

4. Nutrition minérale

L'absorption de l'eau entraîne nécessairement l'absorption des éléments minéraux car l'eau dans le sol est chargée en éléments nutritifs (minéraux). La nutrition minérale de la plante intègre les mécanismes assurant après l'absorption, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plante, ces mécanismes sont assurés au niveau de différents organes de l'appareil végétatif (racines, tiges et feuilles).

La plante se nourrit de sels minéraux qui existent dans le sol sous forme d'ions et qui pénètrent dans les racines. De grandes surfaces racinaires et des systèmes actifs d'absorption expliquent que, malgré les faibles concentrations des ions dans la solution du sol, l'acquisition des nutriments minéraux par les plantes est un processus très efficace. Les végétaux chlorophylliens puisent des matières minérales indispensables à leur bon fonctionnement dans leurs milieux environnant (sol, eau et air). L'absence ou carence de ces matières perturbe leur développement.

Éléments essentiels, (macro-et micro-éléments) :

Un élément est essentiel si, en son absence, la plante ne peut pas réaliser un cycle de développement complet, de la graine à la graine. Dans sa fonction il est irremplaçable par un autre élément et contribue directement dans les réactions métaboliques de la plante.

Les macro-éléments (autre **C**, **H** et **O**), sont **N**, **K**, **Ca**, **Mg**, **P**, et **S** (et la silice **Si** chez certaines espèces). Chacun d'entre eux représente au moins **0.1%** (**0.1 % à 4 %**) de la matière sèche de la plante. L'azote **N** est prélevé du sol par les racines sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+) ou provient chez certaines espèces de la fixation de l'azote atmosphérique par des bactéries symbiotiques. **K**, **Ca**, **Mg**, **P** et **S** sont prélevés du sol sous forme d'ions K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , phosphate (H_2PO_4^-) et sulfate (SO_4^{2-}).

Les micro-éléments ou oligo-éléments jouent un rôle important dans la santé et la croissance de la plante, ils comprennent le Bore (**B**), Manganèse (**Mn**), Zinc (**Zn**), (**Cl**), Molybdène (**Mo**), Cobalt (**Co**), cuivre (**Cu**). Sont prélevés sous forme: Cl^- , Fe^{2+} ou Fe^{3+} (selon les espèces), Mn^{2+} , Zn^{2+} , borate (H_2BO_3^-), Cu^{2+} , Ni^{2+} et MoO_4^{2-} .

Les quantités d'oligo-éléments assimilés par les plantes sont sous forme de traces mais leur rôle dans la nutrition globale de la plante est très important. Ils sont présents dans la plante en quantité très faible qui ne dépasse pas **0.01 %** de la matière sèche.

Éléments non essentiels

Les éléments non essentiels (facultatifs), on les divise en 02 :

- **Éléments utiles** : ou essentielles pour quelques plantes seulement (Na, Si, Co, Al, Se, Ti).

- **Éléments toxiques** : ce sont ceux qui inhibent la croissance et le développement des plantes, leur action peut être en relation avec un blocage d'un système enzymatique, en tenant compte que l'élément minéral ajouté en concentration élevée inhibe la croissance et le développement : il devient toxique.

Tableau : Teneurs en éléments minéraux des tissus des plantes (Gaudy, 2012)

Éléments	Symbole	Concentration dans la MS (%)	Origine
Carbone	C	44	CO ₂ & (HCO ₃ ⁻)
Oxygène	O	43	H ₂ O
Hydrogène	H	6	
Macro-éléments			À partir du sol
Azote	N	1,5	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺
Potassium	K	1	K ⁺
Calcium	Ca	0,5	Ca ²⁺
Magnésium	Mg	0,2	Mg ²⁺
Phosphore	P	0,2	HPO ₄ ²⁻ /H ₂ PO ₄ ⁻
Soufre	S	0,1	SO ₄ ²⁻
Silice	Si	0,1	SiO ₃ ⁻
Micro-éléments			À partir du sol
Chlorure	Cl	0,01	Cl ⁻
Fer	Fe	0,01	Fe ³⁺
Manganèse	Mn	0,005	Mn ²⁺
Zinc	Zn	0,002	Zn ²⁺
Bore	B	0,002	H ₃ BO ₃
Cuivre	Cu	0,0006	Cu ²⁺
Nickel	Ni	0,00001	Ni ²⁺
Molybdène	Mo	0,00001	MoO ₄ ²⁻

L'azote (N) : Est un élément nutritif essentiel à la croissance et au développement des végétaux .C'est un constituant des acides aminés, protéines, et de plusieurs vitamines. Sa carence provoque une diminution marquée de la chlorophylle (chlorose) jaunissement des feuilles, suivie du ralentissement et de l'arrêt de la photosynthèse. Cela explique l'importance de la nutrition azotée en nutrition végétale.

Le phosphore (P) : Intervient dans les transferts énergétiques : processus de stockage et de transport de l'énergie dans les cellules (ATP), dans la transmission de caractères héréditaires (acides nucléiques), la photosynthèse et la dégradation des glucides. Le phosphore est un constituant important des protéines phosphorées (nucléoprotéines, phosphoprotéines, etc.). En outre, un grand nombre de réactions métaboliques exigent des phosphorylations préalables pour se dérouler. Il est essentiel pour la floraison, la précocité, le grossissement des fruits et la maturation des graines.

Carence en P : Les plantes carencées en P ont une croissance ralentie ; le développement des racines et la densité des populations sont réduits ; la floraison et la maturation sont retardées. Une carence en P provoque une diminution de la production de protéines et de vitamines. La résistance au gel est moins bonne.

Le potassium (K) : Le potassium joue le rôle d'activateur de différentes enzymes. Il permet l'augmentation de la pression cellulaire. Il régularise l'économie de l'eau dans la plante et réduit l'évaporation ; il en accroît donc la résistance à la sécheresse. Le potassium est l'ion principal des solutions cytoplasmiques. Il joue un rôle fondamental dans les processus d'échanges transmembranaires passifs et actifs dans les cellules.

Il améliore le rendement de l'assimilation chlorophyllienne et la résistance au gel.

Les légumineuses, la pomme de terre, les betteraves, le maïs et l'avoine ont des besoins élevés en **K**.

Carence en K :

- Goût moins agréable (fruits et légumes).
- Réduction de la résistance au gel et à la sécheresse.
- Transpiration et respiration plus importantes.
- Mauvaise conservation des fruits et légumes.

