الكلية	كلية الزراعة
القسم	قسم البستنة وهندسة الحدائق
المادة باللغة الانجليزية	Plant Nitration
المادة باللغة العربية	تغذية نبات متقدمة
المرحلة الدراسية	دراسات عليا
اسم التدريسي	أ.د. محمود هويدي مناجد
عنوان المحاضرة باللغة الانجليزية	The Respiration
عنوان المحاضرة باللغة العربية	التنفس
رقم المحاضرة	7
المصادر والمراجع	تغذية النبات – النظري والعملي" المؤلفون: مظفر أحمد داود الموصلي الناشر: دار الكتب العلمية.
	أعراض نقص العناصر الغذائية على بعض المحاصيل الحقلية والبستانية" المؤلفون: د. عبد الله همام عبد الهادي، د. محمد صالح خضر، د. عطيات أبو بكر عبد العاطي
	فسيولوجيا تغذية النبات" المؤلفون : يوسف أبو ضاحي

التنفس The Respiration

جميع الخلايا نباتية كانت أم حيوانية، تتنفس بصورة مستمرة للتزود بالطاقة اللازمة لبناء جسمها وإدامتها. إن عملية التنفس بأخذ O_2 وتحرر Co_2 بحجوم متساوية على وجه التقريب. إلّا أن هناك كائنات أخرى دقيقة (بكتيرية) تتنفس لاهوائياً دون أن يدخل O_2 في عملية الأكسدة التي تتضمنها عملية التنفس.

يُعرَّف التنفس الهوائي بأنه "سيل من تفاعلات تأكسدية – اختزالية والتي فيها تتأكسد مادة التفاعل إلى Co_2 بينما يختزل الأوكسجين O_2 ليدخل في تركيب السكريات والنشأ والحوامض الشحمية والعضوية والبروتينات. ويمكن تلخيص عملية التنفس الهوائي بالمعادلة العامة الآتية:-

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \rightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O + Energy$$

إن الخلايا التنفسية تكون قادرة أيضاً على استغلال الطاقة الناتجة وتحويلها من طاقة حرارية إلى طاقة كيميائية داخل الخلية نفسها والتي تستخدم فيما بعد لأغراض النمو والبناء والإدامة. فالمعادلة السابقة لا تمثل حقيقة عملية التنفس التي تجري داخل الخلايا الحية، حيث إن عملية التنفس تشتمل على مجموعة متعددة من التفاعلات الكيميائية المعقدة، وإن كل تفاعل يساعده أنزيم أو يدخل فيه عامل مساعد يختلف عن الآخر. إن تجزئة الجزيئات الكبيرة للمواد الكيميائية العضوية بخطوات متعاقبة تعطي الخلية الفرصة في اقتناص الطاقة المتحررة أثناء أكسدة الجزيئة الكبيرة إلى مجموعة من المركبات الوسطية التي تعتبر أساسية في بناء الخلية. بعض هذه المركبات الوسطية تتحول إلى:

1. الحوامض الأمينية التي تدخل بدورها في تركيب البروتينات.
2. والبعض الآخر تحولها الخلية إلى النيوكليوتيداتNucleotides التي تدخل بدورها في تركيب الحوامض النووية (DNA and RNA).
3. والقسم الآخر من هذه المركبات تتحول إلى الحوامض الدهنية التي تدخل بدورها في تركيب الدهون Lipids.
4. كما إن هذه المركبات الوسطية تعتبر المصادر الكربونية لعديد من الصبغات كالبورفرين(Porphyrin)،السايتوكروما(Cytochromes), والستيرولات (Sterols) وإلى العديد من المركبات العطرية (Aromatics).
5. عند تكوّن هذه المركبات المعقدة من المركبات الوسطية فأنّ أكسدة المواد العضوية أثناء عملية التنفس إلى Co_2 والماء لا يكون كاملاً خاصة عند مراحل النمو المبكر للخلية. إنّ الطاقة المتحررة أثناء عمليات الأكسدة الكيميائية تسترجع الخلية بعضاً منها وتحولها إلى طاقة كيميائية على شكل ATP التي تستخدم ثانية لبناء المركبات الأساسية التي تحتاجها الخلية أثناء النمو. وفي الحقيقة، فإنّ أغلب المواد السكرية التي تختفي في الخلية أثناء التنفس عند النباتات التي تنمو بمعدلات سريعة، تتحول إلى مثل هذه المركبات الأساسية للبناء ولا تظهر أبداً كـCo_2 و H_2O.

