

# Tema 6. Fotosíntesis

## I. Captación de energía lumínica

Introducción

La luz. PAR. Absorción de fotones

Pigmentos fotosintéticos

El aparato fotosintético

Fotoinhibición

## II. Fijación del CO<sub>2</sub>. Síntesis de carbohidratos

El Ciclo de Calvin. Regulación

Fotorrespiración

Mecanismos de concentración de CO<sub>2</sub>. C<sub>4</sub> y CAM

Síntesis de sacarosa y almidón



Imagen tomada de Campbell & Reece (2005). *Biology*. Pearson. Benjamin Cummings

# Fotosíntesis: Experimentos claves para entender el proceso fotosintético

1727. **Stephen Hales**. Las plantas “se nutren” del aire

1771. **Joseph Priestley** → liberación de “O<sub>2</sub>” por las plantas

1779. **Jan Ingenhousz** → partes verdes de las plantas expuestas a la luz purificaban el aire

1782. **Jean Senebier**. Purificación del aire depende de la presencia de “aire fijado”

1785. **Lavoisier**. Identificó el aire fijado: CO<sub>2</sub>

s. XIX (**de Saussure**; varios autores) → ecuación global de la fotosíntesis

“las plantas purificaban el aire enriquecido en *flogisto*”

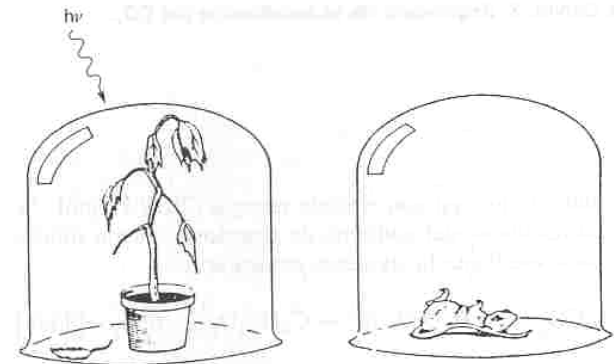
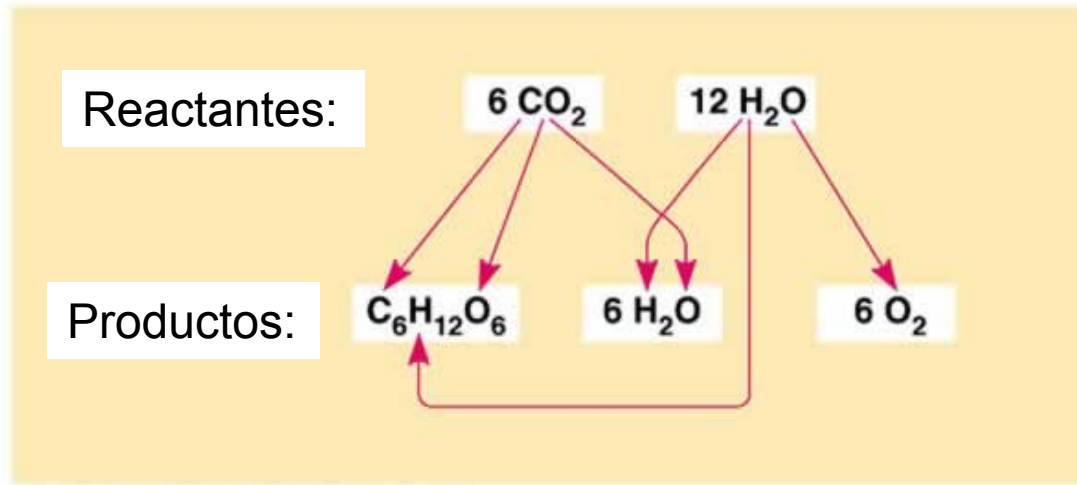


Imagen tomada de Azcón Bieto & Talón (2000). Fisiología Vegetal. McGraw-Hill Interamericana

# Ecuación global de la fotosíntesis



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

**Reacción de óxido-reducción**

**Proceso endergónico (luz)**

**Medida de fotosíntesis:**

$$F_{\text{neta}} = F_{\text{bruta}} - R$$

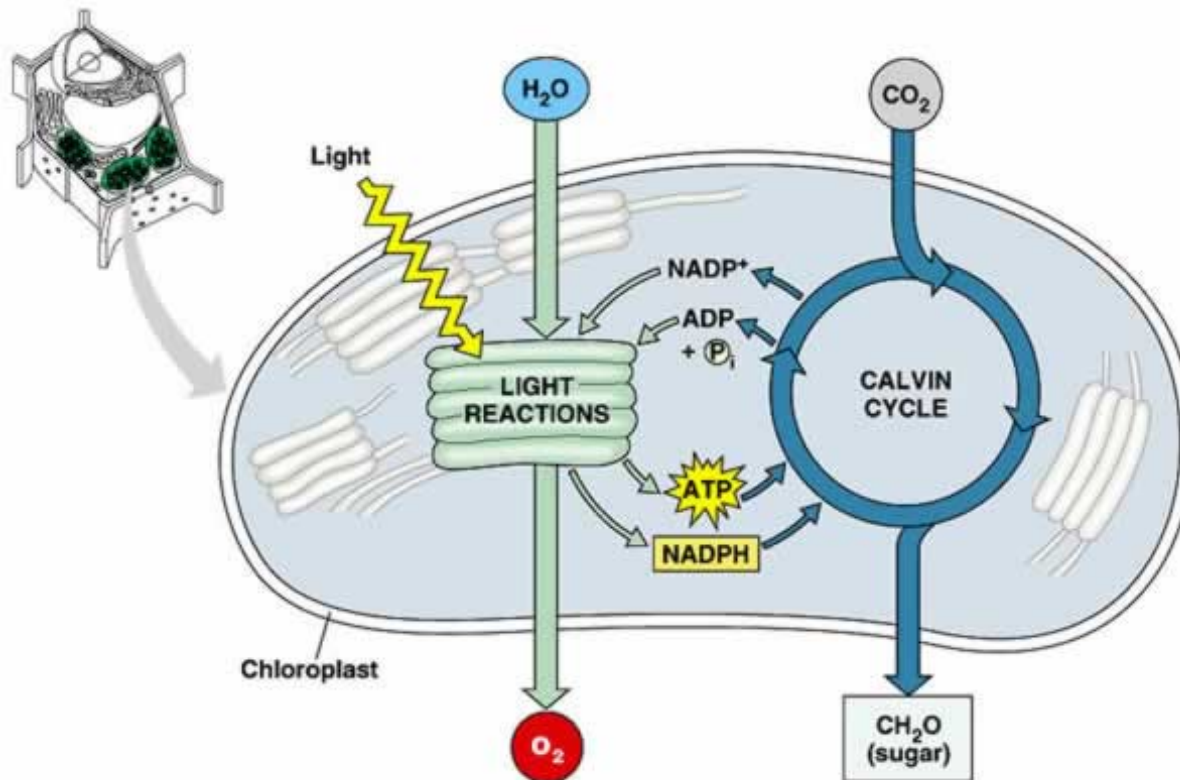
## Respiración

Reacción inversa

Proceso exergónico, genera ATP

Fosforilación oxidativa, mitocondria

## El proceso fotosintético comprende dos grandes fases



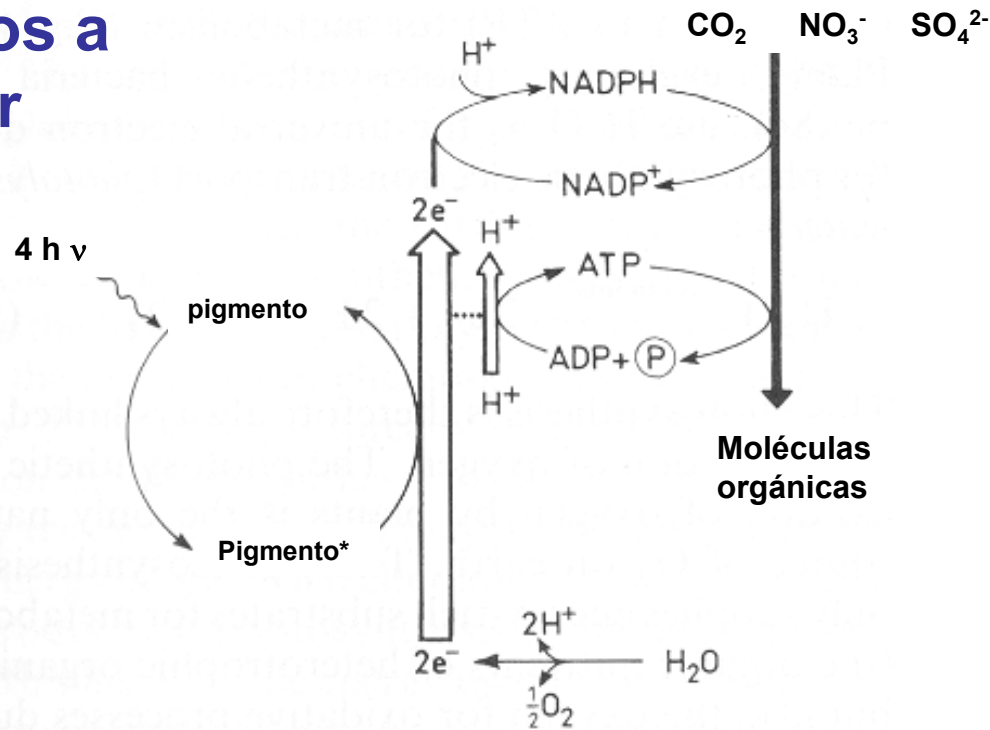
**Fase luminosa:** absorción y conversión de energía luminosa en ATP y NADPH

**Fotoabsorción**

**Fase oscura:** reducción de CO<sub>2</sub> a materia orgánica

**Fotoasimilación**

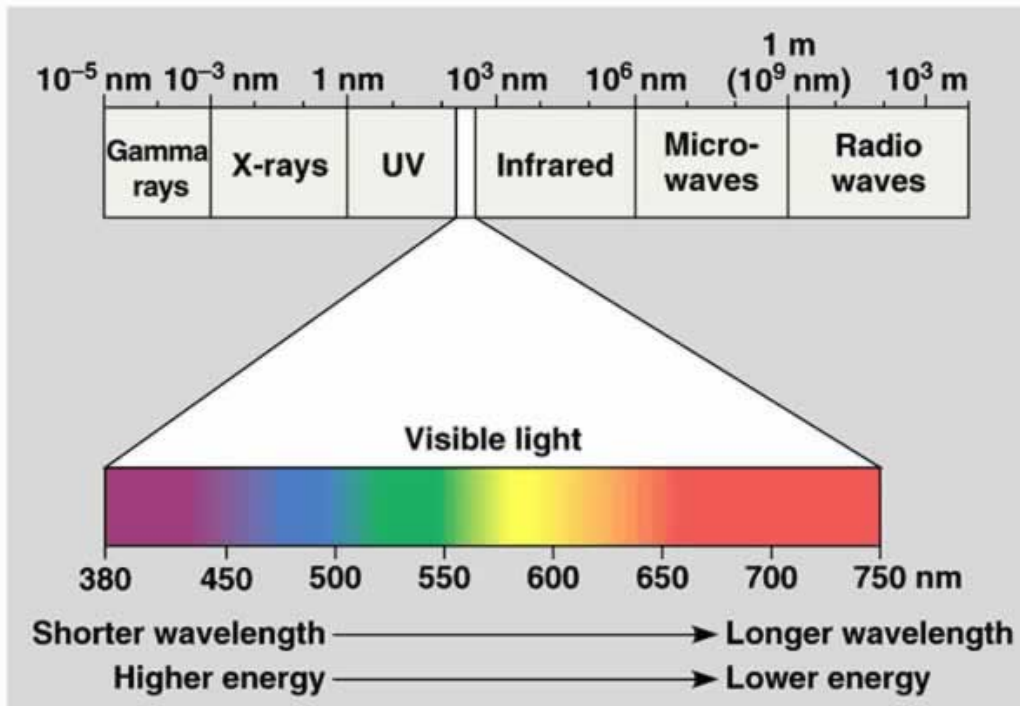
# Fotosíntesis: procesos a estudiar



<b>Absorción fotoquímica</b>	<b>Transporte electrónico</b>	<b>bioquímica</b>
(fs)	(ms)	(ms-s)
(ps-ns)		

Un **femtosegundo** representa a un segundo lo mismo que un segundo a 32 millones de años!!!!

# La luz: radiación fotosintéticamente activa (PAR)



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

## Teoría cuántica (Max Planck, 1900)

### Onda:

longitud ( $\lambda$ , nm)

frecuencia ( $\nu$ , s<sup>-1</sup>)

$$\lambda \nu = c \quad (c = 3.0 \times 10^8 \text{ ms}^{-1})$$

### Partícula elemental

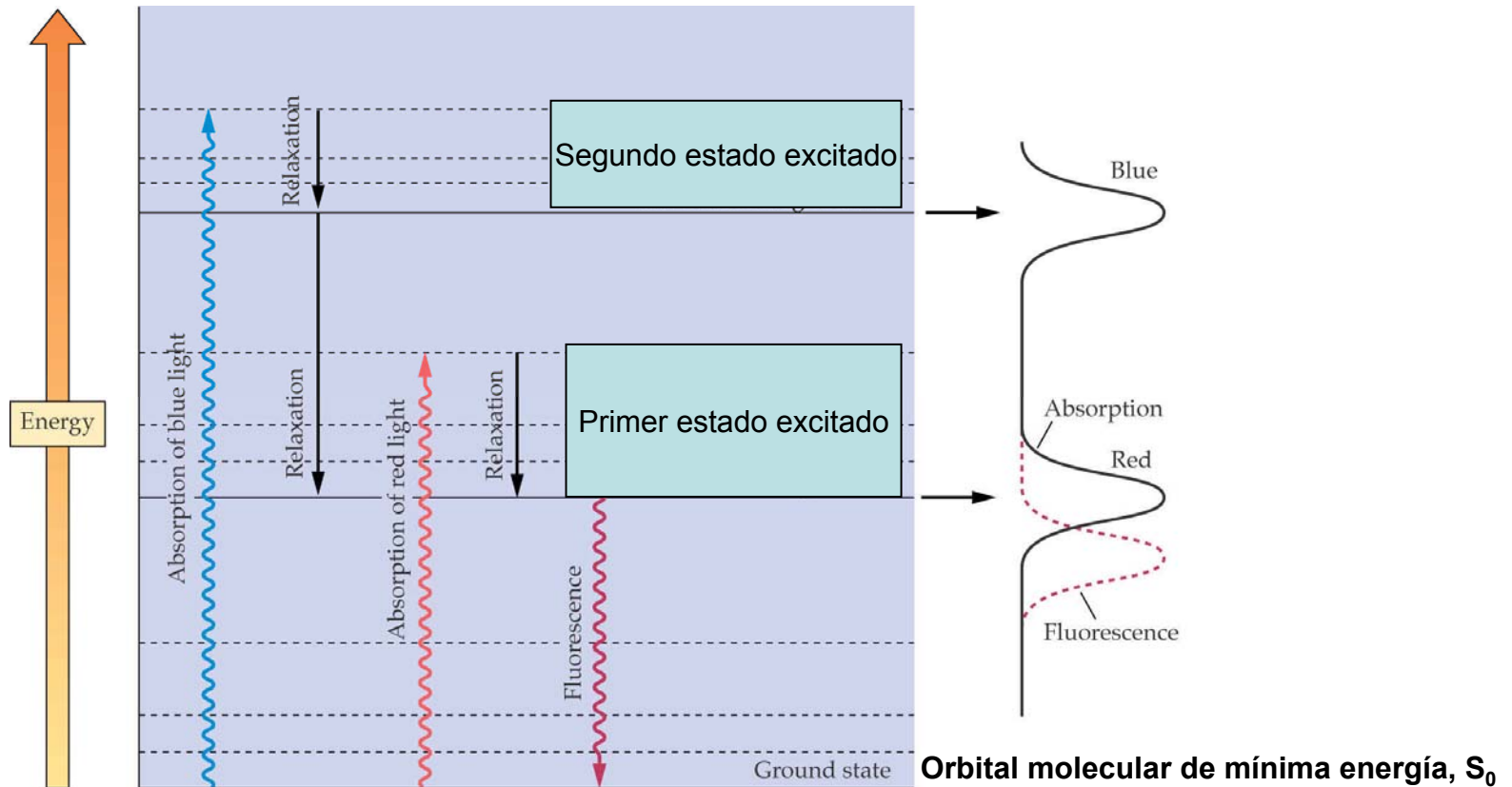
FOTÓN → energía *cuanto*

$$E = h\nu$$

$$h = 6.626 \times 10^{-34} \text{ J s}$$

¿qué ocurre cuando la luz incide sobre una molécula?

