الباب الخامس والثلاثون

البناء الضوئى

غذاء النبات ومصادره :

ينفرد النبات الأخضر بالطريقة التى يبنى بها غذاءه ، فهو يحصل من البيئة المحيطة به على مواد غير عضوية بسيطة التركيب . ومن تلك المواد يبنى المركبات العضوية المعقدة الغنية بالطاقة . وهو — من هذه الناحية — يختلف عن الحيوان والنبات غير الأخضر اللذين يعتمدان فى غذائهما على هذا النبات الأخضر أو بقاياه . وفى الحقيقة يعتبر النبات الأخضر أساس التكوين العضوى على الأرض ولا يشاركه فى ذلك غير أنواع قليلة من البكتيريا ، وكثير منها لا يقوم بهذا العمل إلا إذا خلت بيئتها المباشرة من المواد العضوية .

وأهم ما يبنيه النبات من المركبات المعقدة المواد الكربوإيدراتية والبروتينية والدهنية التى تكون غذاءه الأساسى ، وقد تكون بعض المواد الأخرى كالأحماض العضوية والجليكوسيدات وبعض الأصباغ جانباً ضئيلا من هذا الغذاء . وتؤدى تلك المواد الغذائية وظيفتين ، فهى مصدر للطاقة اللازمة لسائر العمليات الحيوية ، كما أنها تستخدم فى بناء البروتوبلازم والأصباغ والإنزيمات وغيرها من المركبات الخلوية .

وبالإضافة إلى المواد الكربوإيدراتية والدهنية والبروتينية ، التى تستخدم بكميات كبيرة ، توجد مركبات عضوية خاصة يحتاج الكائن الحى منها إلى كميات ضئيلة جداً ، ومن أمثلتها الفيتامينات وهرمونات النمو ، وهذه المواد لا تستخدم فى الحصول على الطاقة ولكنها لازمة لإتمام تحولات غذائية خاصة .

وقد أظهر التحليل الكيميائى أن عناصر معينة تدخل فى تركيب المركبات التى يتكون منها جسم النبات ، وهذه العناصر هى : الكربون والإيدروجين

والأكسيجين والنيتروجين والكبريت والفوسفور والبوتاسيوم والكالسيوم والماغنسيوم والحديد والبورون والمنجنيز والزنك والنحاس وغيرها، وجميعها لازمة لغذاء النبات واكتمال نموه . ويحصل النبات على عنصر الكربون من الجو المحيط به فى صورة غاز ثانى أكسيد الكربون ، وذلك بوساطة أجزائه الهوائية ، أما العناصر الأخرى فيحصل عليها فى صورة مركبات بسيطة يمتصها من التربة عن طريق جذوره .

وتعرف العمليات التى تؤدى إلى بناء المركبات المعقدة الغنية بالطاقة من المواد الأولية بعمليات الأيض البنائى (Anabolism) وهى ليست كل ما يحدث فى النبات من عمليات بل تحدث إلى جوارها عمليات أيض هدمى (Katabolism) تنطلق فى أثنائها الطاقة الكامنة فى المركبات المعقدة نتيجة تفككها إلى مكوناتها البسيطة ، وأهم عمليات البناء التى تتم فى النبات الأخضر هى تلك التى تستخدم فيها الطاقة الشمسية وتتكون فى أثنائها المواد الكربوإيدراتية ، وتعرف « بالبناء الضوئى » . أما أهم عمليات الهدم فهى عملية « التنفس » التى تعتبر إحدى خصائص الخلايا الحية ، وقد تناولناها بالتفصيل فى الباب السابق . ويعبر عن مجموعة عمليات الأيضين البنائى والهدمى التى تتم داخل الخلية الحية « بالتحول الغذائى أو الأيض » (Metabolism) ، ويكون التوازن بينهما عادة فى صالح البناء فى أثناء نمو النبات .

