

13. CLOROPLASTELE ȘI ROLUL LOR FIZIOLOGIC

Cloroplastele formează plastidiomul celular. Numărul, rolul este diferit. La plantele inferioare (alge) există numai un cloroplast mare în toată celula, la plantele superioare cloroplastele sunt mici, dar numeroase (20-60 cloroplaste într-o celulă) și au forma discoidală.

Structura cloroplastelor este lamelară și a fost stabilită cu microscopul electronic de **S. Struger și G. Palade**, clorofila este acumulată în *grane*. În cloroplastele din frunzele de porumb au fost observate și lamele lipsite de pigmenți clorofilieni denumite lamele intergranale. În granele cloroplastelor se produc toate reacțiile fotochimice din faza luminoasă a fotosintezei.

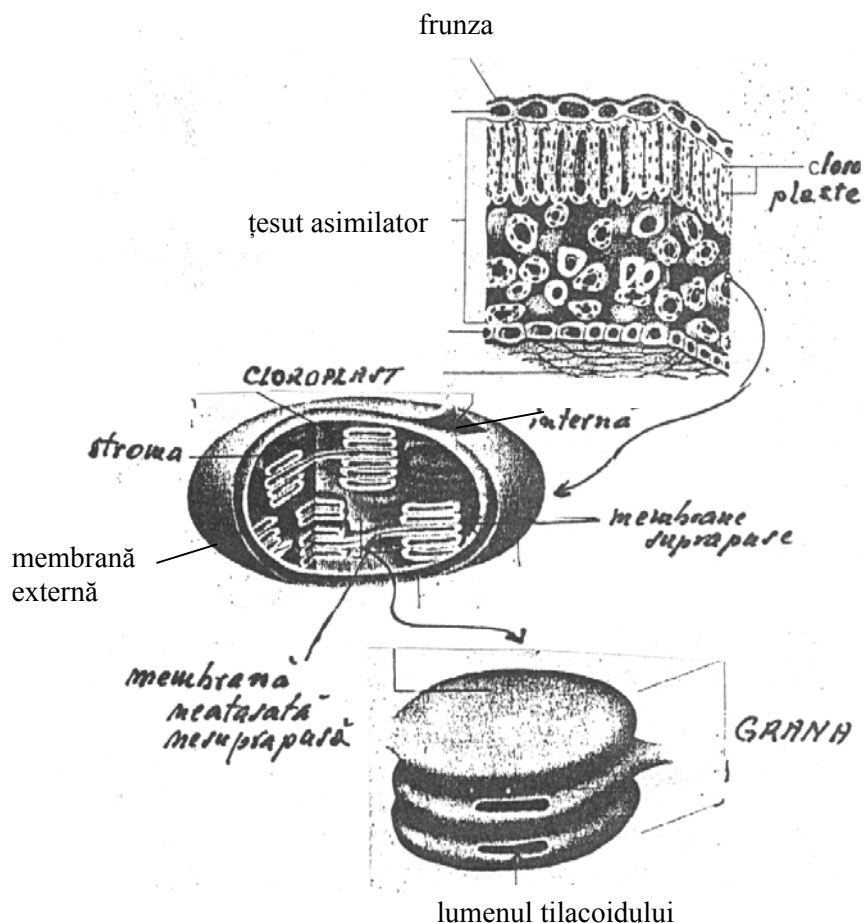


Fig. 41. Structura cloroplastului (după Dornell și colab., 1991)

Cercetările lui **Park și Pon**, cu microscopul electronic au pus în evidență în lamelele granelor de clorofilă în **tilacoide** formațiuni elipsoidale denumite **cuantosomi**. În aceste formațiuni elipsoidale nucleul porfirinic este fixat în stratul de substanță proteică, îmbibată cu apă, nucleul fiind hidrofîl.

Lanțul fitolic din molecula clorofilei, fiind hidrofob este așezat perpendicular pe nucleii pirolici într-un strat de substanțe lipidice.

Deci, cloroplastele au trei membrane: două dintre ele nu conțin clorofilă, nu sunt verzi și nu participă direct la fotosinteză. Membrana externă a cloroplastului, ca și cea externă a mitocondriei este permeabilă pentru metaboliți cu moleculă mică; conține pori din proteine care formează niște canale foarte mari de apă. Membrana internă, din contră este o barieră în permeabilitate a cloroplastului; ea conține permeaze care reglează mișcarea metaboliților din și spre exteriorul organitului. Fotosinteza are loc în a treia membrană, a cloroplastului, care este de fapt o grupare de membrane numite membranele tilacoidului.

De multe ori membranele tilacoidului formează vezicule mici sau săcuți, numite la singular **grane** (Fig.41). Membranele tilacoidului conțin un număr de proteine integrate cu clorofilă, pigment care atrage lumina și un grup prostetic important legați de pigmenți.

Așezarea moleculelor de clorofilă în membranele tilacoidului se poate observa în fig. . Între moleculele de clorofilă se află molecule de pigmenți galbeni.

Prin analiza chimică a cloroplastelor frunzelor de spanac s-a observat că ele conțin 55-57% apă și 30-45% substanță uscată, formată la rândul ei din 90% substanță organică și 10% substanță anorganică.

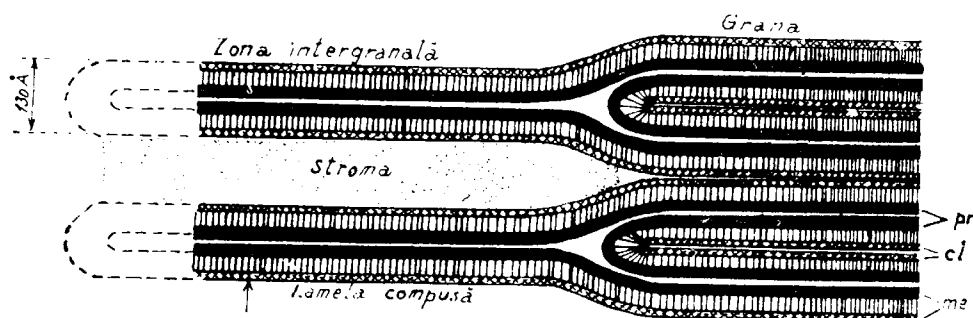


Fig. 42. Structura membranei tilacoidului (după Dornell și colab., 1991).

