شارح: تجارب البناء الضوئي

في هذا الشارح، سوف نتعلَّم كيف نَصِف التجارب التي أجراها فان نيل وكالفن، ونلخِّص كيف ساهمت في فهم عملية البناء الضوئي.

يمثِّل البناء الضوئي عملية مهمة للغاية للنباتات ولجميع الحيوانات على كوكب الأرض! فمن خلال تحويل ثاني أكسيد الكربون والماء إلى الجلوكوز والأكسجين باستخدام الطاقة الضوئية، تَمُد النباتات نفسها بالغذاء، وتوفِّر الأكسجين الضروري للكائنات الحية للقيام بعملية التنفس.

فريدريك بلاكمان عالمٌ أجري أبحاثًا عن البناء الضوئي في النباتات. وقد أجرى بعض التجارب للتعرُّف على العوامل المُحدِّدة لعملية البناء الضوئي: الضوء، ودرجة الحرارة، وتركيز ثاني أكسيد الكربون. وجد بلاكمان من خلال تجاربه أن هناك مرحلتين رئيسيتين للبناء الضوئي في النباتات: المرحلة الضوئية والمرحلة اللاضوئية. يمكنك ملاحظة المعادلة العامة للبناء الضوئي في النباتات في الآتي.

تفاعل: البناء الضوئي في النباتات

$$\text{أكسجين} + \text{جلوكوز} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{ماء} + \text{ثاني أكسيد الكربون}$$

أو:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

سنُلقي نظرة هنا على بعض التجارب المهمة التي ساعدتنا على فهم المتفاعلات، والعمليات، ونواتج التفاعلات الحيوية المتضمَّنة في البناء الضوئي.

في بداية الثلاثينيات، عام 1930، درس عالم الأحياء الدقيقة الهولندي الأمريكي كورنيليس برناردوس فان نيل عملية البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية. وهذه البكتيريا ثَبَت أنها تصلح عيِّنةً لدراسة مثيرة للاهتمام. فهذه البكتيريا تحتوي على كلوروفيل بكتيري، وهي صبغة تُشبه إلى حدٍّ كبير الكلوروفيل الموجود في النباتات الخضراء. وتعيش في بيئات مثل المستنقعات والبرك؛ حيث يُوجَد غاز كبريتيد الهيدروجين بوفرة. ووُجِد أن هذا هو الغاز الذي تستخدمه البكتيريا في عملية البناء الضوئي.

تعريف: الكلوروفيل

الكلوروفيل فئةٌ من الصبغات الخضراء الموجودة في البلاستيدات الخضراء للنباتات، والتي تقوم بامتصاص الطاقة الضوئية اللازمة لعملية البناء الضوئي.

تعريف: الكلوروفيل البكتيري

الكلوروفيل البكتيري فئةٌ من صبغات البناء الضوئي تُوجَد في البكتيريا التي تقوم بعملية البناء الضوئي.

وفيما يلي تفاعل البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية.

تفاعل: البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية

$$\text{كبريت} + \text{ماء} + \text{جلوكوز} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{كبريتيد الهيدروجين} + \text{ثاني أكسيد الكربون}$$

أو:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2S \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 12\,S$$

كما لاحظنا، هذا التفاعل مشابهٌ للغاية لعملية البناء الضوئي في النباتات الخضراء. يحوِّل كلا التفاعلين ثاني أكسيد الكربون والمركب الذي يحتوي على الهيدروجين إلى جلوكوز، وكلاهما يقوم بذلك باستخدام الطاقة الممتصة من الضوء. أحد الاختلافات الملحوظة هنا هو أن كبريتيد الهيدروجين في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية يُعَد متفاعلًا بدلًا من الماء، ونتيجةً لذلك، يُعَد الكبريت والماء من النواتج، بالإضافة إلى الجلوكوز. في النباتات الخضراء، يَنتج الأكسجين بدلًا من الكبريت.