## Absorción de un fotón

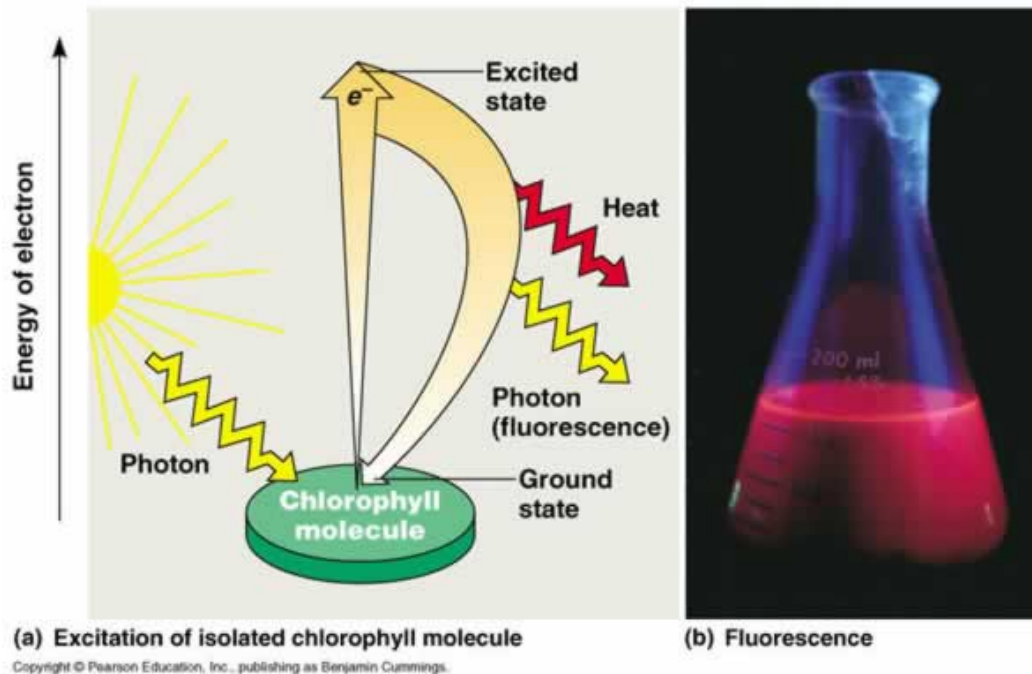


### Características del proceso de absorción:

- Tiempo: fs
- $\epsilon_{\text{fotón}} = \Delta\epsilon S_{1,2} - S_0$
- El estado excitado es muy inestable (ns)

**La energía necesaria para excitar a una molécula depende de su estructura**

# Relajación



## Clorofilas:

- re-emitir un fotón → fluorescencia (roja)
- Pérdida de la energía de excitación en forma de calor
- ceder o transferir la energía de excitación a otra molécula → transferencia excitónica (antenas)
- proceso fotoquímico: ceder el electrón excitado (agente altamente reductor; centro de reacción)

Fotosíntesis



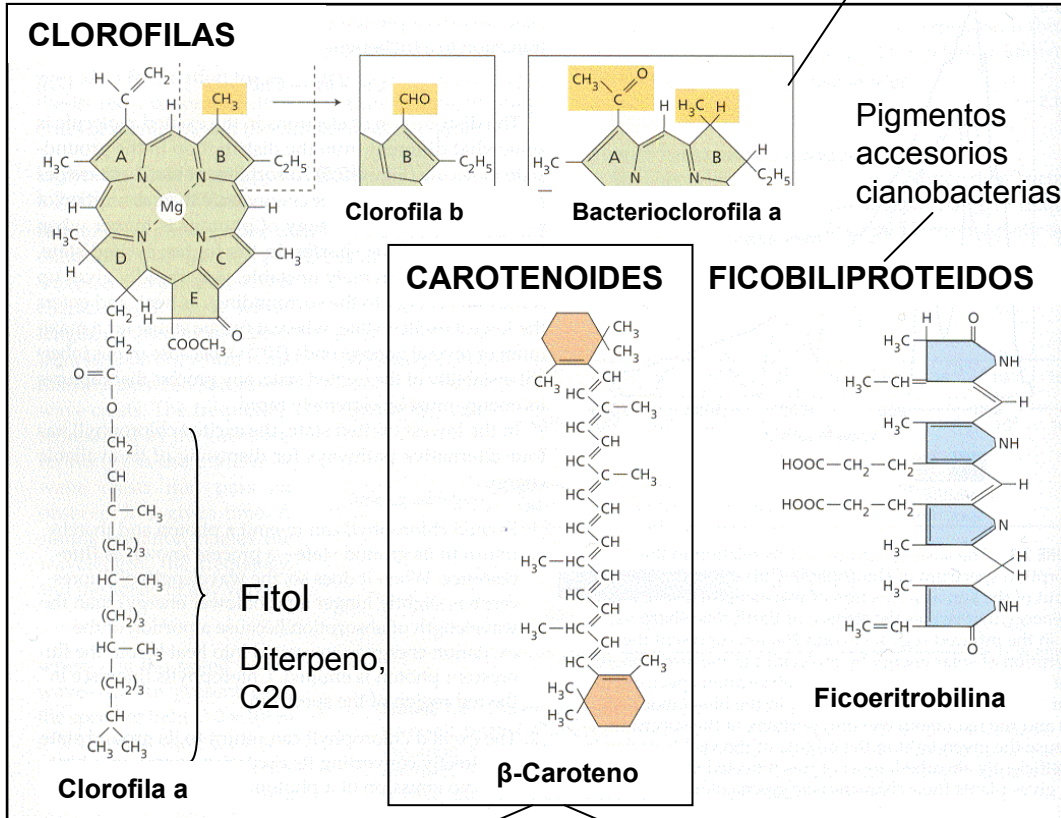
# Pigmentos fotosintéticos

Capacidad de una molécula para absorber luz

Imágenes tomadas de: Taiz & Zeiger 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc.  
 Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP. Nobel  
 (1999). Plant Physiology. Academic Press

Estructura constante evolución

Bacterias púrpuras (3000 millones de años)



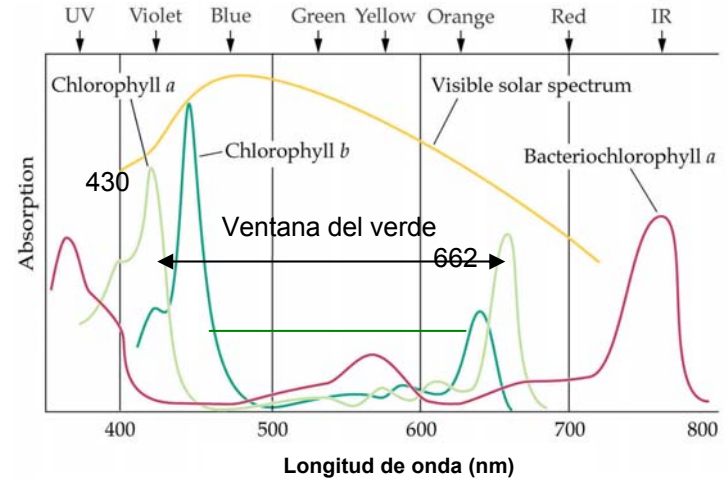
3a:1b

1g/kg PF hoja

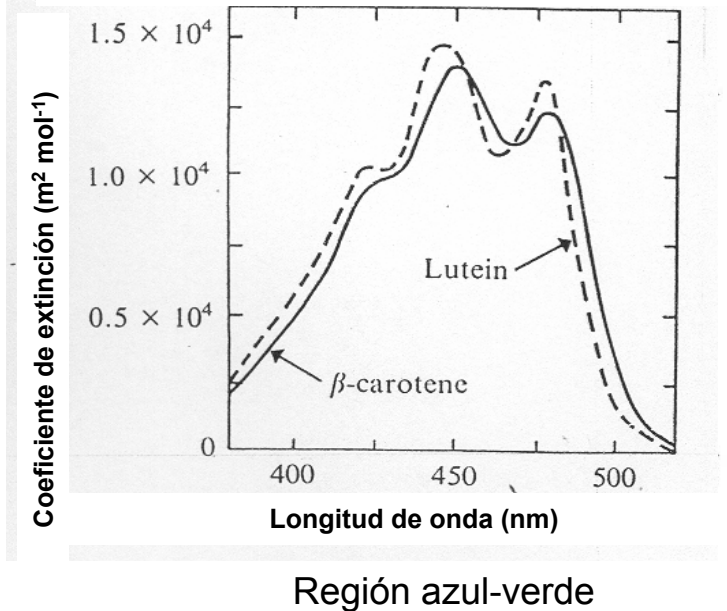
Pigmentos antena

Sustancias fotoprotectoras

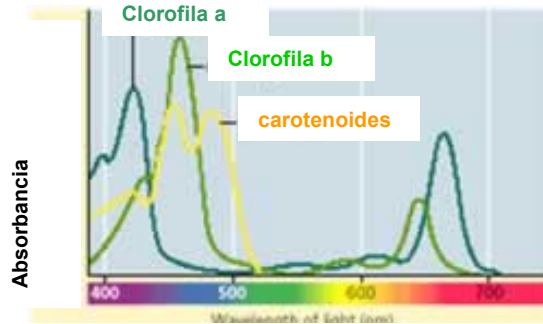
## CLOROFILAS. Espectro de absorción



## CAROTENOIDES. Espectro de absorción



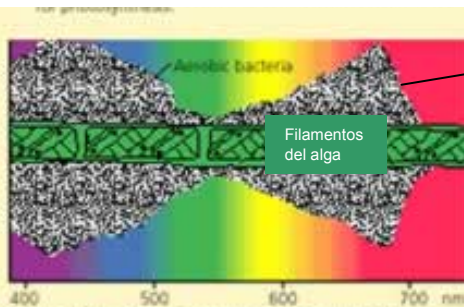
# El espectro de acción relaciona la absorción de luz con la actividad fotosintética



**Espectro de absorción.** Las tres curvas muestran la capacidad de absorción de luz de cada pigmento fotosintético

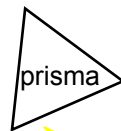


**Espectro de acción.** Se representa la velocidad relativa de fotosíntesis frente a la longitud de onda. Se observa que los **picos del espectro de acción son más anchos** que los picos del espectro de absorción de la **clorofila a** debido a la presencia de pigmentos accesorios como la clorofila b y los carotenoides.



Bacteria aeróbica

**Experimento de Engelmann.** Engelmann (1800) iluminó un alga filamentosa (*Spirogyra*) con luz que previamente había pasado por un prisma, con lo que consiguió exponer diferentes segmentos del alga a luz de distinta longitud de onda. Utilizó una bacteria aeróbica, la cual se concentra en las regiones donde se liberan mayores niveles de oxígeno. La bacteria se concentra en mayor número en las zonas del alga que han sido iluminadas con luz azul y roja. Nótese la **estrecha distribución de la bacteria y el espectro de acción** (b).

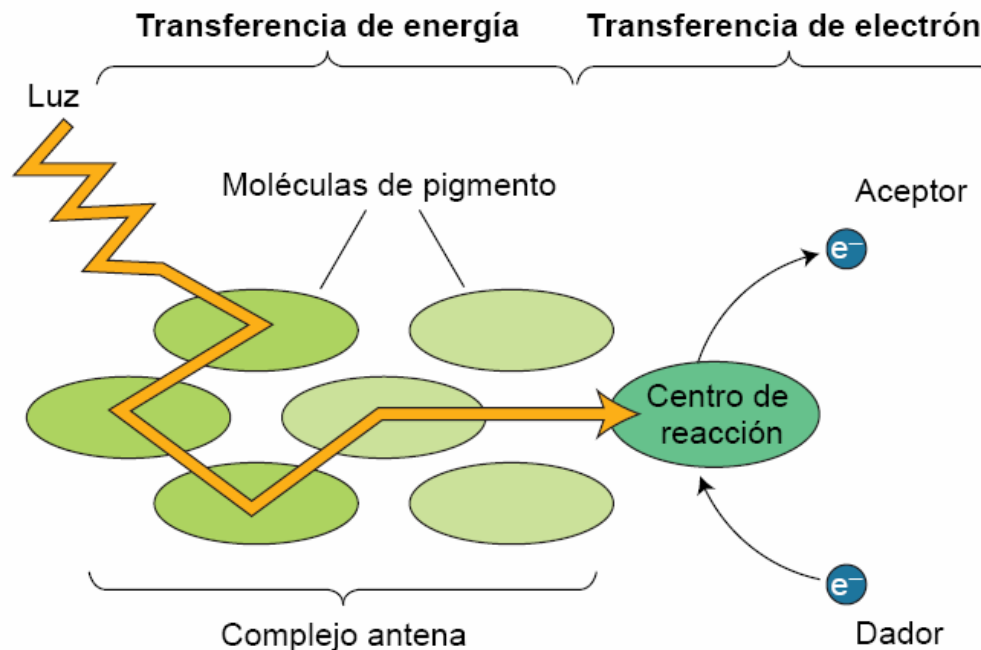


luz

# Los fotosistemas (FS): unidad básica esencial para el funcionamiento del aparato fotosintético

**Transferencia excitónica,**  
fenómeno físico

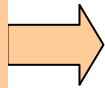
**Transferencia electrónica,** implica un  
cambio químico de la molécula



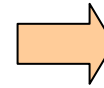
**Conceptos básicos de la transferencia electrónica durante la fotosíntesis.** Los FS son capaces de absorber la luz, transmitir la energía absorbida y convertirla en una energía no radiante, estable y acumulable, como es la energía química.

## Antena ¿por qué es necesario una antena?

Excitar el CR con un fotón que posee una  $\lambda$  determinada.

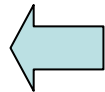


¿cuál es la probabilidad de que ocurra este proceso?

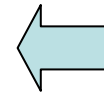


Velocidad fotosíntesis baja

**Antena: gran número de proteínas unidas a clorofilas. Los catotenoides se unen a los complejos chl-proteína.**



Absorber más fotones de distintas  $\lambda$ .



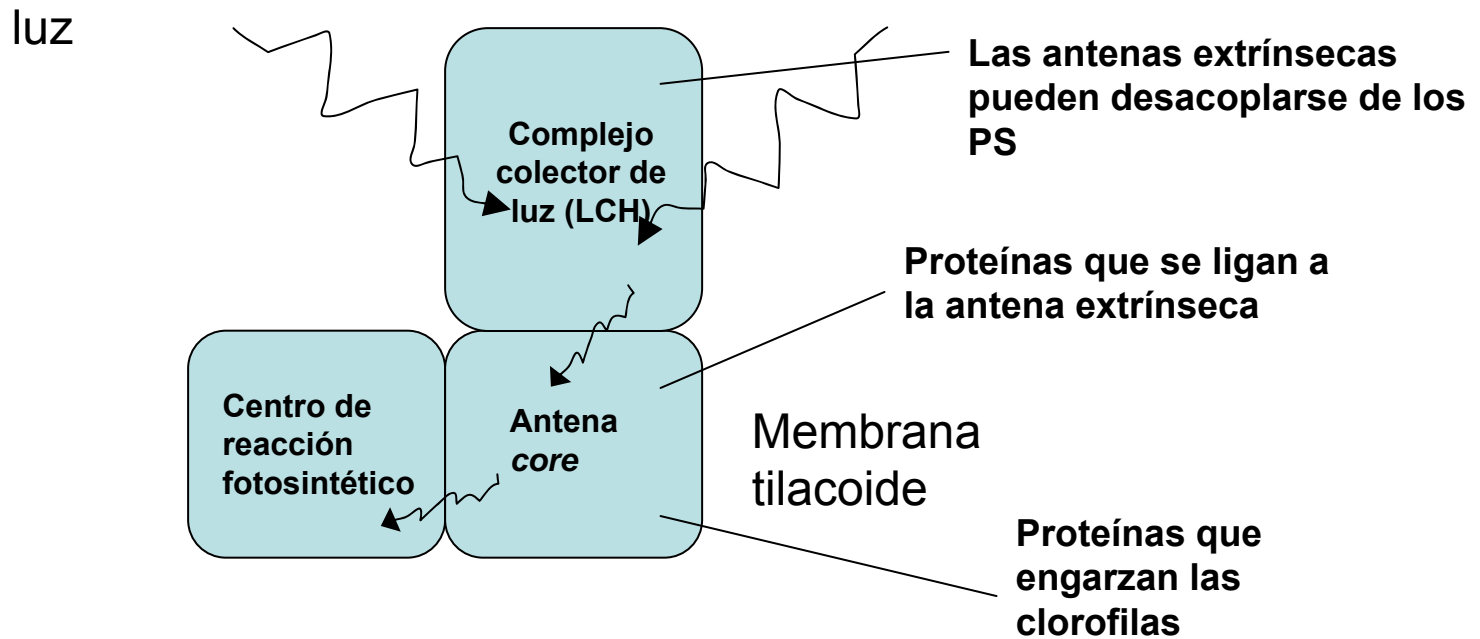
Aumentar la velocidad de fotosíntesis

Luteína

$\beta$ -caroteno

La probabilidad Chl se excite es 10 fotones/s.

## Los fotosistemas tienen dos antenas



### Estructura de las antenas.

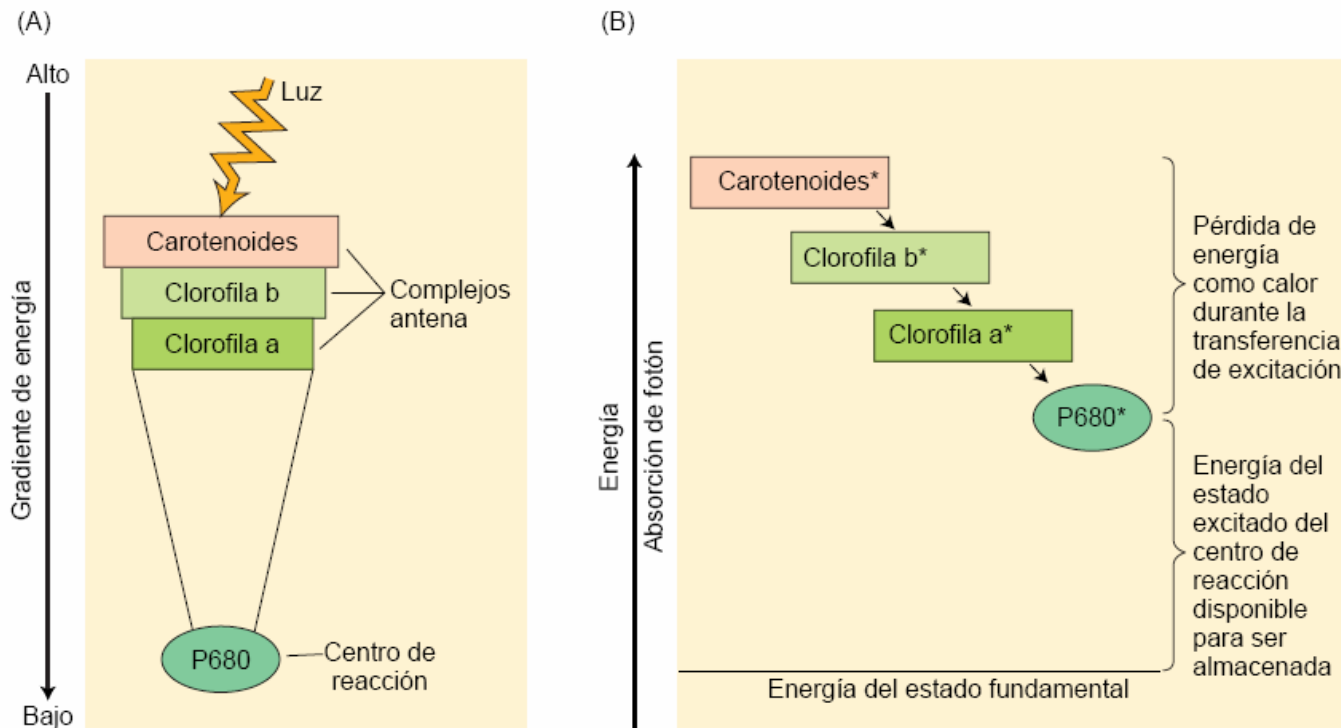
Plantas superiores. 200-300 chl/CR

# Las antenas. Disposición de los pigmentos

- Los **pigmentos están acoplados excitónicamente**:
  - velocidad transferencia ps; vida media del estado excitado ns.