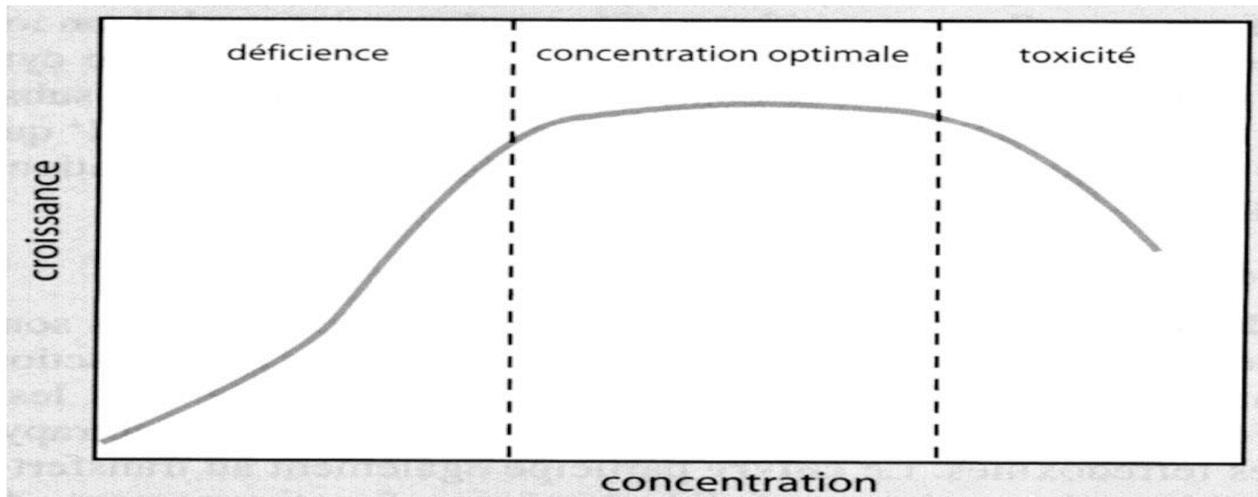
Le magnésium (Mg) : Est un constituant de la chlorophylle. Il entre dans la composition de composés organiques essentiels comme la pectine. C'est aussi un activateur d'enzymes.

- Il favorise l'absorption du phosphore et son transport dans les graines où il favorise la synthèse des lipides.
- Le magnésium évite l'absorption excessive de potassium par les plantes.

Le calcium Ca : Présente une teneur moyenne pouvant être voisine de celle du potassium, mais sa mobilité et sa répartition dans les tissus végétaux est très différente. Il s'associe fortement aux groupes carboxyles spécifiques de la fonction acide COOH des hémicelluloses et des composés pectiques (composés glucidiques de la paroi cellulaire végétale, assurant la structuration, la stabilisation et la plasticité du squelette pariétal). Dans la vacuole il participe à la neutralisation électrique des anions (sulfates, phosphates). Il joue enfin un rôle essentiel en tant que messenger biochimique secondaire du fonctionnement de la machinerie cellulaire végétale

Les microéléments : Les microéléments constitutifs de la structure de certaines protéines sont particulièrement impliqués dans les réactions d'oxydo-réduction qui assurent les transferts d'électrons dans le fonctionnement du métabolisme cellulaire.

- **Le fer Fe^{2+} ou Fe^{3+}** , par exemple, fait partie de complexes protéiques comme les cytochromes, les ferrédoxines, etc., assurant le transfert d'électrons de la machinerie photosynthétique des feuilles. Le fer est également impliqué dans la structure de certaines enzymes de la chaîne respiratoire comme le cytochrome oxydase. Il en est de même du **cuivre Cu^{2+}** qui intervient dans les mêmes mécanismes.
- **Le manganèse Mn^{2+}** joue un rôle déterminant dans le système d'oxydation de l'eau, constitutif du photosystème II de la machinerie photosynthétique.
- Les carences en **bore B** sont connues pour perturber le transport des minéraux et des sucres.
- **Le molybdène Mo^{2+}** est indispensable au fonctionnement de la nitrate réductase, enzyme clé du métabolisme azoté.
- **Le zinc Zn^{2+}** est un élément essentiel de l'expression génétique, car il participe au maintien de la structure de nombreux facteurs de transcription impliqués dans la régulation cellulaire de l'expression des gènes.

Effet de la disponibilité des ressources minérales sur la croissance :**Figure : Influence de la concentration en éléments minéraux sur la croissance (Gaudy, 2012)**

Cette courbe présente un palier optimum entre l'insuffisance pour les faibles concentrations et l'excès pour les fortes concentrations. L'insuffisance peut se traduire par des carences et l'excès par des toxicités.

La carence en minéraux se manifeste par une limitation de croissance, se traduisant par des baisses de rendement. Dans la partie ascendante de la courbe, la teneur de l'élément dans le milieu est insuffisante, ce qui provoque une déficiency dans les tissus et limite la croissance de la plante. Au plateau, la concentration est optimale, la concentration minimale en nutriments qui permet une croissance maximale est appelée point critique. Au-delà de ce point, on observe une augmentation de la concentration de l'élément dans la vacuole qui ne bénéficie pas à la croissance ; on parle de consommation de luxe. A dose plus élevée en nutriment, on peut observer un ralentissement de croissance, correspondant à une toxicité.

L'absorption des ions par les plantes dépend de nombreux facteurs :

- de la nature, de la disponibilité et des interactions entre ions dans le sol ;
- de la nature (présence de colloïdes chargés), de la structure, du pH et de la température du sol ;
- de l'âge et de l'état physiologique de la plante, de l'activité biologique de la rhizosphère, etc.

