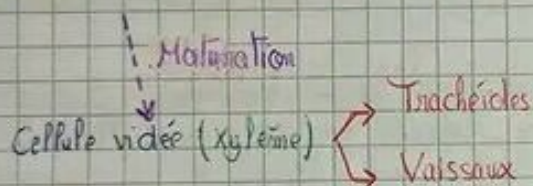
• L'eau sort de la plante sous forme liquide → c'est la guttation.

## A - Transport de l'eau à travers le xylème :

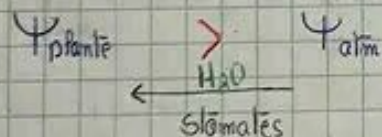
### ► Histologie des tissus xylémiques

Les cellules du xylème ont une structure particulière, elles sont vidées, et gardent leur paroi de nature pectocellulosique.

Cellule normale (protophytème)



### ► Mvt de l'eau vers l'atmosphère :



### ► La Théorie de Cohésion - Tension

La circulation de la sève brute au niveau de la plante :

⇒ La Cohésion = Cohésion, Adhésion

⇒ La Tension au niveau des feuilles générée par la transpiration

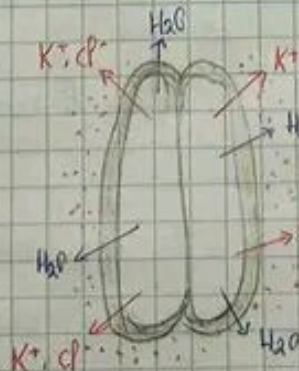
### ► Problématique de transport par le xylème

• Transpiration > Absorption ⇒ Déficit hydrique

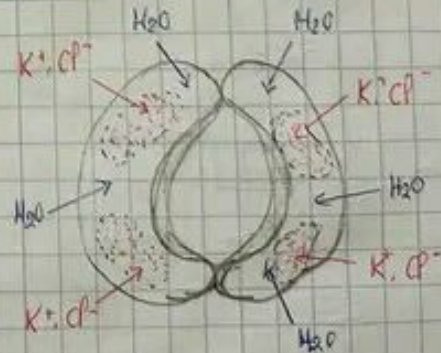
• Déficit hydrique → Embolie ou cavitation

Embolie : pénétration des bulles d'air dans les vaisseaux conducteurs

## B - Régulation stomatique, transpiration et photosynthèse :



Obscurité → fermeture



Lumière → ouverture



## ► Régulation stomatique :

- Etat de stress hydrique  $\rightarrow$  augmentation de la [Acide Abscissique ABA] dans les feuilles
  - $\rightarrow$  Fixation du ABA sur les récepteurs membranaires
  - $\rightarrow$  Forte concentration de  $Ca^{2+}$   $\rightarrow$  Activation des protéines Kinase  $\rightarrow$  Flux du  $Cl^-$  et malate  $\rightarrow$  dépolérisation de la membrane  $\rightarrow$  Flux du  $K^+$   $\rightarrow$  Sortie d'eau  $\rightarrow$  Fermeture d'estiole.

- Les cellules de garde + les cellules subsidiaires = **complexe stomatique**

## ► Réponses des stomates à la lumière bleue :

- Accumulation des  $H^+$  dans la membrane des cellules de garde  $\rightarrow$  Dépolérisation de la membrane
- $\rightarrow$  Apparition d'un courant électrique  $\rightarrow$  Ouverture des canaux  $K^+$   $\rightarrow$  entrée de  $K^+$  et  $Cl^-$   $\rightarrow$   $\psi_w$
- $\rightarrow$  Entrée d'eau  $\rightarrow$  turgescence  $\rightarrow$  ouverture d'estiole

2 propriétés de réponse

## ► Notion de taux de transpiration et d'efficience :

- Taux de transpiration : nombre de molécules d'eau perdues pour la fixation d'une molécule  $CO_2$

- Efficience

Le rendement ( $CO_2$  fixé) / unité d'eau

## ► Caractéristiques du repompe (L. bleu) :

- Un inhibiteur DCMU
- Le CCCP et la Fusaricacine

- Un laps de latence important d'environ 25 s sépare le début du signal lumineux et la réponse.

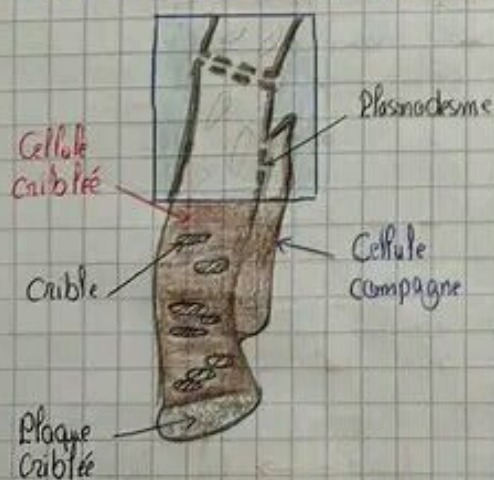
- La persistance de la réponse après que le signal lumineux ait été éteint.