كيمياء التنفس:- Chemistry of Respiration

إنّ الأكسدة الكاملة لأية مادة تنفسية تتم على مراحل في تجزئة تلك المادة. فالقسم الأول من هذه التجزئة تتضمن سلسلة من التفاعلات الكيميائية التي لا تتطلب وجود O_2أو مساهمته. أما القسم

الأخير فانه لا يتم الّا بوجود O_2.إنّ استغلال النشأ أو السكريات في التنفس يمكن أن تقسم إلى ثلاثة أقسام مهمة هي:

القسم الأول: يشتمل على سلسلة من التفاعلات الكيميائية التي تتجزأ فيها السكريات إلى حامض البايروفيك(Pyruvic acid) ثلاثي الكاربون. هذه التفاعلات تحدث داخل السايتوبلازم بعيداً عن الجسيمات السايتوبلازمية كالبلاستيدات الخضراء(Chloroplasts) والمايتوكوندريا(Mitochondria) و الشبكة الاندوبلازمية (Endoplasmic reticulum) والنواة (Nucleus) إلّا أنّ الأدلة الحديثة تشير إلى احتمال حدوثها في الغشاء البلازمي (Plasmolemma) لخلايا الخميرة Yeast والكريات الحمر R.B.C. وتسمى هذه التفاعلات الكيميائية التي تحدث في السائل السايتوبلازمي للخلية باسم الكلايكولس(Glycolysis) والتي تحدث دون الحاجة إلى O_2.

القسم الثاني: يبدأ من حامض البايروفيك وتجزئته إلى CO_2و H_2O. وبالنسبة لـO_2 فأنه لا يشترك بصورة مباشرة في هذا القسم من التفاعلات إلّا أن تواجده يعتبر ضرورياً لأكسدة المركبات المختزلة التي تنتج من تفاعلات القسم الثاني من عملية التنفس. وبالنظر لضرورة وجود O_2 فان هذا القسم من عملية التنفس يعتبر هوائياً (Aerobic Process) ويحدث داخل جسيمات المايتوكوندريا Mitochondria. ان عدداً من الحوامض العضوية المهمة في حياة الخلية تشترك في هذا القسم من التنفس وتعتبر مشاركتها أساسية في هذا الغرض.

القسم الثالث: عبارة عن سلسلة من التفاعلات التأكسدية –الاختزالية أثناء انتقال الهيدروجين واتحاده في الأخير مع الأوكسجين مكوناً الماء ومن هذا القسم من التنفس (والذي يحدث داخل المايتوكوندريا أيضاً) تحرر كميات كبيرة من الطاقة الحرارية التي تحولها الخلية إلى طاقة كيميائية قابلة للاستخدام ثانية.

الانشطار السكري (النشوي) والتخمر: Glycolysis and Fermentation

ان الطريقة التي تتجزأ بها جزيئة النشأ الى حامض البايروفيك Pyruvic acid تعرف بعملية الانشطار النشوي حيث سميت بهذه التسمية بعد اكتشاف سلسلة من التفاعلات الكيميائية في النسيج العضلي التي تحول جزيئة النشأ الحيواني (Glycogen) عند نقص الأوكسجين أو غيابه إلى حامض اللاكتيك(Lactic acid). ومن المعروف ان هناك كائنات دقيقة كالخمائر مثلاً تحول المواد السكرية إلى الكحول والماء وتعرف الطريقة بطريقة التخمر (Fermentation) حيث تقوم الخميرة أولاً بتحويل

المواد السكرية إلى حامض البايروفريك ومن ثم إلى الكحول والماء لاهوائياً. إنّ هذه التفاعلات تحدث بصورة عامة في كل من الخلايا الحيوانية والنباتية على السواء وأن العالم بخنر (Buchner) كان من العلماء الأوائل (1897) الذين ساهموا في الكشف عن حقيقة هذه العملية عندما أضاف كميات مركزة من سكر القصب إلى مستخلص الخميرة للحفاظ عليه من التعفن والتلف إلّا أنه وجد وبصورة غير متوقعة تخمر السكر. إنّ هذه الظاهرة كانت البداية التي كشفت عن امكانية حدوث تفاعلات كيميائية حيوية خارج الخلايا الحية. إنّ مستخلص بخنر كان في الحقيقة يحتوي على الأنزيمات الأساسية لإنجاز كافة التفاعلات الكيميائية المؤدية إلى التخمر.