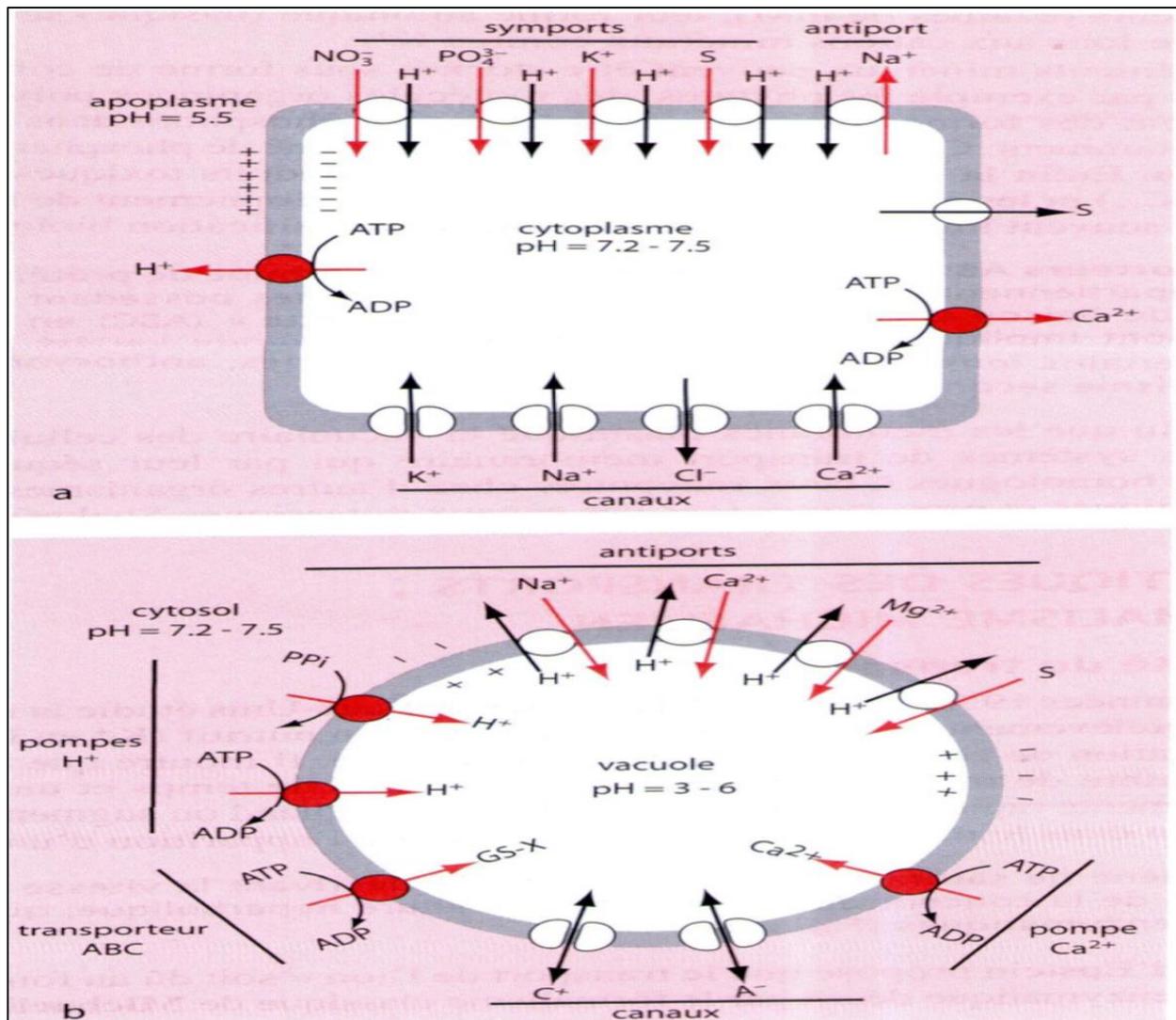
Les solutions de sol très légèrement acides sont généralement favorables à l'absorption des ions par les végétaux. La présence, en revanche, d'un excès de **calcium** en alcalinisant le milieu peut perturber l'assimilation du **fer** chez le pommier et la vigne par exemple et empêcher la synthèse de chlorophylle ; défaut de synthèse qui se traduit par des tâches jaunes sur les feuilles, symptôme appelé **chlorose ferrique**.

Transport passif et actif

Le passage d'un ion d'un compartiment à un autre, par exemple de la solution du sol au cytosol d'un poil absorbant, est dit passif lorsqu'il s'effectue dans le sens d'une diminution de la concentration de cet ion.

Le transport est dit actif lorsque la concentration de l'ion est au contraire plus forte dans le compartiment d'arrivée que dans le compartiment d'origine. Le transport actif s'effectue dans le sens d'une augmentation de la concentration de l'ion en utilisant l'ATP comme source d'énergie.

On trouve des différents systèmes de transport de la membrane plasmique et du tonoplaste (membrane de la vacuole) tels que : les pompes ioniques (ATPase pompes à H^+ et ATPase pompes à Ca^{2+}) ; transporteurs et canaux ; systèmes de symport ($H^+ : NO_3^-$) et d'antiport (H^+/Na^+)



Principaux systèmes de transport de la membrane plasmique (a) et du tonoplaste (b) (Gaudy, 2012)

5. Nutrition azotée

L'azote sous forme organique ou minérale représente **1 à 5%** de la matière sèche. On trouve l'azote dans les protéines qui sont caractérisées par un taux moyen de **16%** de cet élément. On trouve l'azote dans les acides nucléiques, les coenzymes, les vitamines, les hormones... Quand l'azote est sous forme minérale, c'est sous une forme ionique comme NH_4^+ ou NO_3^-

A- L'azote atmosphérique (N_2).

Il représente 78% de l'air, c'est donc la principale source. Toutefois, seules quelques plantes qui vivent en symbiose (bactéries ou algues) sont capables d'utiliser directement l'azote atmosphérique.

B- L'azote du sol.

L'azote a cinq électrons sur sa couche externe dont trois sont célibataires et peuvent donc établir des liaisons covalentes. Le nombre d'oxydation de l'azote varie de -3 à $+5$.

On trouve l'azote minéral sous trois formes : NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ . L'azote organique se trouve dans des molécules complexes qui peuvent être des protéines ou des acides aminés. Ces molécules se trouvent surtout au niveau de l'humus.

Les déchets et les cadavres livrent des produits aminés, qui sont recyclés par un ensemble de micro-organismes décomposeurs, essentiellement des bactéries aérobies et quelques champignons. Ce processus est la minéralisation. Elle s'effectue en deux étapes :

- L'ammonification donnant de l'ammonium NH_4^+ . Elle est assurée par une microflore nombreuse et hétérogène.

- La nitrification qui amène à la production de nitrates NO_3^- . Elle s'effectue en deux étapes, la première étape, nitrosation, transforme le cation ammonium NH_4^+ en anion nitrite NO_2^- par le biais de Nitrosomonas. La deuxième étape, la nitratisation, fait passer le nitrite en nitrate NO_3^- par l'intervention de Nitrobacter.

Le cycle de l'azote comporte d'autres étapes dont la dénitrification qui est la transformation de l'ammonium en azote gazeux (N_2) par des bactéries dénitrifiantes.