## Chapitre 2 : La translocation dans le phloème :

► La translocation phloémique : La sève élaborée transporte essentiellement des photosynthétats et l'eau ; cette sève est transportée dans le phloème des feuilles (organes sources) vers les zones non photosynthétiques et les zones de croissance et de stockage (organes puits).

## ► Voies de transport :

### ■ Structure de tissu phloémien :



Cellule criblée + cellule compagne = **élément criblée**

### ■ Règles de translocation :

$\Rightarrow$  Proximité : Les sources les plus proches d'un puits

$\Rightarrow$  Le **diveroppement** : L'importance des puits change au cours du cycle de la plante.

$\Rightarrow$  Les connexions vasculaires

$\Rightarrow$  Les modifications des voies de translocation : (blessures, taille de la plante)



## ► Les molécules transportées :

- \* Essentiellement l'Eau
- \* Saccharose avec des concentrations importantes
- \* L'azote N sous forme d'acides aminés (glutamate, aspartate) et d'amides (glutamine, asparagine)
- \* Les hormones végétales (ABA)
- \* Les protéines

## ► Transport des composés azotés :

- \* L'azote  $\rightarrow$  Xylème  $\rightarrow$  Feuilles matures
- $\rightarrow$  phloème  $\rightarrow$  puits et feuilles jeunes
- \* [Azote]  $\rightarrow$  Tissus ligneux (plants ligneux)
- [Azote]  $\rightarrow$  Grains (plants herbacés)

## ► La translocation et le gradient de pression :

✓ Transport de la sève par courant de masse :  
(phénomène passif, régi par le gradient de pression)

$\rightarrow$  Les plaques criblées augmentent la résistance et propagent le gradient de pression

## ✓ Chargement du phloème :

- $\rightarrow$  Diminution  $\Psi_s$  de la sève élaborée
- $\rightarrow$  Influx d'eau provenant du xylème
- $\rightarrow$  Création d'une force de pression hydrostatique positive

## ✓ Déchargement du phloème

- $\rightarrow$  Augmentation de  $\Psi_s$  de la tige et puits
- $\rightarrow$  Efflux d'eau vers le xylème
- $\rightarrow$  Baisse de la pression hydrostatique

## ► Chargement du phloème :

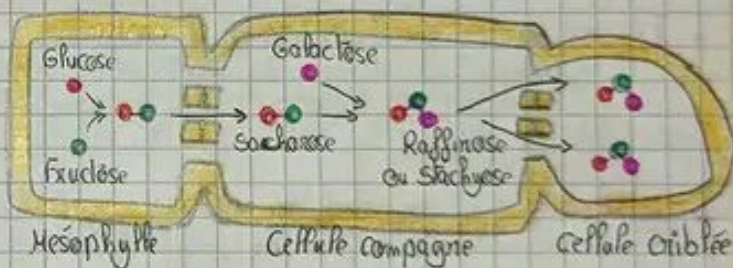
### \* Voie Apoplasique

- $\rightarrow$  Espèces avec peu plasmodesmes
- $\rightarrow$  Un symporteur saccharose /  $H^+$
- $\rightarrow$  Accumulation de saccharose dans la sève élaborée

$\rightarrow$  pH  $\uparrow$  L'absorption du saccharose  $\downarrow$

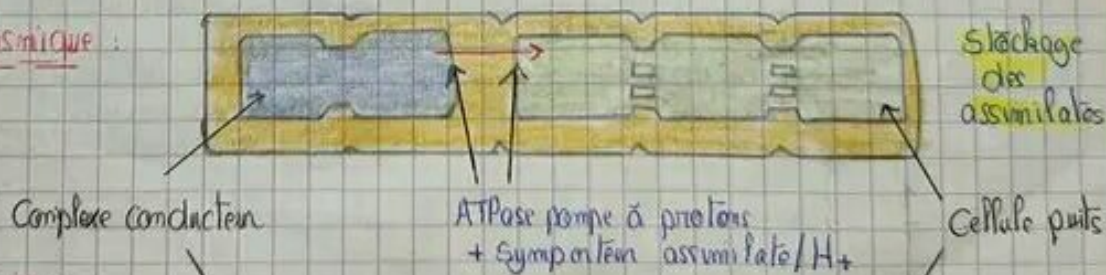
### \* Voie Symplasmique

- $\rightarrow$  Espèces avec nombreuses plasmodesmes



## ► Déchargement du phloème :

### \* Voie apoplasique :



### \* Voie Symplasmique :





## ► Transition des feuilles du statut puits à source :

- 1) La feuille synthétise des photosynthétats en quantités suffisantes
- 2) La voie symplasmique de déchargement se ferme
- 3) Les gènes de synthèse de saccharose
- 4) Le symporteur saccharose /  $H^+$  est en place dans le plasmalemmes du complice.