كان يُعتقد سابقًا أن الأكسجين الناتج في البناء الضوئي يأتي من ثاني أكسيد الكربون. ولكن عند تحديد متفاعلات ونواتج البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية، اقترح فان نيل أن الأكسجين المتحرِّر من النباتات التي تقوم بعملية البناء الضوئي يجب أن يأتي من الماء.

مثال ١: توضيح أفكار فان نيل حول البناء الضوئي في النباتات

ما الذي افترضه فان نيل حول البناء الضوئي في النباتات الخضراء، بعد تجاربه باستخدام البكتيريا التي تقوم بعملية البناء الضوئي؟

أ. كانت التفاعلات متطابِقة تمامًا.

ب. كانت التفاعلات متشابِهة إلى حدٍّ كبير، ولكن يكون الأكسجين متفاعلًا بدلًا من ثاني أكسيد الكربون.

جـ. كانت التفاعلات مختلِفة تمامًا.

د. كانت التفاعلات متشابِهة إلى حدٍّ كبير، ولكن يتكوَّن السكروز بدلًا من الجلوكوز.

هـ. كانت التفاعلات متشابِهة إلى حدٍّ كبير، ولكن يتكسَّر الماء بدلًا من كبريتيد الهيدروجين.

الحل

تستطيع العديد من الكائنات المختلفة إنتاج غذائها عن طريق تحويل المركبات غير العضوية إلى مركبات عضوية. البناء الضوئي في النباتات هو عملية حيوية تحوِّل الماء وثاني أكسيد الكربون إلى الجلوكوز والأكسجين باستخدام الطاقة الضوئية.

فان نيل هو عالم الأحياء الدقيقة الذي قام بدراسة البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية. في هذه التفاعلات، تحوَّل ثاني أكسيد الكربون وكبريتيد الهيدروجين إلى جلوكوز، وماء، وكبريت. وتمكَّن فان نيل من مقارنة هذا التفاعل بالتفاعل الذي يحدث في النباتات. نُلقي نظرة على المعادلتين لفهم أوجه التشابه والاختلاف:

البناء الضوئي في النباتات الخضراء:

$$\text{أكسجين} + \text{جلوكوز} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{ماء} + \text{ثاني أكسيد الكربون}$$

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

البناء الضوئي في البكتيريا:

$$\text{كبريت} + \text{ماء} + \text{جلوكوز} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{كبريتيد الهيدروجين} + \text{ثاني أكسيد الكربون}$$

$$6\,CO_2 + 12\,H_2S \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 12\,S$$

كما نرى، تختلف المتفاعلات التي تحتوي على الهيدروجين، لكن في كلا التفاعلين يكون ثاني أكسيد الكربون من ضمن المتفاعلات. وتختلف النواتج أيضًا؛ تُنتِج البكتيريا الكبريت، وتُنتِج النباتات الأكسجين. في كلا التفاعلين يكون الجلوكوز من ضمن النواتج.

يمكننا أن نلاحظ أن التفاعلات ليست متطابقة، لكنها ليست مختلفة تمامًا. بالنظر مرةً أخرى إلى الخيارات، يمكننا ملاحظة أن الخيار (هـ) هو الإجابة الصحيحة: افترَض فان نيل أن التفاعلات كانت متشابهة إلى حدٍّ كبير، ولكن في النباتات، يتكسَّر الماء بدلًا من كبريتيد الهيدروجين.