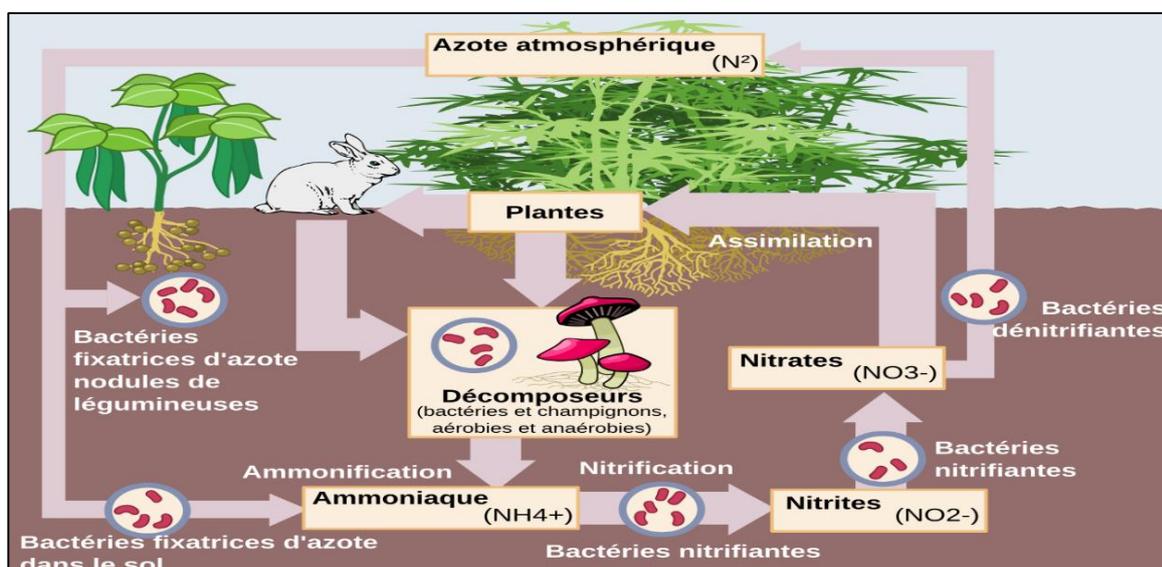
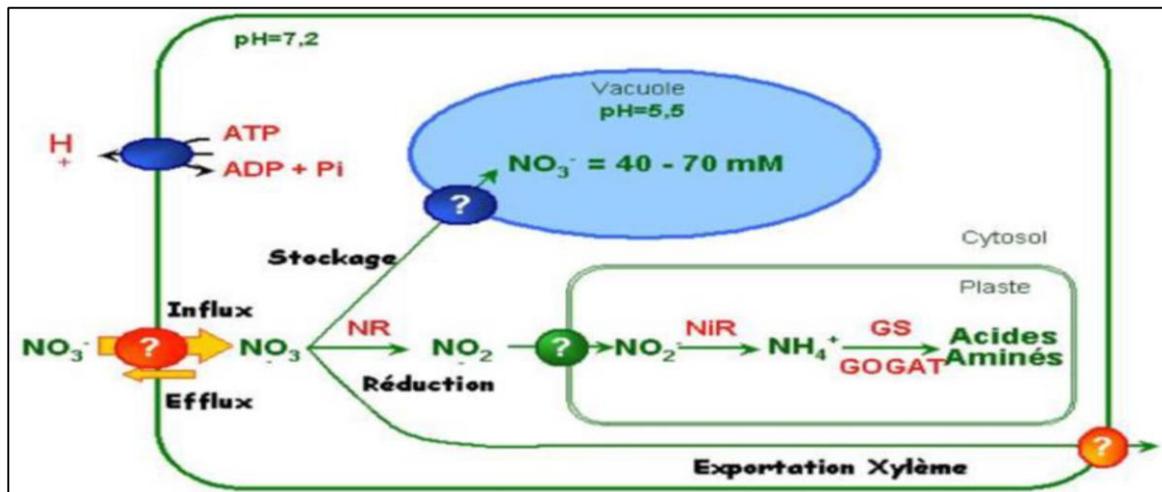


Figure : Cycle de l'azote

Réduction des nitrates

Dans les racines, le nitrate est absorbé par les racines par un transport actif qui utilise l'énergie du gradient de protons généré par un ATPase, pompe à protons, pour assurer l'influx actif de nitrate dans le cytoplasme des cellules racinaires. Un mécanisme similaire permet l'approvisionnement en nitrate des cellules foliaires.

Le nitrate est réduit en nitrite par le nitrate réductase (NR) et le nitrite formé est réduit en ammonium par le nitrite réductase (NiR)

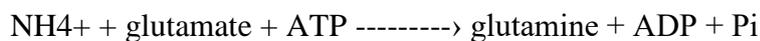


Assimilation de l'azote dans une cellule foliaire chlorophyllienne (Gaudry, 2012)

NR : nitrate réductase du cytosol, NiR : nitrite réductase du chloroplaste, GS : glutamine synthétase, GOGAT : glutamate synthase du chloroplaste.

Assimilation de l'ammonium

L'ion ammonium (NH_4^+) est incorporé dans les molécules organiques (acides aminés, bases azotés...ect.). Cette incorporation fait intervenir la glutamine synthétase (GS) pour catalyser la réaction suivante :



La glutamine synthétase (GS), en présence d'ions ammonium et d'ATP, convertit une molécule de glutamate en glutamine (Gln).

Fixation symbiotique de l'azote

Plusieurs associations symbiotiques fixatrices d'azote sont connues, meilleur exemple est celui de l'association entre espèces bactériennes et légumineuses. La forme la plus commune d'association symbiotique provoque la formation sur la racine de la plante hôte, de structures multicellulaires hypertrophiées, nommées **nodules**.



Figure : Nodules

6. Nutrition carbonée (Photosynthèse)

La photosynthèse est un processus physiologique par lequel les végétaux qui contiennent certains pigments (en particulier de la chlorophylle) sont capables de capter l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique afin de réaliser la nutrition carbonée à partir du CO₂ atmosphérique ... Ce processus est accompagné d'un dégagement d'oxygène.

Les végétaux synthétisent leur matière organique à partir de molécules simples (CO₂ + H₂O) et de l'énergie lumineuse (soleil), le CO₂ et l'eau se combinent (réaction de réduction) pour former des glucides.

La formule générale de la photosynthèse est :