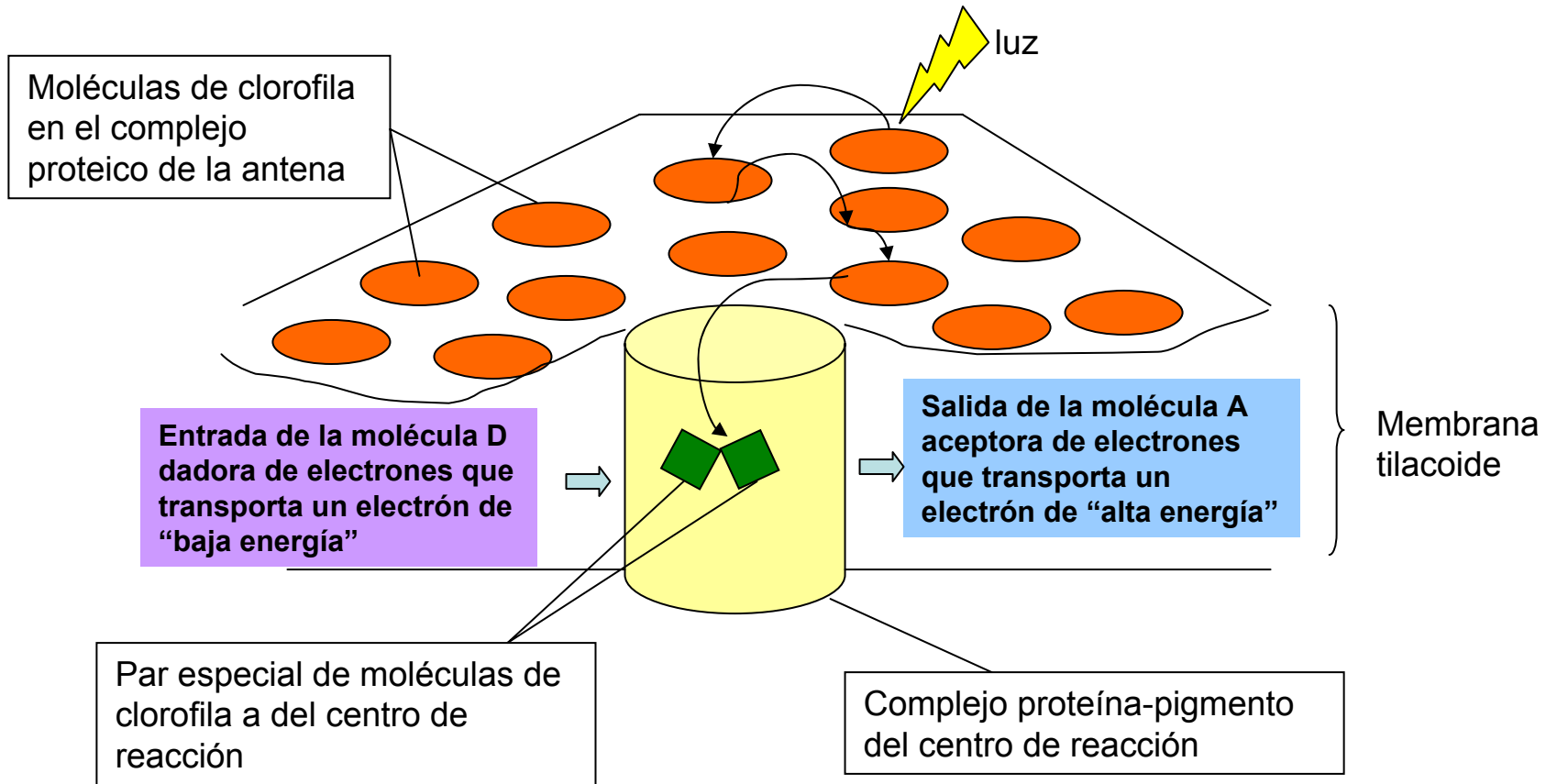
**La transferencia del excitón es al azar. Si es al azar ¿cómo llega al CR?**

- **Disposición jerárquica**: pigmentos de mayor energía se localizan en la periferia.
  - canalización efectiva de la energía de excitación al centro de reacción.

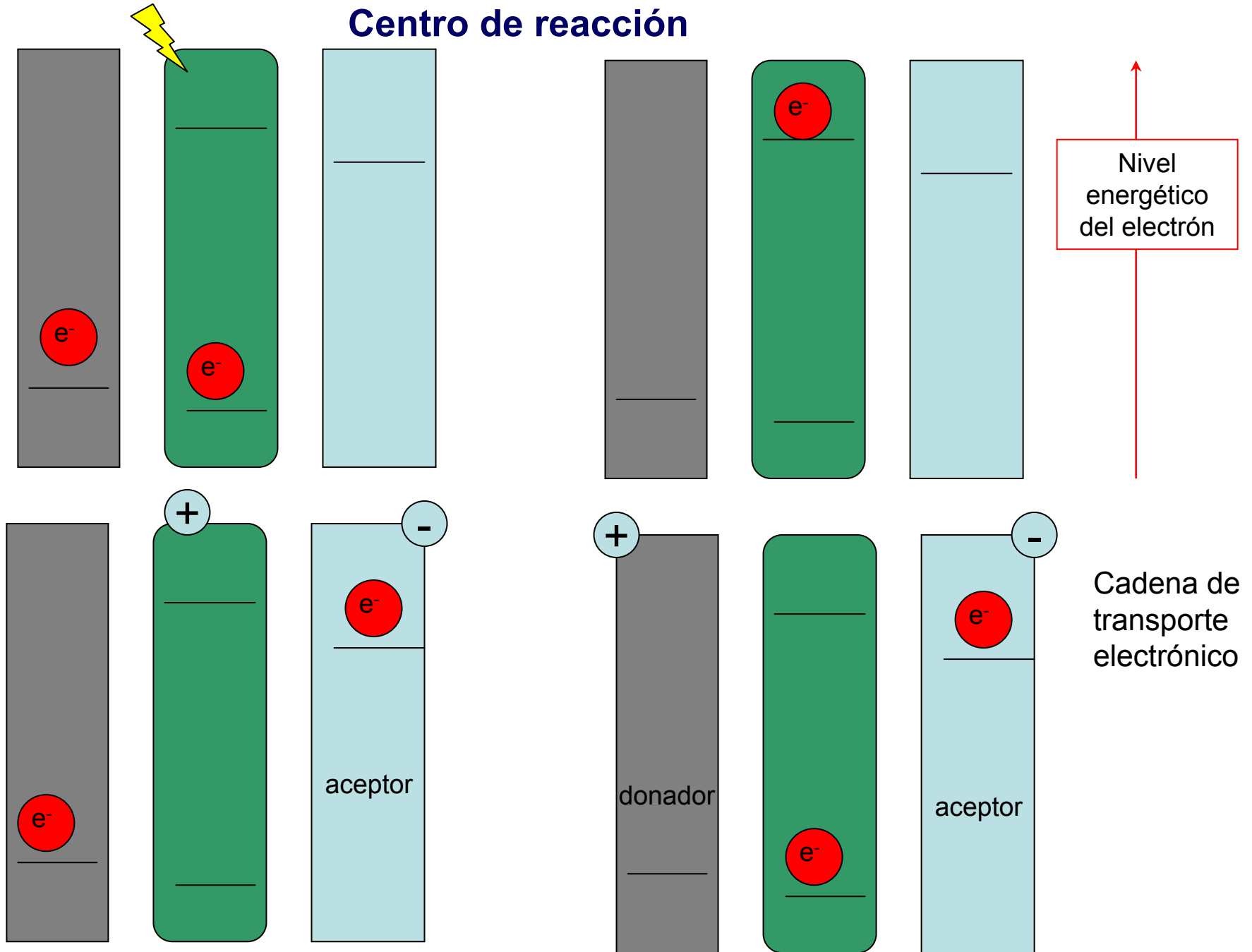


# Centro de reacción

## Dímero de clorofila a especial. Chla<sub>2</sub>

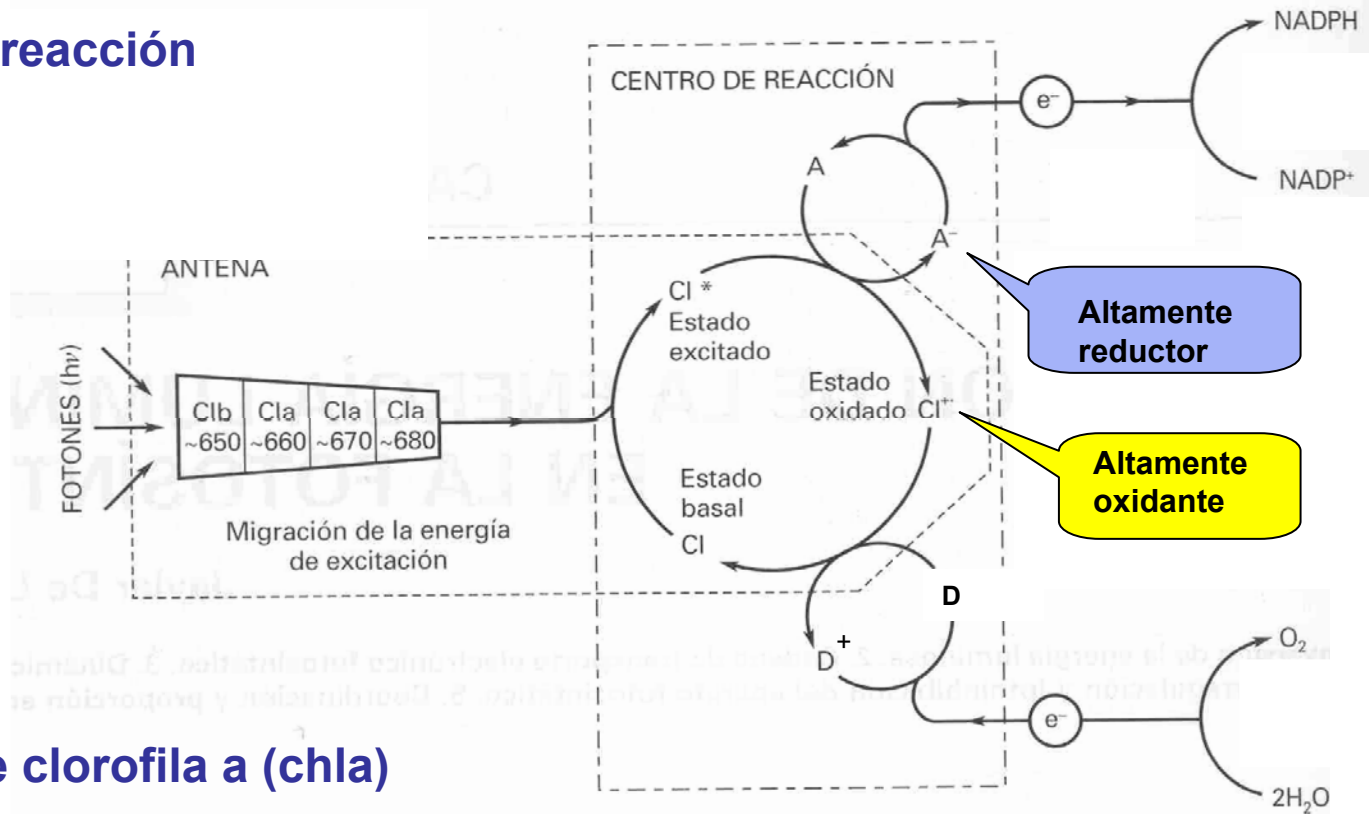


# Centro de reacción





## Centro de reacción

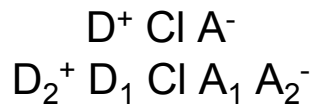


## Dímero de clorofila a (chl a)

- Constituyen el punto de término de la transferencia excitónica
- Punto de inicio de la **separación de carga** y transferencia de un electrón



- Inicio de una serie de **reacciones electroquímicas redox exergónicas**

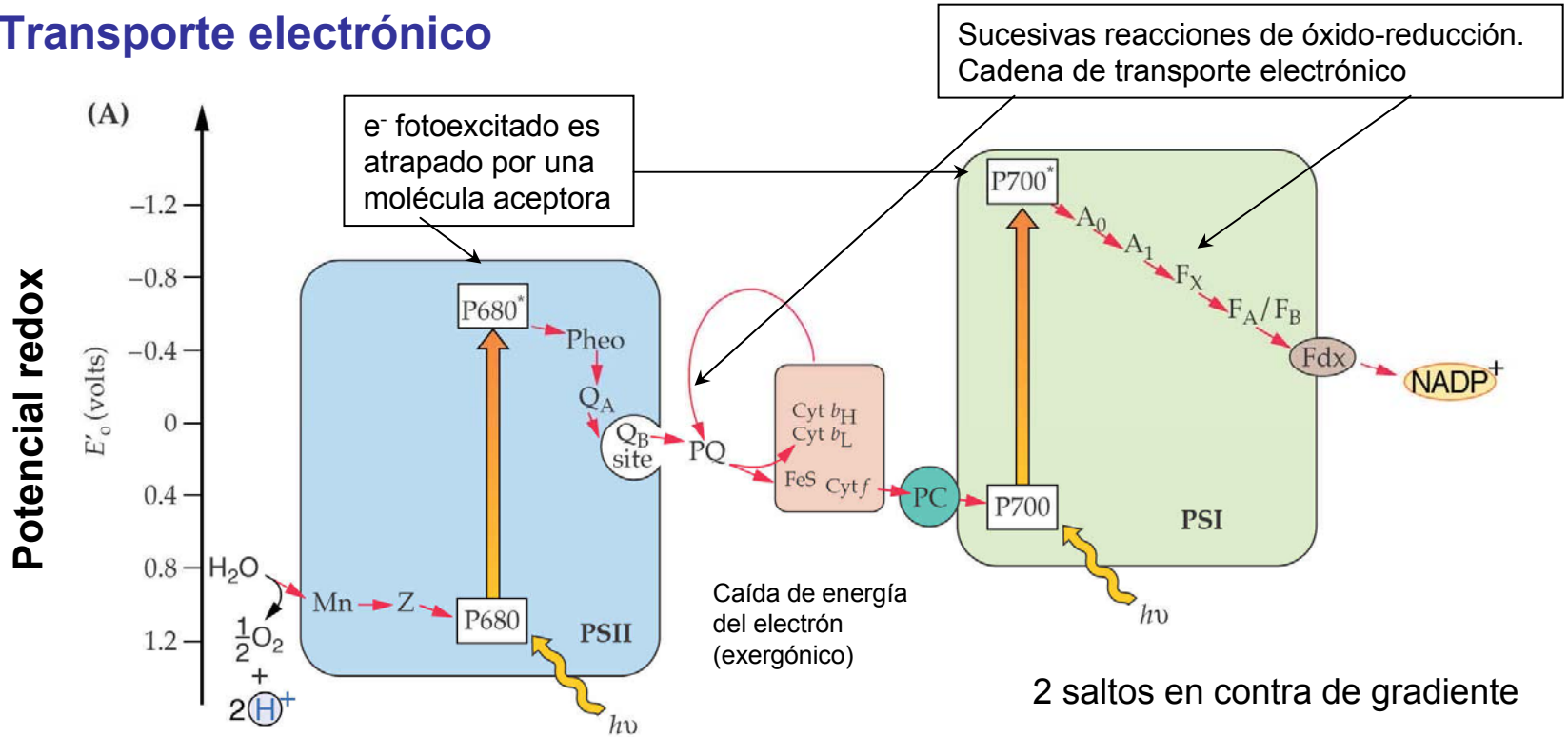


PSII: P680

PSI: P700

- Incluyen en polipéptidos centrales elementos redox especiales realizan tde<sup>-</sup>

