

LA FOTOSÍNTESI

INTRODUCCIÓ

La vida en la Terra depèn fonamentalment de l'energia solar, la qual és incorporada mitjançant el procés fotosintètic, que és responsable de la producció de tota la matèria orgànica que coneixem. La matèria orgànica comprèn els aliments que consumim diàriament, tant nosaltres com els animals, els combustibles fòssils (petroli, gas, gasolina, carbó); així com la llenya, fusta, polpa per a paper, inclusivament la matèria primera per a la fabricació de fibres sintètiques, plàstics, poliester, etc.

La quantitat de carboni fixat per la fotosíntesi és espectacular, com ho demostren les xifres de la producció anual de matèria orgànica seca, estimada en $1,55 \times 10^{11}$ tones, amb aproximadament 60% formada en la Terra, la resta en oceans i aigües continentals.

Els organismes que en el curs de l'evolució van aprendre a usar l'energia solar i a transformar-la en energia química són els cridats autòtrofs, que estan representats per bacteris fotosintètics, cianobacteris i organismes del Regne Vegetal.

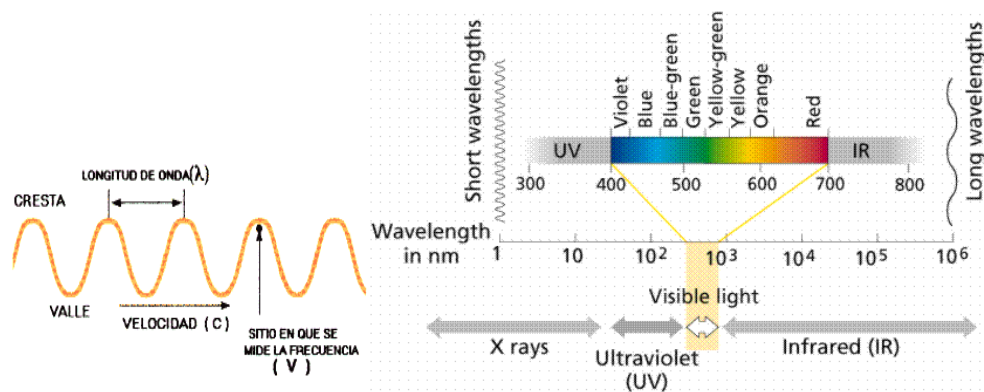
NATURALESIA DE LA LLUM

La llum blanca se separa en diferents colors(longituds d'ones) al passar a través d'un prisma. La longitud d'ona (λ) es defineix com la distància entre dues crestes o dues valls d'una ona. L'energia és inversament proporcional a la longitud d'ona; les longituds d'ona llargues tenen menys energia que les de longituds d'ona curtes. L'energia d'un fotó es pot calcular amb l'equació $E=h.c/\lambda$, on h és la constant de Planck amb valor de $6,6262 \times 10^{-34}$ J.S, C la velocitat de la llum $3,0 \times 10^8$ m .S⁻¹ i λ la longitud d'ona en metres (m). L'energia del fotó és inversament proporcional a la longitud d'ona. L'ordenament dels colors de l'espectre lluminós, està determinat per les longituds d'ona de la llum. La llum visible és una petita part de l'espectre electromagnètic compresa entre 390 nm i 770 nm (nanòmetre).

CARACTERÍSTIQUES DE DIVERSES REGIONS DE LONGITUD D'ONA DE LA LLUM.

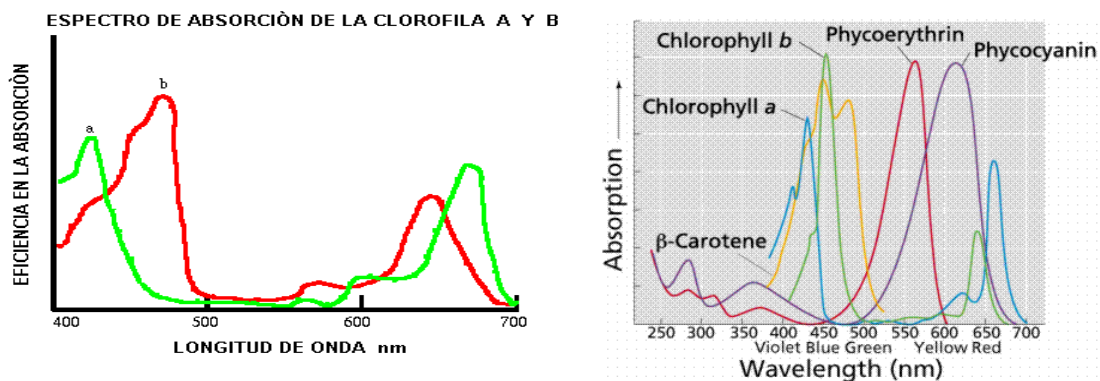
Color	Rang de longitud d'ona (nm)	Longitud d'ona representativa	Freqüència (Cicles/S) o hertzis	Energia (KJ/mol)
Ultraviolat	<400.	254.	11.8×10^{14} .	471.
Violeta	400-425.	410.	7.31×10^{14} .	292.
Blava	425-490.	460.	6.52×10^{14} .	260.
Verd	490-560.	520.	5.77×10^{14} .	230.
Groc	560-585.	570.	5.26×10^{14} .	210.
Ataronjat	585-640.	620.	4.84×10^{14} .	193.
Roig	640-740.	680.	4.41×10^{14} .	176.
Infraroig	>740.	1400.	2.14×10^{14} .	85.

