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

تركيز الغاز الذى يبدأ عنده انخفاض سرعة العملية باختلاف نوع النبات ودرجة نمو أنسجة النبات وطول فترة تعرضها لهذا الغاز ، وغير ذلك من العوامل الجوية الأخرى ، وقد يصل هذا التركيز فى بعض النباتات إلى ٢٠ ٪ ويعزى تأثير هذه التركيزات العالية إلى مفعولها السام فى البروتوبلازم ، كذلك إلى كونها قد تسبب انغلاق الثغور ، وحينئذ ينخفض تركيز ثانى أكسيد الكربون حول الخلايا التى تقوم بالبناء الضوئى ، ومن ثم تتناقص سرعة العملية .

وتستهلك النباتات الأرضية فى كل عام نسبة عالية من ثانى أكسيد الكربون تبلغ ⅛ من كميته الموجودة فى الجو ، لذلك يتحتم لكى تستمر الحياة على الأرض أن يتجدد هذا الغاز باستمرار . ويتم ذلك بما يتصاعد منه فى أثناء تنفس النباتات والحيوانات ومن عمليات تعفن وانحلال المواد الكربونية ومن عمليات الاحتراق الأخرى ومما يتصاعد منه من فوهات البراكين .

أما النباتات المائية الخضراء فإنها تستمد ما يلزمها من ثانى أكسيد الكربون مما يوجد منه فى بيئتها المائية على صورة ذائبة أو على هيئة كربونات أو بيكربونات ينتج عن تحللها تصاعد هذا الغاز .

٢ — **شدة الإضاءة :** لما كان الضوء هو المصدر الوحيد للطاقة اللازمة لعملية البناء الضوئى فقد أصبح من الواضح أن شدة الإضاءة ومدة تعرض النبات للضوء لهما تأثير على سرعة تلك العملية . وتأثير شدة الإضاءة فى البناء الضوئى تشبه إلى حد كبير تأثير تركيز ثانى أكسيد الكربون ، فعندما تكون شدة الإضاءة منخفضة فإن سرعة البناء الضوئى تتناسب طردياً مع الزيادة فى شدة الإضاءة ولكن فى الدرجات العالية من الإضاءة لا تكون الزيادة فى سرعة البناء الضوئى بنفس النسبة التى تزداد بها شدة الضوء ، كما هو الحال فى الدرجات المنخفضة ، وذلك بسبب الفعل المحدد للعوامل الأخرى .

وفى التركيزات العادية لثانى أكسيد الكربون يبلغ البناء الضوئى درجته القصوى عندما تتعرض الأوراق لدرجات من الإضاءة أقل بكثير من ضوء

الشمس فى أقصى شدته . فى أوراق القطن والتفاح وعباد الشمس وغيرها يصل البناء الضوئى إلى أقصاه عندما تبلغ شدة الإضاءة ¼ إلى ½ ضوء الشمس الكامل . وتقل عن ذلك كثيراً بالنسبة لنباتات الظل . على أننا يجب أن نشير هنا إلى أن هذه التقديرات بنيت على أساس الورقة المنفردة ، غير أنه فى النباتات الكاملة يختلف الأمر عن ذلك كثيراً . فى نبات التفاح يزداد البناء الضوئى بزيادة شدة الضوء حتى تصل إلى ما يقرب من قوة ضوء الشمس تقريباً ، وذلك لأن الأوراق فى النبات الكامل يظلل بعضها بعضاً ، فلا يكاد يصل إليها من ضوء الشمس غير ١ ٪ مما تتعرض له الأوراق الخارجية المكشوفة . ومما تجدر الإشارة إليه أن ضوء الشمس عند ظهيرة يوم مشمس يعادل من ٨,٠٠٠ إلى ١٠,٠٠٠ شمعة قدمية .