# Transporte electrónico



**PSII:** Oxida el agua a O<sub>2</sub> en el lumen; liberación H<sup>+</sup> lumen

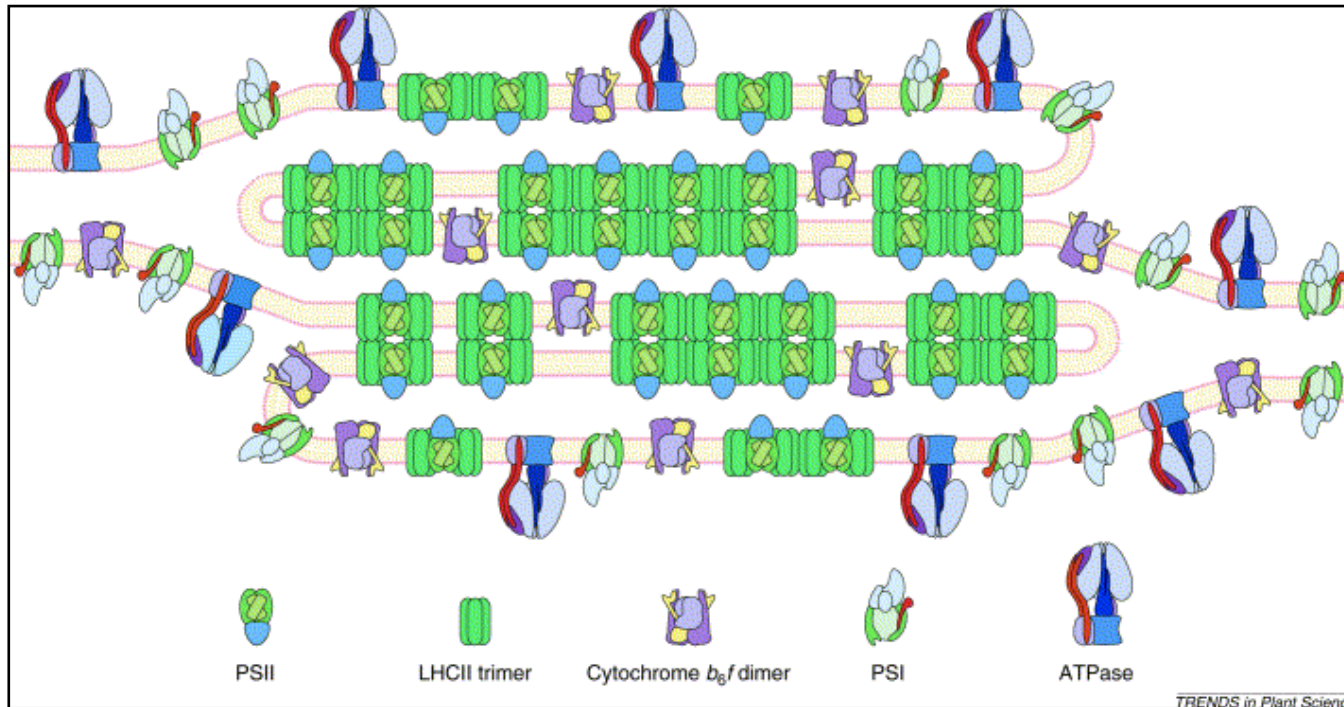
**Cit b6f.** Recibe los e<sup>-</sup> del PSII y los cede al PSI. Transporta H<sup>+</sup> del estroma al lumen

**PSI.** Reduce NADP<sup>+</sup> a NADPH en estroma por la acción de Fd y FNR

**ATP sintasa.** Produce ATP → gradiente de H<sup>+</sup>: H<sup>+</sup> vuelven al estroma

$E'_o$ , potencial de oxidación-reducción estándar. Determina la tendencia de un par conjugado redox a perder un electrón (Fuerza electromotriz, en voltios)

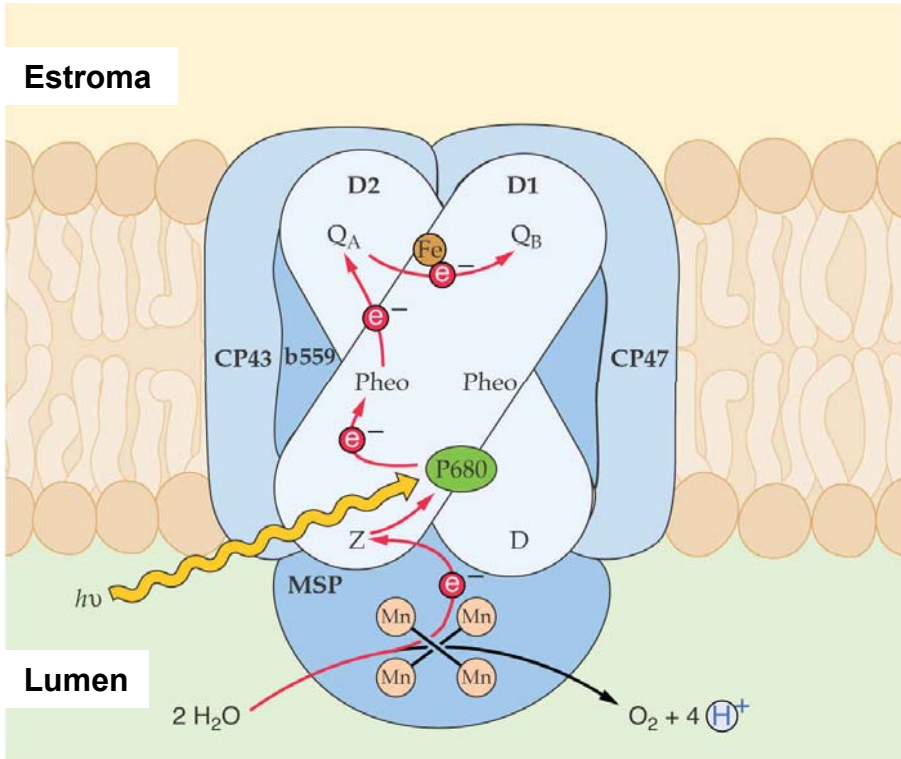
## Organización de los complejos proteicos en el tilacoide



Complejos codificados por el **nucleoma** y el **plastoma**

Componente	Tilacoides (%)	
	Lamelas grana (apiladas)	Lamelas estromáticas (no apiladas)
PSII	85	15
PSI	10	90
Citocromo $b_6f$	50	50
LHCII	90	10
ATP sintasa	0	100

## Fotosistema II

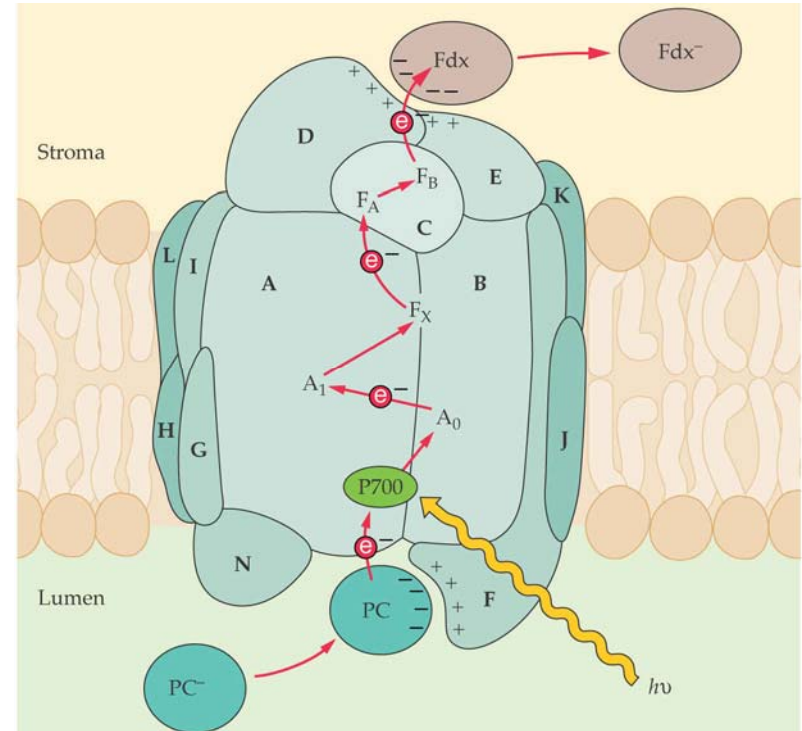


**PSII:** consta de **21 polipéptidos** :

- **Proteínas centrales:** **D1 y D2** (homólogas); unen los principales cofactores redox
- **Complejos Clorofilo-proteicos:**
  - **Antena intrínseca:** CP47 y CP43
  - **Unión antena extrínseca:** CP29,26,24,22
- **Complejo liberador de O<sub>2</sub>.**
  - Cluster o centro Mn<sub>4</sub>

Dímero D1-D2 es un sistema estructuralmente duplicado pero funcionalmente asimétrico porque los electrones fluyen por un lado del dímero

## Fotosistema I

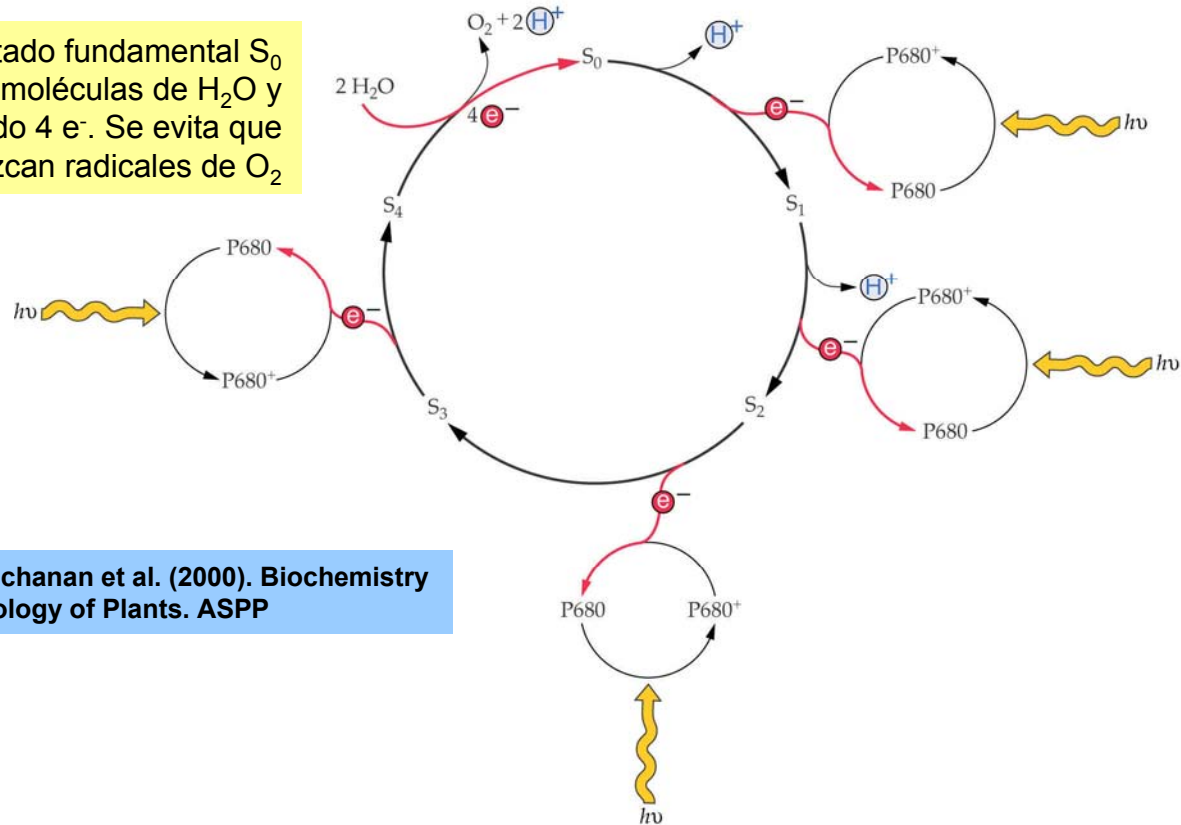


**PSI:** Contiene **15 polipéptidos**:

- Heterodímero proteínas **A y B**
  - Unen principales cofactores
  - Unen clorofilas de antena intrínseca
- Proteína **C**
  - Liga los 2 últimos cofactores

# Fotólisis del H<sub>2</sub>O

S<sub>4</sub> vuelve al estado fundamental S<sub>0</sub> oxidando 2 moléculas de H<sub>2</sub>O y absorbiendo 4 e<sup>-</sup>. Se evita que aparezcan radicales de O<sub>2</sub>

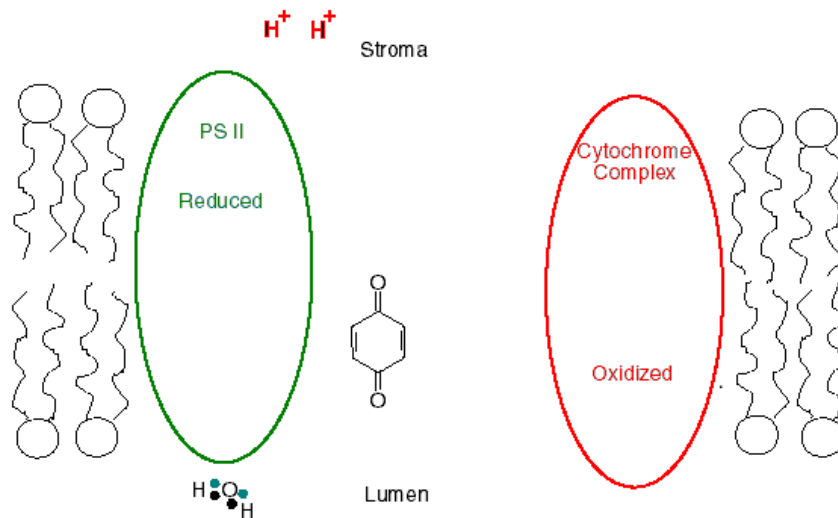


Tomado de: Buchanan et al. (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. ASPP

- Se lleva a cabo en **una sola etapa**
- **Cluster de Mn** (sistema S) el que oxida paso a paso [S<sub>0</sub> a S<sub>4</sub><sup>(+4)</sup>]
  - Estados S dependen de la oxidación del Mn y de la presencia de Cl<sup>-</sup> y Ca<sup>2+</sup>

## Entre los macrocomplejos de la cadena hay una serie de conectores redox

Quinone mediated proton pump  
of photosynthetic electron transport



### PQ.

Anfipática → difunde bien fase lipídica del tilacoide

Nº PQ= 10/PSII (*pool*)

Papel regulador muy importante

Conexión redox: PSII-cit b6/f

### PC.

Proteína 10 kDa.

Se asocia extrínsecamente lumen tilacoide (móvil)

Grupo prostético reactivo: Cu (azul)

Conexión redox: cit b6/f-PSI

### Fd.

Proteína 11 kDa.

Se asocia extrínsecamente estroma tilacoide (móvil)

Grupo prostético reactivo: [2Fe-2S]

Proteína multifuncional: reducir FNR; Nitrito reductasa; Tiorredoxina reductasa

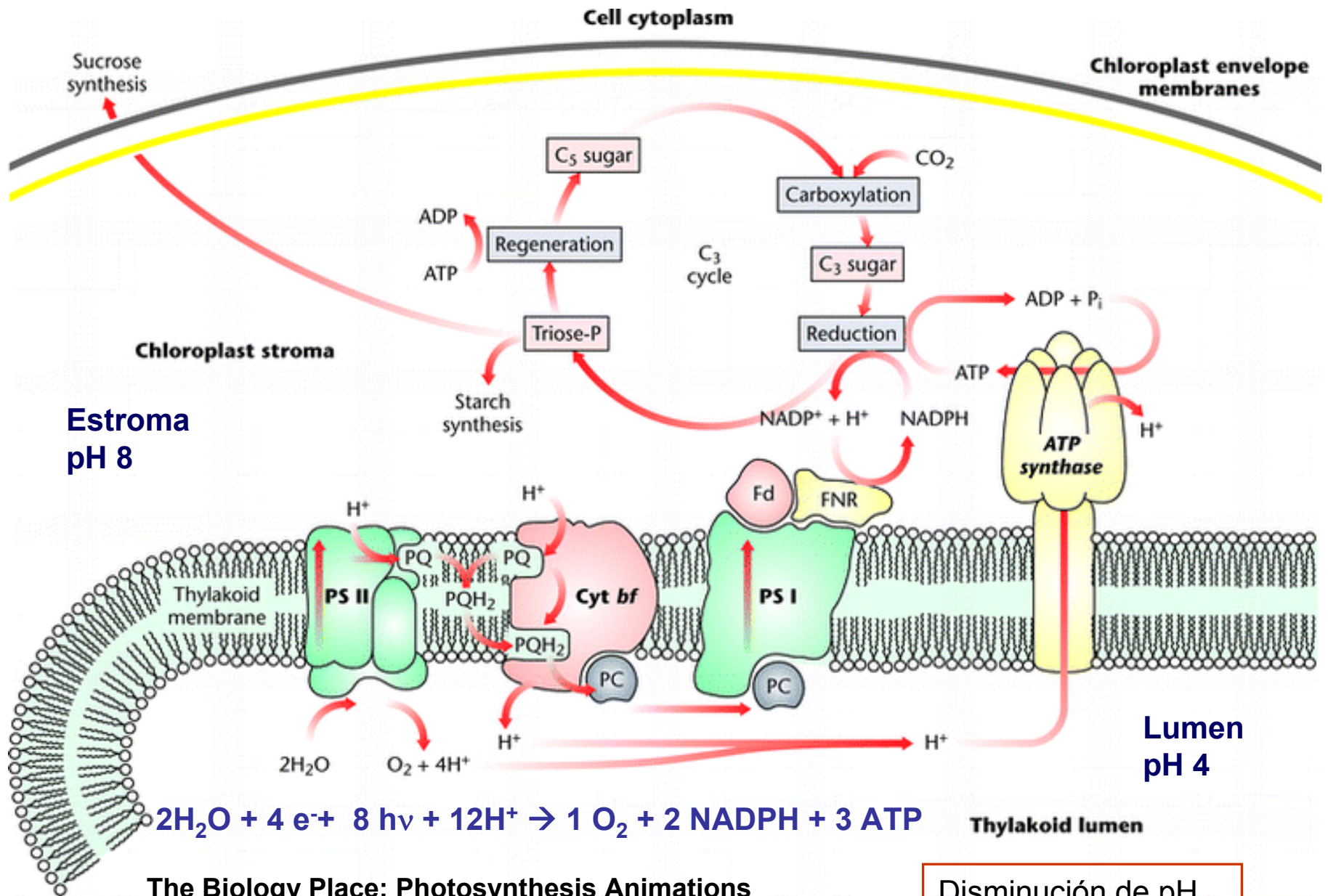
Conexión redox: PSI-FNR; otras conexiones

### FNR.

Proteína 35kDa

Grupo prostético reactivo: FAD

Interactúa con 2 Fd + H<sup>+</sup> (estroma) → NADPH  
→ ΔpH



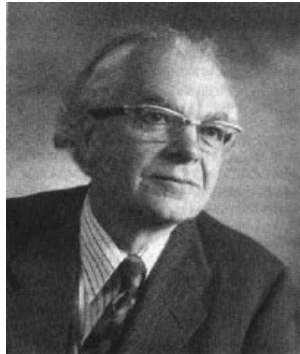
**The Biology Place: Photosynthesis Animations**