ماهية البناء الضوئى :

تشمل عملية البناء الضوئى (Photosynthesis) — التى تتميز بها النباتات الخضراء دون غيرها من الكائنات الحية — على امتصاص الطاقة الضوئية بوساطة صبغها الأخضر (الكلوروفيل) وتحويلها إلى طاقة كيميائية تستغلها فى بناء مواد كربوإيدراتية خاصة من الماء وثانى أكسيد الكربون ، وينطلق الأكسيجين فى أثناء هذه العملية . ويحصل النبات على الماء من التربة ، أما ثانى أكسيد الكربون فيأخذه من الهواء الجوى . ويطلق على هذه العملية أحياناً

اسم « التمثيل الكربونى » (Carbon assimilation) ، نظراً لما تنطوى عليه من استعمال الكربون فى تمثيل المواد الكربوإيدراتية ويعبر عنها عادة بالمعادلة الآتية :

$$٦\,ك_{٢}\,ا + ٦\,يد_{٢}\,ا \xrightarrow[\text{(خلايا خضراء)}]{\text{(٦٧٤ كجم سعر من الطاقة الإشعاعية)}} ك_{٦}\,يد_{١٢}\,ا_{٦} + ٦\,ا_{٢}$$

أى أن تكون جزء من سكر سداسى (سكر هكسوز ك٦ يد ١٢ ا٦) يتطلب ستة جزيئات من ثانى أكسيد الكربون وستة جزيئات من المـــاء وامتصاص كمية من الطاقة تبلغ ٦٧٤ كجم سعر ، وهى نفسها التى تنطلق عندما يتفكك هذا الجزىء فى أثناء عملية التنفس ليستفيد منها النبات فى سائر عملياته .

ومما تجدر الإشارة إليه أن المعادلة السابقة لا توضح آلية عملية البناء الضوئى ، ولكنها تعد بمثابة تعبير رمزى عن التغيرات النهائية لها . ورغم أنه من المتفق عليه التعبير عن المادة الكربوإيدراتية المتكونة بسكر سداسى إلا أنه — كما سنرى فى نهاية هذا الباب — ليس الناتج الأول للعملية ، كذلك يعتبر ما أثبتته الأبحاث الأخيرة من ضرورة اشتراك إثنى عشر جزيئاً من الماء فى التفاعل ، وخروج ستة جزيئات منه غير أساسى فى التعبير العام عن عملية البناء ، ولكنه جوهرى فى تبين آلية التفاعل ، كما سيتضح فيما بعد .

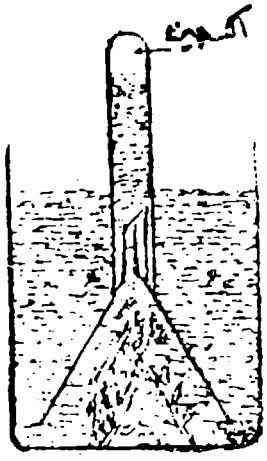
ولما كانت أهمية البناء الضوئى ليست مقصورة على النباتات فحسب بل هى فى الحقيقة أساس وجودنا ، فقد قدر بعض الباحثين كمية الكربون التى تثبتها النباتات الخضراء سنوياً بمقدار (١٠,٨ × ١٠١٠ (طناً من الكربون ، وتعادل هذه القيمة (٢٧ × ١٠١٠) طناً من الجلوكوز ، أو (٣٩,٦ × ١٠١٠) من ثانى أكسيد الكربون ، تقوم النباتات البحرية بتمثيل ٨٥٪ منها تقريباً .

وفى النباتات الراقية تتم غالبية البناء الضوئى فى أوراقها الخضراء ، التى تتركب بطريقة تجعلها قادرة على القيام بهذه الوظيفة على الوجه الأكمل .

فسطوحها المنبسطة الكبيرة – بالنسبة لحجمها – تعرض قدراً كبيراً من خلاياها الخضراء لأشعة الشمس ، كذلك تسهل المسافات البينية الواسعة التى تفصل بين خلاياها انتشار ثانى أكسيد الكربون خلال أنسجة الورقة ووصوله إلى كل خلية ، ومن ثم يزيد السطح الماص لثانى أكسيد الكربون زيادة كبيرة ، ومعظم ثانى أكسيد الكربون الذى تمتصة خلايا النسيج الوسطى من المسافات البينية يدخل إليها عن طريق الثغور ، فعندما تكون الثغور منفتحة يدخل ثانى أكسيد الكربون وينتشر فى المسافات البينية ، وحينما يذوب فى الماء المشبع لجدر خلايا النسيج الوسطى يتفاعل جزء منه مع الماء مكوناً حمض الكربونيك (يد٢ ك ا٣) ، ويصل بعد ذلك إلى البلاستيدة الخضراء على هذه الصورة أو على صورة ذائبة .