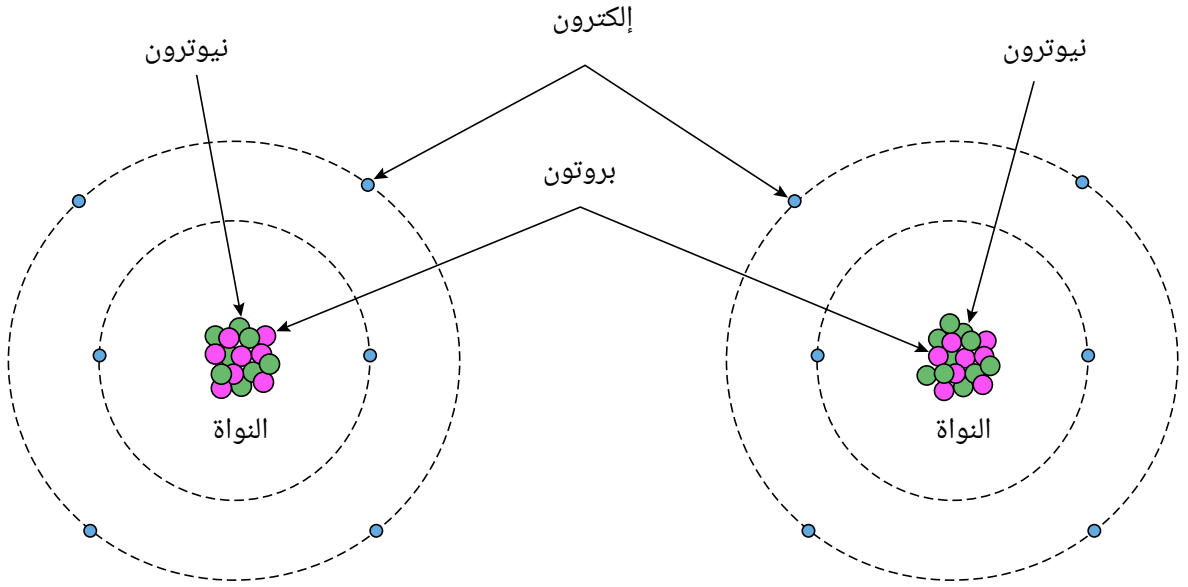
أُثبِتت فكرة فان نيل حول كيفية إنتاج النباتات للأكسجين عن طريق عملية البناء الضوئي في 1941 من خلال مجموعة من العلماء بهدف التحقُّق من صحة تجاربه. أجرى مجموعة من العلماء في جامعة كاليفورنيا بعض التجارب باستخدام طحالب الكلوريلا الخضراء، التي تستطيع القيام بالبناء الضوئي باستخدام الكلوروفيل.

وُضِعت الطحالب في ظروف تحفِّز البناء الضوئي. زُوِّدت بثاني أكسيد الكربون والماء والضوء. ولكن، أحدثَ العلماء تغيُّرًا كيميائيًا مهمًا، واستخدموا نظيرًا مختلفًا للأكسجين في الماء الذي وفروه للطحالب. هيا نلخِّص سريعًا ما المقصود بالنظير، وسبب أهميته.

النظير هو ذرة عنصر لها نفس عدد البروتونات، ولكن تختلف في عدد النيوترونات. يوضِّح الشكل (1) رسمًا مبسَّطًا لنظيرَي الأكسجين اللذين سنتناولهما؛ O^{16} وO^{18}. النظير O^{18} يحتوي على نيوترونين إضافيين في نواة الذرة مقارنةً بنظيره «العادي» O^{16}. فالأكسجين-18 «أثقل» من الأكسجين-16، وهو ما يسمح بتتبُّعه خلال التفاعلات.

تعريف: النظائر

النظائر ذراتٌ لنفس العنصر لها نفس عدد البروتونات، ولكن تختلف في عدد النيوترونات.



نظير الأكسجين-16

البروتونات: 8

النيوترونات: 8

نظير الأكسجين-18

البروتونات: 8

النيوترونات: 10

شكل 1: مقارنة مبسَّطة للتركيب الذري لنظير الأكسجين-16 ونظير الأكسجين-18. يحتوي نظير الأكسجين-18 على نيوترونين إضافيين في نواته مقارنةً بالأكسجين-16.