Pearson Education Web

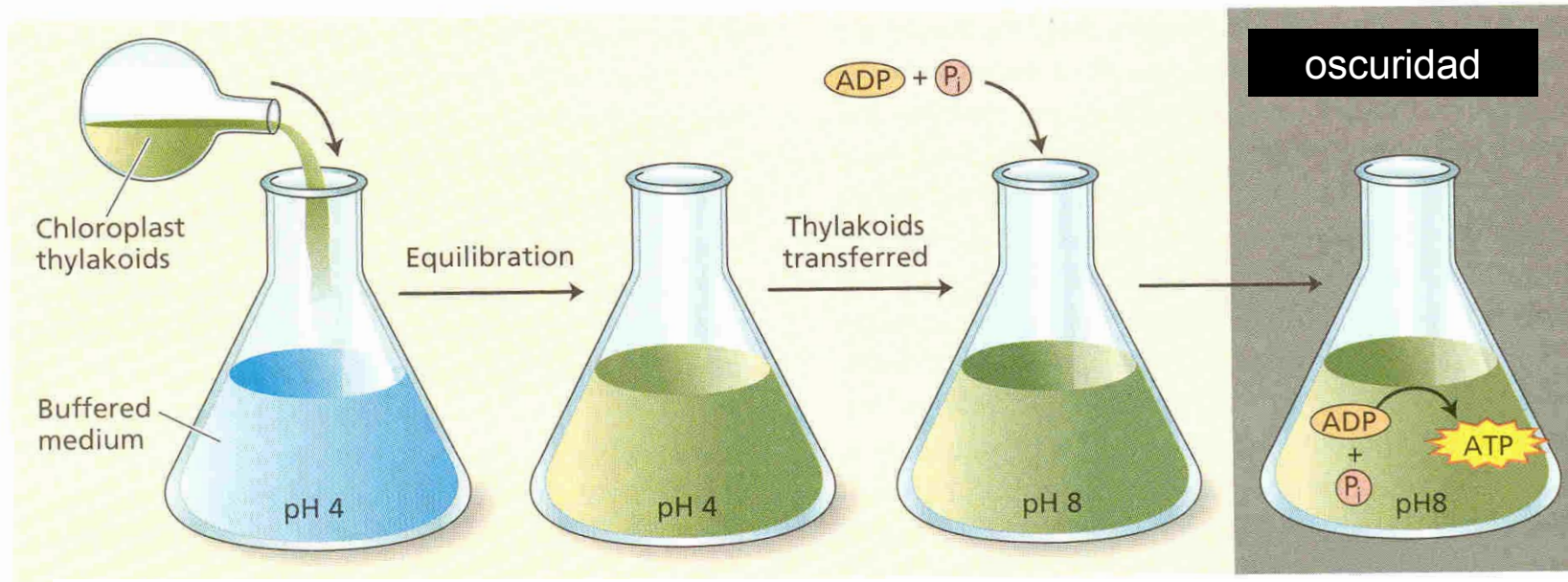
<http://www.science.smith.edu/departments/Biology/Bio231/ltrxn.html>

Disminución de pH  
3-4 unidades

# Fotofosforilación: promovida por el gradiente de protones



1961. Peter Dennis Mitchell. Teoría Quimiosmótica (Nobel Química 1978)



André Jagendorf.



## ATP sintasa:

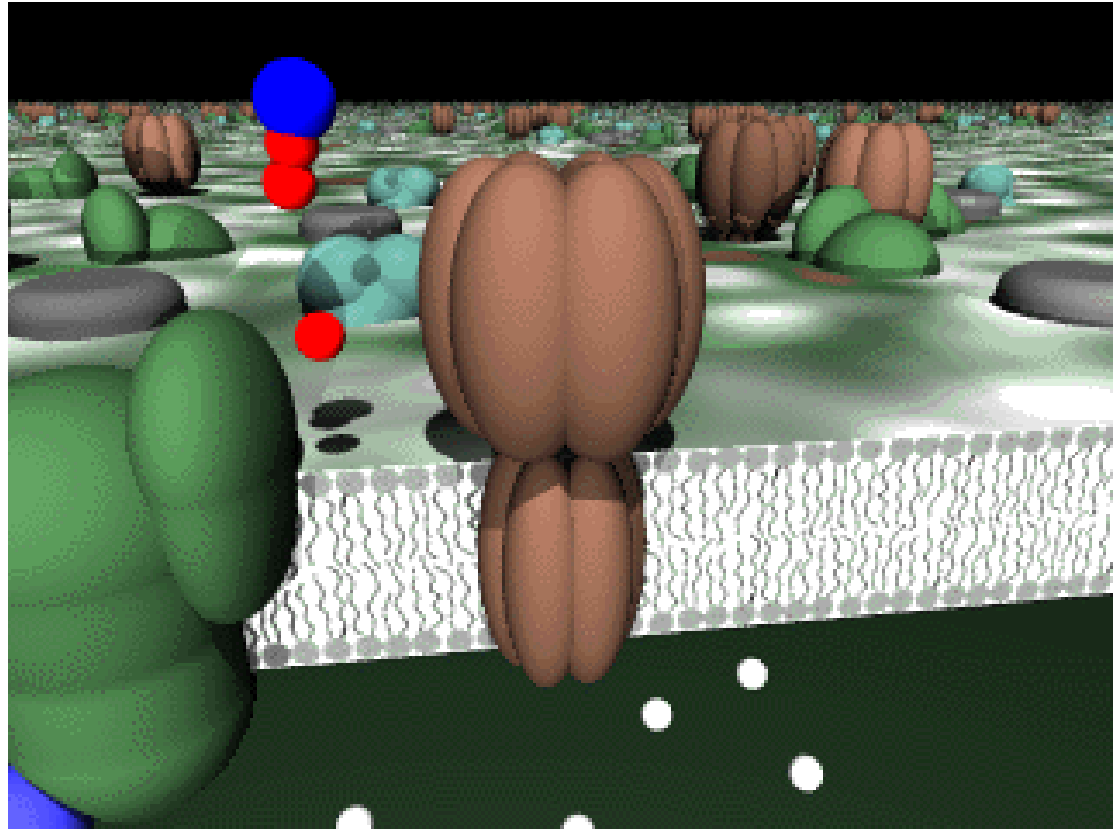
Peso molecular: 400 kDa

- **CF1 (dominio extrínseco):**

- Implicado en la conversión  $\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP}$

- **CF0 (dominio intrínseco):**

- Transporte de  $\text{H}^+$



**La ATP sintasa es un motor biomolecular movido por el gradiente de protones originado por el flujo electrónico fotosintético.**

ADP (azul). Fosfato (rojo). ATP (azul/rojo).

# Herbicidas fotosintéticos. Bloquean el flujo de electrones

## • Unión sitio $Q_B$ (proteína D1 del PSII):

- **Diuron**

- **Derivados triazinas**

- Plantas resistentes: difieren en solo un aminoácido en la proteína D1.

## • Análogos a PQ

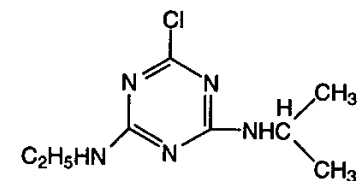
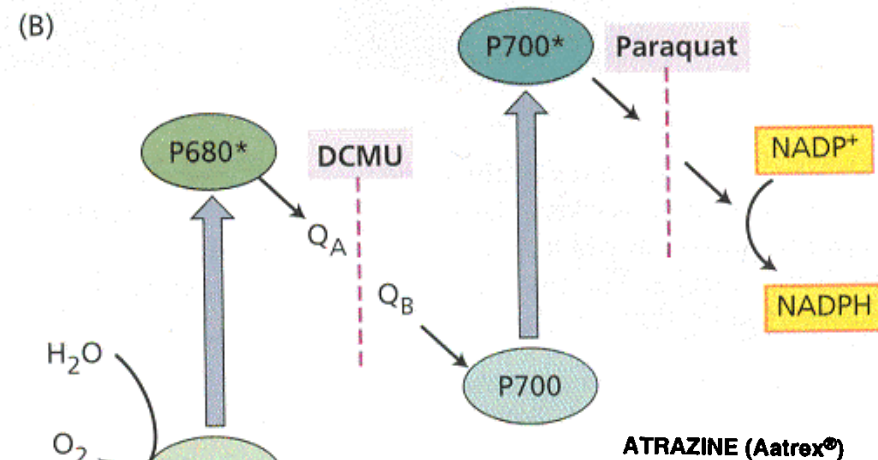
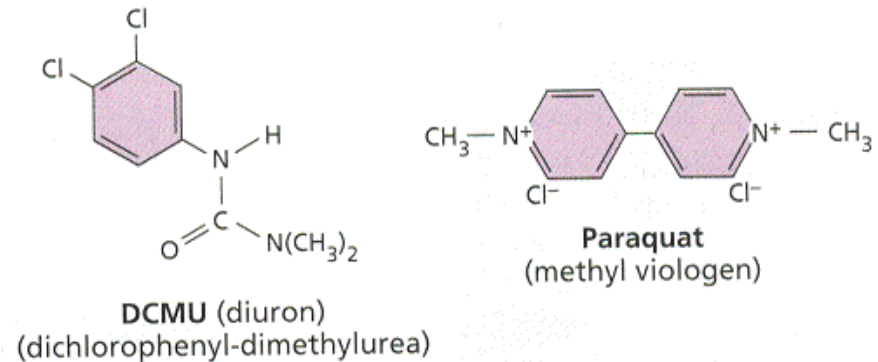
- **DBMIB (dibromotimonoquinona).**

Compiten con el plastoquinol por la unión al sitio  $Q_p$  del cit b6f.

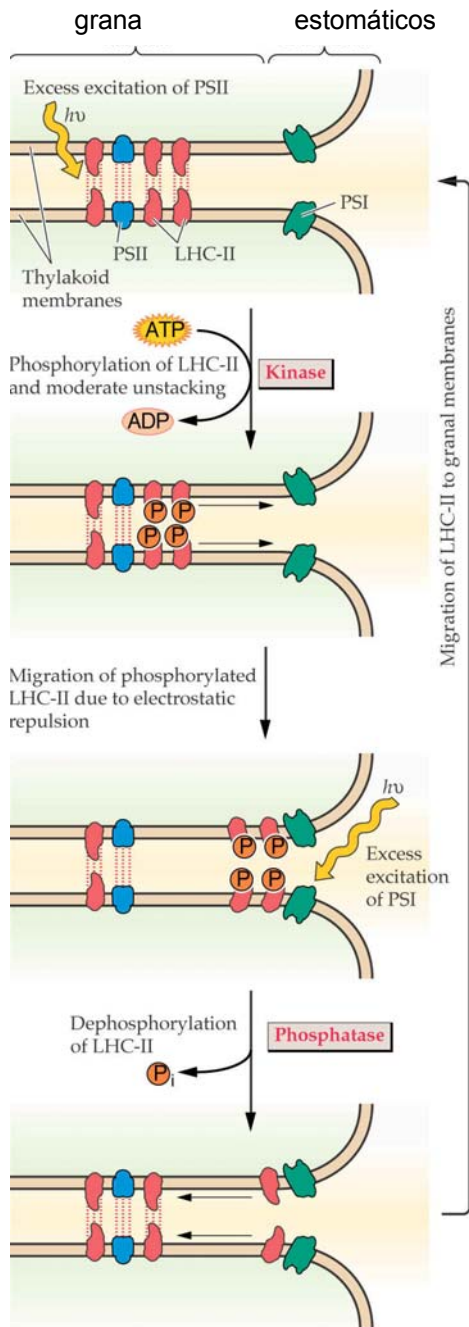
## • Impiden reducción PSI

- **Paraquat (metil viológeno).**

Intercepta los electrones del FA/FB del PSI y reduce el  $O_2$  en superóxido, esta especie activa del oxígeno es muy dañina para las macromoléculas presentes en el cloroplasto, especialmente los lípidos.



2-chloro-4-(ethylamino)-6-(isopropylamino)-s-triazine



## Coordinación del transporte electrónico

Ambos PS deben excitarse a la vez

- **Energía PSII > Energía PSI**
  - PQ/PQH<sub>2</sub>. Aumento plastoquinol
  - Activación de una quinasa → LHCII- P
  - LHCII se asocia al PSI
- **Energía PSII < Energía PSI**
  - PQ/PQH<sub>2</sub> aumenta
  - Activación de una fosfatasa → LHCII

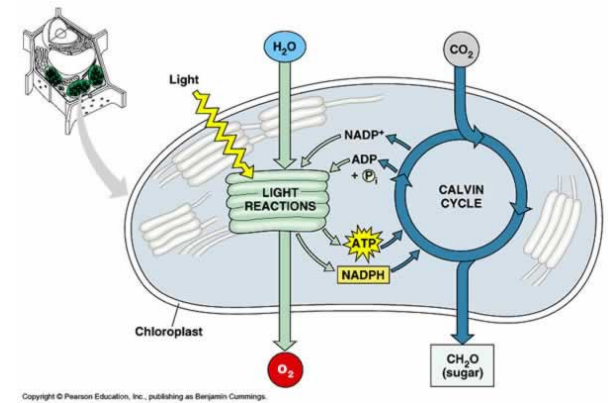
Movimiento lateral de la antena LHCII (desplazar por los tilacoides de forma independiente).

LHCII-PSII afinidad por sí misma: forma trímeros

# Fotoinhibición

## Energía excitónica absorbida:

- Ser transformada eficazmente → **Fotoquímica.**
- Ser disipada (calor/fluorescencia) mediante conversión a formas de energía no acumulable.



Si no se disipa → “quemar” planta FOTOINHIBICIÓN  
(daño provocado por exceso de luz que hace disminuir la  
tasa fotosintética)

## Mecanismos para regular la cantidad de energía que llega a los CR:

- **Desacoplar transferencia de fotones en antena: calor/fluorescencia.**
- **Interrumpir el ciclo lineal de transporte electrónico.**

## Mecanismos disipación (1):

Desacoplar transferencia de fotones en antena:  
calor/fluorescencia

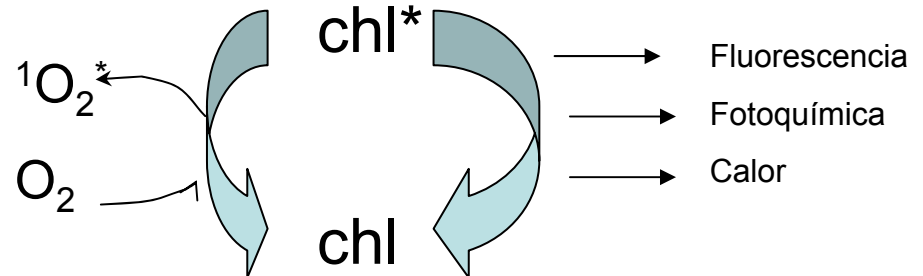
- **Modificando estructura de las antenas.**

- Transformación violaxantina en zeaxantina
  - afecta a conformación de LHCII
  - aumento fluorescencia

- **Protección frente fotooxidación.**

- Carotenoides:
  - captan excitones de clorofila
  - no  $O_2$  singlete

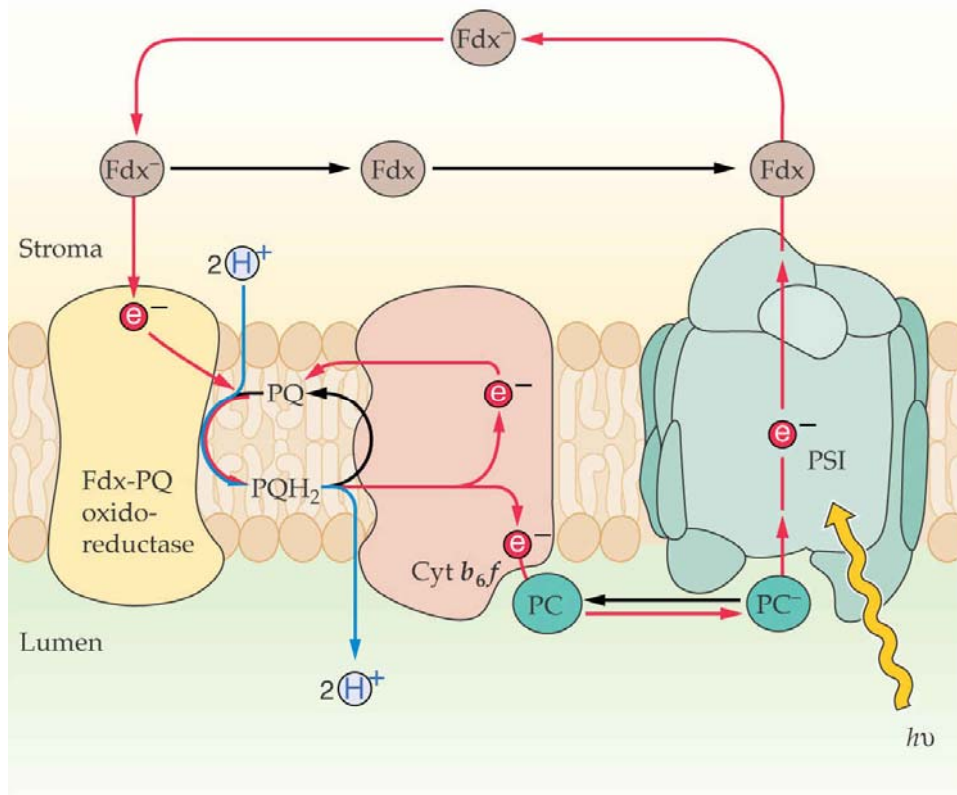
Plantas mutantes que carecen de carotenoides no pueden vivir en presencia de luz y de oxígeno



## Mecanismos disipación (2):

Interrumpir el transporte electrónico lineal ( $\text{H}_2\text{O}$  hasta NADPH).

Los flujos cíclicos disipan parte de la energía: los  $e^-$  pasan por elementos de la cadena por los cuales ya habían pasado. Estos flujos disipan parte de la energía en calor: ciclo fútil.