جميع التفاعلات الكيميائية التي تتضمنها عملية الكلايكولس أو التخمر تحدث لاهوائياً anaerobically وان اصطلاح التنفس اللاهوائيresp. Anaerobic قد أستعمل لوصف مثل هذه التفاعلات الكيميائية. في بعض الأحيان يمكن للأنسجة الحيوانية أو النباتية التي اعتادت التنفس تنفساً هوائياً أن تتنفس لا هوائياً عند تعذر نفاذ O_2 إلى داخل النسيج أو عند قلة نسبة O_2. أن بطؤ نفاذ O_2 إلى داخل الخلايا يكون شائعاً عند المراحل الأولى من انبات بعض أنواع البذور كبذور البزاليا والذرة الصفراء وأنواع أخرى من البذور التي تمتلك أغلفة صلدة قوية تمنع التبادل الغازي. كما يحدث التنفس اللاهوائي في جذور النباتات النامية في تربة مشبعة بالماء حيث يقل محتوى O_2 فيها وبالتالي معدل انتشاره مؤدياً إلى تثبيط التنفس الهوائي. في مثل هذه الحالات فإنّ حامض الـ Pyruvic المتكون لا يتأكسد بل تنفصل منه جزيئة CO_2 أولاً ثم يتحول إلى استلديهايد(acetaldehyde) والذي يختزل مباشرة الى الكحول الأثيلي(Ethanol) وفي بعض الحالات يمكن أن يتحول حامض البايروفيك الى حامض اللاكتيك(Lactic acid) بطريقة اختزالية إلّا أن هذه الطريقة أقل شيوعاً بالمقارنة مع تكون الكحول الأثيلي إلّا أنها قد تحدث في بعض النباتات الراقية وعند بعض أنواع الطحالب الخضراء.

دورة كربس: Krebs Cycle

تبدأ هذه الدورة بتجزئة حامض البايروفيكpyruvic acid و تأكسده داخل المايتوكندريا عن طريقة سلسلة من التفاعلات الكيميائية الأنزيمية التي تحدث على سطح الغشاء الداخلي (inner membrace) لجسيمة المايتوكندريا.

إنّ خطوات هذه الدورة تسمى بدورة كربس نسبة إلى العالم الكيميائي الإنكليزي H.A.Krebs الذي افترض وقت ذاك (1937) وجود مثل هذه الدورة من التفاعلات كمحاولة منه لتفسير كيفية تجزئة جزيئة حامض البايروفيك في خلايا النسيج المأخوذ من صدر الحمام. ونتيجة للتجارب التي أجراها في هذا المجال تحقق افتراضه واكتشف الدورة التفاعلية التي سمّاها بدورة حامض الستريك (Citric Acid Cycle) لأن هذا الحامض كان من المركبات الوسطية المهمة في هذه الدورة. سميت هذه الدورة أيضاً بدورة حامض ثلاثي الكاربوكسيل(Tricarboxylic Acid Cycle) لأنّ بعض حوامض هذه الدورة تحتوي على ثلاثة مجموعات من الكاربوكسيل(–COOH) في تراكيبها الكيميائية كحامض الستريك Citric acid وحامض اوكزالوسكسنيك Oxalosuccinic acid. إنّ أول تجزئة في استخلاص جزيئات المايتوكندريا بنجاح كانت من الأنسجة الحيوانية ولم تستخلص من الأنسجة النباتية إلّا بعد سنة 1950 في كل من الولايات المتحدة الأمريكية وانكلترا في آن واحد. تنتج عن هذه الدورة أربعة جزيئات من $NADH+H^2$.**الأولى** تتكون عند تأكسد حامض البايروفيك إلى أسيتايلكو أي Acetyl Co A. **الثانية** تتكون عند تحول حامض الستريك إلى حامض ألفاكيتوكلوتاريك α– ketoglutaricacid . **الثالثة** تتكون عند تأكسد حامض الماليك إلى حامض ألفاكيتوكلوتاريك إلى حامض سكسينيكCo A. **الرابعة** تتكون عند تأكسد حامض الماليك إلى حامض الأوكزاليك.

1. **Oxidation** **Pyruvic acid →Acetyle Co A.**
2. **Citric acid → α – Ketoglutaric acid.**
3. **Oxidation** **α – Ketoglutaric acid → Succinic acid Co A.**
4. **Oxidation** **Malic acid → Oxalic acid.**

تتضمن هذه الدورة تحرر ثلاثة جزيئات من CO_2 وجزيئة واحدة من $FADH_2$(Flavin Adenine Dinucleotide) تحرر CO_2 **الأولى** عن طريق تحول:

Pyruvic acid → Acetyl Co A

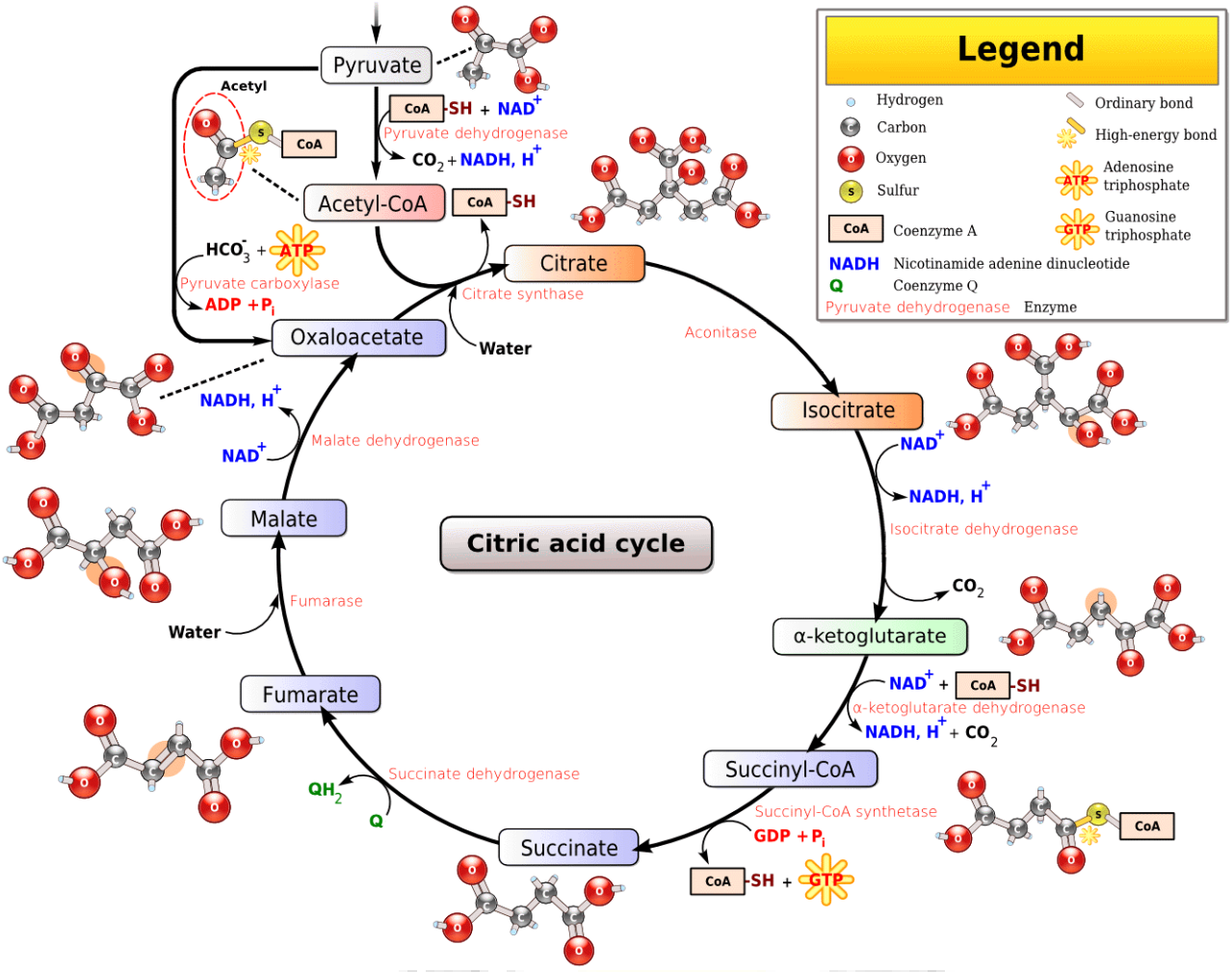
الثانية isocitric acid → α –Ketoglutaric acid

الثالثة α –Ketoglutaric acid → Succinic acid

تتم الخطوة الثالثة من خلال تفاعلين:

α – Ketoglutaric acid →Succiny Co–A → Succinic acid

Krebs Cycle

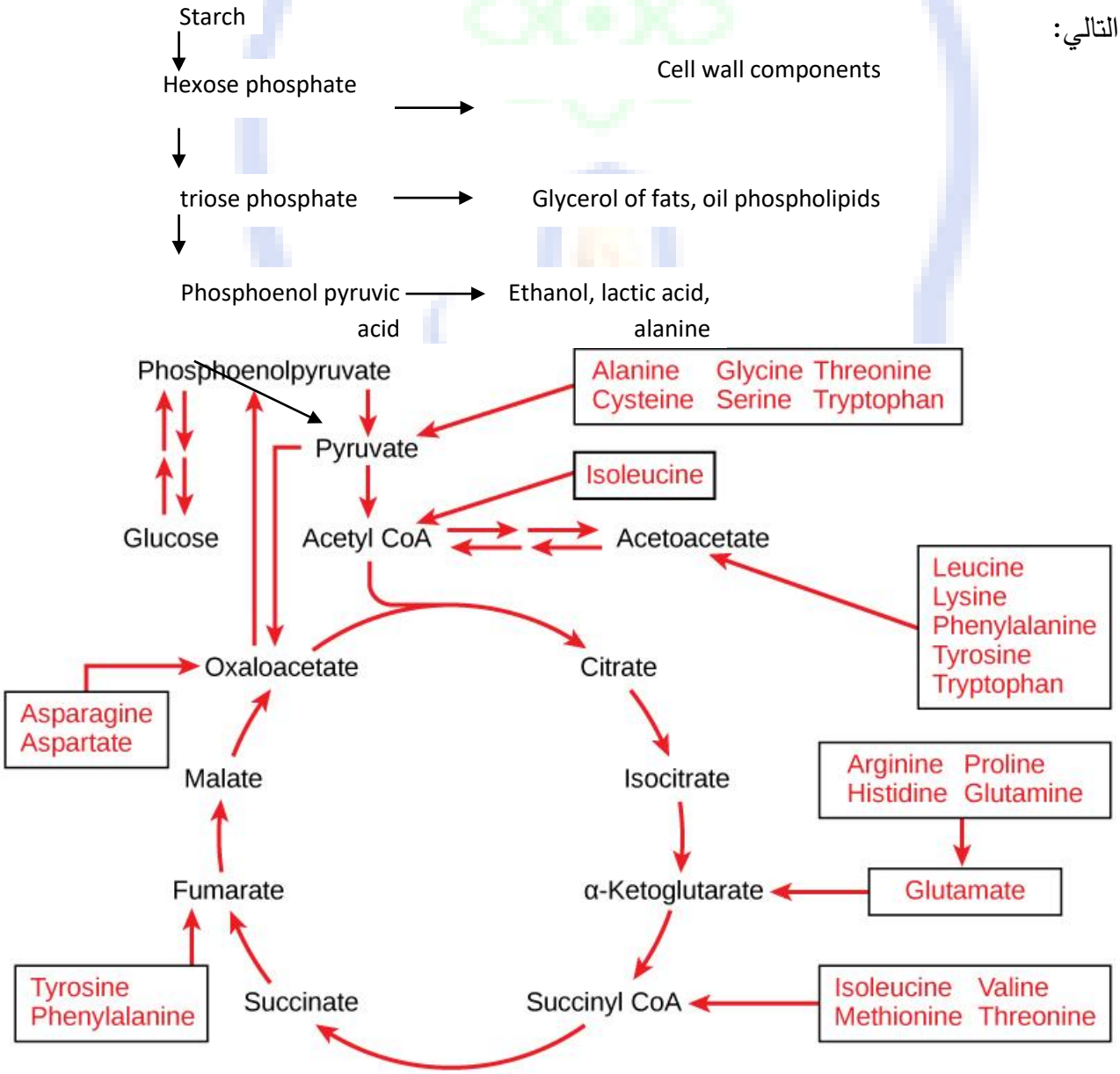


شكل: التفاعلات الكيميائية الأنزيمية التي تغتنمها دورة كربس والتي تجري على أسطح الأغشية الداخلية لجسيمة المايتوكوندريا Mitochondria.

ان تحول α –Ketoglutaric acid إلى Succinic acid هو تفاعل تخرج منه طاقة. أن الطاقة المتحررة لا تدخل مباشرة بتكوين ATP بل تستغل أولاً لتكوين Guanosine Triphosphate: GTP ومن ثم تحول هذه الطاقة من GTP إلى ATP.

المركبات المشتقة والناتجة من عملية التنفس والتي تستعمل لأغراض البناء والتمثيل:

إنّ عملية التنفس تعتبر ضرورية للخلية لأنها تجهز الخلية بمركبات وسطية مختلفة يمكن أن تستغلها الخلية لتكوين مركبات أخرى جديدة تحتاجها الخلية لنمو وبناء نفسها. إنّ كثيراً من هذه المركبات الجديدة تكون كبيرة كجزيئات الشحوم والبروتين والحوامض النووية. ولبناء هذه المركبات المعقدة تحتاج الخلية إلى استغلال الطاقة الكامنة في الأواصر الكيميائية للمركب ATP. ويمكن ايجازها بالمخطط التالي:



مخطط: علاقة دورة كربس والكلايكولس بتكوين المركبات التي تساهم في النمو.