ولدراسة الأفكار التي اقترحها فان نيل حول البناء الضوئي، احتوي الماء الذي استخدمه هؤلاء العلماء على النظير ^{18}O بدلًا من النظير الشائع الوجود في الماء، ^{16}O. لكن ثاني أكسيد الكربون لا يزال يحتوي على الأكسجين «العادي» في صورة النظير ^{16}O. وقد وُجِد أن غاز الأكسجين الذي أُنتج في عملية البناء الضوئي يحتوي على النظير ^{18}O. وهو ما قدَّم دليلًا دامغًا لتأكيد فكرة فان نيل بأن مصدر الأكسجين في عملية البناء الضوئي هو الماء بالفعل. وفيما يلي المعادلة الرمزية لهذا التفاعل؛ حيث يُشار إلى ذرات نظير الأكسجين ^{18}O باللون الأحمر:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2$$

وللتأكُّد من صحة ذلك، بدَّل العلماء النظائر المستخدَمة: يحتوي ثاني أكسيد الكربون الآن على ^{18}O، ويحتوي الماء على النظير «العادي» ^{16}O. وجد العلماء أنه في هذه الحالة يحتوي غاز الأكسجين على ^{16}O. وفيما يلي المعادلة الرمزية لهذا التفاعل؛ حيث يُشار إلى ذرات نظير الأكسجين ^{18}O باللون الأحمر:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2$$

مثال ٢: تلخيص التجارب التي أُجريت باستخدام نظائر الأكسجين وأثبتت صحة أفكار فان نيل

تأكَّد ما توصَّل إليه فان نيل من خلال مجموعة من العلماء؛ حيث أجرت هذه المجموعة من العلماء تفاعل البناء الضوئي. زوَّدوا خلاله النباتات بالماء الذي يحتوي على نظير الأكسجين- 18، وثاني أكسيد الكربون الذي يحتوي على نظير الأكسجين- 16. أيُّ نظير للأكسجين يُمكِن أن يُوجَد في الأكسجين الناتج عن البناء الضوئي؟

أ. الأكسجين-16

ب. الأكسجين-18

ج. كلٌّ من الأكسجين-18 والأكسجين-16

د. لا شيء منهما

الحل

البناء الضوئي هو العملية التي تُنتِج بها النباتات، وبعض الكائنات الحية الأخرى، غذاءها بتحويل الجزيئات غير العضوية إلى جزيئات عضوية. وتُنتِج أيضًا الأكسجين من ضمن النواتج، وهو مهم للغاية لجميع الكائنات الحية لاستخدامه في التنفس الخلوي. فيما يلي المعادلات الأساسية للبناء الضوئي في النباتات:

$$\text{ماء} + \text{ثاني أكسيد الكربون} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{أكسجين} + \text{جلوكوز}$$

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

فان نيل هو عالم الأحياء الدقيقة الذي درس البناء الضوئي في بعض أنواع بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية، وأجرى مقارنات تتعلَّق بهذه العملية في النباتات. فيما يلي معادلات البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية:

$$\text{كبريتيد الهيدروجين} + \text{ثاني أكسيد الكربون} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{كبريت} + \text{ماء} + \text{جلوكوز}$$

$$6\,CO_2 + 12\,H_2S \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 12\,S$$

في بكتيريا الكبريت، لا يَنتج الأكسجين في البناء الضوئي، لكن يَنتج الماء والكبريت. لإنتاج الكبريت، يتكسَّر كبريتيد الهيدروجين، وهو المتفاعل الذي يحتوي على الهيدروجين. إذا طبَّقنا هذا النمط على البناء الضوئي في النباتات، يمكننا افتراض أن الماء يتكسَّر لإنتاج الأكسجين.