ويمكن الاستدلال على قيام عملية البناء الضوئى فى النباتات الخضراء باستعمال نبات مائى كالإلوديا ، فإذا وضعت قطعة من هذا النبات فى ماء مذاب به ثانى أكسيد الكربون أو بيكربونات البوتاسيوم وعرضت لضوء الشمس شوهدت فقاعات غازية تتصاعد من سطح القطع (شكل ٣٦٦) . فإذا جمعت هذه الفقاعات وكشف عنها تبين أنها أكسيجيناً . كذلك يمكن الاستدلال على تكوين مادة كربوإيدراتية كنتيجة لعملية البناء الضوئى بتعريض نبات أخضر للضوء بعد أن يترك فى الظلام مدة حتى تخلو أوراقه من النشا ، فإذا أجرى على إحدى أوراق هذا النبات كشف النشا بوساطة محلول اليود فإنها تتلون باللون الأزرق الدال على وجود النشـــا .

(شكل ٣٦٦)



تجمع الأكسجين المتصاعد من النبات المائى (الوديا) فى أثناء عملية البناء الضوئى

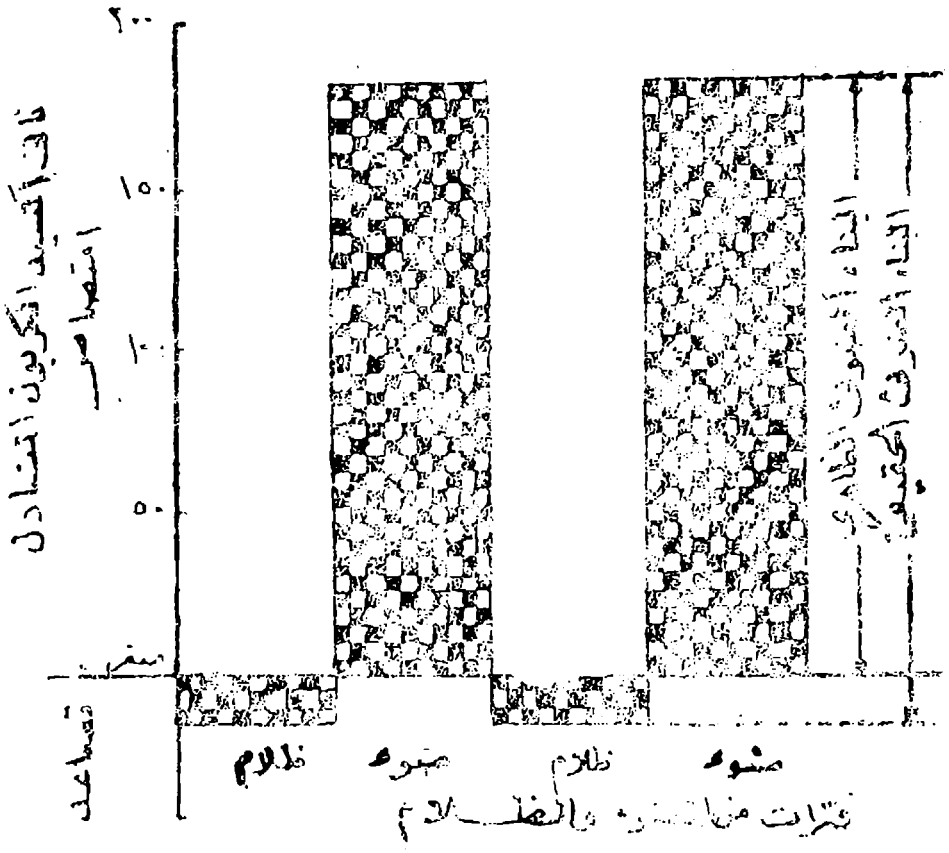
طرق تقدير سرعة البناء الضوئى :

تستعمل لتقدير سرعة البناء الضوئى طرق مختلفة تنطوى على تقدير كمية ثانى أكسيد الكربون الممتص أو الأكسيجين المتصاعد أو المادة الكربوإيدراتية الناتجة من العملية . غير