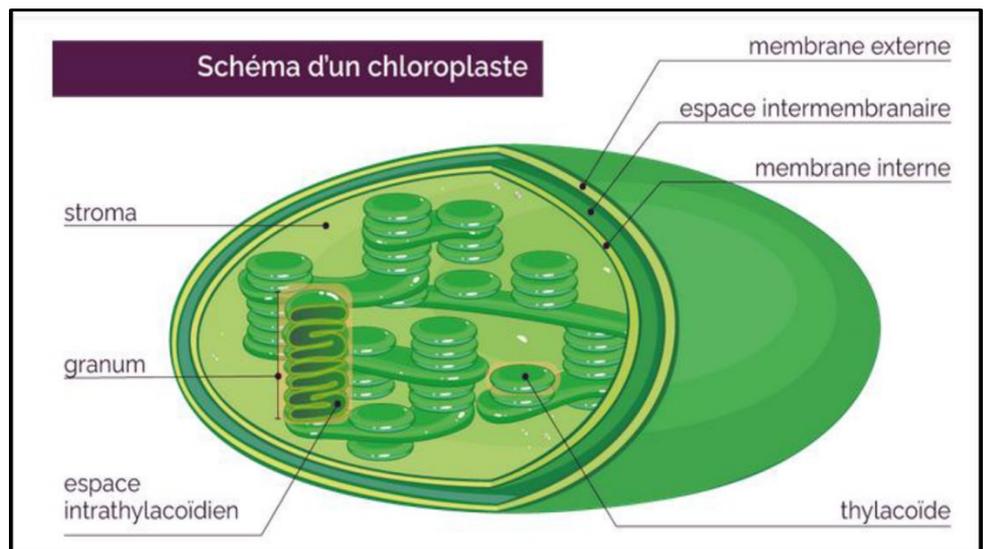


Localisation

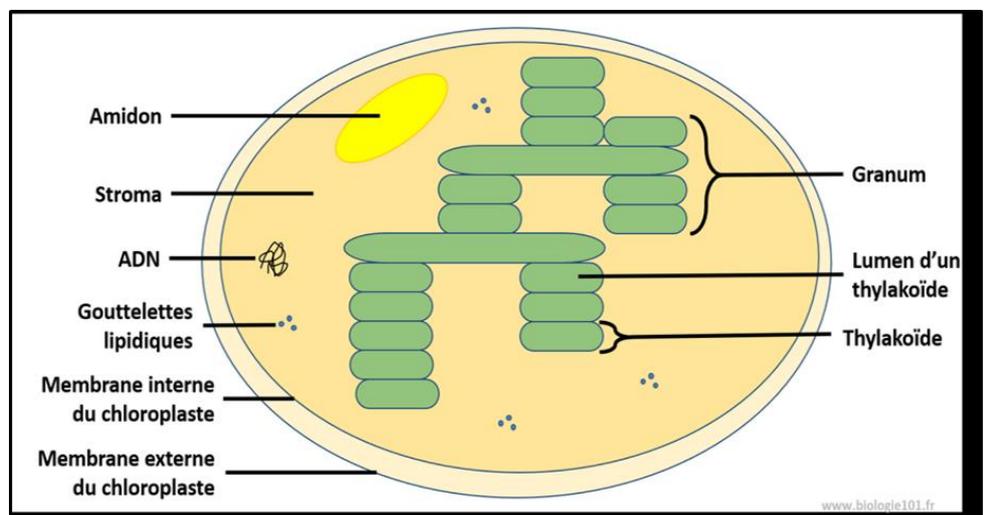
Chez les plantes vertes, l'équipement photosynthétique est localisé essentiellement dans les feuilles, les cellules chlorophylliennes foliaires renferment plusieurs centaines des chloroplastes. Selon les espèces, on a de 10 à 100 chloroplastes par cellule (plus ils sont nombreux, plus ils sont petits). Les chloroplastes sont généralement situés au niveau des feuilles, ils se trouvent aussi au niveau des pétioles, des tiges herbacées et de certains organes floraux.

Le chloroplaste est un organite à double membrane, de forme ovoïde, de quelques dizaines de micromètres de long.

La membrane externe est relativement perméable et continue, tandis que la membrane interne est imperméable (une barrière sélective) repliée sur elle-même pour former des sacs (les thylacoïdes) où se trouvent les pigments.



Le chloroplaste est composé de grana et stroma, le grana est un ensemble de granum comprenant chacun plusieurs saccules ou thylacoïdes. Le granum peut être constitué de 2 à 100 disques, sont reliés les uns aux autres par des lamelles stromatiques dont l'ensemble forme un réseau continu. Le stroma contient aussi des ribosomes ainsi que de l'ADN circulaire.



La photosynthèse se déroule en 02 grandes phases : **claire** et **sombre**

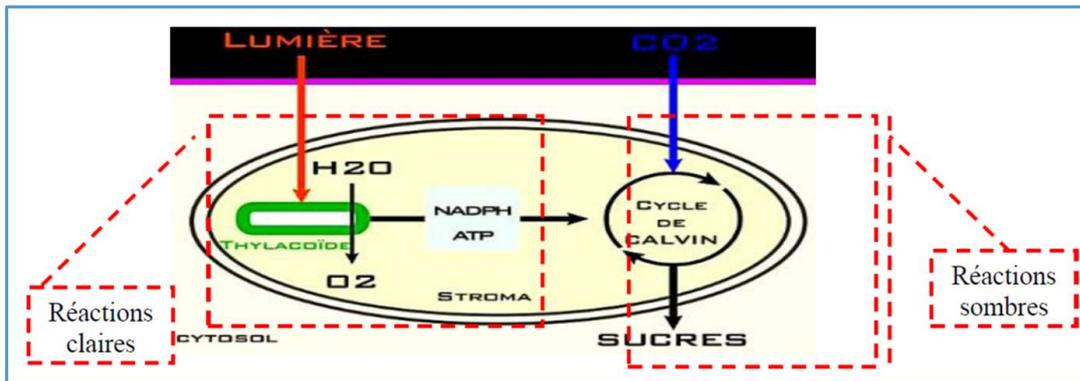
I. la phase claire (les réactions photochimiques)

Les étapes qui convertissent l'énergie solaire en énergie chimique. La lumière déclenche un transfert d'électrons et de protons, les réactions photochimiques se déroulent dans **les thylakoïdes**.

II. La phase sombre (le cycle de Calvin)

phase de fixation du carbone pendant laquelle le CO2 est incorporé et puis réduit pour produire un glucide.

Le cycle de Calvin se déroule dans **le stroma** des chloroplastes.



La synthèse des molécules énergétiques **NADPH** et **ATP**, issues de la conversion de la lumière en énergie chimique, nécessite le fonctionnement **des photosystèmes**.

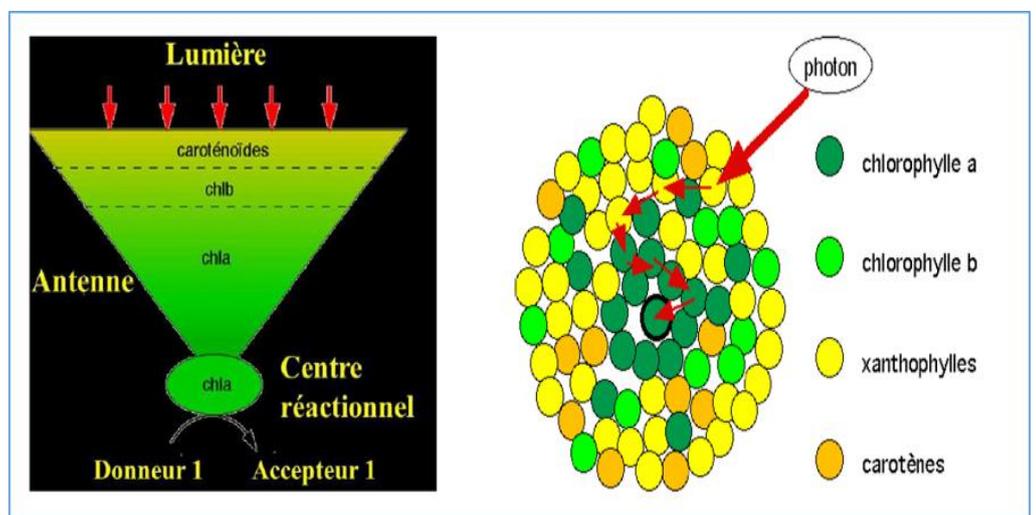
I. la phase claire (les réactions photochimiques)

Qu'est-ce qu'un photosystème ?