البناء الضوئي: Photosynthesis

باستثناء القوة التي ولدت من التفاعلات الداخلية لنواة الذرة, والتي استخدمها الإنسان حديثاً كمصدر للطاقة، فإنّ الشمس كانت ولا تزال المصدر الوحيد للطاقة تقريباً لجميع أنواع وأشكال الحياة. إنّ كل ماكنة عاملة تحتاج إلى بعض من مصادر الطاقة لكي تستطيع من الاستمرار في أداء الوظيفة التي صنعت من أجلها – مثالها تسيير السيارات بواسطة الوقود الهيدروكربونية السائلة التي تحرر منها الطاقة الكيميائية الكامنة عن طريق الأكسدة إلى طاقة حركية. وكذلك مؤشرات الساعة بواسطة الطاقة المخزونة في اللولب المضغوط. وبالمقارنة فان كل خلية حية تحصل على طاقتها من المواد القابلة للأكسدة وإنّ هذه المواد تعرف بالغذاء.

تختلف المواد الغذائية في نوعيتها وطبيعتها وشكلها. ان جزيئة السكر (سكر العنب) والتي تعتبر من السكريات البسيطة سداسية الكاربون hexose واهم المواد الغذائية استغلالاً من قبل الخلية. ان هذه الجزيئة يتم بناؤها عن طريق عملية التركيب الضوئي في الخلايا النباتية الخضراء من مواد لا عضوية بسيطة كالماء و CO_2 وبمساعدة الطاقة الضوئية. ان النبات الأخضر عندما ينمو ويكبر فانه يحول ويختزن الطاقة الشمسية الفيزيائية إلى طاقة كيميائية في تركيب المواد العضوية الداخلة في بناء الخلية. وبما أن الإنسان يعتمد في غذائه على النباتات الخضراء وبعض من الكائنات الحيوانية الأخرى، فانه بصورة غير مباشرة يعتمد في بقائه على الطاقة الشمسية.

مراحل عملية التركيب الضوئي: Stage of Photosynthesis

إنّ اصطلاح التركيب الضوئي غالباً ما يستعمل للإشارة إلى بناء الكربوهيدرات بواسطة النباتات من مواد لا عضوية inorganic بسيطة (الماء و CO_2) بمساعدة الطاقة الضوئية التي تمتصها البلاستيدات الخضراء. وبمعناه الواسع يشير أيضاً إلى بناء البروتين والشحوم كنتيجة لتكوين المواد الكربوهيدراتية . وغالباً ما يُعبّر عن عملية التركيب الضوئي بالمعادلة الكيميائية التالية:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{الكلوروفيل}]{\text{الطاقة الضوئية}} \underset{\text{سكر العنب}}{C_6H_{12}O_6} + 6CO_2$$

إنّ نتائج البحوث الحديثة التي استعملت فيها نظائر الأوكسجين في تركيب جزيئة الماء أثبتت بصورة قاطعة بأنّ مصدر الأوكسجين الخارج من عملية التركيب الضوئي هو الماء فقط وليس من CO_2. واستناداً إلى ذلك فإنّ المعادلة الكيميائية المعدلة التي تمثل العملية هي كما يأتي:

$$CO_2+12H_2O \longrightarrow C_5H_{12}O_6 + 6O_2 + 6\ 12H_2O6$$

وقد برهنت التجارب الحديثة بأنّ حامض الكليسرين الفوسفاتي phosphoglyceric acid هو أول النواتج الكيميائية لعملية التركيب الضوئي التي تتم على مرحلتين:

1. **المرحلة الضوئية.**
2. **مرحلة الظلام.**

الأدلة العلمية لوجود مراحل الضوء والظلام:

1. **تجارب الضوء المتقطع من قبل العالم فاربرغ Warburg's Flashing light Experiment.** وجد هذا العالم ان معدل عملية التركيب الضوئي لنبات معين تحت ضوء مستمر ولفترة زمنية معينة هو أقل بكثير من معدل التركيب الضوئي لنفس النبات عندما يستلم نفس الكمية من الضوء ولكن بصورة متقطعة تفصلها فترات من الظلام.