وإذا زادت شدة الإضاءة بدرجة كبيرة أو استمر تعرض النبات للضوء العادى مدة طويلة فإن ذلك يؤدى إلى انخفاض نشاط البناء الضوئى . فمثلا عندما عرضت أوراق نبات الفول لإضاءة مقدارها ٦٨٠٠ شمعة قدمية تكونت بها كميات كبيرة من النشا ، ولكن عند تعريض هذه الأوراق لضعف الإضاءة السابقة كانت كمية النشا المتكونة أقل . وقد أطلق على هذه الظاهرة اسم تأثير التشميس (Solarization effect) ؛ وقد يكون سبب هذه الظاهرة هو التلف الذى يصيب المادة الخضراء وغيرها من محتويات الخلية .

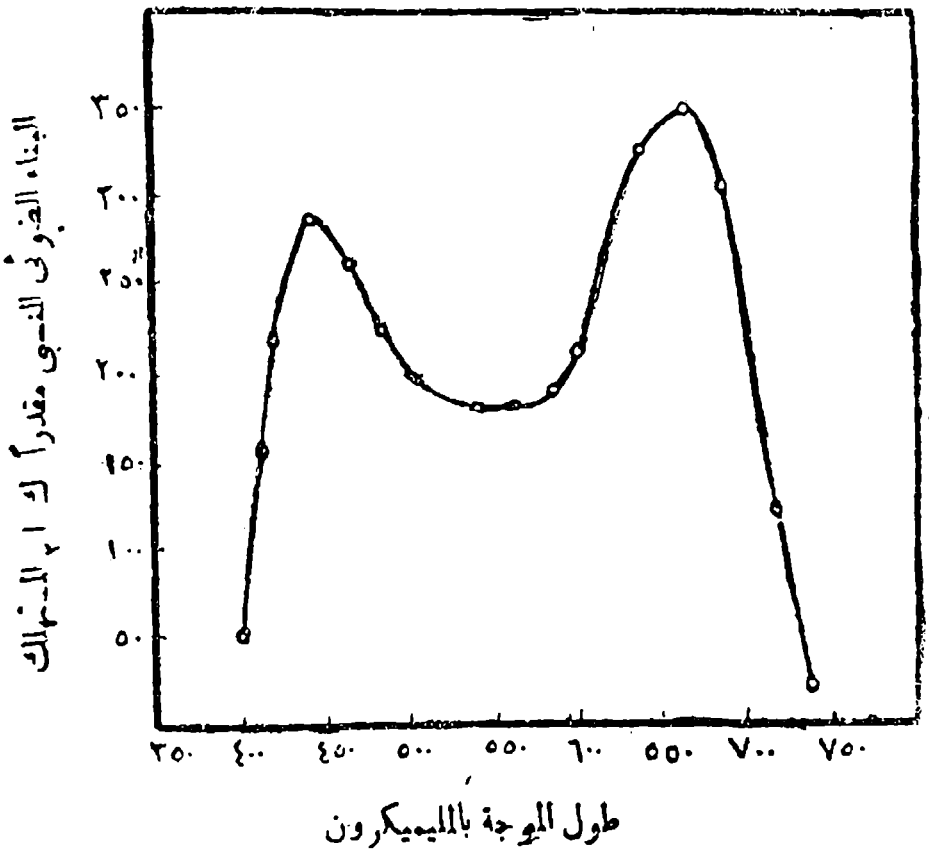
وفى درجات الإضاءة العادية تكون محصلة التبادل الغازى لعمليتى البناء الضوئى والتنفس هى دخول ثانى أكسيد الكربون وخروج أكسيجين ، وذلك لأن سرعة البناء الضوئى تفوق كثيراً سرعة التنفس فى ساعات النهار ، فما يصدر عن التنفس من ثانى أكسيد كربون لا يكفى البناء الضوئى فيدخل الأنسجة الخضراء قدر من هذا الغاز من الجو المحيط ، وما ينتج من أكسجين عن البناء الضوئى يستهلك جزء منه فى عملية التنفس ، وينطلق الباقى خارج النبات . ولما كان الضوء هو العامل المحدد للبناء الضوئى فى درجات الإضاءة المنخفضة فإنه عند شدة إضاءة معينة تكون سرعة البناء الضوئى فى الأجزاء الخضراء

مساوية تماماً لسرعة التنفس ، ويكون التبادل الغازى بين النبات والجو المحيط به معدوماً . ويطلق على هذه الدرجة من الإضاءة اسم « نقطة التعويض » (Compensation point) ، وهى تختلف باختلاف النبات . وبديهى أن النبات لا يمكنه الحياة طويلا تحت هذه الظروف ؛ فلن يكون هناك فائض من مواد البناء يستخدمه النبات فى بناء أنسجته وفى تنفسه أثناء الليل حين يتوقف البناء الضوئى .