De asemenea conțin aceiași aminoacizi ce se găsesc în plasma celulară, ADN, ARN, vitamine, glucide (glucoză și amidon, fig. 48), lipide.

Enzimele se încorporează CO₂ în intermediar chimici (procesul fixării CO₂) și apoi convertirea în amidon solubil se face în stroma cloroplastului. Enzimele formează zaharoză din intermediari cu trei atomi de carbon se află în citosol în citoplasma celulei (Dornell și colab, 1991)

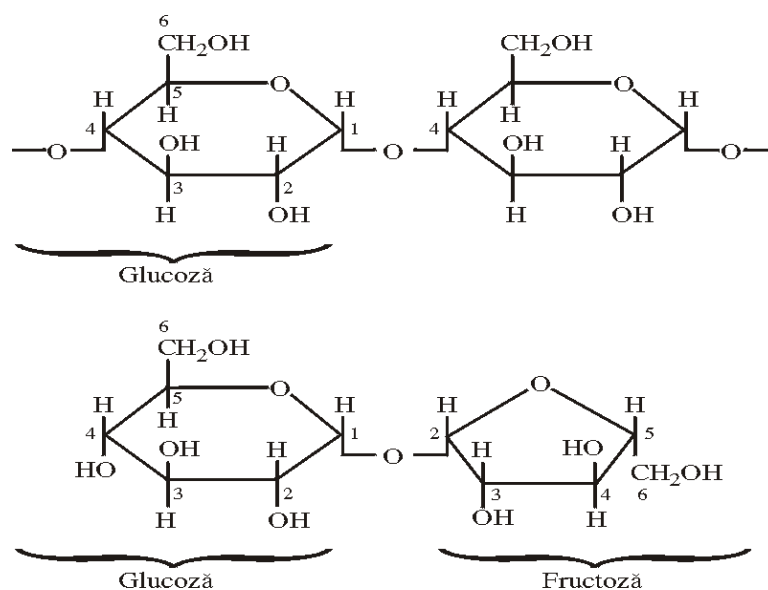


Fig. 43. Amidonul

13. 1. Extragerea pigmentilor clorofilieni

Extragerea s-a făcut în sec. al XVII-lea de **Gnew**, 1682. **Pelletier** și **Carenton**, 1830 au extras clorofila cu alcool și i-au dat denumirea de (cloro=verde phylum=frunză)-clorofilă.

Stokes în 1864 arată că în extractul alcoolic de clorofilă se află patru pigmenți: clorofila a, clorofila b, carotina, xantofila.

Sorby și **Krauss** au realizat separarea pigmentilor clorofilieni prin solubilizarea diferită în alcool etilic și benzen (strat alcoolic - xantofila și strat benzenic - clorofilele și carotina).

Borodin și **Tvet** au separat prin absorbție pe o coloană de carbonat de calciu.

Willstatter (1913-1918) a izolat clorofilă pură, stabilindu-i compoziția și proprietățile. Alți cercetători ca **Timireazev**, **Lubimenko** și **Godneev** au făcut cercetări asupra clorofilelor. **Woodard** face sinteza clorofilei în laborator.

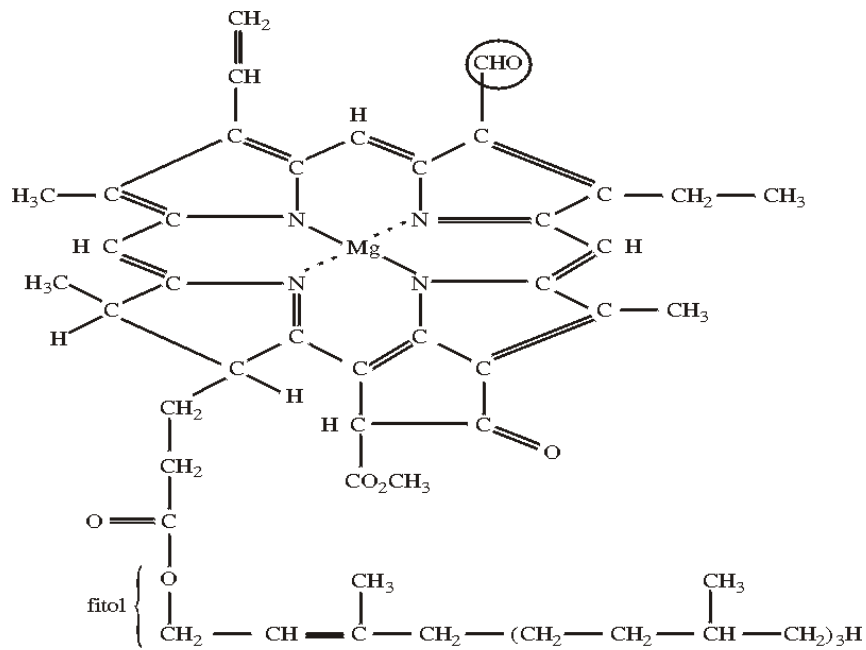
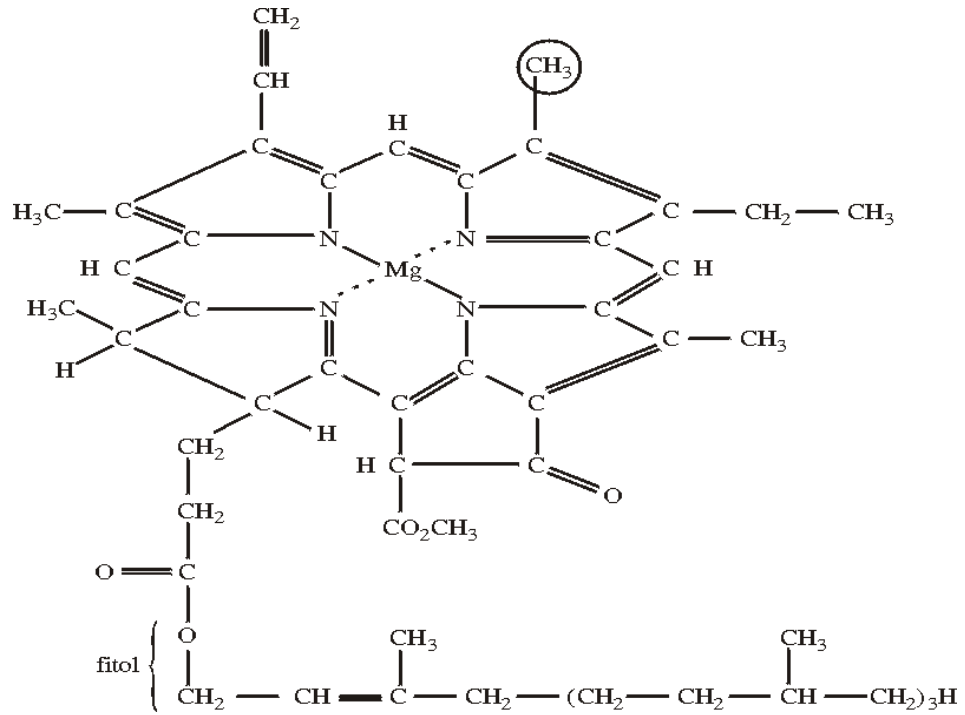
13. 2. Compoziția chimică a pigmentilor asimilatori