### Flujo cíclico. PSI.

$e^-$  vuelven desde Fd al pool PQ

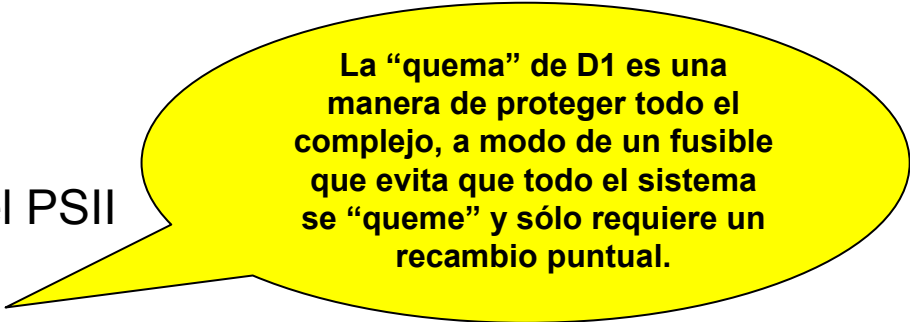
No produce NADPH; bombeo de  $\text{H}^+$

### Flujo cíclico. PSII.

Cit  $b_559$ : implicado en un transporte cíclico de  $e^-$  en torno al PSII. Área abierta de investigación.

## ¿Qué ocurre si estos sistemas fallan?

- Proceso de fotolesión del PSII
- Inactivación de D1
  - Fotoinhibición
- PSII se desconecta de la antena LHCII
- Desensamblado del PSII
- Recambio de la proteína D1



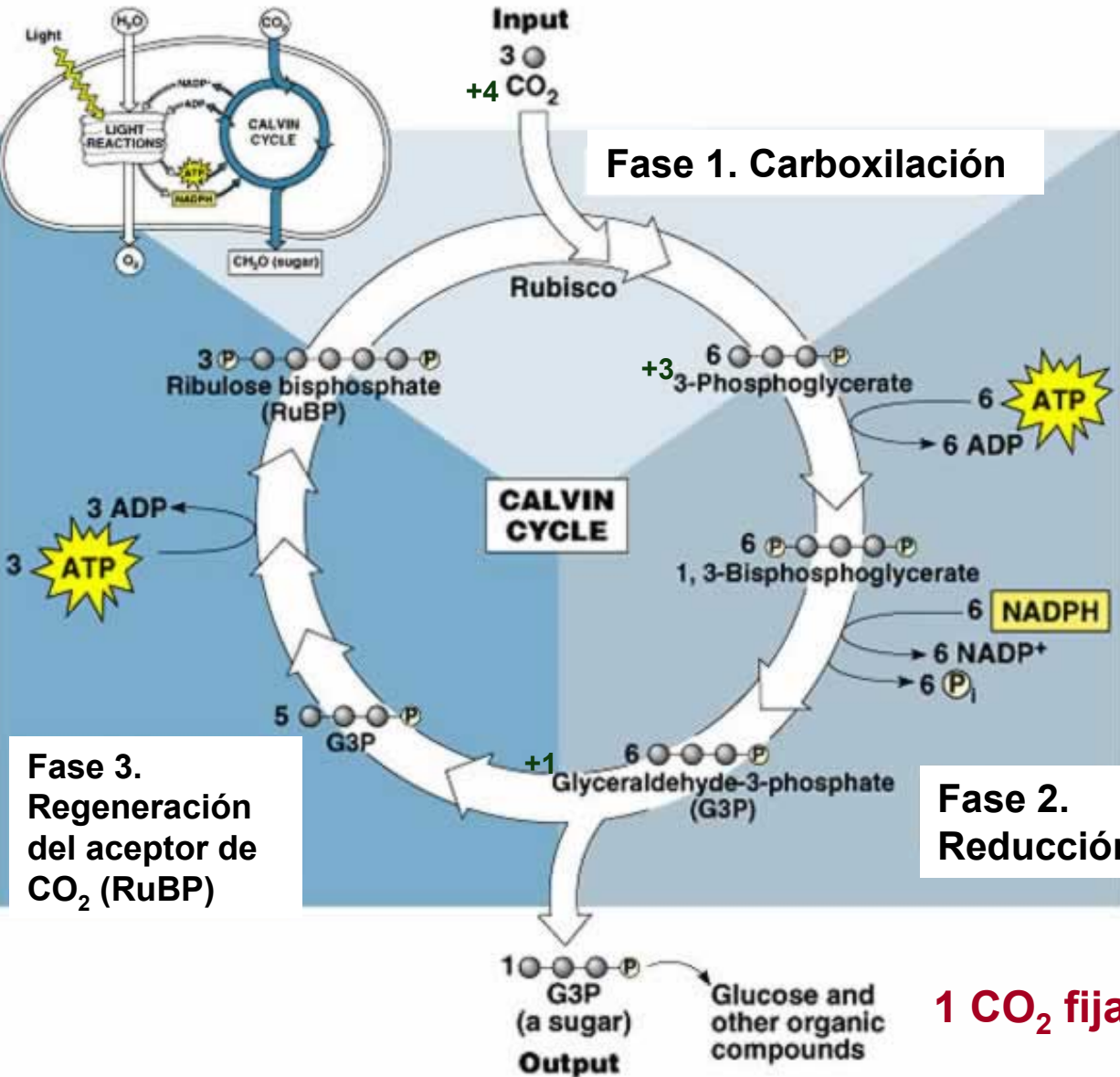
La “quema” de D1 es una manera de proteger todo el complejo, a modo de un fusible que evita que todo el sistema se “queme” y sólo requiere un recambio puntual.

# Ciclo de Calvin: etapas

<http://www.science.smith.edu/departments/Biology/Bio231/calvin.html>



Nobel Química 1961



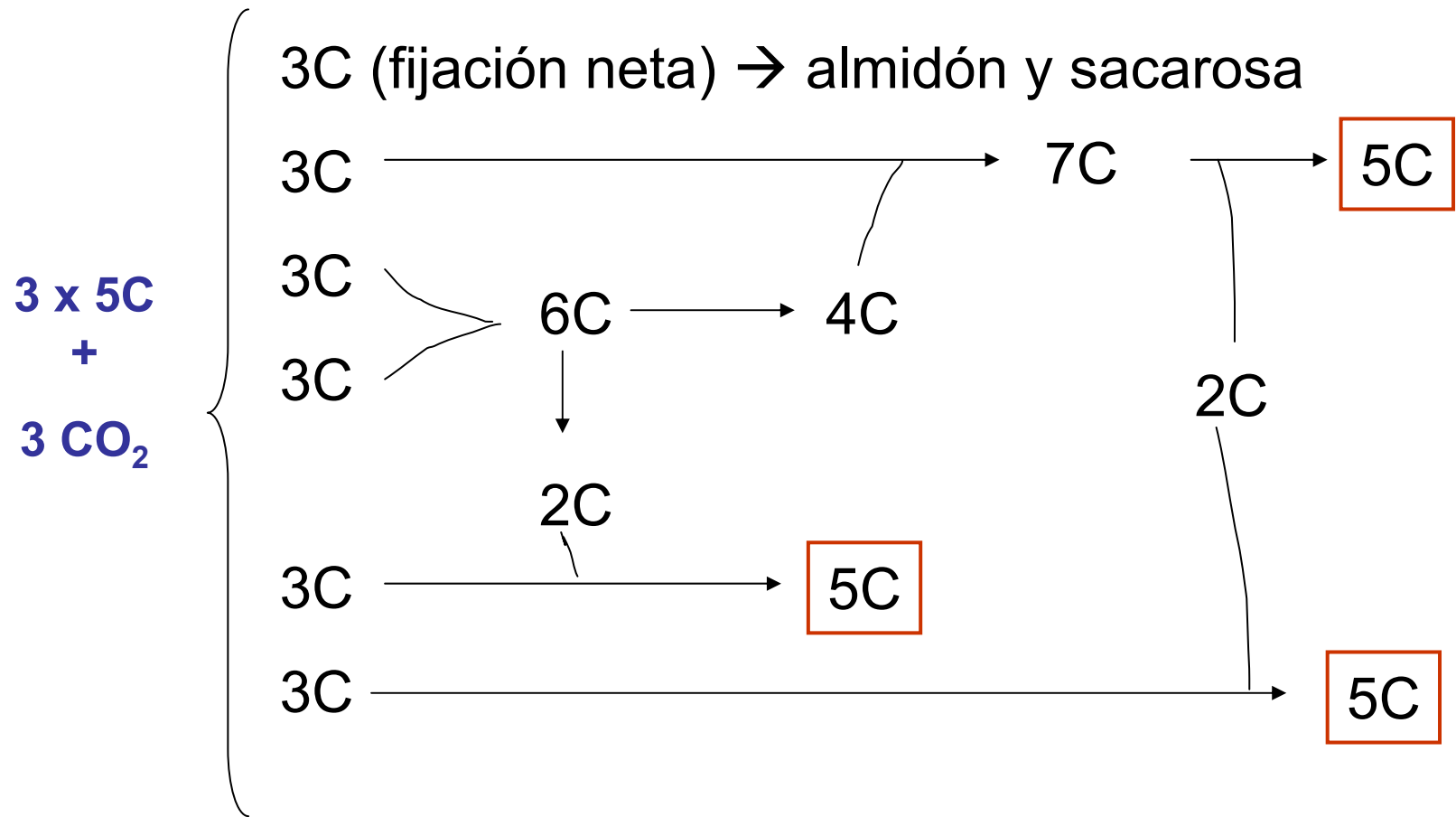
## RUBISCO

- 560 kDa
- L<sub>8</sub>S<sub>8</sub>
  - Plastoma/nucleoma
  - luz
- Enzima poco eficiente (3 ciclos/s)
  - 8 centros activos
  - 4 mM = 500 [CO<sub>2</sub>]
  - Afinidad CO<sub>2</sub> = 10-100 O<sub>2</sub>
  - Fotorrespiración

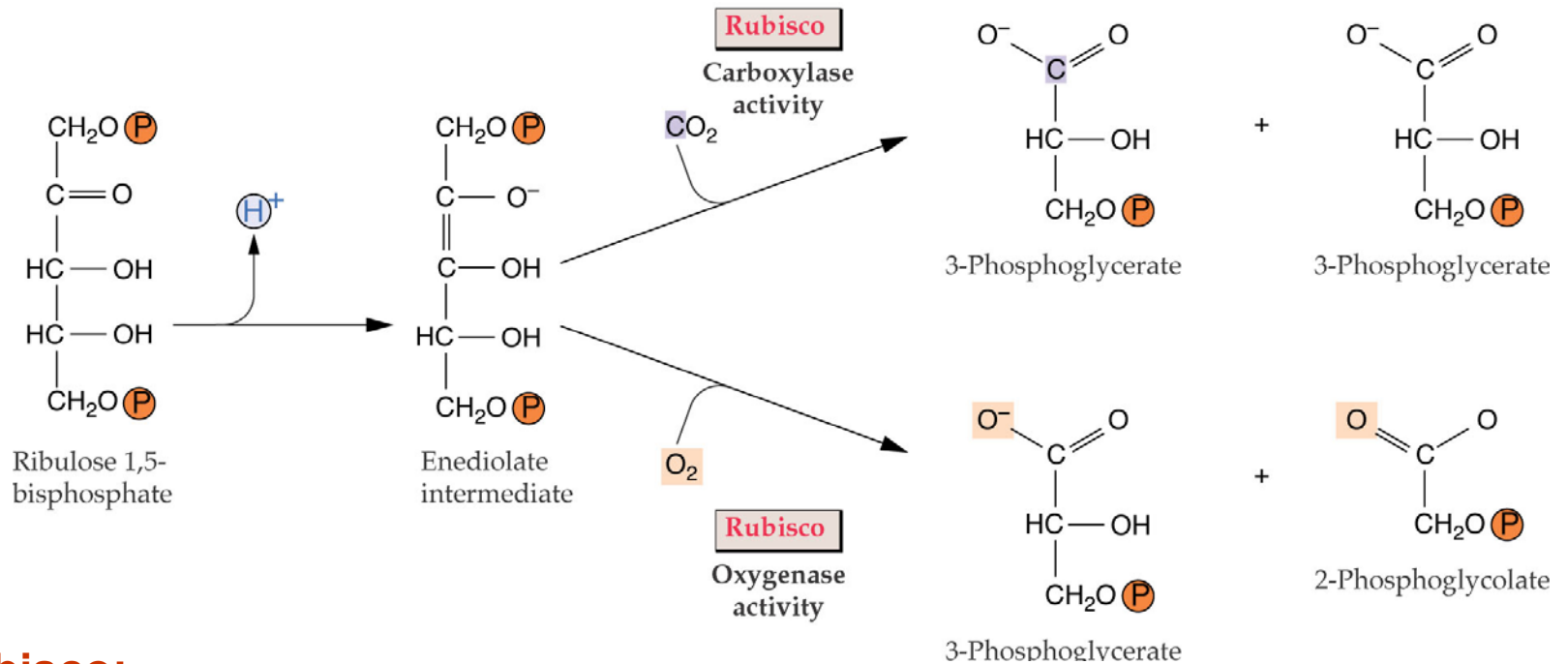
**1 CO<sub>2</sub> fijado → 2 NADPH + 3 ATP**



### 3 fase: Regeneración de la RuBP



# Rubisco: actividad carboxilasa y oxigenasa



## Rubisco:

mayor afinidad por el CO<sub>2</sub> (0.037%; 370 ppm); O<sub>2</sub> (21%) inhibidor competitivo

Soluciones acuosas 25°C: CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>= 0.04 → 3 carboxilasa/1 oxigenasa. Disminución fotosíntesis

**Esta actividad oxigenasa de la rubisco es el comienzo de un proceso llamado fotorrespiración**

# Regulación del Ciclo de Calvin

## •Control de la enzima RUBISCO (papel clave)

- Concentración de los sustratos: CO<sub>2</sub> y RuBP

- Regulación:

- *Transcripción* inducida por luz

- *Activación de la enzima:*

- *Carbamilación*

- CO<sub>2</sub> elevado

- Mg<sup>2+</sup>

- pH básico

- *Eliminación del centro activo* Rubisco (inactiva) azúcares inhibidores (RuBP o carboxiarabinitol fosfato)

La concentración de todos sus intermediarios es la correcta y el ciclo no opera en la oscuridad

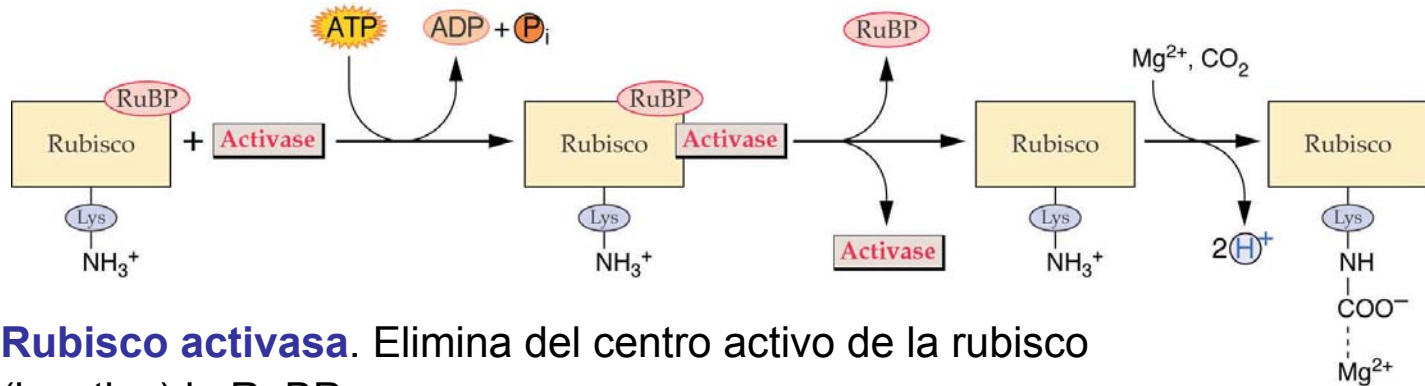
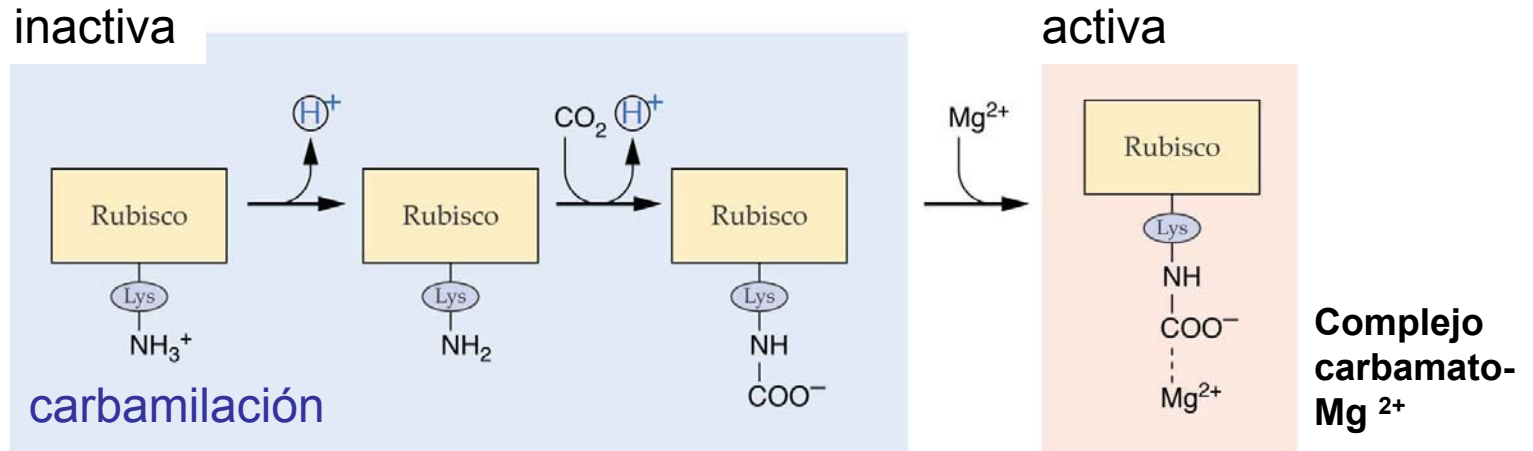
## •Regulación de otras enzimas del Ciclo de Calvin