Les photosystèmes sont des ensembles protéines/pigments qui permettent la capture et la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau des membranes des thylacoïdes. Ils sont constitués d'antennes et d'un centre réactionnel.

L'antenne est constituée de pigments (chlorophylles et caroténoïdes), Chaque molécule de pigment reçoit un photon passe à un état excité. L'excitation est ensuite transférée de molécule à molécule de chlorophylle par résonance (sans transformation d'énergie).

L'excitation est transmise à la molécule de chlorophylle « a » particulière associée au centre réactionnel au centre (gros complexe moléculaire) qui passe à un état excité et transfère un électron à un accepteur primaire. Ce dernier après réduction, cède à son tour son électron à un accepteur secondaire et ainsi de suite.



Deux types de photosystèmes :

Il y a deux types de photosystèmes dans la membrane des thylacoïdes.

1- Photosystème II (PSII)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe **P680**. La molécule de la chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors un électron qui sera capté par l'accepteur primaire (chlorophylle A0 = chlorophylle « a » modifiée) et transporté par la chaîne d'accepteurs d'électrons (phéophytine, quinone et plastoquinone).

Cet électron passe ensuite par le complexe de cytochromes où il induit le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylacoïdien (lumen). Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le gradient de protons, qui permettra à l'ATP synthase de produire de l'ATP (phosphorylation). En quittant le complexe de cytochromes, l'électron est transmis au photosystème I (PSI).

Au niveau du PSII, La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons (photo-oxydé) qu'elle doit les récupérer via la photolyse de l'eau, un transport non cyclique des électrons. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse la réaction est comme suit : $\frac{1}{2} \text{H}_2\text{O} \rightarrow \frac{1}{2} \text{O}_2 + \text{H}^+ + 1 \text{e}^-$

L'électron libéré par la photolyse de l'eau sera capturé par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylacoïdien pour participer au gradient de protons, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse.