Pigmenții verzi cuprind: clorofila a, clorofila b, bacterioclorofila și bacterioviridina.

Clorofila a este alcătuită din C, H, O, N, Mg. Ambele clorofile sunt alcătuite din acid clorofilic și doi alcooli: metanol și fitol.

Formula generală a clorofilei a: $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$

Formula generală generală a clorofilei b: $C_{55}H_{70}O_4N_4Mg$.



Acidul clorofilic a are formula: $C_{32}H_{30}ON^{-} -^{-} Mg \begin{matrix} /COOH \\ \backslash COOH \end{matrix}$

Acidul clorofilic b are formula: $C_{32}H_{28}ON - Mg \begin{matrix} /COOH \\ \backslash COOH \end{matrix}$

Mentol cu formula $\text{CH}_3 - \text{OH}$

Fitol cu formula $\text{C}_{20}\text{H}_{39} - \text{OH}$.

Nu toate plantele conțin ambele clorofile. Algele brune - albastre și roșii, diatomeele, dinoflagelatele conțin clorofila a. Dar în alge brune se adaugă și clorofila c, iar la cele roșii și (După Selly și Vernon). Algele verzi și superioare conțin ambele clorofile a și b.

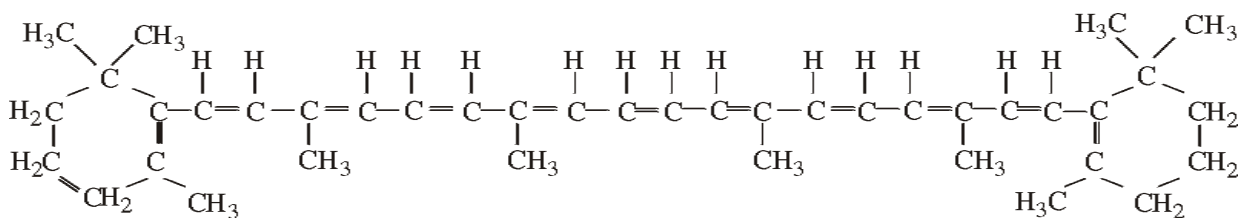
Prin acțiunea soluțiilor alcaline clorofila dă reacția de saponificare ca orice ester. Prin această reacție se separă acidul clorofilic de metanol și fitol. În frunzele verzi se găsește o enzimă numită *clorofilaza*, care separă acidul clorofilic de metanol și fitol.

Dacă soluțiile se tratează, cu acizi organici sau minerali se observă că ele se colorează în brun. Reacția poate apare direct în țesutul frunzelor verzi, când acestea se introduc în soluții slabe de acizi. Brunificarea frunzelor se datorează unei reacții de schimb între ionul de H^+ și cationul de Mg^{2+} din molecula de clorofilă. Clorofila fără magneziu se numește **feofitina a** sau **b**. Acidul clorofilic fără magneziu se numește **forbid**.

Bacterioclorofila este pigmentul verde al bacteriilor sulfuroase verzi și purpurii. Are două forme a și b și trei maxime de absorbție a lungimii de undă 400, 605, 770 m. Bacterioclorofila se găsește în bacterii sulfuroase-verzi. Are un mecanism de absorbție a lungimii de undă de 670 m μ

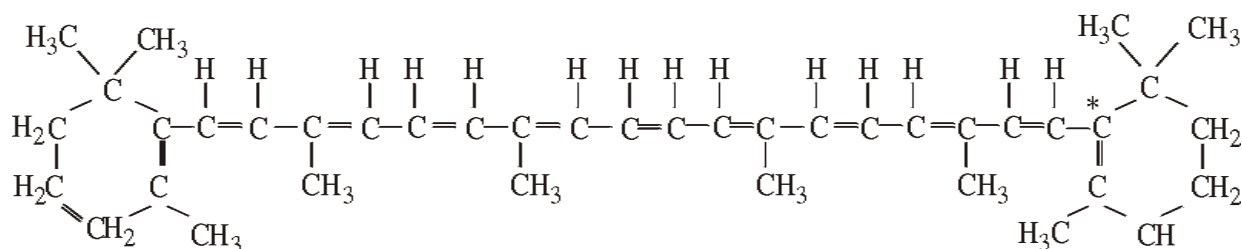
Pigmenții galbeni sunt de culoare galben-roșiatică și se află alături de pigmenții verzi. Ei se găsesc neasociați cu clorofilele în cromoplastele din flori, fructe rădăcini, tulpini și în plante crescute la întuneric - **etiolate**. În plantele superioare grupa pigmentilor galbeni este alcătuită din **carotină** și **xantofilă**. În plantele inferioare se găsesc pigmenți **ficobilinici**: **ficoeritrine** și **ficocianina**.

Carotina- $\text{C}_{40}\text{H}_{56}$ - cea mai răspândită carotina β , dar plantele mai conțin și alte carotenoide cum sunt: **carotina alfa**, **licopina**, **hidroxi-betacarotina**, **licopersina**, din două cicluri hexenice și lanț din 18 atomi de carboni cu legături conjugate și patru radicali metilici- CH_3 . Carotina nu are fluorescență, dar prezintă proprietăți de absorbția spectrului între 446-482 m.



Carotina β

carotina beta



Carotina α
carotina alfa

Carotina alfa are două benzi de absorbție în 446 m μ și 476 m μ .