## ► La partition des photosynthétats :

$$[ \text{Force de puits} = \text{taille} \times \text{Activité} ]$$

Capacité d'un puits à mobiliser les photosynthétats

Le poids total des tissus puits

Taux d'absorption des photosynthétats par unité de poids

## ► Définitions

\* **Auxine** : C'est un régulateur de la croissance synthétisé au niveau des parties aériennes, est transporté rapidement vers les racines via le phloème

\* **Cytokines** : C'est un régulateur produit par les racines transporté vers les parties aériennes via le xylème

\* **Gibbérellines et l'acide abscissique (ABA)** : Sont transportés à travers la plante dans le système vasculaire

⚠ Cibles des hormones qui régulent le changement et déchargement apoplasmique existent au niveau des membranes plasmiques.

## ► Allocation :

C'est le fait de donner des photosynthétats à un organe

⇒ **Synthèse des composés de stockage**

L'amidon (forme de stockage primaire)

⇒ **Utilisation métaboliques** (sucre carbonée)

⇒ **Synthèse des composés pour le transport**

⚠ Les photosynthétats sont accumulés sous forme de saccharose au niveau des vacuoles, d'amidon dans les amyloplastides.

## ► Coordination des activités

Le phloème assure le transport des molécules d'une partie de la plante à une autre

"Signal"

Physique  
pression de turgescence

Chimique  
Hormones végétales  
Glucides



# Nutrition Minérale

## I - Sol

### Disponibilité des éléments :

La solubilité d'un élément minéral dans la solution du sol dépend du :

- \* **Effet du pH** : Disponibilité maximale autour de pH légèrement acide
- \* **La chélation** : Mécanisme qui permet à la plante d'absorber des éléments indisponibles

Comme : **EDTA** et **EDDHA**

Les microorganismes → Siderophores (chélateurs)

Les graminées → Phytosiderophores → Fe

### Notion de cycles biogéochimique :

- **La minéralisation** de la matière organique : Ensemble des processus de transformations biologiques de différents molécules organiques en composés minéraux :

→ **Minér. primaire** : oxydation direct de la matière organique

→ **Minér. secondaire** : Indirect, la matière organique est tout d'abord transformée en humus avant d'être oxydée

- **L'humification** : conduit à élaborer de la fraction humique des sols (humus)

## II - Classification des éléments minéraux :

### 1<sup>re</sup> Classification : (Essentiels / Bénéfiques) :

⇒ **Essentiels** (14 éléments) : C, H, O, N, P, K, **Ca**, Mg, **S**, **Cl**, **B**, **Cu**, **Fe**, **Mn**, **Mo**, **Ni**, **Zn**

⇒ **Bénéfiques** (5 éléments) : Al, Co, Na, Se, Si

### 2<sup>ème</sup> Classification : (Macroéléments / Microéléments) :

⇒ **Macro-éléments** (6 éléments) : C, H, O, N, P, K, Ca, Mg, S

⇒ **Micro-éléments** (8 éléments) : Cl, B, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni, Zn