أما بالنسبة لتأثير نوع الضوء أو طول الموجة فى عملية البناء الضوئى فقد تبين أن معدل العملية يتأثر بالأشعة ذات الأطوال الموجية التى تقع فى حدود الطيف المنظور (أى ما بين ٣٥٠ ، ٧٥٠ ملليميكرون) . ولما كانت المادة الخضراء تمتص الأضواء ذات الأطوال الموجية المختلفة بدرجة متفاوتة فمن المتوقع أن يكون أكثر ما تمتصه المادة الخضراء من هذه الأضواء هو أكبرها أثراً فى البناء الضوئى . والضوء الأحمر هو أكثر ما يمتص من ألوان الطيف ويليه الضوء الأزرق والبنفسجى ثم الضوء الأخضر والأصفر ، ولذلك يبلغ نشاط البناء الضوئى ذروته فى الضوء الأحمر (٦٥٥ ملليميكرون) ، ثم ينخفض بعد ذلك كلما قصر طول الموجة ، ولكنه يعود إلى الارتفاع ثانية فى منطقة الضوء الأزرق البنفسجى (٤٤٠ ملليميكرون) ، كما يرى فى شكل (٣٧٠) .

٣ـ درجة الحرارة: دلت البحوث الكثيرة التى أجرتها ماتاى (Matthaei) ـ عام ١٩٠٤ـ والتى استعملت فيها أوراق نباتات مختلفة على أن سرعة البناء الضوئى ، ما لم تكن محددة بأحد العوامل الأخرى ، تزداد بارتفاع درجة الحرارة من ـ٦° إلى ٣٧° م ، وأن ارتفاع درجة الحرارة عن هذا المدى يسبب الانخفاض السريع فى المعدل . ولا تظل النهاية القصوى للعملية بعد ٣٠°م ثابتة ، بل فى الحقيقة يصبح عامل الزمن مهماً بعد درجة ٢٥°م ، فينخفض معدل العملية بمرور الوقت ، وكلما كانت درجة الحرارة أعلى كان الانخفاض أسرع . وقد أيد كثير من الباحثين هذه النتائج التى توصلت إليها ماتاى وذلك

(شكل ٣٧٠)



المعدل النسبى للبناء الضوئى فى نبات القمح ، وذلك فى مرجات ضوئية مختلفة الطول متساوية الشدة (عن هوفر ١٩٣٧) .

بالنسبة لأنواع أخرى من النباتات . ويعزى انخفاض معدل العملية مع الزمن — وخاصة فى درجات الحرارة المرتفعة — إلى بعض العوامل الداخلية التى ربما يكون أهمها التأثير الإتلافى للحرارة على الإنزيمات وغيرها من مكونات البروتوبلازم .

وما لم يكن ثانى أكسيد الكربون وشدة الإضاءة أو غيرهما من العوامل محدداً للعملية ، فإن الازدياد فى معدل البناء الضوئى بين ٥٦° ، ٢٥°م يكون منتظماً ، ويتبع قانون فانت هوف ، اى تتضاعف سرعة العملية تقريباً لكل زيادة مقدارها ١٠°م (المعامل الحرارى = ٢ تقريباً) . أما إذا كان الضوء ضعيفاً بحيث تتوقف عليه سرعة العملية فإن ارتفاع درجة الحرارة يكاد

لا يؤثر فى عملية البناء الضوئى ، ومن ثم يقترب المعامل الحرارى من الوحدة .