La nivelul numeroaselor legături duble carotina alfa și beta se oxidează ușor, putând absorbi oxigen până la 40% din masa lor moleculară. Ele pot fi reduse și astfel culoarea lor devine mai palidă.

Xantofila - C₄₀H₅₄(OH)₂. Spectru de absorbție al acestui pigment are două benzi situate la lungimea de undă 450 și 581 m μ .

Fucoxantina - C₄₀H₅₄₋₆₀O₆ se găsește în alge brune de unde se extrage din soluție în alcool metilic. Spectrul său de absorbție prezintă două benzi situate la lungimea de undă 452 și 470 m μ .

Ficoeritrina din algele roșii au formula brută C₃₄H₄₇N₄O₈ de culoarea roșie. μ Spectrul de absorbție are trei benzi în 497, 540 și 566 m μ . Este solubilă în apă iar în dizolvanți organici este insolubilă.

Ficocianina - C₃₄H₄₂N₄O₉ este solubilă atât în apă, cât și în solvent organic. Ambii pigmenti se găsesc în cloroplaste în formă de combinații cu proteine cu care formează cromoproteinele.

13. 3. Fotosinteza - mecanisme biochimice

13. 3. 1. Faza fotochimică a fotosintezei

Este localizată la nivelul tilacoizilor și începe cu absorbția cuantelor de lumină, recoltate de clorofilele a și b; complexate cu proteine și de către clorofilele - aI și aII asociate puternic cu fotosistemul (PS) I și II. Drept urmare nivelul energetic al acestor molecule numite "*antene*" (Fig. 53) și notate cu AMC (antene molecule clorafilă) se ridică; spunem că moleculele se află într-o stare de excitație. Deci clorofila ce absoarbe lumina este o parte integrată a membranelor tilacoizilor ce se mai numește și centru de reacție (CR) (Fig.53).

Rezultatul imediat al absorbției luminii este o polarizare electrică perpendiculară, pe membrană: un electron este transportat la un acceptor de pe suprafața stromală a membranei, determinând o încărcare pozitivă pe suprafața dinspre lumen a membranei tilacoizului. Așa se poate explica "starea de excitație" printr-o polarizare electrică de o parte și de alta a membranei.

Absorbția luminii de către FS II cauzează o mișcare de electroni spre un acceptor de pe suprafața stromală a tilacoizilor. Rezultatul încărcării pozitive pe

suprafața dinspre lumen a tilacoizilor determină smulgerea de electroni de la un donator inert cum este apa, în urma căreia se formează protoni și o jumătate de moleculă de apă. Electronii de pe suprafața dinspre stromă a tilacoizilor sunt transferați la o serie de intermediari spre donorul de electroni de suprafață dinspre lumen al centrului de reacție al doilea (PS I). Acesta folosește energia luminii absorbite să transfere electronii la un acceptor de suprafață dinspre stromă. De aici electronii sunt luați de ultimul acceptor de electroni: NADP^+ pentru a forma NADPH

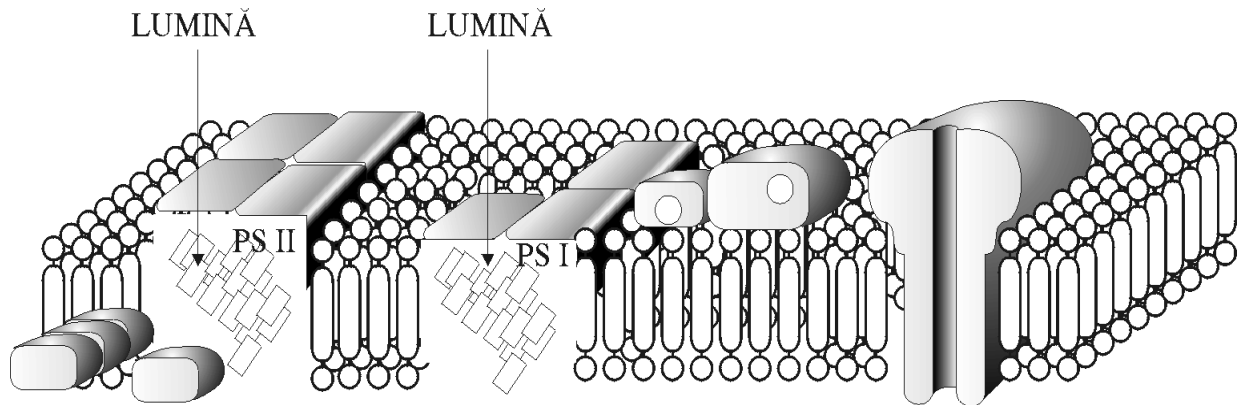


Fig. 44. Secțiune prin membrana tilacoidului.
(după Metzler, 1983)

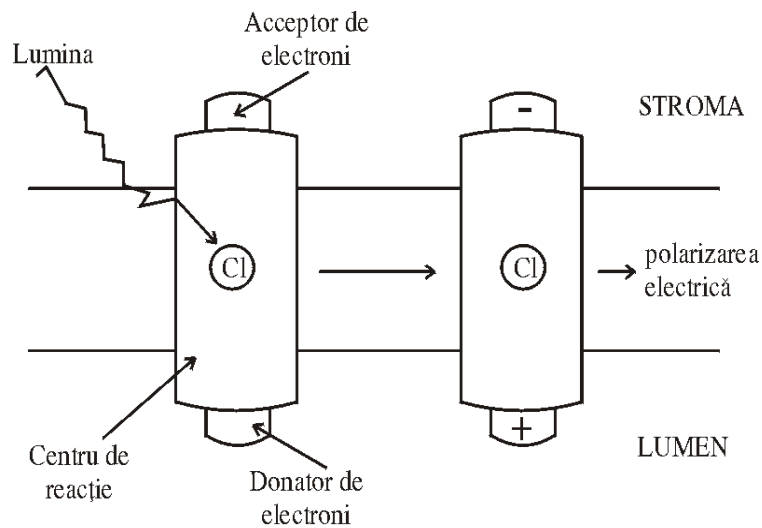


Fig. 45. Primul efect al absorbției luminii este încărcarea electrică a membranei tiloidului: pozitivă spre lumen și negativă spre stroma tilacoidului.
(după Darnell și colab. 199)