أن هذه الطرق تتعرض لخطأ استمرار التنفس فى الأنسجة أثناء قيامها بعملية البناء الضوئى ، فالتبادل الغازى الذى يصحب التنفس هو عكس ذلك الذى يصحب البناء الضوئى ، كما أن التنفس يؤدى إلى استهلاك المواد الكربوإيدراتية المتكونة ومن ثم إلى نقص الوزن الجاف . وعلى ذلك فالقيمة المقدرة للبناء الضوئى بأية طريقة تبنى على الأسس السابقة تكون أقل من قيمته الحقيقية ، ويطلق على هذه القيمة البناء الضوئى الظاهرى (Apparent photosynthesis) فإذا أضيف إليها قيمة الخطأ الناشىء عن التنفس فإننا نحصل بذلك على قيمة البناء الضوئى الحقيقى (Real photosynthesis) . ولما كانت سرعة البناء الضوئى تصل فى كثير من الأنسجة إلى عشرة أمثال سرعة التنفس أو أكثر ، فإن البناء الضوئى الظاهرى لا يقل كثيراً عن قيمته الحقيقية ، غير أنه إذا أريد تقدير القيمة الحقيقية للبناء الضوئى فإن النبات أو العضو النباتى يحجب عن الضوء مدة معينة يقاس فيها مقدار تنفسه ثم تضاف هذه القيمة إلى البناء الضوئى الظاهرى فى مدة مماثلة (شكل ٣٦٧) ، وهذا التصحيح فى حد ذاته تعوزه الدقة ، فسرعة تنفس الأنسجة الخضراء فى الضوء تختلف عنها فى الظلام ، ففى الضوء يؤدى البناء الضوئى إلى زيادة المحتوى الكربوإيدراتى ، وهذا بدوره يؤدى إلى زيادة سرعة التنفس .

وعند تقدير سرعة البناء الضوئى الظاهرى بطريقة التبادل الغازى يوضع النبات أو الجزء النباتى فى وعاء من الزجاج أو السيلوفين لا يمنع مرور الضوء إلى النبات ، ثم يمرر على النبات تيار مستمر من الهواء يحلل عند خروجه لمعرفة نسبة ثانى أكسيد الكربون أو الاكسيجين فيه بالمقارنة بنسبتهما فى الهواء الجوى ، وبذلك يمكن قياس سرعة البناء الضوئى . ولما كانت نسبة الأكسيجين فى الهواء الجوى عالية فإن الزيادة فى كميته الناتجة عن البناء الضوئى لن تكون بالدرجة التى يسهل تقديرها ، ولذلك فإن هذه الطريقة تعتمد على تقدير ثانى أكسيد الكربون المستهلك . ويتبع فى تقدير ما يستهلك من هذا الغاز طرق مختلفة ، تعتمد إحداها على إمرار الهواء عند خروجه من الوعاء الذى يحوى

(شكل ٣٦٧)



شكل يوضح أن **ماينقص من ثانى** أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى الظاهرى، يقل عن الكمية الكلية المصنعة بمقدار ما يصاعد من هذا الغاز أثناء التنفس

النبات فى حجم معين من محلول قياسى لإيدروكسيد الصوديوم أو البوتاسيوم حيث يمتص ثانى أكسيد الكربون ، ثم بمعادلة القلوى المتبقى بعد فترة معينة يمكن تقدير ما يحتويه الهواء من هذا الغاز . وقد استعمل بعض الباحثين فى تقديرهم لكمية ثانى أكسيد الكربون المستهلكة طريقة التغير فى التوصيل الكهربى ، وذلك بأن يمرر فى محلول قلوى هواء يحتوى على كميات مختلفة من الغاز ويرصد الانحراف الجلفانومترى فى كل حالة ، وعندما تجرى التجربة ويرصد الانحراف يمكن تعيين كمية ثانى أكسيد الكربون المستهلك من العلاقة السابقة .

ومعظم الدراسة التى أجريت على البناء الضوئى لم تستعمل فيها النباتات الراقية بل استعملت فيها مزارع الطحالب الخضراء وحيدة الخلية ، وخاصة

طحلب الكلوريللا (Chlorella) ، وتستخدم فى تقدير البناء الضوئى لهذه الطحالب طريقة مانومترية دقيقة ، استعملها فاربورج (Warburg) وغيره من الباحثين ، وفيها يوضع معلق الطحلب فى محلول من البيكربونات فى دورق زجاجى صغير يحكم على فوهته مانومتر ذو ساقين (شكل ٣٥٩) . وفى أثناء البناء الضوئى يمتص الطحلب ثانى أكسيد الكربون من البيكربونات ويتصاعد الأكسيجين الذى يمكن تقدير حجمه من تغير الضغط داخل المانومتر .

أما تقدير سرعة البناء الضوئى بتعيين الزيادة فى الوزن الجاف للأوراق بعد فترة من تعرضها للضوء فهى طريقة تقريبية أدخلها ساكس عام ١٨٦٠ ، وتعتمد على تعيين الوزن الجاف للورقة أو لمساحات معينة منها عند بدء التجربة ثم تعيين الوزن الجاف لمساحات مماثلة فى نهاية التجربة ، فيكون الفرق بين الوزنين هو قيمة الزيادة الناشئة عن البناء الضوئى . والخطأ فى هذه الطريقة ليس مرجعه إلى التنفس الذى يستهلك جزءاً من نواتج البناء فحسب ، وإنما مرجعه كذلك إلى انتقال هذه النواتج من الورقة فى أثناء فترة التجربة .