وحيث أن المعامل الحرارى للعملية عند وفرة الضوء وثانى أكسيد الكربون هو الخاص بالتفاعلات الكيميائية ، وأن المعامل الحرارى لها عندما يكون الضوء عاملا محدداً هو الخاص بالتفاعلات الضوئية الكيميائية ، فإنه يمكن القول بأن عملية البناء الضوئى تشتمل على تفاعلين : أحدهما ضوئى كيميائى — هو الذى يحدد العملية عندما تكون شدة الإضاءة منخفضة — ومن ثم لا يكون لتغير درجة الحرارة تأثير يذكر ، أما الآخر فهو تفاعل كيميائى يمكن أن يحدث فى الظلام وتعتمد سرعته على درجة الحرارة . وهذا التفاعل هو الذى يحدد العملية عندما تكون شدة الإضاءة عالية وتركيز ثانى أكسيد الكربون كبيراً . ومما يثبت أن عملية البناء الضوئى تشتمل على تفاعل ضوئى كيميائى هو اعتمادها على الضوء فقط كمصدر للطاقة . أما التفاعل الكيميائى فقد أيدت أبحاث بلاكمان وجوده ولذلك كثيراً ما يطلق عليه « تفاعل بلاكمان » .

٤ — **الماء** : يستهلك النبات فى عملية البناء الضوئى أقل من ١٪ مما يمتصه من الماء ، وعلى ذلك فليس من المحتمل أن يؤدى نقص كمية الماء إلى أن يجعل منه عاملا محددا للعملية ، بل يكون تأثير الماء غير مباشر ، فالانخفاض فى معدل البناء الضوئى الذى يصحب النقص فى كمية الماء يعزى إلى أن ثانى أكسيد الكربون أصبح عاملا محدداً وذلك لأن الثغور التى يمر خلالها ثانى أكسيد الكربون إلى داخل الورقة تنغلق جزئياً أو كلياً عندما تنقص كمية الماء فى الورقة ، وحتى لو لم تنغلق الثغور فإن الجدر الخلوية تضعف نفاذيتها لثانى أكسيد الكربون .

العوامل الداخلية :

١ — **الكلوروفيل** : يعتبر الكلوروفيل (اليخضور) عاملا أساسياً فى عملية البناء الضوئى ، فالأجزاء غير الخضراء فى الأوراق المرقشة لا تستطيع

القيام بعملية البناء التى تجرى فى الأجزاء الخضراء من الورقة ، وكذلك تبين أن الأكسيجين الذى يتصاعد فى أثناء العملية يخرج من البلاستيدات الخضراء مباشرة . وترجع أهمية الكلوروفيل (اليخضور) فى البناء الضوئى إلى قدرته على امتصاص الطاقة الضوئية اللازمة لدفع العملية .

ولما كانت كمية الكلوروفيل فى الأوراق تختلف اختلافاً كبيراً فقد أصبح من العسير إيجاد علاقة بين المحتوى الكلوروفيللى وسرعة البناء الضوئى . وأهم دراسة لتلك العلاقة هى التى قام بها العالمان فيلشتاتر وستول (Willstätter & Stoll) عام ١٩١٨ واستخدما فيها الأنواع ذوات الأوراق الخضر العادية أى الغنية بالكلوروفيل (١٦,٢ ملليجرام كلوروفيل /١٠ جرام من الأوراق الغضة) والأنواع ذوات الأوراق الصفراء المخضرة أى الفقيرة فى الكلوروفيل (١,٢ ملليجرام كلوروفيل /١٠ جم من الأوراق الغضة) لجنس النشم (Ulmus) وعندما أجريا تجاربهما فى ظروف لا تجعل من أحد العوامل الخارجية (الضوء وثانى أكسيد الكربون) عاملا محدداً لعملية البناء الضوئى وجدا أن معدل البناء فى الأوراق الخضراء لا يزيد كثيراً على معدله فى الأنواع ذوات الأوراق الصفراء رغماً عما تحتويه الأوراق الخضراء من نسبة عالية من الكلوروفيل . وقد أجريت فى هذا السبيل تجارب أخرى كثيرة تبين منها عدم وجود علاقة مباشرة بين المحتوى الكلوروفيللى وعملية البناء الضوئى فى أوراق النباتات الراقية. يستخلص من ذلك أن المحتوى الكلوروفيللى فى مثل هذه النباتات يندر أن يكون عاملا محدداً ، حتى ولو كانت كل العوامل الخارجية ملائمة لقيام العملية بل يبدو أنه توجد عوامل داخلية أخرى غير الكلوروفيل ، وهذه العوامل هى التى تحدد العملية .