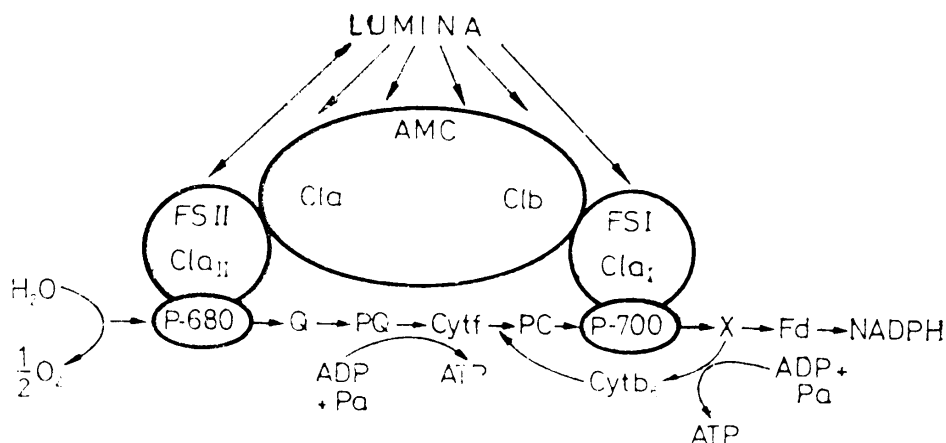


Fig. 46. Producții intermediari prin care sunt transportați electronii
(după Atanasiu, 1984)

Lumina este absorbită de clorofila a și b la nivelul antenei moleculelor de clorofilă (AMC), asociate într-un complex proteic. Energia luminii (electronii) este transferată la centrul de reacție al clorofilei a_I din PS I (cu pigment-700) și centrul de reacție al clorofilei a_{II} din PS II (pigment-680). Transportul de electroni de la apă la NADP⁺ cuprinde următorii intermediari: Q - acceptorul primar de electroni de PS II; PQ - plastochinona; Cit. f. - citocromul f; PC - plastocianina; X - acceptorul primar de electroni ai FS I; Fd - feredoxina. Producții rezultați sunt O₂, NADPH și ATP (după Armond, din Bjorkman și colab., 1980, citați după Atanasiu.) Pentru fiecare moleculă de O₂ eliminată prin oxidarea apei (4 electroni) sunt reduse moleculele de NADP la NADPH care reprezintă reducătorul direct al CO₂ în fotosinteză.

Aceste reacții fotochimice au loc într-un timp foarte scurt de 10-12 secunde.

Intensitatea cu care se desfășoară reacțiile fotochimice primare depinde de calitatea și intensitatea luminii. Ele sunt independente de ceilalți factori, ca de exemplu temperatura sau integritatea sistemului. În schimb transportul fotosintetic de electroni și fotofosforilările, numai indirect dependente de temperatură.

Reacțiile fotochimice generează un potențial chimic mai mare decât necesarul pentru realizarea transferului de electroni de la H₂O la NADP. Surplusul de energie chimică necesară este obținut din transformarea ADP în ATP, în procesele de fosforilare aciclică, și ciclică. Fosforilarea aciclică este localizată în lanțul transportor de electroni între FS I ; I FS II, iar fosforilarea ciclică este legată de FS I, implicând un curent ciclic de electroni mediat de

citocromul b_6 . Raportul dintre ATP/NADPH depinde nu numai de numărul fosforilărilor, ci și de eficiența cu care este înglobată în ATP energia chimică.

Pentru reducerea unei molecule de CO_2 , la nivelul de reducere a carbonului din molecula de glucid sunt necesare:

- 3 ATP și 2 NADPH la plantele de tip C_3 ;
- 5 ATP și 2 NADPH la plantele de tip C_4 .

Aceste două substanțe ATP și NADPH sunt rezultatul reacțiilor fotochimice ale fotosintezei.

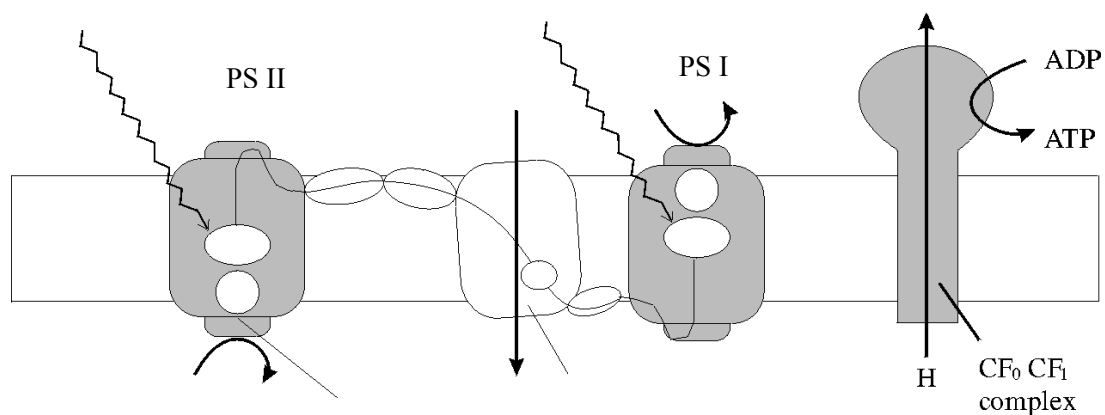


Fig. 47. Cele două fotosisteme ale plantelor superioare.
(după Dornell și colab., 1991)

Atât ATP, cât și NADPH sunt generate în stroma cloroplastului, unde sunt utilizate mai departe pentru fixarea CO_2 -ului și producerea hidraților de carbon cu trei sau patru atomi de carbon.

13. 3. 2. Faza de întuneric a fotosintezei

Până în prezent, la plantele terestre sunt cunoscute trei căi principale de asimilație fotosintetică, a carbonului:

- Calea C_3 numită din cauză că primul produs de fixare a CO_2 este acidul fosfogliceric (APG), cu trei atomi de carbon;
- Calea C_4 , numită din cauză că primul compus de fixare a CO_2 este acidul oxalacetic (AOA), un compus cu patru atomi de carbon;
- Calea metabolismului acid de la Crassulaceae (CAM), numită astfel deoarece acest tip de asimilație a fost descris pentru prima dată la familia *Crassulaceae*. La plantele de tip CAM primii produși de fixare ai CO_2 pot fi atât APC, cât și AOA, aceasta depinzând de specie, cât și de factorii de mediu. (Osmond, 1978)

13.3.2.1.. Calea C3 - sau Calvin - Benson

Se mai numește ciclu productiv al lui **Benson și Calvin**, (1962.)