الكلوروفيل ، تركيبه وتكوينه وخواصه :

يعتبر اليخضور أو الكلوروفيل (Chlorophyll) عاملا أساسياً فى عملية البناء الضوئى ، فهو بامتصاصه للطاقة الضوئية يدفع الخلايا الحية إلى بناء المواد الكربوإيدراتية . ويوجد الكلوروفيل فى الخلية محمولا على أجسام البلاستيدات الخضراء ، ويمكن إستخلاصه من الأوراق الخضراء بأحد المذيبات العضوية كالإثير أو الأسيتون ، إذ أنه لا يذوب فى الماء . ومن الممكن أن يستخلص الكلوروفيل من الأوراق بغليها فى الكحول الإيثيلى ، إلا أن هذه الطريقة غير مرغوب فيها وذلك لحدوث تفاعل بين جزيئات الكلوروفيل والكحول يؤدى إلى تكون كلوروفيلليد إيثيلى يختلف عن الكلوروفيل الحقيقى . والكلوروفيل المستخلص من الأوراق يكون مرتبطاً مع البروتين ، وهو لا يؤدى وظيفته البنائية إلا وهو على هذه الصورة (جريجورى ومرافقوه ، ١٩٧١) .

وترجع تسمية المادة الخضراء بالكلوروفيل إلى أوائل القرن التاسع عشر، غير أن الدراسة الصحيحة لخواصه الكيميائية والفيزيائية لم تبدأ إلا عام ١٩٠٦ نتيجة للأبحاث التى قام بها فيلشتاتر (Willstatter) ومساعدوه. فقد اتضح من هذه الأبحاث أن الكلوروفيل ليس مادة واحدة، بل خليطاً من أربع مواد على الأقل، اثنتان منها خضراوان أطلق عليهما اسم كلوروفيل «ا» (Chlorophyll a) وهو أخضر مشرب بزرقة، وكلوروفيل «ب» (Chlorophyll b) وهو أخضر مشرب بصفرة وكلاهما موجود فى البلاستيدات الخضراء بنسبة ٣ : ١ تقريباً، واثنتان صفراوان هما الكاروتين (Carotene) والزانثوفيل (Xanthophyll)، ووضعت لهذه المواد الأربع الرموز الكيميائية الآتية :—

كلوروفيل «ا» ($ك_{٥٥}يد_{٧٢}ا_{٥}ن_{٤}ما$)

كلوروفيل «ب» ($ك_{٥٥}يد_{٧٠}ا_{٦}ن_{٤}ما$)

الكاروتين ($ك_{٤٠}يد_{٥٦}$)

الزانثوفيل ($ك_{٤٠}يد_{٥٥}ا_{٢}$)

وعلى حين لا يوجد الكلوروفيلان «ا» و «ب» منفصلين عن المادة الخضراء فى النبات، فإن صبغى الكاروتين والزانثوفيل يوجدان على انفراد فى كثير من النباتات. فالكاروتين مثلا يوجد فى جذور الجزر ويكسبها لوناً برتقالياً، كذلك يوجد الزانثوفيل فى بتلات كثير من الأزهار.

والكلوروفيل — وخاصة كلوروفيل «ا» هو مادة الامتصاص الرئيسية للضوء، وهو الذى يبدأ تفاعلات البناء الضوئى. والأصباغ الكاروتينية لها نفس كفاءة الكلوروفيل فى امتصاصها للضوء، ويبدو أن لها دورين رئيسيين فى البناء الضوئى هما :—

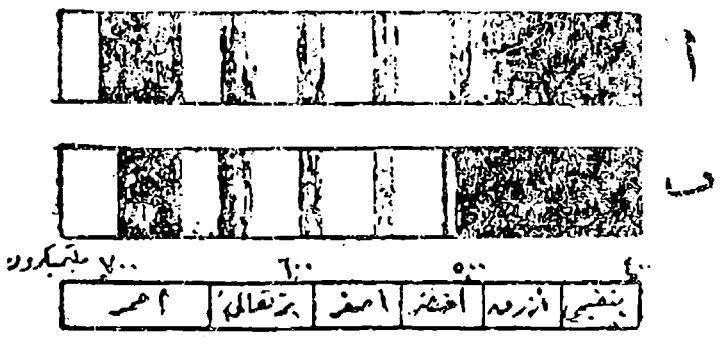
١ — الضوء الذى يمتصه صبغ بيتا كاروتين ينتقل كله إلى الكلووفيل.