- *pH y Mg<sup>2+</sup>*

- *reducción de grupos tiol*

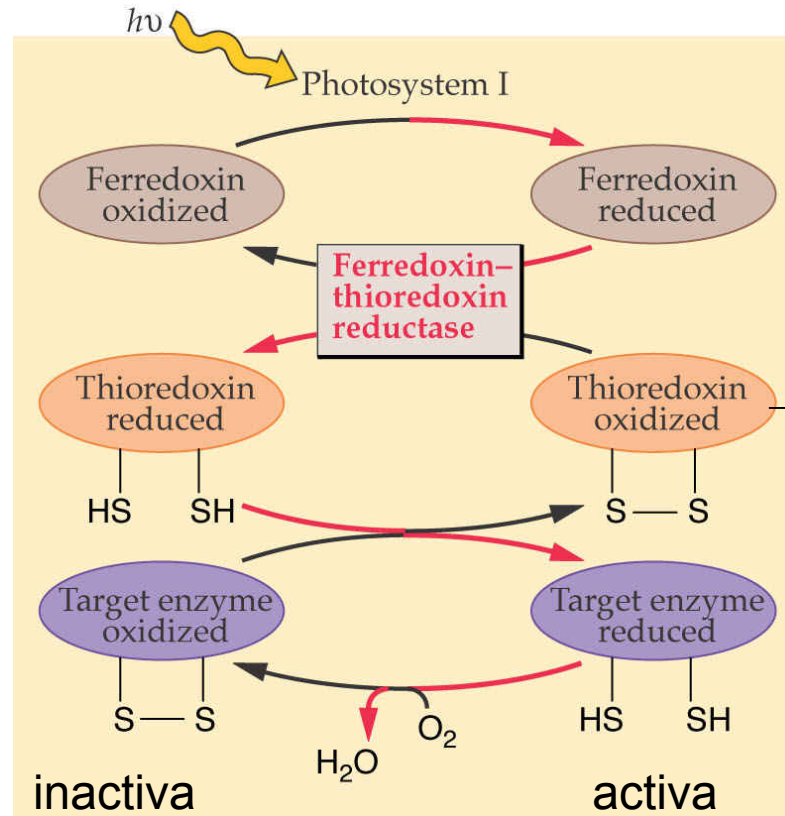
# Activación de la rubisco: carbamilación y eliminación de inhibidores

Concentración de Mg en estroma  
pH



**Rubisco activasa.** Elimina del centro activo de la rubisco (inactiva) la RuBP

## Regulación de otras enzimas del ciclo de Calvin: regulación por reducción de grupos tiol



**Vía de enlace entre las reacciones “fase luminosa” y la “fase oscura”**

Transportador de  $e^-$  en el estroma

**Grupos tiol proteínas:** Cambios conformacionales

# Ciclo de fotorrespiración o Ciclo C2

**Objetivo:** *Recuperar C fijado*

2 x (**2-fosfoglicolato**) → 1 (**3-fosfoglicerato**) + 1 CO<sub>2</sub>

**Coste energético:**

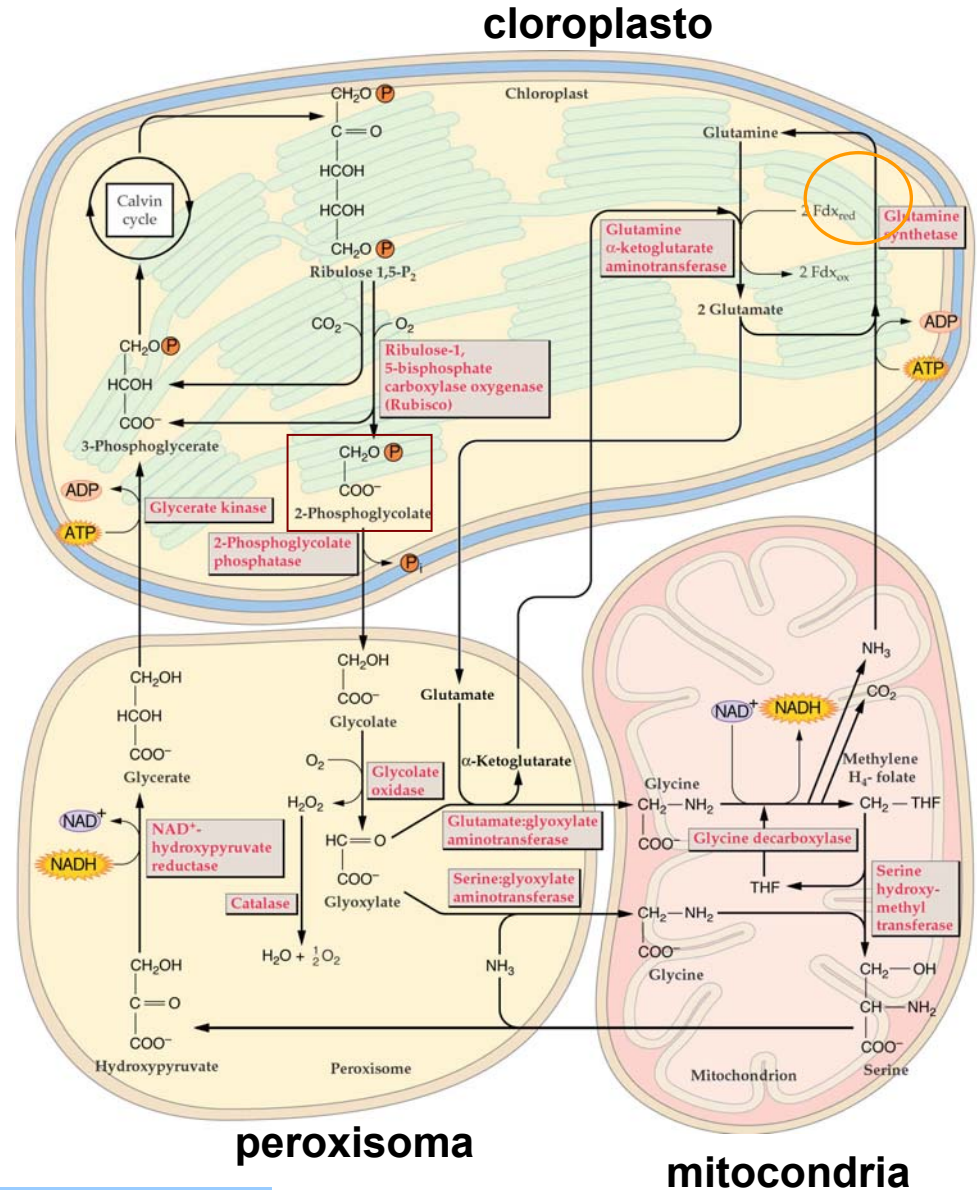
2 Fd<sub>red</sub> + 2 ATP

Participación 3 orgánulos

**Ciclo C2. Reacción global**

2 RuBP + 3 O<sub>2</sub> + 2 Fd<sub>red</sub> + 2 ATP → 3 3-PGA + CO<sub>2</sub> + 2 Fd<sub>ox</sub> + 2 ADP + P<sub>i</sub>

**Fotorrespiración se libera amonio:** 10 veces superior al producido por reducción de nitrato



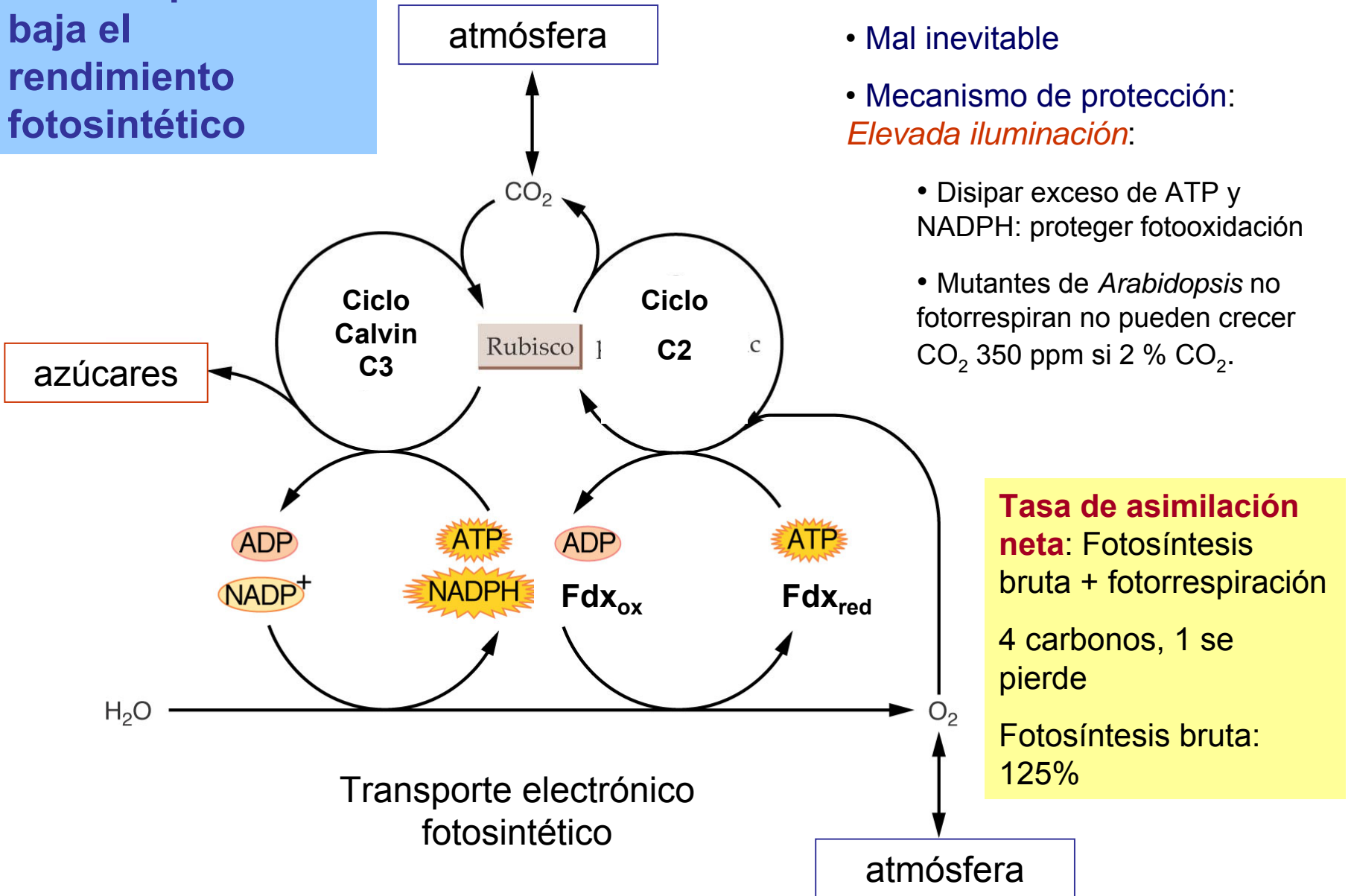
peroxisoma

mitocondria

**Fotorrespiración  
baja el  
rendimiento  
fotosintético**

## Fotorrespiración:

- Mal inevitable
- Mecanismo de protección:  
*Elevada iluminación:*
  - Disipar exceso de ATP y NADPH: proteger fotooxidación
  - Mutantes de *Arabidopsis* no fotorrespiran no pueden crecer  $\text{CO}_2$  350 ppm si 2 %  $\text{CO}_2$ .



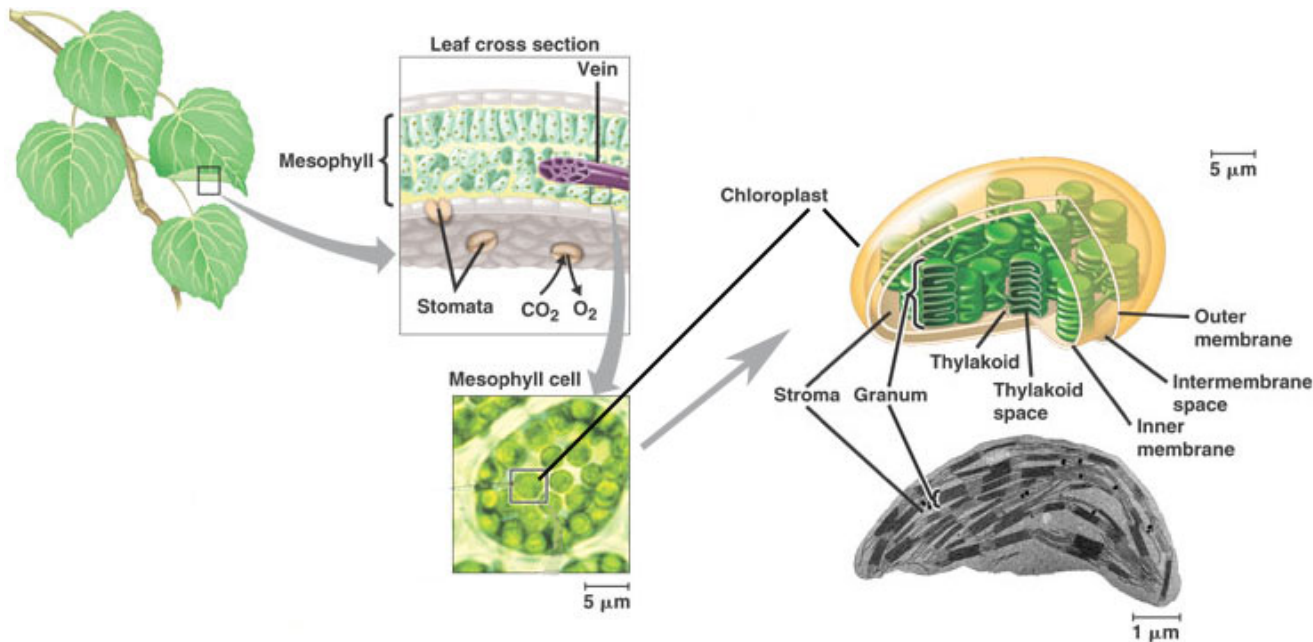


Imagen tomada de:  
<http://porpax.bio.miami.edu/>

## Plantas C3

- $[CO_2]$  en mesófilo: baja. Atmósfera: 350-370 ppm
- Barreras que limitan el flujo de  $CO_2$  a la rubisco:
  - apertura estomática
  - Estomas abiertos: transpiración elevada

### Aumento de la temperatura:

$CO_2/O_2$  = disminuye (sol. acuosas)  
 Aumento actividad oxigenasa →  
 Fotorrespiración aumenta

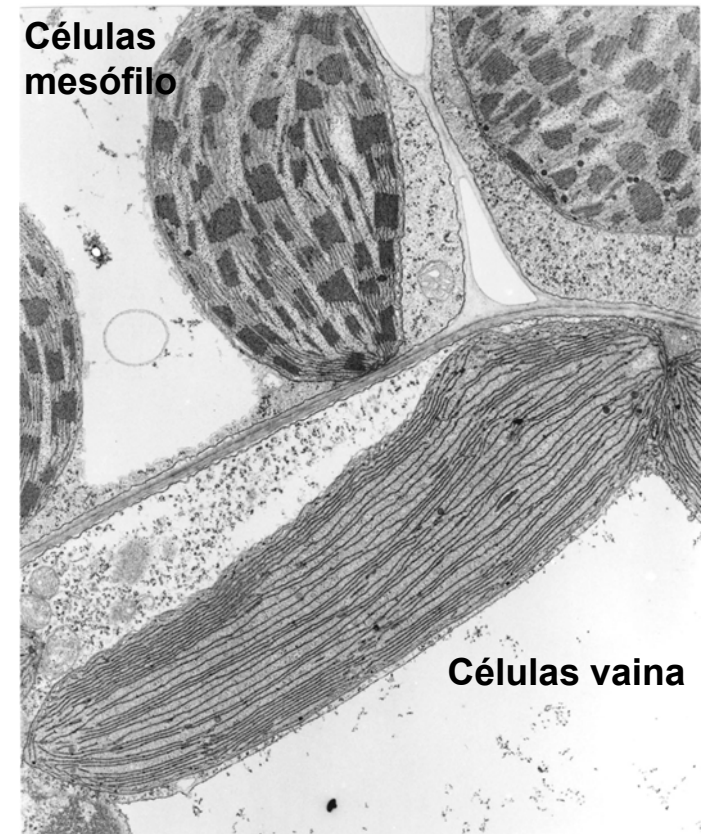
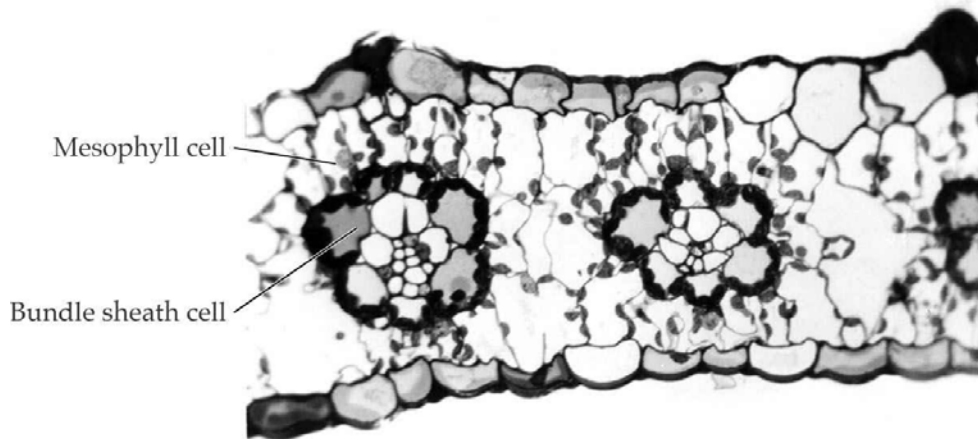
**Climas cálidos o  
 semiáridos:**

## Plantas C4 y CAM

Especies de evolución reciente:  
 poseen mecanismos de  
 concentración de  $CO_2$  en el  
 entorno de la rubisco



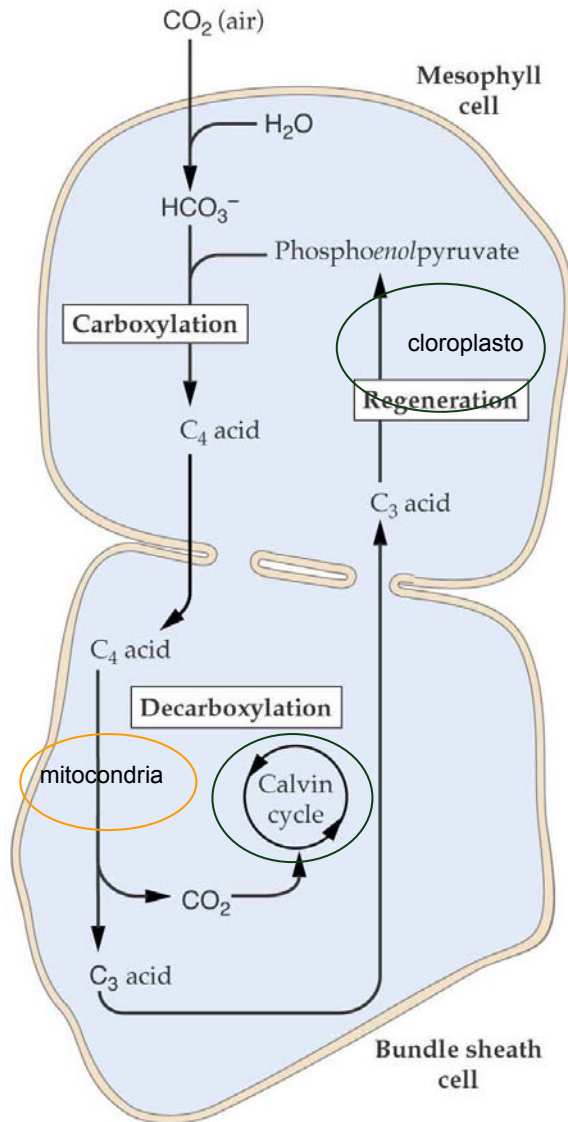
# Plantas C4



Anatomía especial: **anatomía de Kranz**

- **C. mesófilo** (asociadas alrededor de las células de la vaina; son células grandes y con gruesas paredes celulares) **cloroplastos**: con grana; no rubisco
- **C. vaina** (células más pequeñas): **cloroplastos**: no grana; si rubisco

# Plantas C4: separación física entre la síntesis de ácidos 4C y fijación CO<sub>2</sub>



## Carboxilación del fosfoenolpiruvato.

PEP + CO<sub>2</sub> → ácido oxal acético (AOA)

Enzima: PEP carboxilasa.