În această cale CO_2 este fixat și apoi redus până la nivelul de reducere a carbonului din molecula glucidelor, în cadrul ciclului de reducere a carbonului în fotosinteză, numit calea C_3 . Ciclul reductiv al pentozofosfatului (CRP) este capabil nu numai să reducă CO_2 la glucide, ci să regenereze simultan și acceptorul de CO_2 . E_1 este un ciclu comun tuturor plantelor verzi, atât de C_3 , cât și de C_4 sau CAM, și formează baza organismelor cu metabolism autotrof. Figura prezintă schematic ciclul; CO_2 difuzează din mediul extern în frunză unde este fixat de o pentoză, ribulozo-1,5 difosfat (Ru,1.5 DP), datorită enzimei *carboxidismutaza* sau *RuDP-carboxilaza* enzima fundamentală a carboxilării la toate autotrofele. Se formează un compus intermediar instabil cu 6 atomi de carbon, care se desface în două molecule de APG (C_3). Apoi, APG, cu energia furnizată de ATP și NADPH se reduce la aldehida glicerică fosforilată, (AGF), tot o trioză (C_3), care pe mai multe căi, mai mult s-au mai puțin cunoscute, trece în numeroși intermediari cu un număr de carbon între C_3 - C_7 , regenerează RuDP, acceptorul de CO_2 în fotosinteză și contribuie la formarea produșilor de asimilație: glucide, aminoacizi, acizi grași, acizi organici care intră apoi în metabolismul secundar. Toate reacțiile cuprinse în acest ciclu sunt catalizate de enzime cuprind:

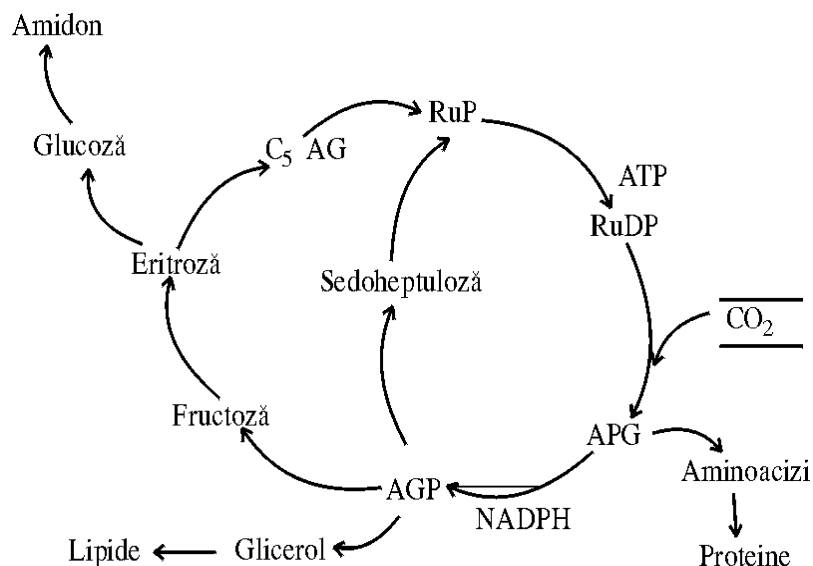
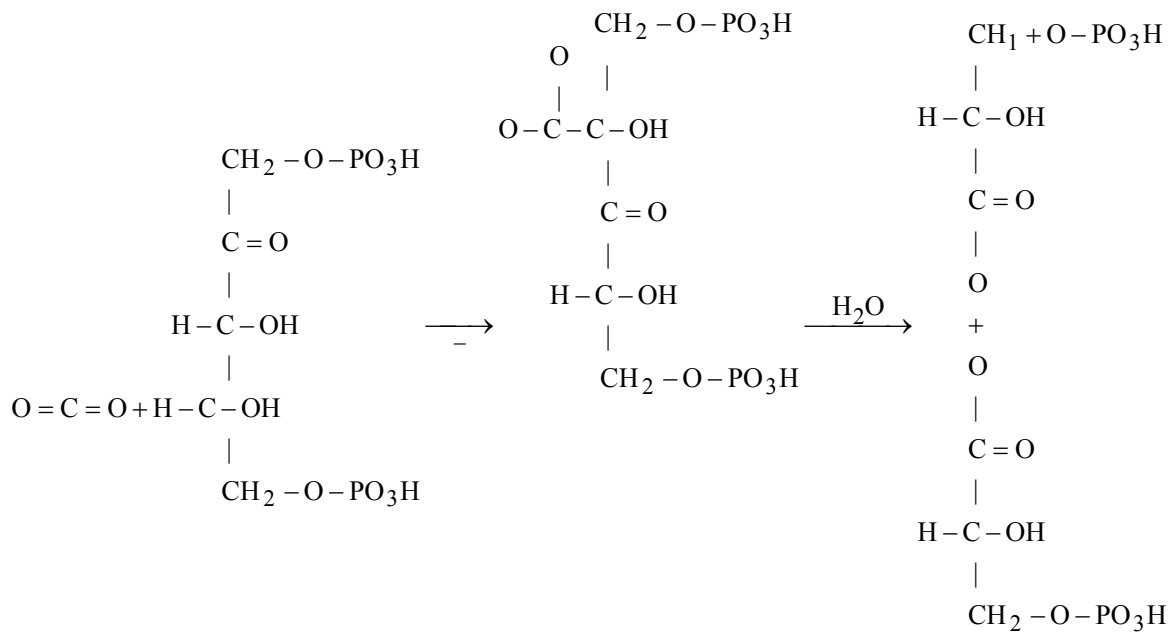


Fig. 48. Schema fixării fotosintetice a CO_2 la plantele de tip C_3 .
(după Atanasiu,1984)



Reacția este catalizată de **ribulozo-1,5 difosfat carboxilaza**. Aceasta ocupă aproape 50% din proteinele cloroplastelor și se crede că este cea mai abundentă enzimă de pe pământ. Este compusă din doi componente unul din ei este codificat în ADN din cloroplast, al doilea în ADN din nucleu. Rolul acidului fosfoglicerice format este complex: o parte este convertit în amidon sau zaharoză, o parte este folosit pentru regenerarea ribulozei-1,5 difosfatului. (Ru-1,5 P) Cantitativ, pentru fiecare 12 molecule a acidului 3 fosfat glicerice generat

de **ribulozo-1,5 difosfat-carboxilaza** (un total de 36 atomi) două molecule sunt transformate în două molecule de aldehydă glicerică-fosforilată și 10 molecule (30 atomi de CO_2) sunt convertite în 6 molecule de ribuloză 1,5 difosfat. Fixarea CO_2 și formarea a două molecule de aldehydă-glicerică necesită consumarea 18 ATP și a 12 NADPH generate de procesele fotochimice.