٢ — العامل البروتوبلازمى : دلت أبحاث بريجز (Briggs) عام ١٩٢٢ على أن نشاط عملية البناء الضوئى فى بادرات بعض النباتات — كعباد الشمس والقرع — يبدأ بمجرد تكون المادة الخضراء . وفى بادرات نباتات أخرى — كالفاصوليا والخروع والذرة — يتأخر البناء الضوئى بعض الوقت رغم احتواء البادرات على كمية كبيرة من الكلوروفيل . يظهر من ذلك أن هناك عاملا

داخلياً آخر غير الكلوروفيل لا يتوفر وجوده فى الأدوار الأولى للإنبات ، وحين تبلغ البادرات عمراً معيناً يكون هذا العامل الداخلى قد توفر وجوده . ومما يؤيد هذا الرأى أن البادرات التى تخضر فى أطوار الإنبات الأخيرة تقوم بعملية البناء الضوئى بمجرد اخضرارها . وقد أطلق على هذا العامل الداخلى اسم « العامل البروتوبلازمى » ويبدو أنه ذو طبيعة إنزيمية .

٣ — تراكم نواتج البناء الضوئى : من المعلوم أن تراكم النواتج النهائية لأى تفاعل كيميائى يؤدى عادة إلى إبطاء سرعته . هذه الحقيقة صحيحة بالنسبة لعملية البناء الضوئى ، فإذا كان تراكم نواتج العملية فى الأنسجة الخضراء أسرع من انتقالها إلى الأنسجة الأخرى فإن ذلك يؤدى إلى إبطاء سرعة العملية أو توقفها ، وخاصة فى النباتات التى لا يتكون النشا فى أوراقها كمعظم النباتات ذوات الفلقة الواحدة . أما حين تتحول المادة السكرية فى الورقة إلى نشا فإن الأخيرة تخرج من التفاعل ولا يكون لتراكمها أى تأثير يذكر فى عملية البناء الضوئى .

ويتضح النقص فى معدل عملية البناء الضوئى الذى يصحب تراكم نواتجها فى تجارب التحليق (Ringing) ، فقد لوحظ أن معدل العملية فى الأوراق الموجودة فوق منطقة الحلقة أقل منه فى الأوراق الأخرى ، وذلك نظراً لزيادة المحتوى السكرى فى الأوراق الأولى زيادة كبيرة نتيجة لتوقف الانتقال منها .

آلية البناء الضوئى

إن العملية التى تشتمل على تحويل المواد الأولية (ثانى أكسيد الكربون والماء) إلى مواد كربوإيدراتية وأكسيجين ليست عملية اتحاد بسيطة بين ثانى أكسيد الكربون والماء كما تدل على ذلك المعادلة :

$$٦\,كـ_{١}أ_{٢} + ٦\,يد_{٢}أ \xrightarrow[\text{خلايا خضراء}]{\text{طاقة ضوئية}} كـ_{٦}يد_{١٢}أ_{٦} + ٦\,أ_{٢}$$

ولكنها تتم فى الحقيقة على مراحل عدة ، تؤدى المادة الخضراء دوراً هاماً فى واحدة منها على الأقل . كذلك يزداد الاعتقاد بأن إنزيماً أو عدة إنزيمات تشترك فى بعض هذه الخطوات .