وضع فان نيل هذا الافتراض، وللتأكُّد من ذلك، أجرى مجموعة من العلماء تجربة البناء الضوئي في النباتات باستخدام نظائر مختلفة للأكسجين. في البداية، وبدلًا من استخدام العلماء للنظير ^{16}O الأكثر شيوعًا في جزيئات الماء، استخدموا النظير ^{18}O وتتبَّعوا مساره. وجد العلماء أن النظير ^{18}O يُوجَد في الأكسجين الناتج، وليس في الجلوكوز. في المعادلة المذكورة فيما يلي، يُشار إلى ذرة نظير الأكسجين ^{18}O باللون الأحمر:

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2$$

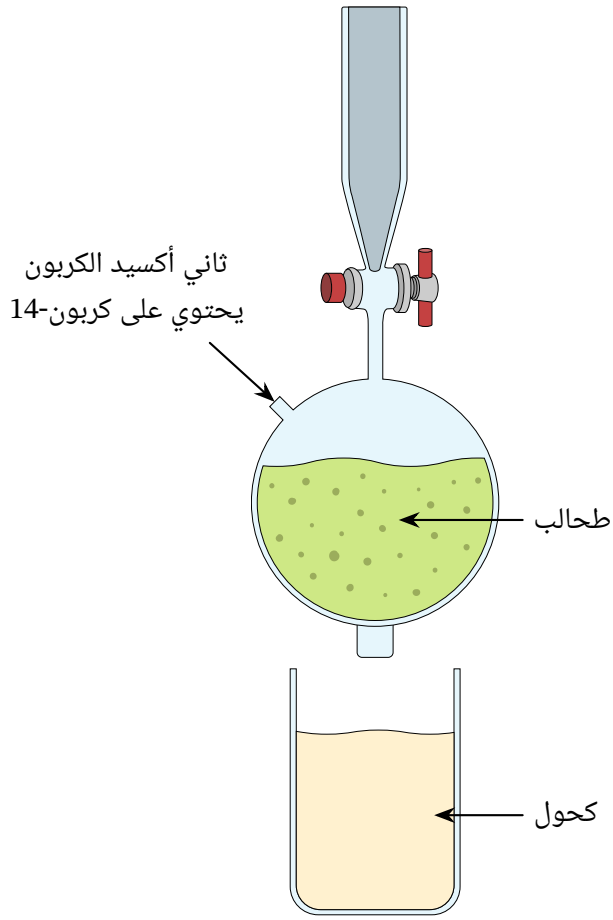
إذا نظرنا مرةً أخرى إلى السؤال الذي لدينا، فإن المطلوب هو معرفة النظير الذي سيكون موجودًا في الأكسجين الناتج إذا كان الماء يحتوي على نظير الأكسجين-18، وثاني أكسيد الكربون يحتوي على نظير الأكسجين-16. نعلم الآن أن الأكسجين الناتج من عملية البناء الضوئي يأتي من تكسير الماء، إذن أي نظير يُوجَد في الماء سيكون موجودًا في الأكسجين.

إذن الإجابة الصحيحة هي الخيار (ب): الأكسجين-18.

كما ذكرنا، يحدث البناء الضوئي في مرحلتين أساسيتين: المرحلة الضوئية (أو التفاعلات الضوئية)، والمرحلة اللاضوئية (يُشار إليها عادةً باسم دورة كالفن). تحدث هاتان المرحلتان على نحو متسلسل؛ أي تحدث المرحلة الضوئية أولًا وتُنتج المتفاعلات اللازمة لحدوث المرحلة اللاضوئية. ولذلك، لكي تحدث عملية البناء الضوئي، يجب أن تتعرَّض صبغات البناء الضوئي، مثل الكلوروفيل، للضوء.

بدأ عالم الكيمياء الحيوية الأمريكي ميلفن كالفن دراسة عملية البناء الضوئي عام 1946. استخدم فريقه النظائر أيضًا، وهذه المرة استخدموا نظائر الكربون، لتحديد النواتج الرئيسية التي تتكوَّن في المرحلة الضوئية.

حصل كالفن وفريقه على مجموعة من طحالب الكلوريلا ووضعوها في الجهاز كما هو موضَّح في الشكل (2). زُوِّدت الطحالب بثاني أكسيد الكربون الذي يحتوي على النظير ^{14}C، بدلًا من ^{12}C الأكثر شيوعًا. نظير الكربون هذا مشع، وهو ما مكَّن كالفن من تتبُّع مسار ذرات الكربون خلال العملية. تعرَّضت طحالب الكلوريلا إلى ومضة قصيرة من الضوء لبدء عملية البناء الضوئي.