Gliceraldehida 3-fosfat este transportată din cloroplast în citosolul fosfatului; în pasul final are loc sinteza de glucoză. În aceste reacții o moleculă de gliceridaldehidă 3 fosfat este izomerizată la dihidroxiacetonă fosfat. Aceasta se condensează cu a doua moleculă de gliceridaldehid fosfat pentru a forma fructoză; 1,6 difosfat, un intermediar normal. În celulele frunzelor cea mai mare parte din fructoză -1,6 difosfat, se formează zaharoza.

O jumătate este transformată în fructoză - 6 fosfat; o jumătate este izomerizată la glucoză -1 fosfat, aici se formează uridin-difosfat (UDP) glucoză. Acești doi compuși se unesc și formează glucoză - 6 fosfat; în final se îndepărtează fosfatul ireversibil și se generează glucoză.

13.3.2.2. Calea C_4 sau ciclul Hatch-Slack

Calea C_4 a fotosintezei reprezintă un complex biochimic și fiziologic accesoriu al căii C_3 , în care acizii dicarboxilici cu patru atomi de carbon (C_4) sunt produșii primari, cât și intermediari ai asimilării carbonului, servind la transferul carbonului către CRP.

Carboxilarea primară, se realizează datorită **fosfoenopiruvatcarboxilaza** (PEP), cu producerea acidului oxal-acetic(AOA) care este rapid transformat de către malat-dehidrogenaza în malat (MAL) sau de către **aspartattransaminaza**, în aspartat (ASP). Cercetările cinetice au arătat că acești acizi au C_4 sunt mai departe decarboxilați, iar CO_2 -ul eliberat este fixat de ribulozo-1,5 difosfat (RuDP) carboxilaza

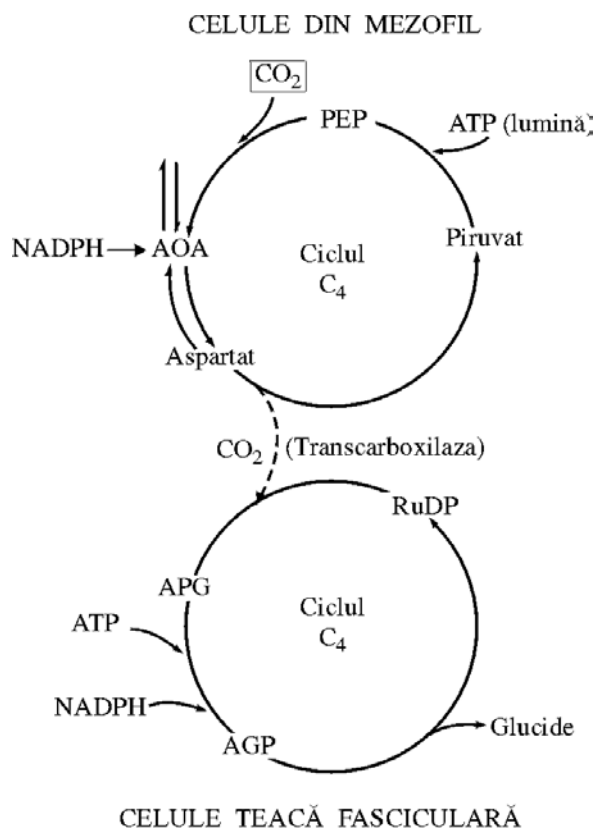


Fig. 49 Schema fixării fotosintetice a CO_2 la plante de tip C_4
(după Atanasiu, 1984)

Compusul cu C_3 rămas, de obicei acidul piruvic sau piruvatul este retransformat în fosfoenopiruvat (PEP), acceptorul inițial al fixării CO_2 în calea C_4 , cu localizarea lor în diferite compartimente celulare.

13. 3. 2. 3. Calea CAM (metabolismul acid de la Crassulaceae)

Se poate constata că, în multe privințe, calea fixării CO_2 la plantele de tip C_4 , poate fi asemuită cu metabolismul acid de la Crassulaceae. Figura nr. 50 rezumă caracteristicile cunoscute la plantele de tip CAM. Ca și la plantele de tip C_4 , dar noaptea la întuneric CO_2 se fixează tot la PEP și trece în malat.

Malatul se acumulează în sucii vacuolar din celulele mezofilului și produce o puternică acidifiere, care crește pH-ul de la 6 la 4. La lumină, în dimineața următoare, acești acizi cu C_4 trec din vacuole în cloroplaste, unde suferă un proces de decarboxilare ca și la plantele de tip C_4 , CO_2 rezultat fiind introdus într-un ciclu C_3 . Pe măsură ce vacuola se golește, crește valoarea pH-ului de la 4 la 6, în timpul zilei.

Se observă că, în timp ce în calea C₄ se realizează o compartimentare spațială a activităților, la plantele de tip CAM, această compartimentare este temporală (zi-noapte).