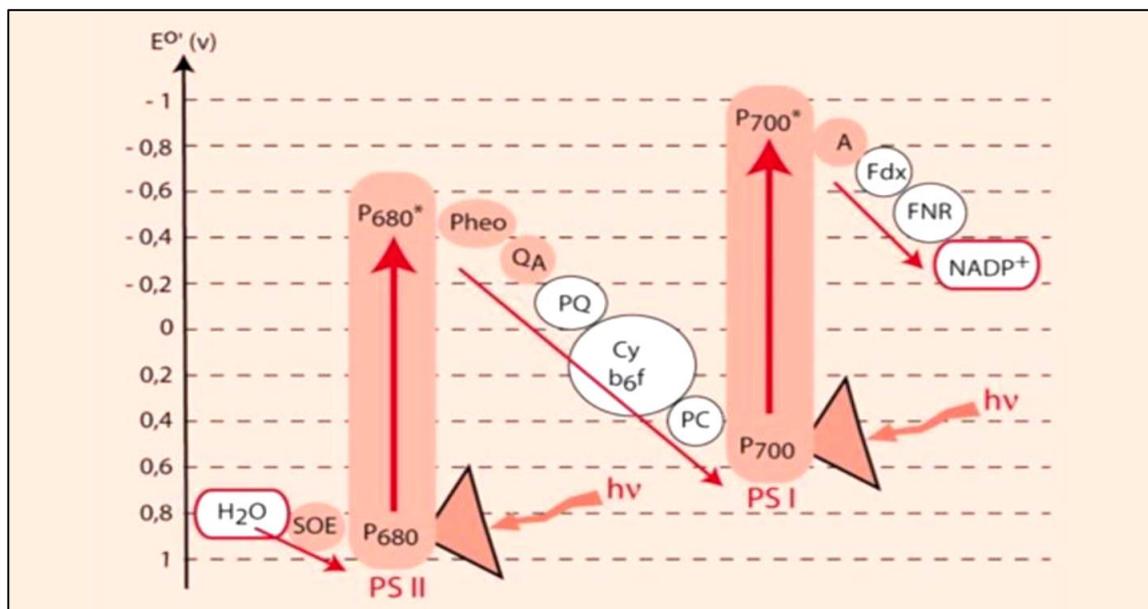


Schéma en Z du transfert des électrons

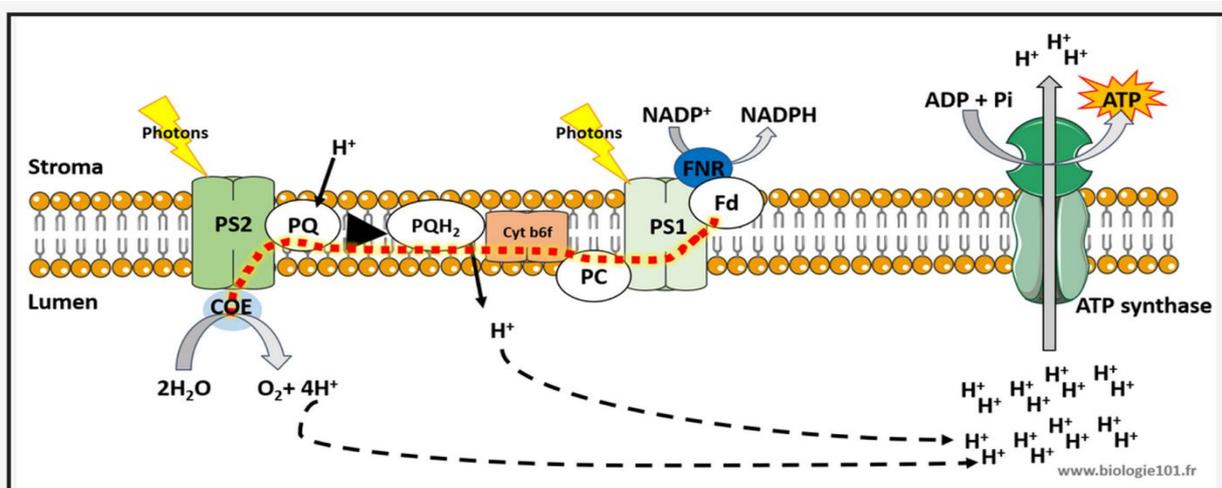
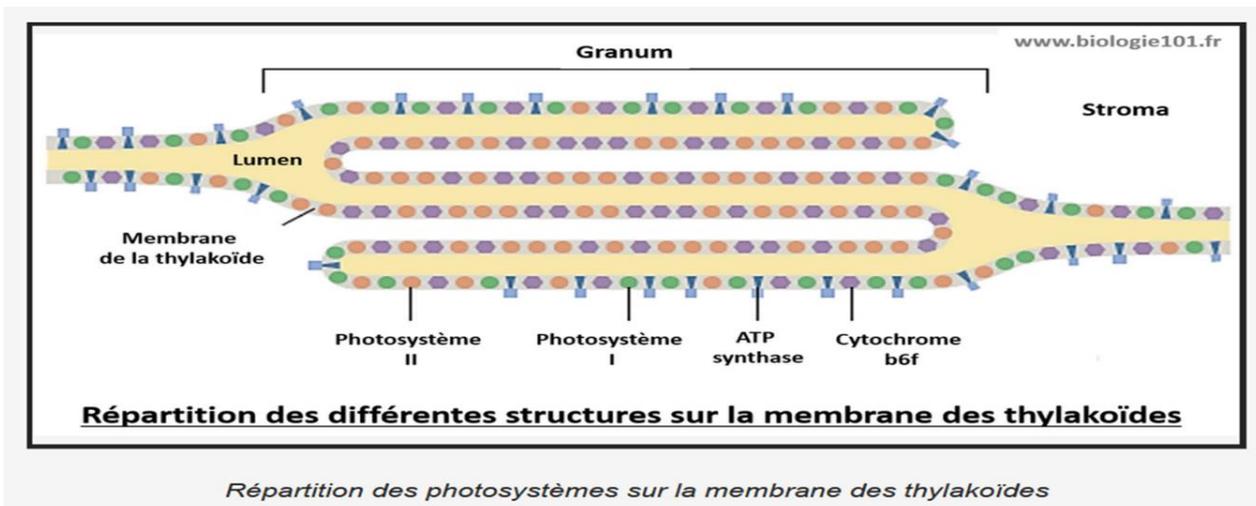
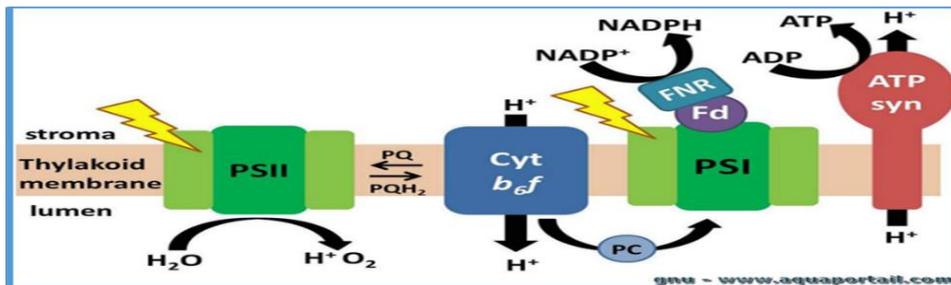
SOE, système d'oxydation de l'eau ; **Pheo**, phéophytine ; **QA**, quinone ;

PQ, plastoquinone ; **Cy**, cytochromes ; **PC**, plastocyanine ; **A**, accepteur du PSI ;

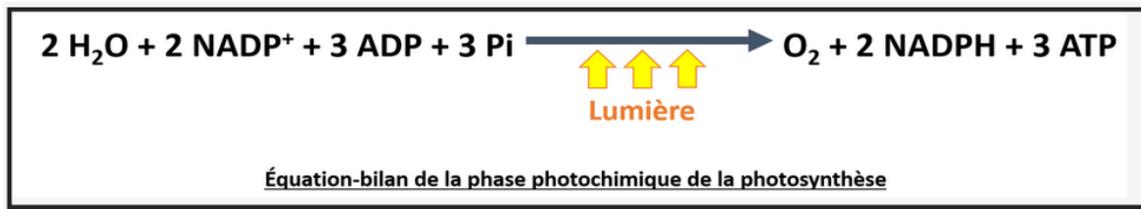
Fdx, ferrédoxine ; **FNR**, ferrédoxine-NADP réductase

2 - Photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice du PSI et qui sera transmise au complexe **P700**. La molécule de chlorophylle « a » présente dans le complexe P700 libère alors un électron qui sera transporté par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la ferrédoxine. La ferrédoxine réduite transmet l'électron via la ferrédoxine NADP réductase (FNR) au NADP⁺ oxydé pour le réduire en NADPH. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu un électron qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne, cet électron lui est fourni par le PSII via la plastocyanine.



La phase claire (Photochimique)



II. La phase sombre - biochimique- (le cycle de Calvin)

Cette phase a lieu en même temps que la phase photochimique, mais ne nécessite pas d'énergie lumineuse. La phase biochimique permet de fixer le carbone contenu dans le CO₂ atmosphérique et le lie aux atomes d'Hydrogène des molécules d'eau.

1. Fixation du CO₂

La première molécule du cycle de Calvin est le ribulose-biphosphate (RuBP encore appelé RuDP) possédant 5 carbones. La fixation du CO₂ sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme appelée la Rubisco (Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement deux molécules de 3-phosphoglycérate à 3 carbones.

2. Réduction du carbone fixé

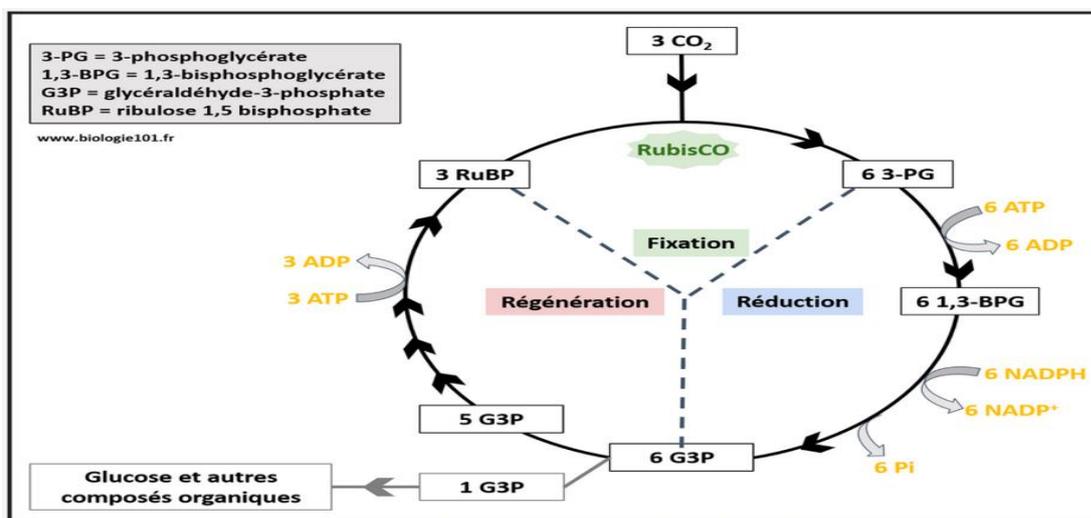
La deuxième phase du cycle de Calvin correspondra à la réduction du 3-phosphoglycérate. Celui-ci sera tout d'abord phosphorylé par de l'ATP pour donner l'acide biphospho-glycérique, qui sera lui-même réduit par le NADPH pour former le 3-phosphoglyceraldéhyde (G3P encore appelé PGAL) qui est un sucre.