Sustrato: HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>

CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O → HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>

Producto: AOA

Su metabolismo difiere entre las distintas especies

## Transporte del ácido de 4C de células mesófilo (CM) a las de vaina (CV)

difusión a través de los plasmodesmos

## Descarboxilación de ácidos 4C en CV

Liberación del CO<sub>2</sub>: fijado por Rubisco en C. Calvin.

**Regreso** del ácido de 3C (piruvato o alanina) a las células del mesófilo

**Regeneración del aceptor del CO<sub>2</sub> (PEP).** Consumo ATP

Ciclo Hatch y Salck, 1966.

C4 del malato → C1 del 3PG

## Tipos de fotosíntesis C4

Ácido C4 transportado a las células de la vaina	Ácido C3 transportado al mesófilo	Descarboxilasa	Ejemplos
malato	piruvato	<b>NADP-ME, enzima málica dependiente de NADP</b> (Cloroplasto)	maíz, caña de azúcar
aspartato	alanina	<b>NAD-ME, enzima málico dependiente de NAD</b> (Mitocondria)	mijo
aspartato	Ala, PEP, piruvato	<b>PEP-CK, fosfoenolpiruvato carboxiquinasa</b> (Citoplasma)	<i>Panicum maximum</i>

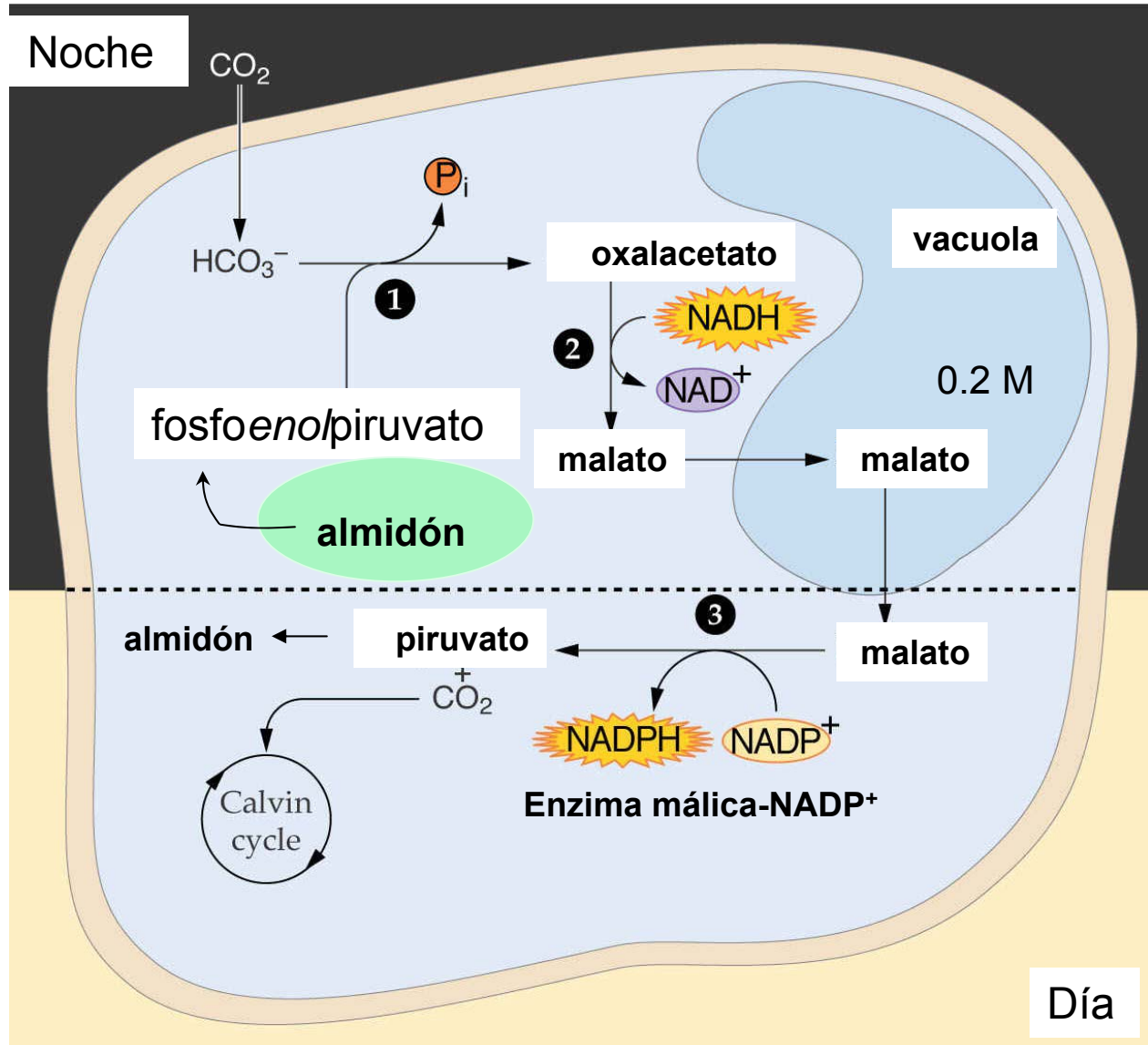
**Coste energético ciclo por CO<sub>2</sub> fijado: 2 ATP ó 3 ATP**  
(piruvato-ortofosfato diquinasa paso pirúvico a PEP)

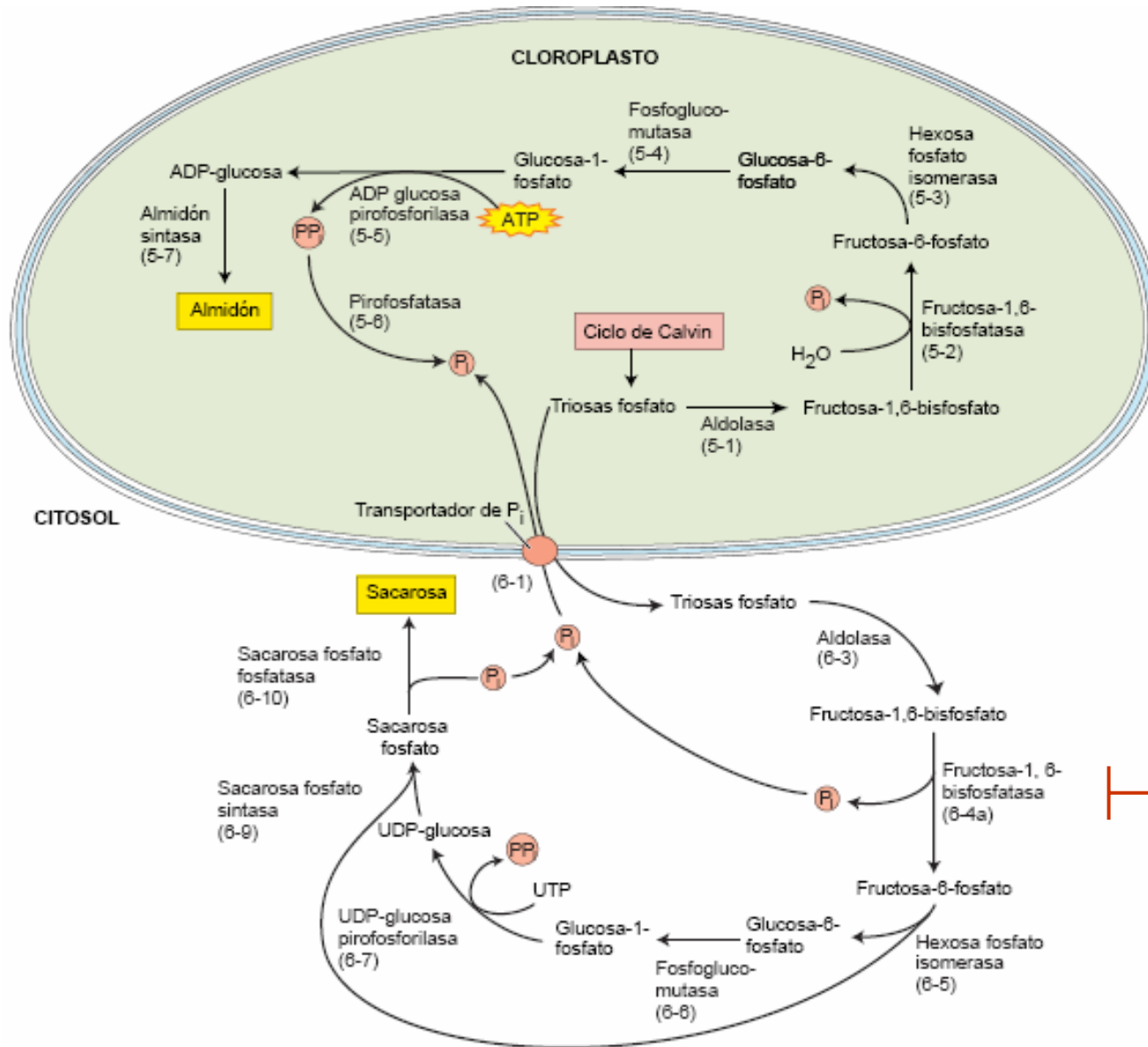
**Eficiencia C4 superior C3.** Requieren:

- menos energía para fijar CO<sub>2</sub> , No fotorrespiración
- mejor uso del H<sub>2</sub>O: mejor WUE (C4=1/250; C3=1/500)

# Plantas CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*)

**separación temporal** entre la síntesis de ácidos 4C y la fijación de  $\text{CO}_2$





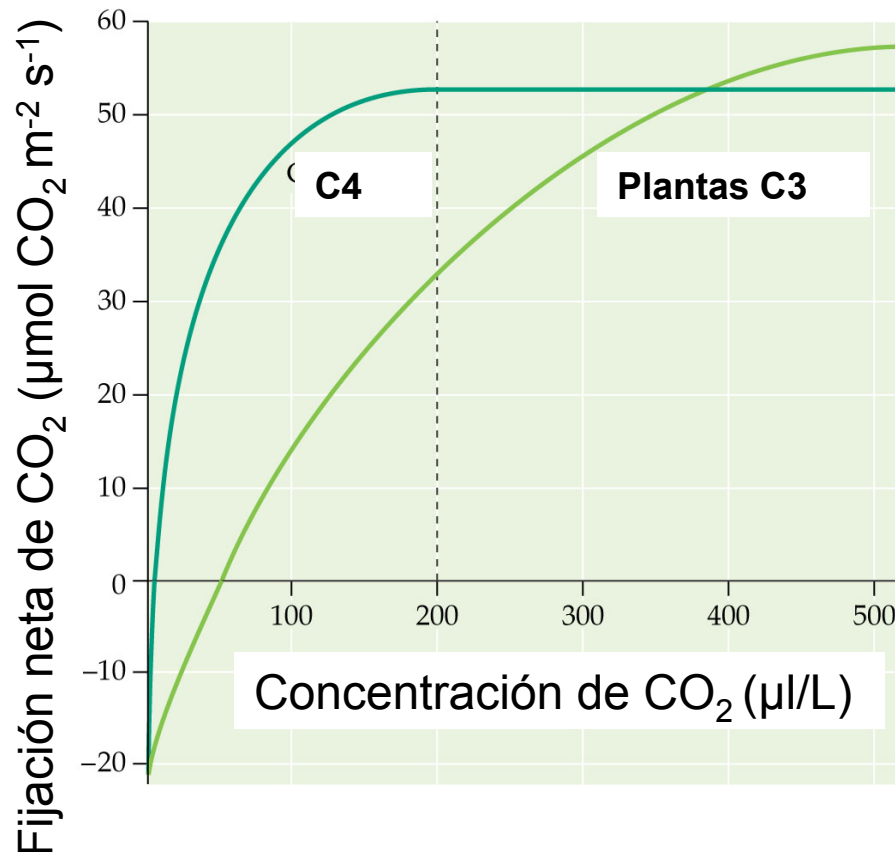
**Síntesis de almidón y sacarosa viene determinada por la concentración de Triosas-P y de  $P_i$  y de la actividad del transportador Triosas/ $P_i$ .**

**F2,6bisP**

## Niveles de CO<sub>2</sub>

[CO<sub>2</sub>] aumenta → aumento fotosíntesis

La concentración de CO<sub>2</sub> donde el balance entre la fijación y emisión de CO<sub>2</sub> es cero



**Punto de compensación de CO<sub>2</sub> ( $\Gamma$ , tau) mayor en C<sub>3</sub>**

**Plantas C<sub>3</sub>:**

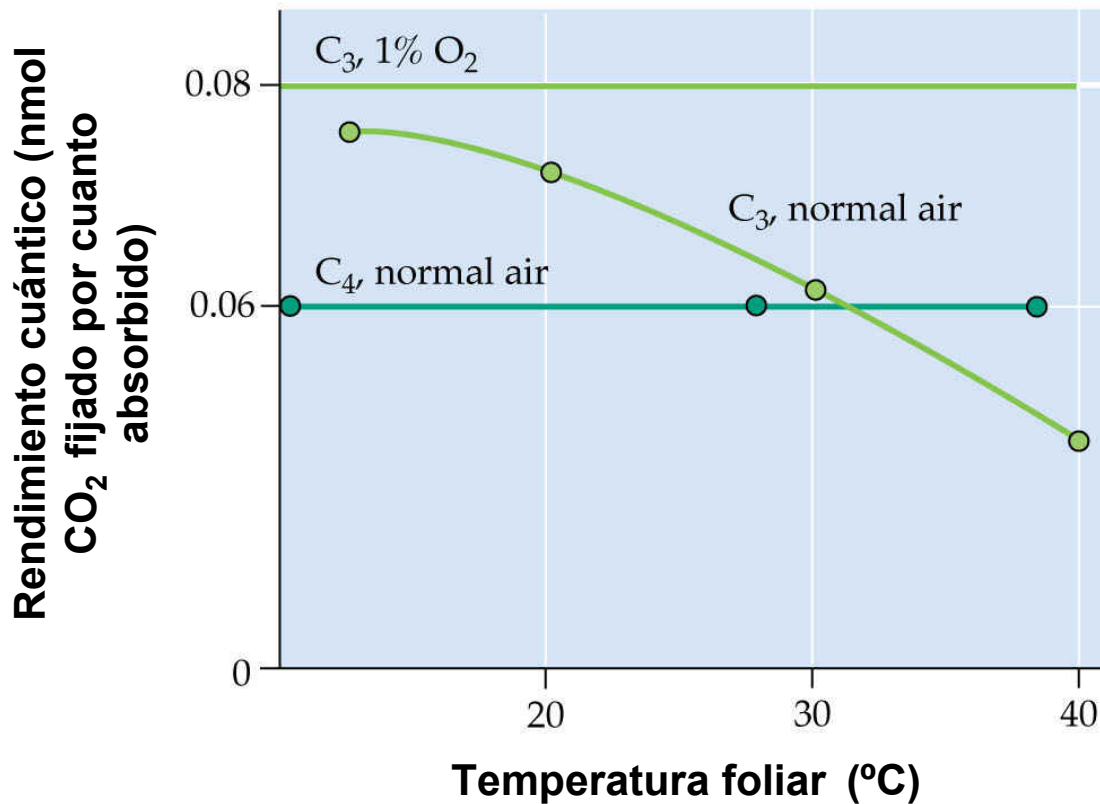
- [CO<sub>2</sub>] ↑ → incremento fotosíntesis neta

**Plantas C<sub>4</sub>**

- Mecanismo de concentración CO<sub>2</sub>: no fotorrespiración
- Rápido incremento fotosíntesis inicial (saturación 200 ppm)

**¿Se puede aumentar la velocidad de fotosíntesis de un cultivo?**

# Efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis



[CO<sub>2</sub>] ↓ → C<sub>3</sub>: • T°C óptima: 15-30°C

• T°C ↑: ↑ fotorrespiración → fotosíntesis ↓