2. **تجارب درجة الحرارة: Temperature experiments**

لقد قورن في هذه التجارب معدل عملية التركيب الضوئي لمجموعتين من النباتات من نفس النوع. وضعت احدى المجموعتين تحت شدة ضوئية عالية وأخرى تحت شدة ضوئية واطئة مع توفير نسبة كافية من CO_2 لكلتا المجموعتين. وعندما قورن معدل التركيب الضوئي لهما تحت درجات حرارية مختلفة. وجد بأنّ معدل عملية التركيب الضوئي للمجموعة الموضوعة تحت شدة ضوئية عالية يزيد بكثير عن معدل التركيب الضوئي للمجموعة الثانية الموضوعة تحت شدة ضوئية واطئة. وبعبارة أخرى فأنّ Q_{10} (المعامل الحراري) للمجموعة الأولى يساوي 2 بينما Q_{10} للمجموعة الثانية يساوي 1. واستناداً إلى نتائج هذه التجارب فلقد أمكن تفسير عملية التركيب الضوئي بما يلي:

ففي حالة النبات الذي يكون معرضاً إلى ضوء مستمر وذو شدة عالية. يكون التفاعل من A إلى B أسرع من التفاعل في تحول B إلى C. ونتيجة لهذا التباين في معدل التفاعلين، فإنّ B يميل إلى التراكم وان زيادة تكوّن B سوف لا يؤثر في معدل تكوّن C طالما كان التفاعل الثاني غير قادر في استغلال واستخدام كل B المتوفر له عن طريق التفاعل الأول. وعلى هذا الأساس فالغرض من استخدام الضوء المتقطع كان يستهدف جعل التفاعل الثاني من B إلى C بأن يستمر في الحدوث في تحويل B إلى C في الوقت الذي يتوقف أو يقل التفاعل الأول في تحويل A إلى B. علماً بأن التفاعل الثاني يجري في الضوء مثلما يجري في الظلام. وهكذا فانّ استخدام الضوء المتقطع سيؤدي إلى توفير وتكوين كمية أكثر من مادة C لكمية ضوئية معينة.

إنّ درجة الحرارة لا تؤثر في التفاعلات الكيميائية الضوئية إلّا أنها تؤثر في التفاعلات الكيميائية الأنزيمية. فعند نمو النبات تحت شدة ضوئية عالية يزداد معدل تكوين B من A (التفاعل الأول) وان زيادة درجة الحراة تحت هذه الظروف ستزيد من سرعة تحول B إلى C على أساس توفر كمية كافية من B من التفاعل الأول. وعند نمو النبات تحت الظروف التي تقل فيها شدة الإضاءة أو تكون واطئة يكون معدل تكون B من A واطئاً أيضاً وأقل تحول B إلى C. ولذلك فعند هذه الظروف التجريبية، فإنّ التعجيل أو التأثير على ازدياد تحول B إلى C بزيادة درجة الحرارة سوف لا يؤثر على مجمل تكون المادة الناتجة (C) وهكذا. فالتفاعل الذي يتضمن تحول A إلى B هو التفاعل المحدّد ولمجمل تفاعلات التركيب الضوئي في إنتاج C، وان هذا التفاعل (B←A) هو تفاعل كيموضوئي وله $\mathbf{Q_{10}}$ مساوي إلى واحد.

3. أخذ CO_2 في مرحلة الظلام: Dark pick-up of CO_2:

لقد صُممّت مثل هذه التجارب للتأكد من دور CO_2 في عملية التركيب الضوئي وتعيين المرحلة التي يتحد فيها هذا الغاز. فعند وضع مجموعة من النباتات لتنمو تحت شدة ضوئية عالية نسبياً, وفي جو يخلو من غاز CO_2 فان المادة المفترضة (B) سوف تتراكم بشكل ملحوظ، إلّا أنها سوف تختفي تدريجياً أو أنها تصل إلى مستوى تركيز معين فيما إذا جهزت النباتات بـ CO_2.

إنّ هذه الفكرة يمكن تطبيقها تجريبياً بصورة أدق وأوضح وذلك بحجب CO_2 من مزرعة نباتية من طحلب الكلوريلا (Chlorella) تحت شدة ضوئية ملائمة ومن ثم حجب الضوء عنها وتعريضها مباشرة إلى CO_2 المشع ($^{14}CO_2$) لمدة زمنية معينة فقط. إنّ التحليل الكيميائي والإشعاعي للمواد العضوية

المستخلصة من النبات تبين أنّ الكاربون المشع قد دخل في تركيب السكريات البسيطة والأحماض الأمينية.

إنّ نتائج هذه التجربة قد أوضحت بجلاء أنّ عمليات التركيب الضوئي تتضمن نوعين من التفاعلات: التفاعلات التي تعتمد على وجود الضوء والتي تسمى بالتفاعلات الضوئية الكيميائية (Photochemical reactions) وتفاعلات أخرى كيميائية أنزيمية لا تعتمد على الضوء بل أنها تجري في الظلام والضوء دون أن تكون معتمدة على وجود الضوء والتي تسمى عادة بتفاعلات الظلام (Dark reactions).