### 3<sup>ème</sup> Classification : (Mobiles / Immobiles) :

⇒ **Immobiles** (5 éléments) : Ca, S, B, Cu, Fe

⇒ **Mobiles** (8 éléments) : N, P, K, Mg, Cl, Mo, Na, Zn

### 4<sup>ème</sup> Classification : (Fonctionnalité) :

⇒ **Importance structurale** : N, S

⇒ **Restent sous forme ionique**

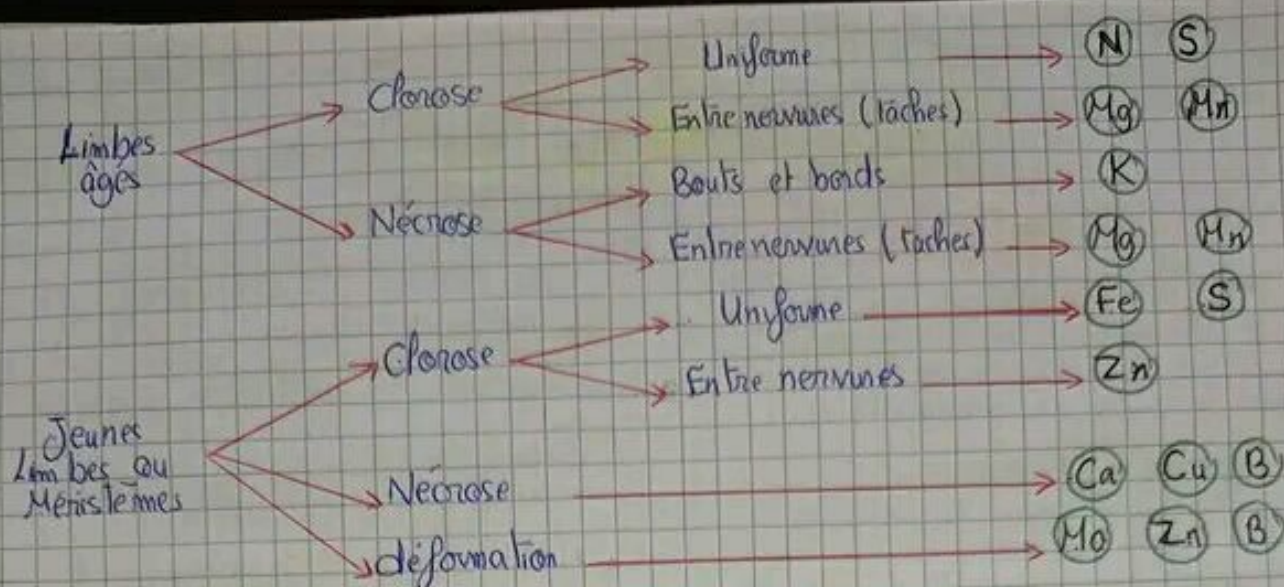
K, Ca, Mg, Cl, Mn, Na

⇒ **Importance énergétique et structurale** : P, B, Si

⇒ **Reaction oxydo-réduction**

Fe, Zn, Cu, Ni, Mo





## Assimilation de l'azote et du soufre

### I - Nutrition Azotée

#### Formes de l'azote minéral :

$\text{NO}_3^-$	Nitrates	} Assimilable par plante
$\text{NH}_4^+$	Ammonium	
$\text{NO}_2^-$	Nitrites	→ Toxique (450 ppm)
$\text{N}_2$	Moléculaire	

#### L'azote moléculaire $\text{N}_2$

• **Fixation libre** : Utiliser des bactéries aérobies (*Azotobacter* sp, *Beijerinckia* sp) ou anaérobies (*Clostridium* sp) et des algues bleues (Cyanophycées).

• **Fixation symbiotique** : Légumineuses  
Rhizobium  
Actinomycète (Frankia)

#### Cycle géochimique de l'azote :

##### \* Minéralisation :

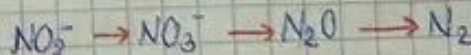
⇒ M. primaire : (Ammonification, Nitrification)



⇒ M. secondaire (humus)

#### Les Pertes :

##### \* Dénitrification :



##### \* Volatilisation de l'ammoniac :



Δ pH alcalin, temps chaud et humide

\* Lixiviation : Eau



## ► Absorption des nitrates :

- 1) Réduction
- 2) Efflux vers l'opoplasme
- 3) Stockage (vacuole)
- 4) Efflux symplasmique vers le xylème

## ► Absorption de l'ammonium :

- \* L'absorption de l'ammonium moins énergiquement
  - \* Transport de l'ammonium → Transporteurs AMT
- (Nature constitutive) Basse affinité ← Canaux Unipore

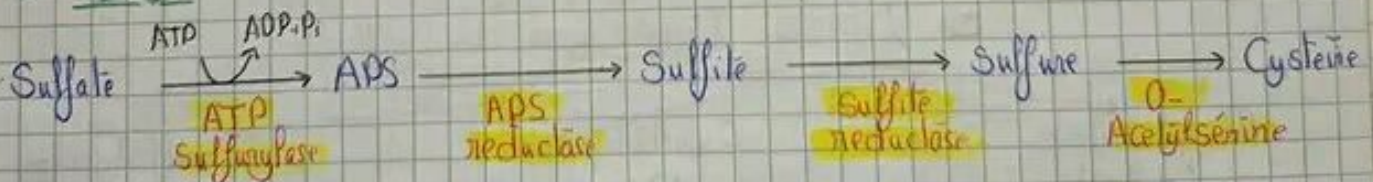
## ► Assimilation de l'ammonium :

- \* Lieu : Chloroplastes
- 1) Glutamate +  $\text{NH}_4^+$  + ATP  $\xrightarrow{\text{GS}}$  glutamine + ADP +  $\text{P}_i$
  - 2) Glutamine + 2-oxoglutarate +  $\text{NADH, H}^+$   $\xrightarrow{\text{GOGAT}}$  2 glutamate +  $\text{NAD}^+$   
ou  $\text{Fd}_{\text{red}}$

## II - Assimilation du soufre :

- \* La forme la plus stable (le plus oxydée) au niveau du sol est le sulfate  $\text{SO}_4^{2-}$
- \* Il s'agit d'un transport actif secondaire  $1 \text{ SO}_4^{2-} / 3 \text{ H}^+$

### \* Bilan :

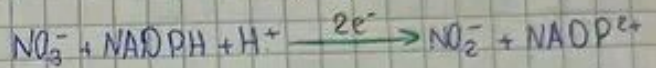
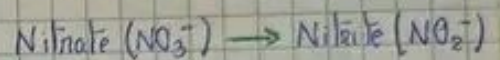