شكل 2: شكل يوضِّح جهازًا استخدمه كالفن. تعرَّضت الطحالب لومضة سريعة من الضوء لبدء عملية البناء الضوئي قبل وضعها في كأس زجاجية تحتوي على كحول ساخن لإيقاف العملية.

بعد هذه الومضة القصيرة، وُضِعت الطحالب في وعاء يحتوي على كحول ساخن. وهذا هو ما يُوقِف سريعًا استمرار أي تفاعلات كيميائية عن طريق تدمير البروتوبلازم في خلايا الطحالب.

أثناء دراسة الطحالب بعد هذه العملية، وُجِد أن هناك مركبًا ثلاثي الكربون قد تكوَّن حتى مع التعرُّض القصير للغاية لومضة الضوء. وهذا المركب الثلاثي الكربون هو فوسفوجليسرالدهيد، ويُسمَّى أيضًا جليسرالدهيد 3-فوسفات أو تريوز الفوسفات.

مصطلح رئيسي: فوسفوجليسرالدهيد (جليسرالدهيد 3-فوسفات، تريوز الفوسفات).

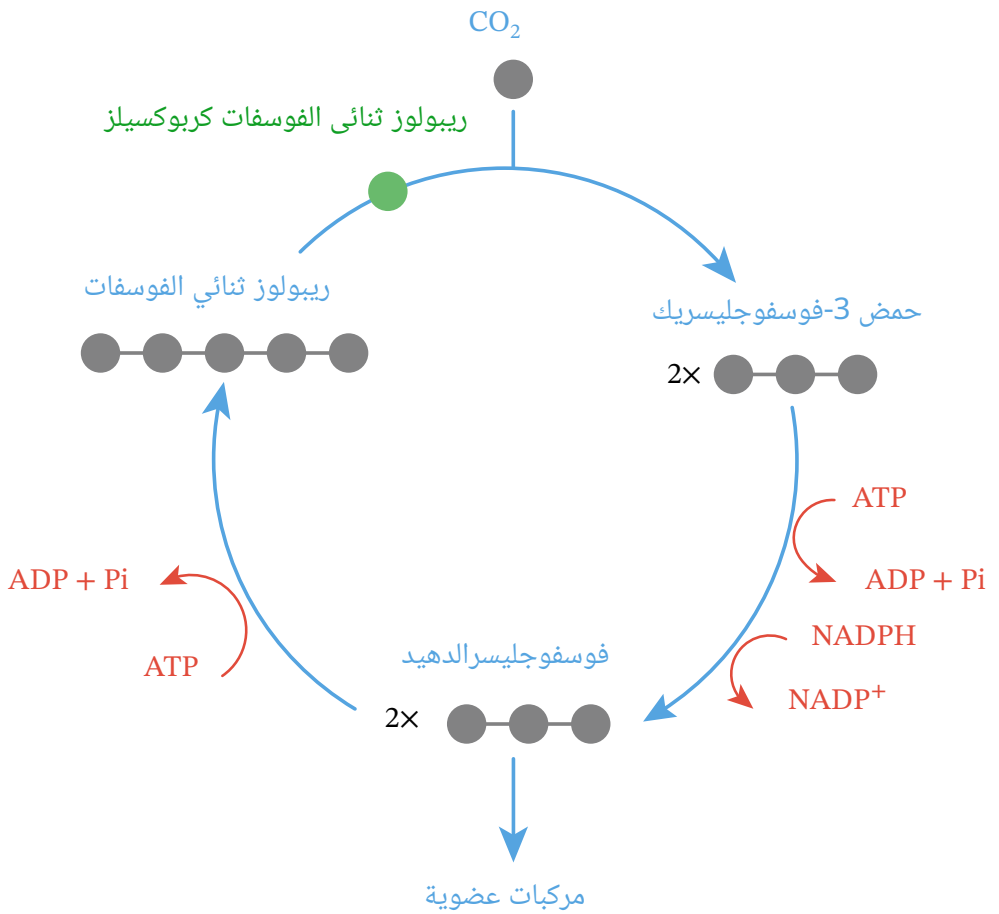
يُعَد الفوسفوجليسرالدهيد مركبًا ثلاثي الكربون ينتج في المرحلة اللاضوئية من عملية البناء الضوئي، ويُستخدَم في تكوين مركبات عضوية أخرى.