فسفرة البناء الضوئي: Photosynthetic phosphorylation

أوضح آرنون وآخرون أن البلاستيدة الخضراء تستطيع بوجود الضوء أن تنتج ATP وعليه أطلقُ على هذه العملية تسمية فسفرة البناء الضوئي. وقد تم التوصل إلى حقيقة مفادها أن المايتوكندريا ليست هي الدقائق السايتوبلازمية الوحيدة القادرة على انتاج ATP. كما ان تكوين الـ ATP في البلاستيدة الخضراء يختلف عن تكوينه في المايتوكندريا بانه لا يعتمد على الأكسدة الجارية في التنفس. ان الـ ATPهو واحد فقط من المتطلبات اللازمة لاختزال CO_2 بما يوصله إلى مستوى الكربوهيدرات.

برهن آرنون ان البلاستيدات الخضراء المعزولة بمقدورها اختزال نيوكليوتيدات البايريدين pyridine nucleotides عند تعريضها للضوء. ويتوجب أن يصاحب التفاعل الضوئي الكيميائي وجود منظومة انزيمية تستطيع الأنتفاع بنيوكليتدات البايريدين المختزلة فور تكوّنها. لقد وجد أن الـ $NADPH_2$ هو نيوكلوتايد البايريدين المختزل وينشط أثناء البناء الضوئي, ومع وجود الماء والـ ADP والاورثوفوسفات orthophosphate اختزلت كميات أساسية من NADP وصاحب ذلك تولد O_2 حسب المعادلة التالية:

$$2ADP + 2P + 2NADP + 4H_2O \rightarrow 2ATP + O_2 + 2NADPH_2 + 2H_2O$$

يتضح من هذه المعادلة أن تولد مول واحد من الأوكسجين يكون مصحوباً باختزال 2مول من الـNADP واسترة 2مول من الاورثوفوسفات ويعتبر كل من NADP و الـ$NADPH_2$ هما مصدري الطاقة اللازمة لتمثيل CO_2 التي سماها آرنون بقدرة التمثيل ($NADPH_2$ + ATP) ويجدر ذكره أن الـ$NADPH_2$ الناتج من البناء الضوئي البكتيري ينتفع به في هذه العملية بدلاً من $NADPH_2$.

طرق قياس البناء الضوئي:Measurement of Photosynthesis

1. عدد الفقاعات O_2 المتصاعدة في نبات مغمور. حيث يستخدم فرع من نبات الالوديا Elodea وهو نبات مائي في هذه التجربة حيث يعطي وصفاً تفصيلياً. وبهذه الطريقة يمكن عدّ الفقاعات خلال فترة زمنية معينة. ويمكن بهذه الطريقة قياس تأثير درجة الحرارة، شدة الإضاءة، الطول الموجي على عملية البناء الضوئي.
2. الطريقة المانومترية Manometric method، تتم باستخدام جهاز فاربرغ Warburg (كما في التنفس).
3. قياس امتصاص CO_2 uptakeCO_2 Measurement of.
4. قياس امتصاص CO_2 المشع $^{14}CO_2$ uptake Measurement of.

العوامل المؤثرة على معدل التركيب الضوئي:

i. **العوامل الخارجية: External Factors Affecting The Rate of Photosynthesis. وتشمل:**

1. تركيز ثاني أوكسيد الكاربون: تتناسب تناسباً طردياً ضمن مدى معين.
2. شدة الضوء: أفضلها 1000 شمعة/قدم. نباتات الظل تحتاج $\frac{1}{10}$ هذه الكمية.
3. درجة الحرارة: حسب النوع النباتي.
4. تركيز O_2: يتناسب تناسباً عكسياً.
5. توفر الماء: يعتبر الماء المصدر الوحيد للإلكترونات المنبعثة أثناء التفاعلات الضوئية. وتأثيره غير المباشر على انسداد الثغور. وبالتالي على عملية التبادل الغازي.
6. العناصر الغذائية خاصة Mg^{++}, Fe^{++}, Fe^{+++}, Mn^{++}, P :-

Mg: يدخل في تركيب جزيئة الكلوروفيل.

Mn: عنصر أساسي أثناء انشطار الماء ضوئياً.

Fe: يدخل في تركيب السايتوكرومات, والفريدوكسين.

P: يتحد مع ADP لتكوين جزيئة ATP في التفاعلات الضوئية.