Mentre la longitud d'ona de la llum visible sigui més llarga, més vermell és el color i si la longitud d'ona és més curta aquesta, estarà més prop del costat violeta de l'espectre. Les longituds d'ona majors que les vermelles, es coneixen com infrarojas i les més curtes que les violetes són ultraviolades.

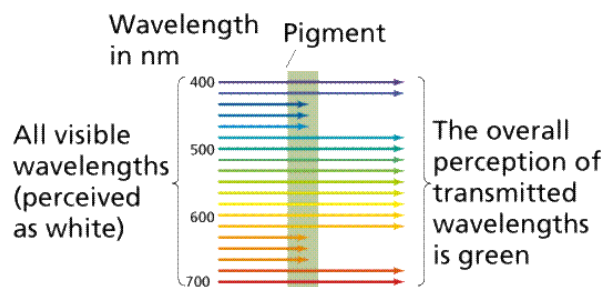


La llum es comporta com una ona i com una partícula. Les propietats d'ona de la llum inclouen la curvatura de l'ona quan passa d'un mitjà a altre (Ex. A través d'un prisma, el arc de Sant Martí, un llapis introduït en un got d'aigua, etc.). Les propietats de partícula es demostren mitjançant l'efecte fotoelèctric. Per exemple quan un àtom de Zn s'exposa a la llum ultraviolada, es carrega positivament (Zn^+), degut al fet que l'energia lluminosa expulsa electrons del Zinc. Aquests electrons poden crear un corrent elèctric. Els elements sodi, potassi i seleni tenen una longitud d'ona crítica, és la longitud d'ona màxima (visible o invisible) que produeix un efecte fotoelèctric. En 1905, Albert Einstein va desenvolupar una teoria en la qual es va proposar que la llum estava composta de partícules nomenades fotons, l'energia dels quals és inversament proporcional a la longitud d'ona de la llum. La llum té propietats que es poden explicar tant pel model d'ona com pel de partícula.

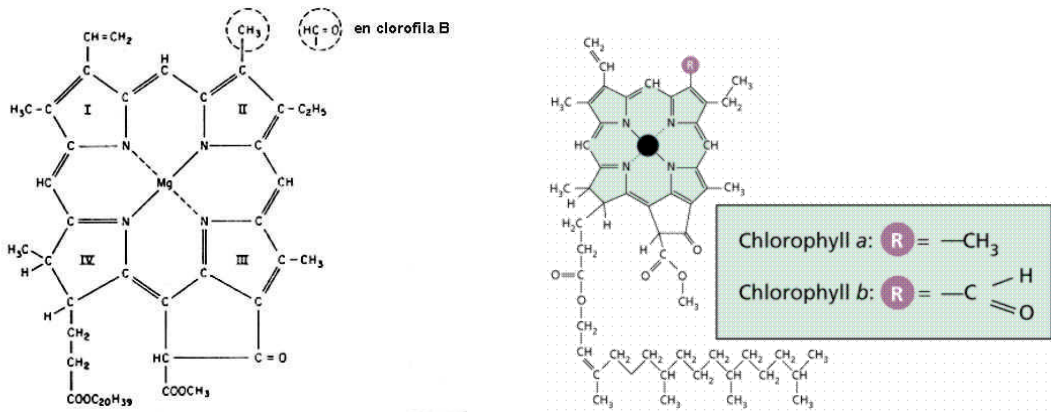
CLOROFIL·LA I PIGMENTS ACCESSORIS



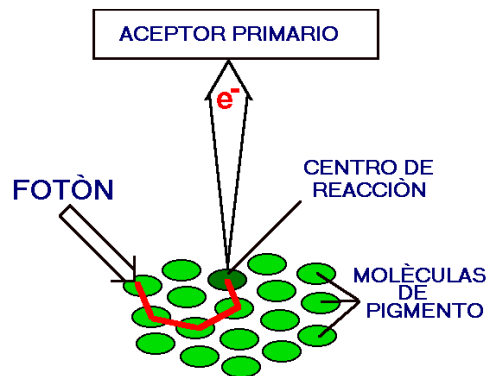
Un pigment és qualsevol substància que absorbeix llum. El color d'un pigment és el resultat de la longitud d'ona reflectida (no absorbida). La clorofil·la, el pigment verd de totes les cèl·lules fotosintètiques, absorbeix totes les longituds d'ona de la llum visible excepte els verds, els quals són reflectits i percebuts pels nostres ulls. Un cos negre absorbeix totes les longituds d'ona que rep. El pigment blanc o colors clars reflecteixen tot o gairebé totes les longituds d'ona. Les substàncies acolorides tenen el seu espectre d'absorció característic, que és el patró d'absorció d'un pigment donat.