٢ — الحيلولة دون التأكسد الضوئى للكلوروفيل وخاصة فى الضوء الساطع

ويتميز الكلوروفيل – كغيره من الأصباغ – بامتصاصه لموجات معينة من الطيف المنظور ، فإذا ما توسط محلول الكلوروفيل مصدراً أبيض للضوء وجهاز الاسبكتروسكوب ظهر أن الأشعة فى المنطقة الحمراء والزرقاء البنفسجية تكاد تكون ممتصة امتصاصاً كاملا ، ولذلك تبدو هاتان المنطقتان فى الطيف الامتصاصى مظلمتين (شكل ٣٦٨) ، أما الأشعة فى المنطقة الصفراء والخضراء فقد نفذت خلال المحلول دون أن يمتص منها قدراً يذكر ، ومن ثم كان اللون الأخضر المميز لمحلول الكلوروفيل حين يمر فيه ضوءاً أبيض . والطيف الامتصاصى للكلوروفيل وهو فى المحلول لا ينطبق تمام الانطباق على طيف الورقة الحية ، إذ يزيد عادة امتصاص الورقة للضوء من المناطق التى يكون امتصاص المحاليل منها عالياً . ومرد ذلك إلى أن الصبغ يوجد فى الورقة مركزاً على البلاستيدات فقط وليس منتشراً كما هو الحال فى المحلول بحيث قد يخترق الورقة بعض الضوء دون أن يصادف فى طريقه أى صبغ ، كذلك يختلف تركيز الصبغ عادة فى الورقة عنه فى المحلول .

وتختلف نسب الأصباغ المكونة للكلوروفيل فى المجاميع النباتية المختلفة ، ففى الأوراق الخضراء يبلغ متوسط هذه النسب إلى وزن الورقة الرطب ٠,٢٪ كلوروفيل « ا » ، ٠,٠٧٥٪ كلوروفيل «ب» ، ٠,٠١٧٪ كاروتين ، ٠,٠٣٪

(شكل ٣٦٨)



رسم تخطيطى يوضح الطيف الامتصاصى لمحلول الكلوروفيل الخروى (أ) ، والورقة الحية (ب) . وفى أسفل توضيح لمناطق الطيف المنظور وأطوال موجاتها (أ ، ب) . (عن بيلشتاتر وستول)

زانثوفيل ، وفى الطحالب البنية لا يوجد كلوروفيل «ب» بينما يكون كلوروفيل «ا» ٩٧٪ من المادة الخضراء ، أما لونها البنى فيعزى لوجود صبغ كاروتينى ثالث—بالإضافة إلى الكاروتين والزانثوفيل—هو الفيوكوزانثين (Fucoxanthin) وفى الطحالب الحمر يوجد إلى جانب الأصباغ الخضراء والصفراء صبغ أحمر هو الفيكوإريثرين (Phycoerythrin) وقد سبق ذكر ذلك فى باب الطحالب .

ومعظم النباتات إذا نمت بعيداً عن الضوء تكون خالية من الكلوروفيل ولذلك تبدو البادرات التى تنمو فى الظلام بيضاء أو صفراء (لوجود بعض الأصباغ الكاروتينية) ، وحين تعرض هذه البادرات للضوء فإنها سرعان ما تكتسب اللون الأخضر . وتفسير ذلك أن البادرات النامية فى الظلام تحتوى على كميات ضئيلة من مادة وثيقة الاتصال بالكلوروفيل — يطلق عليها اسم الكلوروفيل الأولى (Protochlorophyll) تتحول إلى الكلوروفيل بمجرد تعرض البادرات للشمس ، ويضطرد بعد ذلك تكون هذه المادة الأولية وتحويلها إلى الكلوروفيل . ومعنى هذا أن الكلوروفيل يتكون على مرحلتين ، الأولى لا تستلزم وجود الضوء ولكن الثانية تتطلب وجوده كشرط أساسى لإتمامها كما يتضح مما يلى :