## ► Types de transporteurs du nitrates

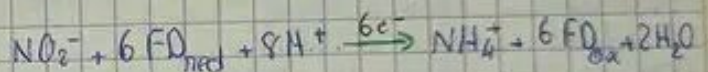
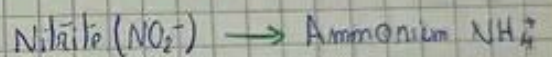
- \* Une affinité élevée (CHATS) →  $K_m$  faible
- \* Une affinité basse (IHATS) →  $K_m$  élevé
- \* Canence du nitrate → CHATS

## ► Assimilation des nitrates :

- La nitrate réductase (NR) (cytoplasme)



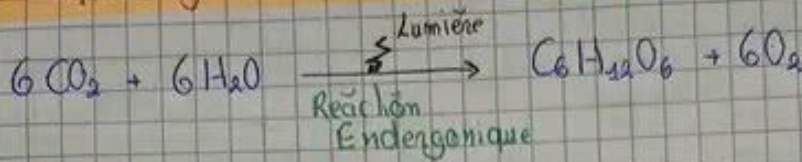
- La nitrite réductase (NIR) (chloroplastes)





# Nutrition Carbonée

## 1 - Equation générale de la photosynthèse



## 2 - Le Chloroplaste

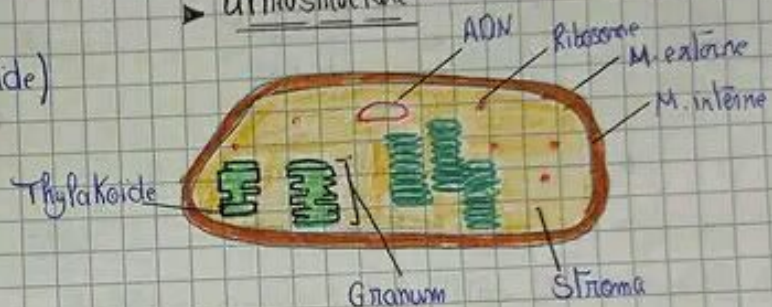
► Structure : (2-7  $\mu\text{m}$ )

\* Les végétaux Supérieurs (Forme ovoïde)

\* Les algues :

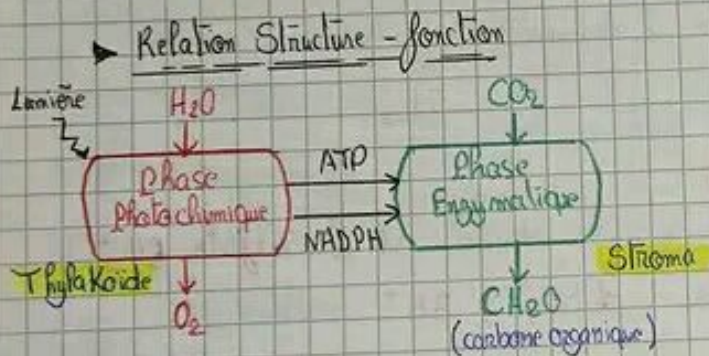
*Spinotheca* : Forme de spirée  
*Zygnema* : Forme d'étoile  
*Graudopsis* : Forme de coupe

► Ultrastructure



► Composition des membranes Thylakoïdes

- 1) Lipides
- 2) Quinones
- 3) Pigments
- 4) Protéines



■ Lipides (30% masse des thylakoïdes)

Phospholipides (15%)

↓  
 Membrane thylakoïdale

↓  
 L'acide linoléique C<sub>18:3</sub>

↓  
 L'acide palmitique C<sub>16:0</sub>

Galactolipides (75%)

↓  
 Manganolactosyl diacylglycérol (MGDG)

↓  
 Diagalactosyl diacylglycérol (DGDG)

Sulfolipides (10%)

↓  
 Sulfoquinovosyl diacylglycérol



■ Quinones : transport des protons

■ Pigments :

### Chlorophylls

#### • Structure :

Noyau tétrapyrrolique + phytol  
(chl a, chl b, chl c, chl d)

#### • Spectre :

chl a  $\Rightarrow$  430 (bleu) - 660 (rouge)

chl b  $\Rightarrow$  445 (bleu) - 645 (rouge)

### Caroténoïdes

#### • Structure :

40 atomes de carbone

#### $\Rightarrow$ Carotènes

$\beta$ -carotène (orange)  
Lycopène (rouge)

#### $\Rightarrow$ Xanthophylles

Lutéine (jaune)

#### • Spectre :

400 - 500 nm (bleu)

### Phycobillines

#### • Structure :

$\Rightarrow$  Phycocyanine (bleu)

$\Rightarrow$  Phycoerythrine (rouge)  
(4 cycles de pyrroles)

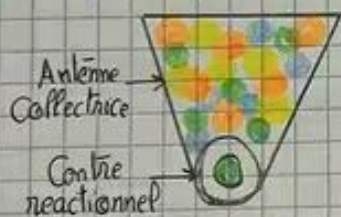
#### • Spectre :