La clorofil·la és una molècula complexa, formada per quatre anells pirròlics, un àtom de magnesi i una cadena de fitol llarga ($C_{20}H_{39}OH$).



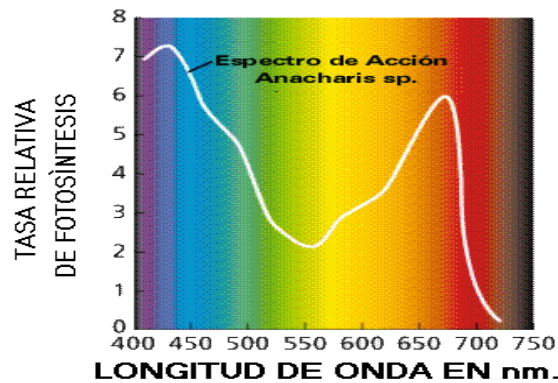
En les plantes i altres organismes fotosintètics existeixen diferents tipus de clorofil·les. La clorofil·la a es troba en tots els organismes fotosintètics (plantes, certs protists, proclorobacteris i cianobacteris). Els pigments accessoris absorbeixen energia que la clorofil·la és incapaç d'absorbir. Els pigments accessoris inclouen clorofil·la b (en algues i protists les clorofil·les c, d i i), xantofil·la (grog) i carotè, ataronjat (com el beta carotè, un precursor de la vitamina A). La clorofil·la a absorbeix les longituds d'ones violeta, blava, ataronjat-vermellós, vermell i poques radiacions de les longituds d'ona intermèdies (verd-groc-ataronjat).



Els pigments accessoris actuen com antena, conduint l'energia que absorbeixen cap al centre de reacció. Una molècula de clorofil·la en el centre de reacció pot transferir la seva excitació com energia útil en reaccions de biosíntesi.

Els carotenoids absorbeixen la longitud d'ona blava i un poc en el verd, aquests pigments tendeixen a ser vermells, grocs o ataronjats. La clorofil·la b absorbeix en el blau, i en el vermell i ataronjat de l'espectre (amb longituds d'ones llargues i baixa energia). La part mitjana de l'espectre composta per longituds d'ona groga i verda és reflectida i l'ull humà la percep com verd. La distribució dels organismes fotosintètics en el mar es deu a això. La longitud d'ona curta (més energètica) no penetra més enllà de 5 metres de profunditat. L'habilitat d'absorbir part de l'energia de longitud d'ona llarga (menys penetrant) ha d'haver estat un avantatge per a les algues fotosintètiques primitives, que eren incapaces de trobar-se tot el temps en la zona superior (fòtica) del mar. Les algues verdes i marrons s'instal·len en la zona litoral superior, mentre que en la zona profunda predominen les algues vermelles.

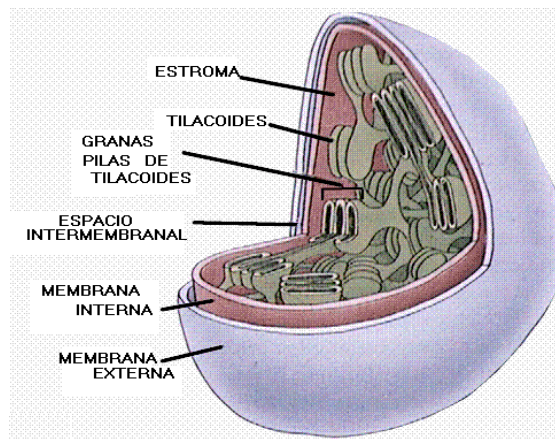
Podem dir que, l'espectre d'acció de la fotosíntesi és l'eficiència relativa en la generació d'una resposta biològica en funció de la longitud d'ona, dels diferents colors, com per exemple l'alliberament d'oxigen. Mitjançant l'estudi dels espectres d'acció es va descobrir, l'existència de dos fotosistemes en organismes que alliberen O₂ fotosintèticament.



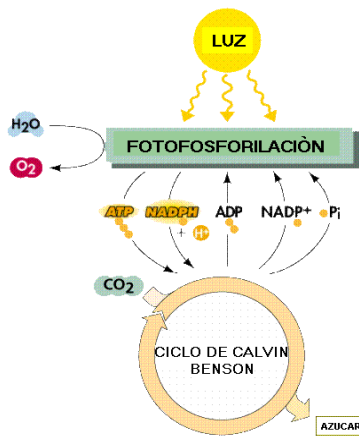
Quan la clorofil·la absorbeix energia lluminosa poden succeir tres coses: 1) que l'energia sigui absorbida i convertida en energia química com en la fotosíntesi, 2) que es dissipï com calor, 3) que sigui emesa immediatament com una longitud d'ona major amb pèrdua d'energia com fluorescència. La clorofil·la és capaç de disparar una reacció química quan es troba associada a proteïnes immenses o embegudes en la membrana dels tilacoides dels cloroplasts, o en les membranes plegades que es troben en organismes procariotes fotosintètics, com són els cianobacteris i les proclorobacteries.