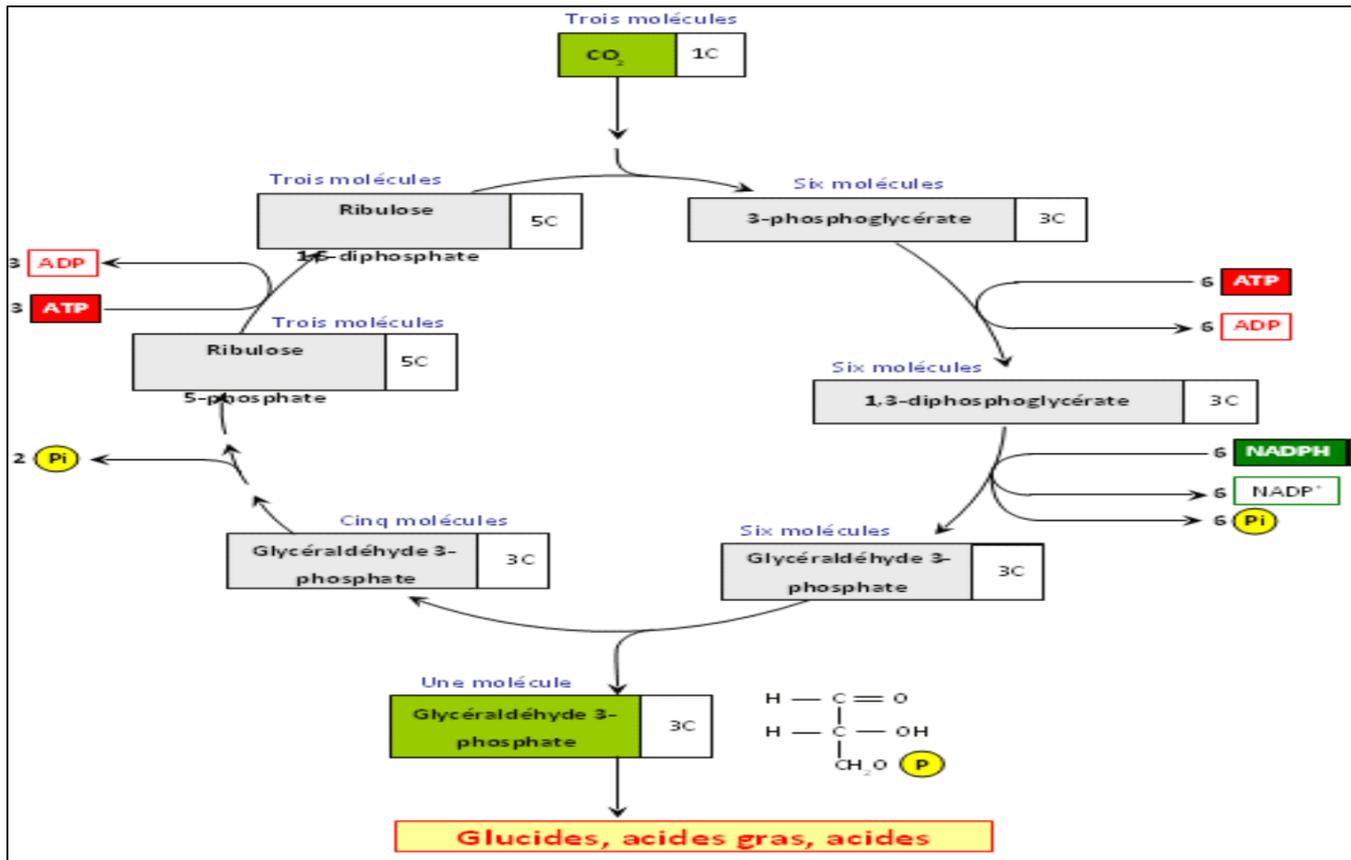
3. Régénération de l'accepteur de CO₂

Le G3P formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin.

La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO₂, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'ATP.

Le glyceraldéhyde 3-phosphate produit dans le chloroplaste est rapidement transporté vers le cytoplasme où il est permis la synthèse de saccharose.





Cycle de Calvin

Les différents types de fixation du carbone

Il y a trois mécanismes connus de fixation du dioxyde de carbone au cours de la photosynthèse : C₃, C₄ et CAM. Ces trois mécanismes diffèrent par l'efficacité de cette étape. Le mécanisme en C₃ correspond au mécanisme « de base », c'est celui de 98% des plantes vertes.

Les types en C₄ et CAM sont plus rares, mais on les trouve dans des espèces connues : le maïs est une plante C₄, l'ananas une plante CAM. Ces sont des adaptations au stress hydrique ou à une réduction de disponibilité de CO₂ pendant la journée.

La première des étapes du cycle de Calvin consiste en une carboxylation (fixation d'une molécule de CO₂) sur le ribulose 1,5 bisphosphate, catalysée par la RubisCO, pour donner deux molécules d'un composé à 3 atomes de carbone (Acide 3-phosphoglycérique, APG). Mais cette enzyme peut catalyser aussi les réactions de l'oxygène avec le RuBP (activité oxygénique), c'est la photorespiration. Ce processus entraîne un blocage du cycle. Ceci se produit quand les quantités de CO₂ dans les lacunes du chlorenchyme sont trop faibles. La RubisCo a cependant une affinité plus marquée pour le CO₂ que pour l'O₂.

Le problème posé par la fermeture des stomates dans une atmosphère chaude et sèche, provoquant un manque de CO₂ dans le chlorenchyme, est résolu par les végétaux dits en C₄, tels que le maïs ou la canne à sucre. Chez ce genre de plantes, les cellules du mésophylle fixent grâce à la PEPase (phosphoénolpyruvate carboxylase) le dioxyde de carbone sur un composé C₃ (phosphoénolpyruvate) et produit un composé instable en C₄, c'est la malate, qui ensuite transportée vers les vaisseaux vasculaires où elle est décarboxylée pour redonner du pyruvate et c'est le CO₂ libéré qui entre dans le cycle de Calvin.

Le mécanisme des plantes CAM (Crassulacean Acid Metabolism) diffère des C4 du fait que la fixation du carbone n'est pas séparée dans l'espace mais dans le temps (nuit/jour). Durant la nuit, lorsque les stomates sont ouverts, un stock de malate est produit, puis stocké dans la vacuole des cellules photosynthétiques. Au cours de la journée, ces malates sont retransformés en dioxyde de carbone et le cycle de Calvin peut s'effectuer, le CO₂ restant disponible pour la photosynthèse malgré la fermeture des stomates. Ainsi les pertes d'eau par transpiration sont limitées. Ce mécanisme est observé notamment chez les Crassulaceae (« plantes grasses », comme le cactus).