600 - 680 nm (vert)

### Organisation des pigments

Complexe supra-moléculaire

• Photosystème



Photosystème I  $\longrightarrow$  P700

Photosystème II  $\longrightarrow$  P680

■ Protéines :

LHCP1  $\longrightarrow$  Photosystème I

LHCP2  $\longrightarrow$  Photosystème II

- ✓ Cytochromes
- ✓ Plastocyanine (PC) hétéro à 2 atomes de cuivre Cu
- ✓ Ferredoxine (Fd) hétéro à Fe non hémique
- ✓ protéine de KESKE : protéine Fe-S - Fb6
- ✓ Ferredoxine réductase
- ✓ ATPase

### Organisation supramoléculaire :

4 grands Complexes :

- 1) Complexe de photosystème II
- 2) Complexe du cytochrome Fb6
- 3) Complexe du photosystème I
- 4) Complexe ATPasique

### Stroma :

Fluides incolores :

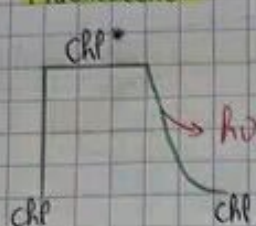
- \* ADN
- \* Ribosomes
- \* Réserves  $\longrightarrow$  Amidon
- \* Enzymes



### 3- Domaine réactionnel photochimique

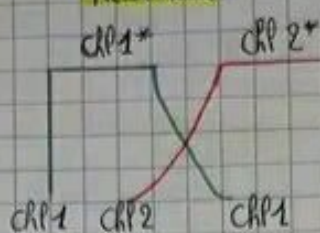
#### ► Photochimie de la chlorophylle

##### Fluorescence



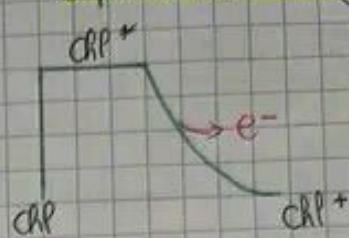
L'énergie absorbée est réémise sous forme de fluorescence & lumière

##### Résonance



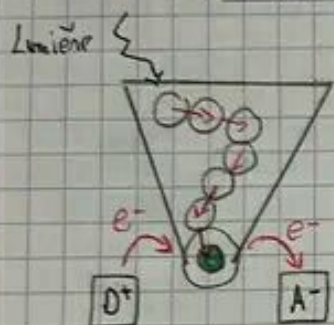
L'énergie absorbée va être transmise de pigment à un pigment

##### Séparation de charge



L'énergie absorbée provoque le déplacement d'électron entre le donneur-pigment - Accepteur

#### ► Absorption de la lumière et transfert d'énergie au niveau des photosystèmes :



Antenne collectrice

Transfert de photons par résonance

Centre réactionnel

Phase de séparation de charges

L'énergie photonique

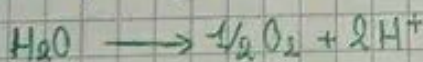
Mvt électroniques

#### ► Phase photochimique : Transfert photosynthétique des électrons

1) L'énergie lumineuse captée par les pigments des antennes collectrices

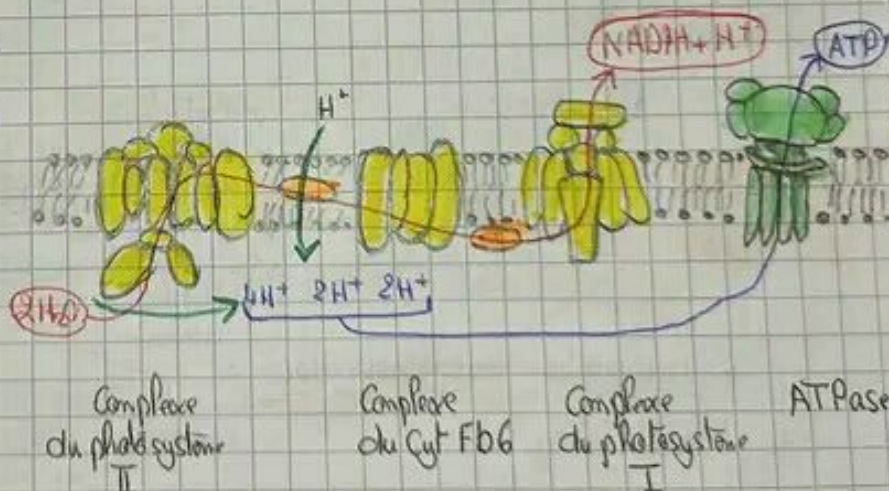
2)  $H^+$  sont transportés à travers la membrane par la plastoquinone.