ESTRUCTURA DEL CLOROPLAST I DE LES MEBRANES FOTOSINTÈTIQUES

La unitat estructural de la fotosíntesi és el cloroplast. Els organismes fotosintètics procariotes i eucariotes posseeixen sacs aplanats o vesícules nomenades tilacoides, que contenen els pigments fotosintètics; però solament els cloroplasts dels eucariotes estan envoltats per una doble membrana. Els tilacoides es disposen com una pila de saquets, que rep el nom de grana. L'interior del cloroplast entre les granes és el estroma proteic, on es troben els enzims que catalitzen la fixació del CO_2 . Els mitocondris constitueixen un sistema amb dues membranes com els cloroplasts, però els cloroplasts tenen tres compartiments: el estroma, l'espai tilacoidal i l'espai entre les membranes. El cloroplast en el seu interior té un ADN circular i ribosomes.



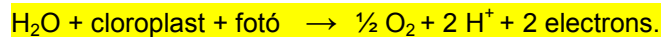
FASES DE LA FOTOSÍNTESI



La fotosíntesi és un procés que té lloc en dues fases. La primera fase és un procés que depèn de la llum (reaccions lluminoses), requereix l'energia directa de la llum que genera els transportadors que són utilitzats en la segona fase. La fase independent de la llum (reaccions de foscor), es realitza quan els productes de les reaccions de llum són utilitzats per a formar enllaços covalents carboni-carboni (C-C), dels carbohidrats. Les reaccions fosques poden realitzar-se en la foscor, amb la condició que la font d'energia (ATP) i el poder reductor (NADPH) formats en la llum es trobin presents. Investigacions recents suggereixen que diversos enzims del cicle de Calvin, són activades per la llum mitjançant la formació de grups -SH; de tal forma que el terme reacció de foscor no és del tot correcte. Les reaccions de foscor s'efectuen en l'estroma; mentre que les de llum ocorren en els tilacoides.

REACCIONS DE LA FASE LLUMINOSA

En els processos que depenen de la llum (reaccions de llum), quan un fotó és capturat per un pigment fotosintètic, es produeix l'excitació d'un electró, el qual és elevat des del seu estat basal a nivells d'energia superior, passant a un estat excitat. Després d'una sèrie de reaccions de oxidoreducció, l'energia de l'electró es converteix en ATP i NADPH. En el procés ocorre la fotòlisi de l'aigua, la qual es descompon segons l'equació:



En la reducció d'un mol de CO_2 s'utilitzen 3 ATP i 2 NADPH, que a través d'una sèrie de reaccions enzimàtiques produeixen els enllaços C-C dels carbohidrats, en un procés que s'efectua sense necessitat de llum.

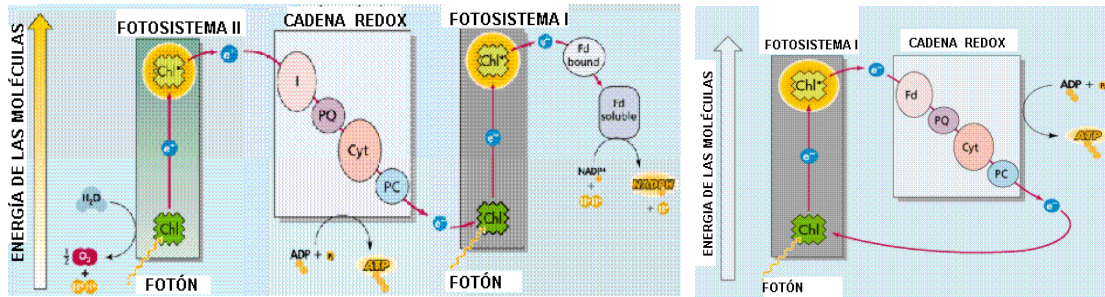
En les reaccions de foscor, el CO_2 de l'atmosfera (o de l'aigua en organismes fotosintètics aquàtics/marins) es captura i redueix per l'addició d'hidrogen (H^+) per a la formació de carbohidrats $\%[\text{CH}_2\text{O}]\%]. La incorporació del biòxid de carboni en compostos orgànics, es coneix com fixació o assimilació del carboni. L'energia usada en el procés prové de la primera fase de la fotosíntesi. Els éssers vius no poden utilitzar directament l'energia lluminosa, no obstant això a través d'una sèrie de reaccions fotoquímiques, la poden emmagatzemar en l'energia dels enllaços C-C de carbohidrats, que s'allibera després mitjançant els processos respiratoris o altres processos metabòlics.$

FOTOSISTEMES

En la fotosíntesi cooperen dos grups separats de pigments o fotosistemes, que es troben localitzats en els tilacoides. Molts organismes procarïotes solament tenen el fotosistema I (és el més primitiu des del punt de vista evolutiu).