يُعَد الفوسفوجليسرالدهيد مركبًا مهمًّا للغاية للنباتات. باستخدام الفوسفوجليسرالدهيد، يمكن للنباتات إنتاج مجموعة من المركبات العضوية الأخرى الضرورية للحياة. تشمل هذه المركبات الجلوكوز الذي يتكسَّر أثناء التنفس الخلوي لإمداد

الكائنات الحية بالطاقة، والنشا الذي يعمل باعتباره مخزنًا للجلوكوز، والبروتينات الضرورية لنمو الخلايا والأنسجة وتجديدها، والدهون التي تعمل باعتبارها مخازن للطاقة ومواد عازلة.

طوَّر ميلفن كالفن فكرته عن المرحلة اللاضوئية في البناء الضوئي. من خلال تكرار بدء البناء الضوئي في الطحالب وإيقافه في مراحل مختلفة، أوضح أن المرحلة اللاضوئية تتكوَّن من عدة تفاعلات وسطية ومركبات وسيطة، كما هو موضَّح في الشكل (3).

تقديرًا لما قام به، سُمِّيت المرحلة اللاضوئية من البناء الضوئي باسمه؛ لذا، قد تسمع الآن عن «دورة كالفن».



شكل 3: شكل مبسَّط يلخِّص المتفاعلات والنواتج والمركبات الوسيطة والإنزيمات المساعدة في دورة كالفن. دورة كالفن هي اسم بديل للمرحلة اللاضوئية في البناء الضوئي.

مصطلح رئيسي: ثنائي فوسفات أميد النيكوتين ثنائي النيوكليوتيد (NADP).

ثنائي فوسفات أميد النيكوتين ثنائي النيوكليوتيد هو مساعد إنزيم يعمل مستقبلًا للإلكترونات، ويمكنه اكتساب ذرات الهيدروجين لتكوين NADPH أو NADP المختزل.

مصطلح رئيسي: أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP)

الأدينوسين الثلاثي الفوسفات هو الجزيء الذي يخزِّن الطاقة الكيميائية في الكائنات الحية.

مثال ٣: شرح استخدامات الفوسفوجليسرالدهيد في خلايا النباتات.

درس ميلفن كالفن عملية البناء الضوئي في الطحالب. وجد أنه أثناء العملية، تكوَّن مُركَّب ثلاثي الكربون. فِيمَ تُستخدَم ذرات الكربون من هذا المُركَّب في الخلايا النباتية؟

أ. تعمل باعتبارها جزيئات لتبادل الإشارات الخلوية

ب. تكوين جزيئات حيوية أساسية مثل الجلوكوز والنشا والبروتينات والدهون

ج. تُساعِد في تكوين عناصر أساسية أخرى مثل الأكسجين والهيدروجين والكالسيوم

د. تُستخدَم باعتبارها متفاعلًا في التخليق الكيميائي

الحل

إن البناء الضوئي في النباتات والطحالب هو العملية التي تُنتِج من خلالها الكائنات الحية غذاءها، وهي عملية مهمة للغاية لجميع الكائنات الحية على كوكب الأرض. إذا لم تَستخدمها النباتات لإنتاج غذاءها، فإنها تُنتج الأكسجين الذي تحتاج إليه جميع الكائنات الحية للتنفس!