→ Le photolyse de  $H_2O$



→ Concentration  $H^+$  dans l'espace interthylakoidal (appelé Lumen)

3) Le décharge du gradient  $H^+$  à travers l'ATPase permet la synthèse d'ATP (photophosphorylation)



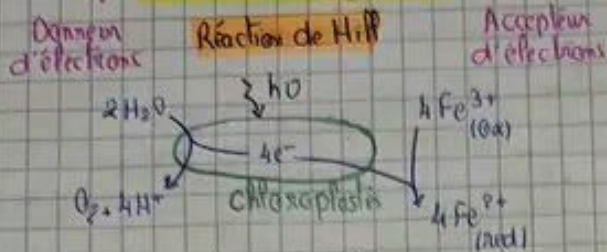
L'énergie lumineuse

↓  
L'énergie Chimique



## ► Conséquences du transport photosynthétique des électrons :

### 1) Production d'Oxygène $O_2$ :



Absence de  $CO_2$

### 2) Synthèse de NADPH

\* L'obscurité :  $\frac{NADPH}{NADP} \approx 0,2-0,4$

\* Lumière :  $\frac{NADPH}{NADP} \approx 2,5$

### 3) Photophosphorylation :

Photophosphorylation  $\gg$  Phosphorylation oxydative

10 ATP

1 ATP

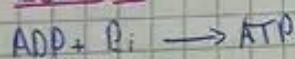
#### \* Non cyclique :



⇒ Trajet non cyclique

⇒ Rendement = 1,5 (ATP Rendait / NADPH Fourni)

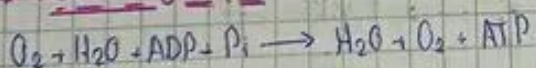
#### \* Cyclique



⇒ Trajet cyclique

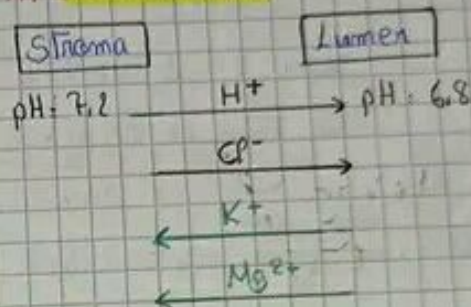
⇒ Rendement = 1

#### \* Pseudocyclique



⇒  $O_2$  remplace  $NADP^+$

### 4) Mvts ioniques



## 4 - Réduction photosynthétique du Carbone

### ► Plante $C_3$

1<sup>er</sup> produit issu de la fixation du  $CO_2$  est une molécule à 3 Atomes de Carbone.

### ► Cycle de Calvin : (Nobel 1961)

Se déroule en 3 phases :