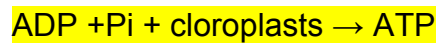
Els organismes eucariotes posseeixen els fotosistemes I i II. El fotosistema I està associat a les formes de clorofil·la a, que absorbeix a longituds d'ona de 700 nm (P_{700}), mentre que el fotosistema II té un centre de reacció que absorbeix a una longitud d'ona de 680 nm (P_{680}). Cadascun d'aquests fotosistemes es troba associat a polipeptids en la membrana tilacoidal i absorbeixen energia lluminosa independentment. En el fotosistema II, es produeix la fotòlisi de l'aigua i l'alliberament d'oxigen; no obstant això ambdós fotosistemes operen en sèrie,

transportant electrons, a través d'una cadena transportadora d'electrons. En el fotosistema I es transfereixen dos electrons a la molècula de NADP^+ i es forma NADPH , en el costat de la membrana tilacoïdal que mira cap al estroma.

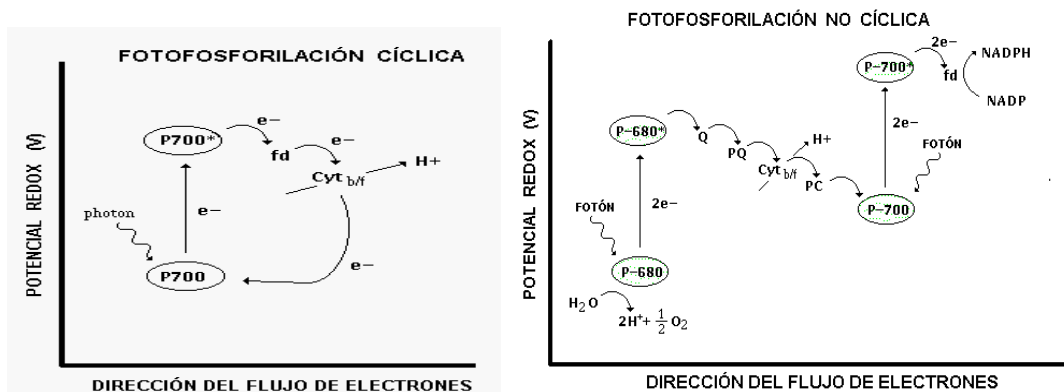


FOTOFOSFORILACIÓ

És la síntesi de ATP que es produeix quan s'exposen cloroplasts aïllats a l'acció de la llum, en presència de ADP i fosfat. La formació d'**ATP** partir de la reacció de ADP i fosfat, és el resultat de l'acoblament energètic de la fosforilació al procés de transport d'electrons induït per la llum, de la mateixa forma que la fosforilació oxidativa està acoblada al transport d'electrons i al consum d'oxigen en els mitocondris.



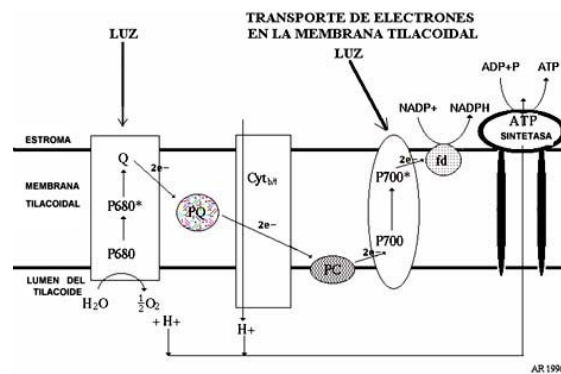
En el fotosistema I es realitza la síntesi cíclica d'ATP, que és independent de la fotòlisi de l'aigua i de la formació de NADPH ; mentre que la fotofosforilació no cíclica, està acoblada al transport d'electrons des de l'aigua, en el fotosistema II a través d'una cadena transportadora d'electrons cap al fotosistema I, on la ferredoxina cedeix dos electrons al NADP^+ perquè es redueixi a NADPH .



La molècula d' H_2O del costat esquerre de l'equació, cedeix els dos electrons necessaris per a la reducció del NADP^+ i l'àtom d'oxigen que s'allibera en forma de $\frac{1}{2} \text{O}_2$. La molècula d' H_2O del costat dret de l'equació procedeix de la formació de ATP a partir de la reacció de $\text{ADP} + \text{Pi}$.