خطوات تتم فى الضوء (الضوء)
أو الظلام ←——— كلوروفيل أولى ←——— كلوروفيل

ويتأثر تكون الكلوروفيل بعوامل أخرى غير الضوء ، فغياب عنصر الماغنيسيوم — الذى يدخل فى تركيب جزيئه — من الوسط الذى يعيش فيه النبات يحول دون تكون المادة الخضراء وعلى ذلك تظهر الأوراق شاحبة اللون ، وتعرف تلك الظاهرة بالشحوب اليخضورى (Chlorosis)، وذلك تمييزاً له عن الشحوب الناتج عن غياب الضوء والمعروف بالشحوب الظلامى (Etiolation) ، وكذلك يؤدى غياب عنصر النيتروجين أو الحديد أو المنجنيز إلى شحوب الأوراق ، ولو أن الأعراض تختلف فى كل حالة عنها

فى الأخرى . والدليل على أهمية هذه العناصر فى تكون الكلوروفيل هو أن إضافة العنصر الناقص إلى مزرعة النبات تؤدى إلى عودة اللون الأخضر فى الأوراق . ويلائم تكون الكلوروفيل مدى ضيق نسبياً من درجات الحرارة ، فالبادرات التى نمت لفترة فى الظلام ثم عرضت للضوء يتكون فيها الكلوروفيل سريعاً بين درجتى ١٨° ، ٣٠° م .

العوامل المحددة فى البناء الضوئى :

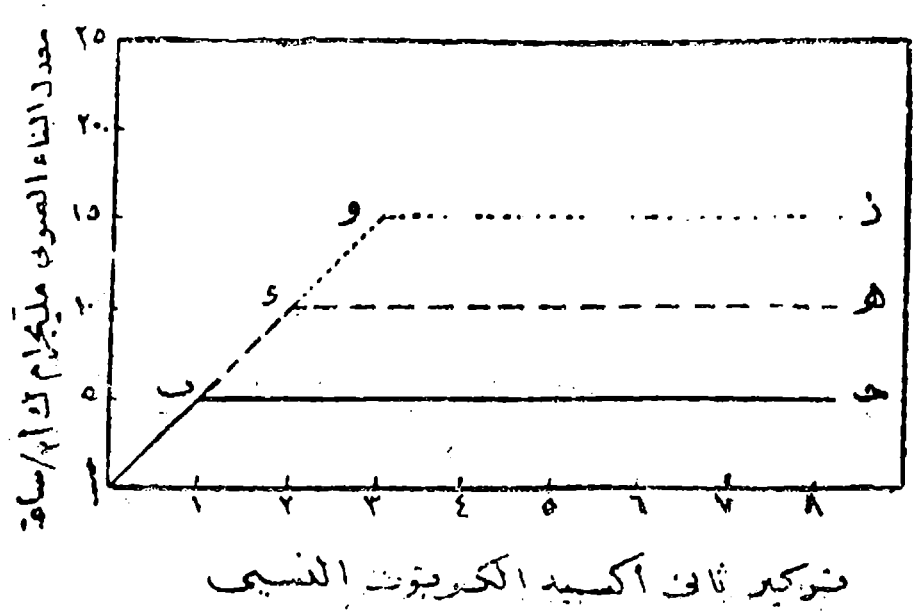
اتجه البحث عند دراسة تأثير العوامل المختلفة فى سرعة البناء الضوئى إلى تحديد القيمة الصغرى (Minimum) ، والمثلى (Optimum) ، والقصوى (Maximum) لكل عامل على حدة ، فعند دراسة تأثير درجة الحرارة مثلا فى البناء الضوئى أمكن تمييز درجة حرارة صغرى تقف العملية إذا انخفضت درجة الحرارة عنها ، ودرجة مثلى تصل عندها سرعة العملية إلى ذروتها ، ودرجة قصوى لا يستمر البناء الضوئى بعدها . وقد لوحظ أن القيمة المثلى للعامل ليست ثابتة بل تتغير ، ليس فقط من نبات إلى نبات بل وعلى حسب تغير العوامل الأخرى . فالقيمة المثلى لتركيز ثانى أكسيد الكربون تزداد بزيادة شدة الإضاءة ، كما أن درجة الحرارة المثلى تتغير بتغير شدة الإضاءة وهكذا . نستخلص من ذلك أنه عند تحديد القيمة المثلى للعامل المؤثر فى البناء الضوئى يجب ألا تغفل العوامل الأخرى المؤثرة .