Phase I : Carboxylation

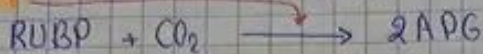
Phase II : Réduction

Phase III : Régénération



## Phase de Carboxylation :

**RUBISCO** = Ribulose 1,5-bisphosphate Carboxylase oxygenase



**[RUBISCO]** stromatique = 0,5 mM

Structure  
A8B8  
PM = 550 000

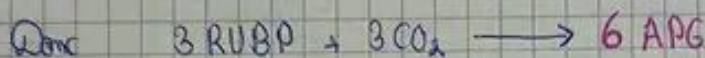
Localisation  
Stroma

Propriétés  
• Etp Activation  
• Etp catalyse

E - CO<sub>2</sub> - Mg

K<sub>m</sub> ↓

Entre 8 et 8,5  
L'activité ↑ = [Mg<sup>2+</sup>] ↑

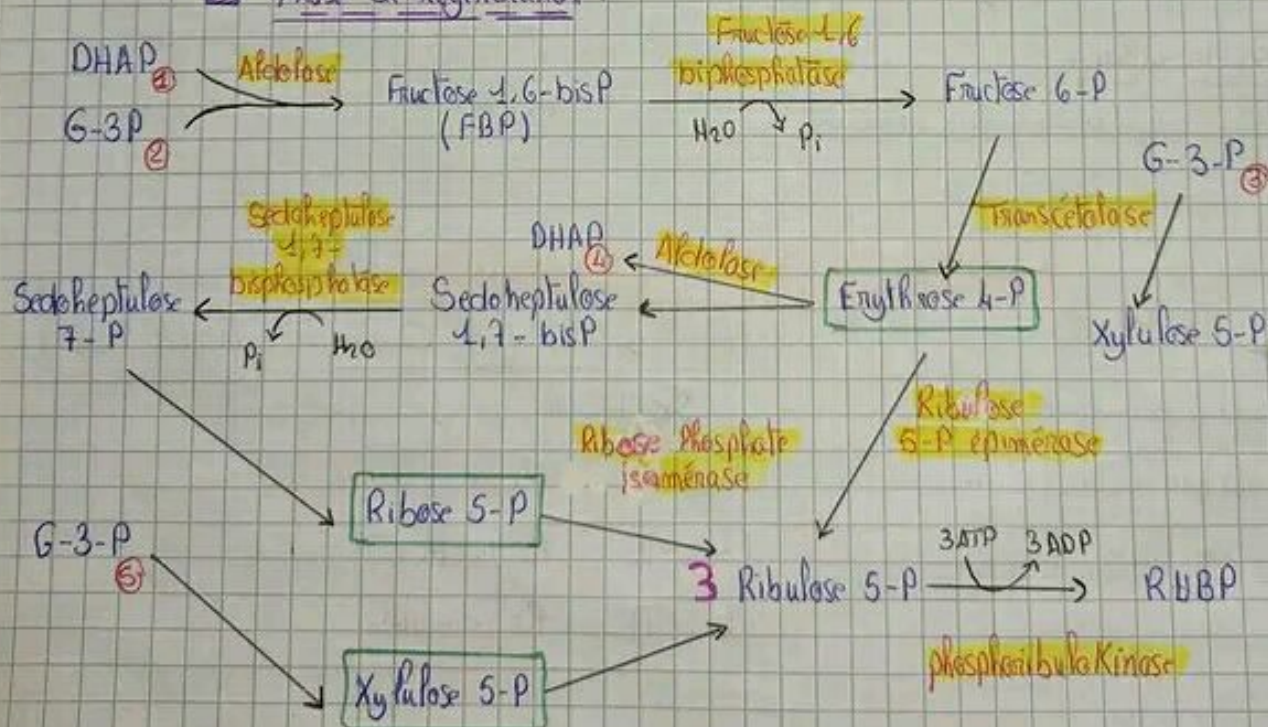


## Phase de Réduction :

- 1) APG  $\xrightarrow[\text{NADPH} \rightarrow \text{NADP}]{\text{ATP} \rightarrow \text{ADP}}$  Acide 1,3 diphosphoglycérique (ADPG) 3-phosphoglycéate Kinase
- 2) ADPG  $\xrightarrow[\text{P}_i]{\text{NADPH} \rightarrow \text{NADP}}$  Glycéraldéhyde 3 phosphate (G-3-P) NADP Glycéraldéhyde -3-phosphate déshydrogénase
- 3) G-3-P  $\longrightarrow$  Dihydroxyacétone phosphate (DHAP) Triose phosphate isomérase

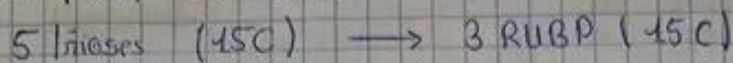
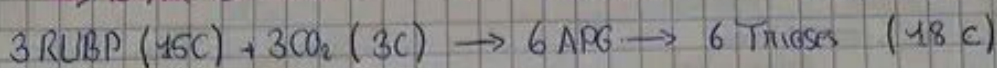
6 APG  $\begin{cases} 3 \text{ G-3-P} \\ 2 \text{ DHAP} \\ 1 \end{cases}$  Communément les photosynthétats ou produits (glucose, aa...)

## Phase de régénération :

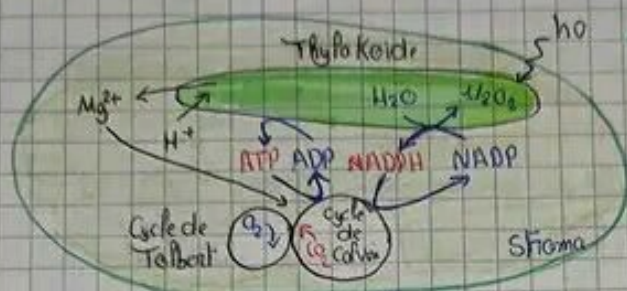




⇒ Bilan Carbonée : → 9 ATP + 6 NADPH



### ► Régulation



• Cycle de Tolbert = Cycle photorespiratoire

• C. Calpin accélère si  $\text{CO}_2 \uparrow$   
et ralentit si  $\text{O}_2 \uparrow$

► Taux d'assimilation moyen du  $\text{CO}_2$  :

20  $\text{mg CO}_2 / \text{dm}^2 / \text{h}$

Plante C3

► Plante C4 :

- \* Espèces des régions tropicales, subtropicales, désertique
- \* Température optimale de photosynthèse : 30-47°C (45, 25°C)
- \* Intensité lumineuse : Supérieure à 500  $\text{W/m}^2$  (50-150  $\text{W/m}^2$ )
- \* Espèces adaptées à un faible approvisionnement en Eau
- \* photorespiration extrêmement faible, voire absente (active)
- \* Point de compensation du  $\text{CO}_2$  faible (élevé)
- \* Taux d'assimilation moyen : 40  $\text{mg CO}_2 / \text{dm}^2 / \text{h}$  (20  $\text{mg CO}_2 / \text{dm}^2 / \text{h}$ )

► Les Sous-groupes :

On distingue 3 sous-groupes :

- \* Enzyme malique à NADP (EM-NADP)
- \* Enzyme malique à NAD (EM-NAD)
- \* Phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK)

► Cycle de Hatch et al « Cycle C4 » :