En la membrana tilacoïdal com resultat de la fotòlisi de l'aigua i de l'oxidació de la plastoquinona (PQH_2) es generen protons (H^+); que originen un fort gradient de concentració de protons (H^+) al ser transportats del lumen tilacoïdal cap al estroma. Aquest gradient de pH a través de la membrana és responsable de la síntesi de ATP, catalitzada per la ATP-sintasa (o sintetasa), coneguda també com factor d'acoblament; ja que acobla la síntesi de ATP al transport d'electrons i protons a través de la membrana tilacoïdal. L'ATP-sintasa existeix en els tilacoides del estroma i consta de dues parts principals: una tija denominada CF_0 , que s'estén des del lumen de la membrana tilacoïdal fins al estroma i una porció esfèrica (o cap) que es coneix com

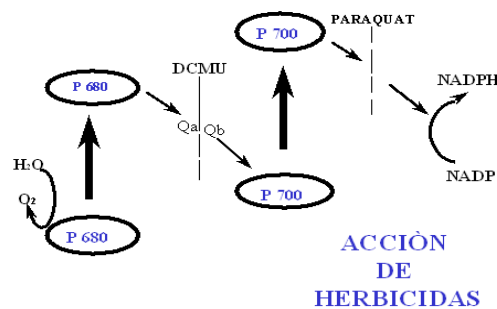
CF₁ i que descansa en l'estroma. Aquesta ATP-asa és similar a la dels mitocondris on sintetitza ATP.



El flux cíclic d'electrons té lloc en alguns eucariotes i bacteris fotosintètics primitius. No es produeix NADPH, sinó ATP solament. Això pot tenir lloc quan les cèl·lules poden requerir un subministrament d'ATP addicional, o quan no es trobi present NADP⁺ per a ser reduït a NADPH. En el fotosistema II, el bombament d'ions H⁺ dintre del tilacoide crea un gradient electroquímic que culmina amb la síntesi de ATP a partir de ADP + Pi.

Les halobacteries, que creixen en aigua extremadament salada, són aeròbies facultatives; ja que poden créixer en absència d'oxigen. Els pigments púrpures coneguts com a retinal (pigment que es troba en l'ull humà) funcionen com les clorofil·les. La bacteriorodopsina és un complex format per retinal i proteïnes de la membrana, la qual genera electrons que estableixen un gradient de protons que activa una bomba ADP-ATP, que produeix ATP en presència de la llum, però en absència de clorofil·la. Aquest comportament ajuda a sustentar la universalitat de la teoria químic-osmòtica de Mitchell, en la funció de sintetitzar [ATP](#).

Alguns herbicides bloquegen el transport d'electrons en algun d'aquests punts, matant la planta, que no pot realitzar la fotosíntesi.

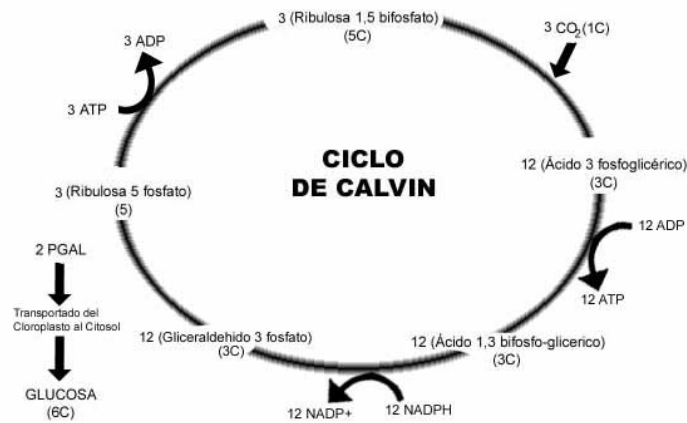


REACCIONS DE LA FASE FOSCA

Les reaccions de fixació o reducció del carboni, són conegudes també com reaccions de foscor (són independents de la llum), no obstant això dues substàncies produïdes en la llum, com són el NADPH i el ATP participen en la reducció del CO₂.

El CO₂ passa a l'interior d'organismes unicel·lulars i d'altres autòtrofos aquàtics per difusió i no a través d'estructures especials; mentre que les plantes terrestres han de protegir-se de la desecació i en aquest sentit han desenvolupat estructures cridades estomes, que permeten l'intercanvi gasós.

En l'estroma dels cloroplasts es troben presents els enzims que intervenen en el Cicle de Calvin. El Cicle de Calvin va ser estudiat i descobert en un alga verda unicel·lular, nomenada *Chlorella*.



El CO₂ es combina amb la ribulosa 1,5 bisfosfat (RUBP- és un sucre de 5 carbonis), mitjançant l'acció de l'enzim ribulosa bisfosfat carboxilasa oxigenasa o RUBISCO. La rubisco constitueix aproximadament el 50% de les proteïnes del cloroplast i es pensa que és la proteïna més abundant en la terra. El primer producte estable de la fixació de CO₂ és l'àcid-3-fosfoglicèric (PGA), un compost de 3 carbonis. En el cicle es fixen 6 mols de CO₂ a 6 mols de ribulosa 1,5 bifosfat, i es formen 12 mols de PGA. L'energia del ATP, produït en la llum és utilitzada per a fosforilar el PGA i es formen 12 mols d'àcid 1,3 difosfoglicèric, el qual és reduït després mitjançant l'acció de 12 NADPH a glicer aldehid-3-fosfat (PGAL). Dos mols de glicer aldehid-3-fosfat són remogudes del cicle per a fabricar glucosa. La resta dels mols de PGAL es converteixen en 6 mols de ribulosa-5-fosfat, que al reaccionar amb 6 ATP, regenera 6 mols de ribulosa 1,5 bifosfat, que dona començament al cicle de nou.