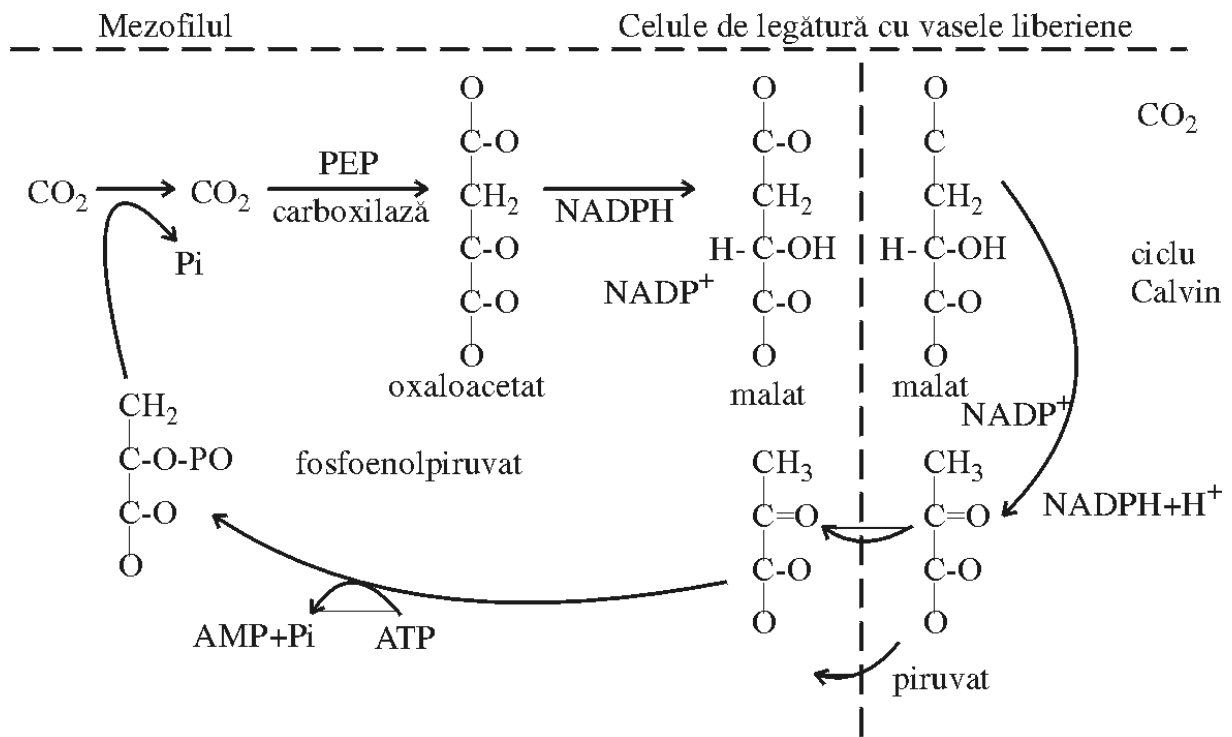


Fig.51. Schema căii C₄ de asimilare fotosintetică
(după Atanasiu, 1984)

13. 4. Întrebări

1. În cloroplaste au loc următoarele reacții:

- de fosforilare oxidativă
- fosforilare fotosintetică
- convertire a energiei luminoase în energie potențială chimică
- de convertire a energiei luminoase în molecule de ATP și NADPH
- nici o variantă nu este corectă

2. Cloroplastele formează:

- condriomul celular
- plastidiolum celular
- sistemul de maturare a proteinelor
- sistemul energogenetic al celulei vegetale
- sistemul energenic al celulei vegetale

3. Cloroplastele:

- se găsesc în celulele tuturor plantelor
- au structură bilamelară
- au structură trilaminară
- conțin molecule de amidon

e. conținutul lor se colorează în albastru în prezența iodului

4. În cloroplaste moleculele de clorofilă sunt:

- a. libere în stromă
- b. legate de proteine
- c. în membranele intergranale
- d. în membrane granale suprapuse
- e. în tilacoizi

5. Granele sunt alcătuite din:

- a. membrane interne nesuprapuse
- b. membrane interne suprapuse
- c. membrane tilacoidale
- d. complexe fotosintetice în membranele intergranale
- e. complexe fotosintetice în membranele tilacoidice

6. În membranele tilacoidice au loc reacțiile:

- a. de lumină ale fotosintezei
- b. de întuneric ale fotosintezei
- c. de captarea a energiei luminoase
- d. de formare a moleculelor de ATP și NADPH
- e. de polimerizare a glucozei cu formare de celuloză

7. Clorofilele:

- a. sunt solubile în apă
- b. sunt solubile în solvenți organici
- c. prezintă fenomenul de fluorescență
- d. reacționează cu acizii și cu bazele
- e. au spectru de absorbție specific

8. Reacțiile fotochimice ale fotosintezei presupune:

- a. captarea energiei luminoase
- b. încărcarea cu sarcini negative spre exterior a tilacoizilor
- c. descompunerea apei
- d. transportul ionilor de hidrogen de la apă la NADP
- e. toate variantele sunt adevărate

9. Stabiliți ordinea intermediarilor care transportă ionii de hidrogen:

- a. quinonă, plastochinonă, citocrom f., plastocianină, ferredoxină
- b. plastochinonă, citocrom f., plastocianină, ferredoxină, quinonă
- c. citocrom f., plastocianină, ferredoxină, quinonă, plastochinonă
- d. PS II, quinonă, plastochinonă, citocrom f., plastocianină, PSI, intermediar X, ferredoxină
- e. PSI, intermediar X, ferredoxină PS II, quinonă, plastochinonă, citocrom f., plastocianină

10. Factorii care influențează reacțiile fotochimice sunt:

- a. temperatura
- b. intensitatea luminii
- c. calitatea luminii

- d. umiditatea
- e. sărurile minerale

11. Reacția generală a fotosintezei este următoarea:

- a. $6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 \text{ ----- } \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + \text{energie}$
- b. $6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{săruri minerale} \text{ ---- } \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + \text{energie}$
- c. $6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{săruri minerale} + \text{lumină} \text{ --- } 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{Q}$
lumină
- d. $6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{săruri minerale} \text{ ----- } 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{Q}$
clorofilă
- e. $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 \text{ ----- } 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2 + \text{Q}$

12. Reducerea CO₂ sau încorporarea lui fotosintetică:

- a. se poate face prin trei căi de asimilație
- b. se realizează în faza de întuneric a fotosintezei
- c. consumă ATP și NADPH
- d. are loc în stroma cloroplastului
- e. rezultă molecule cu trei și patru atomi de carboni

13. Reducerea CO₂ se realizează prin :

- a. calea C₃ - din care rezultă molecule cu 6 atomi de carbon
- b. calea C₄ - din care rezultă acizi dicarboxilici
- c. calea C₄ - din care rezultă molecule cu 4 atomi de carbon
- d. calea CAM specifică plantelor din deșert
- e. calea metabolismului acid de la Crassulaceae