وعدد الخطوات التى تشتمل عليها عملية البناء الضوئى غير معروف على وجه التحديد ، غير أنه يمكن تمييز نوعين من التفاعلات ، أحدهما تفاعل ضوئى يتطلب وجود الضوء والآخر يعرف « بتفاعل الظلام » أو « تفاعل بلاكمان » ولا يتطلب وجود الضوء . يؤيد ذلك ما سبق أن ذكرناه من أن المعامل الحرارى لعملية البناء الضوئى — عندما تكون شدة الإضاءة وتركيز ثانى أكسيد الكربون متوفرين — يبلغ ٢ تقريباً ، وحيث أن هذا المعامل هو الخاص بالتفاعلات الكيميائية فإن ذلك يدل على أن عملية البناء الضوئى تشتمل على تفاعل ضوئى واحد على الأقل . أما الدليل على اشتمال عملية البناء الضوئى على تفاعل ضوئى كيميائى فيستمد من اقتراب المعامل الحرارى للعملية من الوحدة عندما تكون شدة الإضاءة ضعيفة بحيث يصبح الضوء عاملا محدداً ، إذ من المعروف أن هذا المعامل الحرارى هو الخاص بالتفاعلات الضوئية الكيميائية .

وقد وضعت نظريات كثيرة لتوضيح التفاعلات التى تشتمل عليها عملية البناء الضوئى ، افترض معظمها تكون الفورمالدهيد كناتج وسطى ، غير أن ما صادف الباحثين من فشل فى إثبات تكون الفورمالدهيد فى الورقة يوحى — فى حالة صحة الفرض السابق — بأن الفورمالدهيد لا يتراكم فى الورقة بل يتبلمر (Polymerizes) بمجرد تكونه إلى سكر .

وأولى هذه النظريات هى نظرية الفورمالدهيد التى وضعها باير (Baeyer) — عام ١٨٧٠ — ومؤداها أنه عندما يتعرض الكلوروفيل لضوء الشمس يتفكك ثانى أكسيد الكربون المحيط به إلى ذرة أكسجين تتصاعد وأول أكسيد كربون يبقى مرتبطاً بالكلوروفيل ، حيث يختزل بإيدروجين الماء مكوناً الفورمالدهيد الذى يتجمع إلى سكر أحادى . وتتصاعد ذرة أكسجين أخرى من الماء . يتضح من ذلك أن ٥٠ ٪ من الأكسجين المتصاعد فى عملية البناء الضوئى مصدرها ثانى أكسيد الكربون ، أما الباقى فمصدره الماء الذى يدخل فى التفاعل .

مصدر الأكسيجين المتصاعد :

أدت الأبحاث التي أجراها روبن (Ruben) ومساعدوه عام ١٩٤١ - إلى تبين مصدر الأكسيجين المتصاعد فى أثناء عملية البناء الضوئى. فعند استعمال الأكسيجين المناظر (الذى وزنه الذرى ١٨ وليس ١٦ كما هو الحال فى الأكسيجين العادى) فى تجارب البناء الضوئى وجد أن كل الأكسيجين المتصاعد مصدره الماء وليس ثانى أكسيد الكربون . ذلك أنه عندما تهيء لطحلب الكلوريللا أن يقوم بالبناء الضوئى فى وجود ماء يحتوى على (١٨١) كان الأكسجين المتصاعد يحتوى على المناظر الثقيل ، أما عندما كان ثانى أكسيد الكربون هو الذى يحتوى على (١٨١) فقد تصاعد الأكسيجين خال من هذا المناظر الثقيل تماماً ، يتضح من ذلك أن الماء هو مصدر كل الأكسيجين المتصاعد .

وحيث أن خروج جزىء من الأكسيجين يتطلب وجود جزيئين من الماء وأن معامل البنـــاء الضـــوئى (Photosynthetic quotient) وهو نسبة الأكسيجين المنطلق إلى ثانى أكسيد الكربون المستهلك يساوى الوحدة . فإن المعادلة الآتية تكون أكبر تمثيلا للتغيرات النهائية للعملية من المعادلة التقليدية .

$$٦\,ك\,ا_{٢}^{*} + ١٢\,يد_{٢}ا \xrightarrow[\text{خلايا خضراء}]{\text{طاقة ضوئية}} ك_{٦}\,يد_{١٢}ا_{٦} + ٦\,يد_{٢}ا + ٦\,ا_{٢}^{*}$$

وتحدد العلامة الموجودة فى المعادلة نفس ذرات الأكسيجين . ولكى توزن المعادلة فقد استخدم عدد مضاعف من جزيئات الماء . وليس بالضرورة أن تكون هذه المعادلة صحيحة ، إلا أنها تدل على أقل عدد ممكن من جزيئات الماء يمكن أن يستخدم فى التفاعل .