El glicer aldehid-3-fosfat produït en els cloroplasts pot servir d'intermediari en la gluconeogènesi i en la glucòlisi. Una gran part del PGAL que roman en els cloroplasts es transforma en l'estroma, en midó, que és un carbohidrat de reserva. Altra part del PGAL és exportat al citosol, on es converteix en fructosa-6-fosfat i glucosa-1-fosfat. La glucosa-1-fosfat es transforma en el nucleòtid UDP-glucosa, que al combinar-se amb la fructosa-6-fosfat forma la sacarosa fosfat, que és el precursor immediat de la sacarosa. El disacàrid sacarosa és la principal forma en que els sucres són transportats a través del floema, des de les fulles fins als llocs de la planta on són requerits. Convé fer notar que totes les reaccions del Cicle de Calvin, són catalitzades per enzims específics.

LA FOTORESPIRACIÓ

Una de les propietats més interessants de la rubisco és que a més de catalitzar la carboxilació de la ribulosa 1,5 bisfosfat, també produeix la seva oxigenació; procés conegut com fotorrespiració.



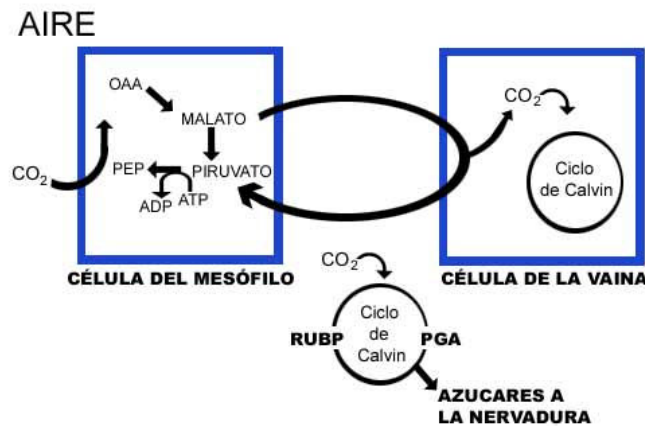
La fotorrespiració dona com a resultat l'alliberament de CO₂, després d'una sèrie de reaccions enzimàtiques. És admirable que la rubisco de bacteris anaeròbics autòtrofs, catalitza la reacció de la oxigenasa! La reacció de la carboxilació és afavorida a l'oxigenació en una proporció de 3:1; el que indica un 33% d'ineficiència en la carboxilació. El metabolisme del glicolat requereix la participació dels mitocondris i dels peroxisomes. No obstant això, és en els mitocondris on l'aminoàcid glicina, produït en els peroxisomes és descarboxilat alliberant CO₂.

El ritme de la fotorrespiració de les plantes C-3 és bastant elevat, sent 5 vegades superior al de la respiració en la foscor; la qual cosa és perjudicial per a aquestes plantes. Les plantes C-4, que mostren molt poca o cap fotorrespiració, són considerablement més eficients; ja que realitzen la fotosíntesi a concentracions més baixes de CO₂ i a més elevades tensions d'oxigen.

Les plantes C-4 son d'origen principalment tropical, habiten en condicions d'alta lluminositat i altes temperatures. Això els permet competir més eficientment amb les plantes C-3.

PLANTES AMB EL CICLE DICARBOXÍLIC (Pantes C-4)

Existeixen espècies en els quals els productes resultants de la fixació del CO_2 tenen quatre àtoms de carboni (C-4), concretament àcids oxalacètic, màlic i aspàrtic. Entre les plantes amb fotosíntesi C-4, es troben la canya de sucre, el blat de moro, el sorg i l'amarant. El seu metabolisme les permet elevar les concentracions de CO_2 en les parts de la planta on es realitza el cicle de Calvin (la beina amilífera) amb la qual cosa eviten la fotorrespiració. A més, poden realitzar la fotosíntesi a baixes tensions de CO_2 , degut al fet que l'enzim PEP-carboxilasa mostra una major afinitat pel CO_2 que la rubisco. També economitzen aigua ja que poden tancar els estomes a les hores de calor i insolació intensa, evitant la dessecació, però mantenint operativa la fotosíntesi a expenses del CO_2 acumulat.



Les plantes C-3 mostren en general, una anatomia foliar amb mesòfil esponjós en el revés i mesòfil en empalissada en el feix, amb teixits epidèrmics en ambdues cares i amb porus estomàtics per a l'intercanvi gasós. Les plantes C-4 es caracteritzen per presentar una anatomia en corona o amb beina amilífera, que envolta els conductes o feixos vasculares. Els cloroplasts de les cèl·lules de la beina són més grans que els del mesòfil, acumulen molt midó i posseeixen poques granes o no en tenen.