وقد حاول بلاكمان (Blackman) — عام ١٩٠٥ — أن يزيل الغموض الذى يكتنف تأثير العوامل المختلفة فى البناء الضوئى فوضع نظريته المعروفة « بنظرية العوامل المحددة » (Theory of Limiting Factors) ومنطوقها : « عندما تتوقف سرعة عملية على عدد من العوامل غير المرتبطة ، فإن سرعة تلك العملية تتحدد بأبطأ هذه العوامل سرعة » . ولتفسير هذه النظرية نفرض أن ورقة نباتية تعرضت لدرجة من الإضاءة تسمح باستهلاك ٥ ملليجزام من ثانى أكسيد الكربون فى مدة ساعة . فإذا كان ما يدخل الورقة من ثانى أكسيد

الكربون هو ملليجرام واحد فى الساعة فإنه يستهلك فى البناء الضوئى نظراً لتوفر الطاقة الضوئية . وعندما تزداد كمية الغاز الداخلة فى الورقة فإن سرعة العملية ستأخذ فى الازدياد إلى أن يبلغ ما يستهلك منه ٥ ملليجرامات فى الساعة، وأية زيادة بعد ذلك فى كمية الغاز لن تصحبها زيادة فى سرعة العملية وذلك لأن الضوء المعرضة له الورقة لا يسمح باستهلاك مقدار جديد من الغاز . عندئذ تكون شدة الإضاءة هى العامل المحدد للعملية ، ولا تؤدى زيادة كمية ثانى أكسيد الكربون إلى تغير فى سرعة العملية إلا بزيادة شدة الإضاءة . هذا التداخل بين العاملين يتمثل فى المنحنى ا ب ج من الرسم البيانى (شكل ٣٦٩) الذى وضعه بلاكمان لتوضيح نظريته . فعلى طول الجزء (ا ب) من هذا المنحنى تضطرد الزيادة فى سرعة العملية بزيادة العامل المحدد وهو هنا ثانى أكسيد الكربون .

وعند النقطة (ب) تقف الزيادة فى سرعة البناء الضوئى فجأة ويستمر معدلها ثابتاً على طول الجزء (ب حـ) من المنحنى وذلك لأن العملية أصبحت محدودة بعامل آخر هو الضوء . مما سبق يتبين أنه عندما تكون سرعة البناء

(شكل ٣٦٩)



رسم تخطيطى لتوضيح نظرية العوامل المحددة كما صورها بلاكمان

الضوئى محددة بواحد من مجموعة العوامل المؤثرة فيها فإن تغير هذا العامل بمفرده إلى حالة أكثر ملاءمة للعملية يؤدى إلى زيادة فى سرعتها .

وإذا تضاعفت شدة الإضاءة بحيث تسمح للورقة باستهلاك ١٠ ملليجرامات من ثانى أكسيد الكربون فى الساعة فإن معدل البناء الضوئى يزداد بزيادة تركيز هذا الغاز حتى يصل إلى ضعف المعدل السابق للعملية عندما كان الضوء ضعيفاً ، وذلك كما يتضح من المنحنى (ا د هـ) . وبالمثل إذا زادت شدة الإضاءة إلى ثلاثة أمثال ما كانت عليه أولا فإن معدل البناء يزداد بزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون كما يتبين من المنحنى (ا و ز) .

العوامل التى توثر فى سرعة البناء الضوئى :

توثر فى عملية البناء الضوئى عدة عوامل بعضها خارجية وأهمها :

١ — تركيز ثانى أكسيد الكربون ٢ — شدة الإضاءة .

٣ — درجة الحرارة . ٤ — الماء .

وبعضها الآخر داخلية وأهمها :

١ — الكلوروفيل . ٢ — العامل البروتوبلازمى .

٣ — تراكم نواتج البناء الضوئى .

العوامل الخارجية :

١ — تركيز ثانى أكسيد الكربون : يحتوى الهواء الجوى على نسبة ضئيلة من ثانى اكسيد الكربون تبلغ ٠,٠٣ ٪ بالحجم ، ولذلك فمن المحتمل أن يكون تركيز هذا الغاز هو العامل المحدد لعملية البناء الضوئى فى معظم الأحيان . ويمكن القول عموماً أن زيادة تركيز ثانى اكسيد الكربون ، بحد أدنى قدره ٠,٠٣ ٪ — ١ ٪ ، يؤدى إلى زيادة سرعة البناء الضوئى ما لم يحدد أحد العوامل الأخرى (كالضوء) سرعة العملية . وإذا زاد تركيز ثانى أكسيد الكربون إلى درجة عالية نسبياً انخفضت سرعة البناء الضوئى ، ويختلف