وتمثل المعادلة الآتية التفاعل المؤدى إلى تصاعد الأكسيجين .

$$٤\,يد_{٢}ا \xleftarrow[\text{كلوروفيـل}]{\text{طاقة ضـــوئية}} ٤\,يد + ا_{٢} + ٢\,يد_{٢}ا$$

وحيث أن هذه المعادلة توحى بانشقاق الماء بالضوء إلى شقى الإيدروجين والإيدروكسيل ، فقد أطلق على هذه المرحلة الانشقاق الضوئى للماء (Photolysis) . ونظراً لأن الضوء لا يمتص بواسطة الماء فإنه يصبح من العسير اعتبار هذا التفاعل كيميائياً ضوئياً بالمعنى الحقيقى ، ويتجه الرأى حديثاً إلى اعتباره تأكسداً ضوئياً لأيونات الإيدروكسيل يصاحبه اختزال ضوئى لأيونات الإيدروجين ، أو ما يعرف بالانتقال الإلكترونى الضـــوئى (Photoelectron transport) .

تفاعل هل :

أوضحت تجارب روبن هل (Robin Hill) – عام ١٩٣٧ – الدور الذى يقوم به الضوء فى عملية البناء الضوئى ، إذ أمكنه فصل مرحلة الاختزال الكربونى عن مرحلة تثبيت الطاقة الضوئية ، وذلك باستعمال بلاستيدات خضراء معزولة من النباتات . فإضاءة معلق البلاستيدات الخضراء فى غياب ثانى أكسيد الكربون تؤدى – إذا وجد مستقبل مناسب للإيدروجين كحديدى السيانور أو الكينون – إلى انطلاق الأكسيجين. وقد ثبت باستعمال الأكسيجين الثقيل (١٨) أن الأكسجين المتصاعد يأتى من جزيئات الماء كما هو الحال فى البناء الضوئى الحقيقى . وهذا التفاعل – المعروف الآن بتفاعل هل (Hill reaction) – يمكن تلخيصه فى المعادلة التالية ، بفرض أن « م » تقوم مقام المستقبل الإيدروجينى :

$$\text{٢ يد}_{٢}\text{ا} + \text{٢ م} \xrightarrow{\text{(ضوء)}} \text{٢ م يد}_{٢} + \text{ا}_{٢}$$

(بلاستيدات خضراء)

وقد تبين أن النبات الكامل يستطيع القيام بتفاعل هل ، أى يتصاعد منه الأكسيجين دون اختزال لثانى أكسيد الكربون . فمثلا عندما أضيء معلق خلايا الكلوريلا فى غياب ثانى أكسيد الكربون – ولكن فى وجود مواد معينة تستقبل الإيدروجين مثل البنزوكينون – انطلق الأكسيجين الناتج من

الماء . وقد أصبح من المتفق عليه الآن أن تفاعل هل – الذى يعتبر فى حقيقته انشقاقاً للماء بمساعدة الضوء – يمثل المرحلة الابتدائية لعملية البناء الضوئى ، أى أن الضوء الممتص بوساطة البلاستيدات الخضراء فى النبات يساعد على تفكك الماء إلى الإيدروجين والأكسيجين . ويتصاعد الأكسيجين الناتج من هذا الانشقاق على هيئة أكسيجين جزيئى ، أما الإيدروجين فيختزن فى البلاستيدات الخضراء متحداً مع مادة تستطيع استقباله وتعمل كعامل مختزل يقوم – بطريق مباشر أو غير مباشر – بنقل الإيدروجين إلى ثانى أكسيد الكربون أو غيره من المركبات . وقد دلت بحوث أرنون ومرافقيه – عام ١٩٥٧ – على أن نيكوتينا مايد أدينين ثنائى النيوكليوتيد الفوسفاتى (ن ا ث ف) يعمل كمستقبل للإلكترونات أو الإيدروجين الناتج من الانشقاق الضوئى للماء . وعليه فإذا اعتبرنا أن دور الضوء هو انشقاق الماء ، فإن اختزال ثانى أكسيد الكربون يمكن أن يتم فى الظلام . وقد دلت التجارب التى أجريت على الطحالب الخضراء أن اختزال ثانى أكسيد الكربون يستمر فى الظلام لفترة وجيزة عقب حرمانها من الضوء .