La captura del CO_2 en les plantes C-4, comença amb la reacció del CO_2 amb l'àcid fosfoenolpirúvic (PEP), catalitzada per l'enzim PEP-carboxilasa, amb la formació d'àcid oxalacètic (OAA). L'OAA es converteix a àcids màlic o aspàrtic (C-4), que després són transportats des de les cèl·lules del mesòfil, cap a les cèl·lules de la beina amilífera. En les cèl·lules de la beina l'àcid màlic (C-4) és descarboxilat, produint-se CO_2 i àcid pirúvic (C-3). Després el CO_2 entra al Cicle de Calvin i l'àcid pirúvic es reconverteix en PEP que retorna a les cèl·lules del mesòfil. Els sucres formats durant aquest procés, es transporten per les nervadures en els conductes del floema a tota la planta.

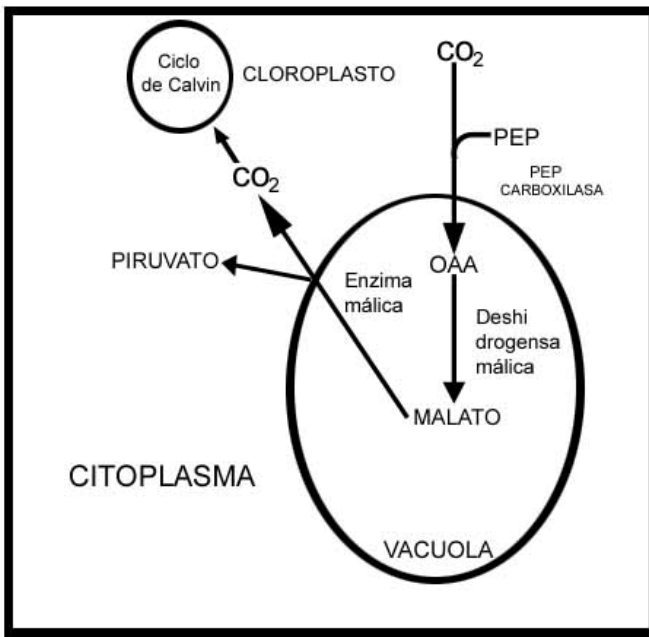
PLANTES AMB EL METABOLISME ÀCID DE CRASSULÀCIES (MAC O CAM)

La fotosíntesi és el principal procés en el CO_2 és fixat per les plantes verdes; no obstant això hi ha certes plantes suculentess i semisuculentess, que fixen el CO_2 de nit o en la foscor, amb un increment de l'acidesa vacuolar, com a resultat de l'acumulació d'àcid màlic. Aquestes plantes poden fixar el CO_2 en la foscor, a velocitats superiors de la qual ho expulsen mitjançant la respiració, resultant una acumulació neta de CO_2 . Sí aquestes plantes es sotmeten a la llum l'acidesa disminueix. La variació diürna en l'acidesa va ser descoberta en *Bryophyllum calycinum*, espècie pertanyent a la família *Crassulaceae* i en conseqüència es va denominar "Metabolisme àcid de crassulàcies (MAC o CAM)".

El MAC es troba present en alguns gèneres de les *Bromeliaceae* (pinya, barba de pal), *Agavaceae*, *Orchidaceae*, *Cactaceae*, *Compositae*, *Amaryllidaceae*, *Euphorbiaceae* i per

descomptat en la família *Crassulaceae*. Fins a ara es coneixen més de 28 famílies amb plantes MAC, entre les monocotiledònies i dicotiledònies.

Les plantes amb MAC habiten en regions àrides i seca, on el factor limitant és l'aigua, pel que han desenvolupat un mecanisme adaptatiu, que els ofereix un avantatge ecològic, com és el tancament dels estomes de dia i la seva obertura nocturna. Aquestes plantes presenten un ritme circadià (dura aproximadament 24 hores), que consta de dues fases: 1) una fosca que produeix una acidificació del vacúol, per acumulació d'àcid màlic (C-4), amb els estomes oberts, 2) una lluminosa en la qual ocorre una desacidificació, produïda per la descarboxilació de l'àcid màlic (C-4), la seva conversió en àcid pirúvic (C-3) i CO_2 , amb els estomes tancats.



El CO_2 produït a partir de l'àcid màlic, es fixa en el cicle de Calvin en la llum amb els estomes tancats. El CO_2 es fixa en la fosca a través d'una reacció amb PEP (C-3), catalitzada per la PEP-carboxilasa. El producte d'aquesta reacció és l'àcid oxalacètic o (OAA, C-4), el qual es redueix a malat (C-4). El PEP ve de la glucòlisi, de tal forma que a mesura que es forma malat, el midó disminueix de nit.

El "truc" que empran les plantes MAC, és que incorporen CO_2 de nit, amb els estomes oberts i amb el mínim perill de dessecar-se per evapotranspiració; ja que la humitat relativa és més alta i les temperatures són més baixes. Durant el dia, per contra, quan la transpiració és major, les plantes MAC tanquen els estomes, impeding la pèrdua d'aigua, però tenen suficient CO_2 per realitzar la fase fosca.

FATORS QUE INFLUEIXEN EN LA FOTOSÍNTESI