تُوجَد مرحلتان زمنيتان مختلفتان ومتسلسلتان في عملية البناء الضوئي: المرحلة الضوئية، والمرحلة اللاضوئية. ولكي تحدث عملية البناء الضوئي، لا بد أن تتعرَّض الخلايا الموجودة في الكائنات الحية التي تقوم بعملية البناء الضوئي، للضوء، حتى وإن كان لفترة وجيزة!

عندما درس ميلفن كالفن البناء الضوئي في الطحالب، عرَّض الطحالب لومضة قصيرة من الضوء، ثم وضعها في كحول ساخن. كان هذا لبدء البناء الضوئي، ثم إيقافه سريعًا. بعد تكرار التجارب، وجد ميلفن أن مركب ثلاثي الكربون قد تكوَّن. هذا المركب الثلاثي الكربون، الذي يُعرَف باسم الفوسفوجليسرالدهيد، مهم للغاية بالنسبة إلى النباتات. تُؤخَذ ذرة كربون واحدة من كل جزيء ناتج، وتُستخدم لتكوين مركبات عضوية أخرى.

على سبيل المثال، يُعَد الجلوكوز مركبًا مهمًّا للغاية؛ لأنه يتكسَّر سريعًا أثناء التنفس الخلوي لإمداد الخلايا بالطاقة. الجلوكوز مركب سداسي الكربون. تُؤخَذ ذرة كربون واحدة من جزيئات الفوسفوجليسرالدهيد الستة، وتتجمَّع معًا لتكوين الجلوكوز. ويمكن بعد ذلك تخزين الجلوكوز في صورة غير قابلة للذوبان مثل النشا. والبروتينات والدهون أيضًا عبارة عن مركبات تحتوي على الكربون، وتُصنع باستخدام ذرات الكربون الموجودة في الفوسفوجليسرالدهيد.

ومن ثَمَّ، فإن الإجابة الصحيحة هي الخيار (ب): تكوين جزيئات حيوية أساسية مثل الجلوكوز والنشا والبروتينات والدهون.

بالجمع بين التجارب التي أجراها فان نيل وكالفن وفريقاهما، نحصل على معلومات قيمة حول عملية البناء الضوئي. نحن نعلم أن الأكسجين الناتج عن النباتات الخضراء في البناء الضوئي يأتي من الماء الذي تمتصه النباتات. ونعلم أنه لكي يحدث أي جزء من عملية البناء الضوئي، لا بد أن يتعرَّض الكائن الحي الذي يقوم بعملية البناء الضوئي للضوء، حتى ولو لفترة وجيزة. وبفضل ميلفن كالفن وعمله الحائز على جائزة نوبل، يمكننا الآن فهم المركبات والتفاعلات المتضمَّنة في دورة كالفن، وكيف يتيح الفوسفوجليسرالدهيد تخليق العديد من المركبات العضوية المهمة.

نلخِّص ما تعلَّمناه في هذا الشارح.

النقاط الرئيسية

- في النباتات، يكون تفاعل البناء الضوئي هو:

$$\text{جلوكوز} + \text{أكسجين} \xrightarrow{\text{طاقة ضوئية}} \text{ماء} + \text{ثاني أكسيد الكربون}$$

- استخدم فان نيل أوجه التشابه بين عملية البناء الضوئي في النباتات وعملية البناء الضوئي في بكتيريا الكبريت الخضراء والأرجوانية، لاقتراح أن الأكسجين الناتج عن النباتات يأتي من الماء.
- أكدت التجارب التي أجريت بعد ذلك باستخدام نظائر الأكسجين على الأفكار التي اقترحها فان نيل.
- ينقسم البناء الضوئي في النباتات إلى مرحلتين، هما: المرحلة الضوئية والمرحلة التي تليها، وهي المرحلة اللاضوئية (والمعروفة أيضًا باسم دورة كالفن).
- أجرى ميلفن كالفن وفريقه تجارب على طحالب الكلوريلا لتحديد دور الفوسفوجليسرالدهيد في عملية البناء الضوئي والمركبات الوسطية والتفاعلات الوسيطة في المرحلة اللاضوئية.