المجموعتان الصبغيتان (Two pigment systems) :

فى أواخر الخمسينات وأوائل الستينات أصبح واضحاً أن البناء الضوئى يتطلب تآزر عمليتين كيموضوئيتين ، يؤثر فى كلتيهما الضوء ذو الأطوال الموجية الأقصر من ٦٨٠ نانومتر (ن = ١٠-٩م) بينما الأطوال الموجية الأعلى تؤثر فى عملية واحدة فحسب (كلايتون ١٩٦٥ ، Clayton) ، ولقد أوضحت التحاليل العديدة لصبغ الكلوروفيل ا وهو فى داخل الورقة ، أن الجزء الأكبر منه يوجد فى صورتين : صورة ذات درجة امتصاص قصوى عند ٦٧٣ نانومتر (كلوروفيل ا ٦٧٣) ، بينما الصورة الأخرى ذات درجة امتصاص قصوى عند ٦٨٣ نانومتر (كلوروفيل ا ٦٨٣) – بتلر Butler ١٩٦٦ – وهناك أيضاً كلوروفيل ذو امتصاص موجى أطول ولكنه يوجد بكمية تقل كثيراً جداً عن الصورتين الأوليتين ، هذا الكلوروفيل

له درجة امتصاص قصوى عند طول موجى ٧٠٣ نانومتر ويطلق عليه ص ٧٠٠ (P700) ويعتقد أنه صورة أخرى من صور كلوروفيل ا (كلايتون - ١٩٦٦ - Clayton).

وعليه فإن المرحلة الكيموضوئية من البناء الضوئى تتضمن مجموعتين ضوئيتين منفصلتين يطلق عليهما المجموعة الضوئية (١) والمجموعة الضوئية (٢) والأولى غنية بكلوروفيل ا كما تحتوى كاروتينويدات ، وكمية من كلوروفيل ب أقل مما فى المجموعة الضوئية (٢) . وتعمل أصباغ المجموعتين الضوئيتين على جمع الطاقة . ونقلها إلى جزيئات الكلوروفيل ا الموجودة فى مراكز النشاط الكيموضوئى . ويتكون مركز النشاط الصبغى فى المجموعة الضوئية (١) من كلوروفيل ا الذى يمتص الموجات الضوئية عند ٧٠٣ نانومتر والذى أطلق عليه ص ٧٠٠ ، أما الكلوروفيل ا الموجود فى مركز نشاط المجموعة الضوئية (٢) فهو من النوع الذى يبلغ أقصى امتصاصه ٦٨٢ نانومتر ويعرف بالكلوروفيل ٦٨٠ . وجزيئات كلوروفيل ا (الجزيئات المانحة) تختزل مستقبلات الكترونية معينة وتتأكسد هى فى نفس الوقت ، أما حاملات الالكترون المختزلة فتبدأ انسياباً الكترونياً تتحول فى أثنائه الطاقة إلى طاقة كيميائية .

وحدة البناء الضوئى (Photosynthetic unit) :

لقد كان المعتقد أن امتصاص الطاقة الضوئية وتحولها يتطلب وجود بلاستيدات خضراء كاملة ، إلا أن كثيراً من الباحثين أوضحوا فى السنوات الأخيرة إمكانية حدوث تفاعل هل فى بلاستيدات خضراء بالغة التفتت ، وهذا يوحى أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على عدد كبير من وحدات البناء الضوئى الصغيرة . ويعتقد أن وحدة البناء الضوئى الأساسية تحتوى على حوالى ٤٠٠ جزىء كلوروفيل جامعة للطاقة ومركز اصطياد واحد . ويعمل الترابط الوثيق لجزيئات الكلوروفيل فى البذيرات أو الحبات (Grana) على حسن انتقال الالكترونات بطريقة ترددية (Reasonance transfer) .