

LICHT EN ASSIMILATIE

DOOR

TINE TAMMES.

Wanneer men een groene plant of plantendeel in een afgesloten ruimte aan het licht blootstelt zal na eenigen tijd de samenstelling van de lucht in die ruimte veranderd zijn. Het koolzuurgehalte is verminderd; terwijl de hoeveelheid zuurstof daarentegen vermeerderd is. Zijn de plantendeelen niet groen of worden de groene planten niet in het licht, maar in het donker geplaatst, dan kan men geen vermindering van koolzuur en vermeerdering van zuurstof waarnemen.

Hoe is in het eerste geval de verandering tot stand gekomen?

Het koolzuur is door de groene deelen der plant, dat zijn die deelen welke bladgroen of chlorophyl bevatten, dus voornamelijk door de bladeren, onder invloed van het licht, uit de lucht opgenomen. De bladgroenhoudende deelen ontlede het opgenomen koolzuur; daarbij wordt zuurstof afgescheiden en de achterblijvende koolstof vormt met de bestanddeelen van het in de plant aanwezige water een organische stof die, na verschillende scheikundige veranderingen te hebben ondergaan, voor den opbouw van de plant gebruikt wordt. De plant is dus in staat uit anorganische bestanddeelen, dat is uit koolzuur en water, organische stoffen te vormen. Dit geheele proces: het opnemen van het koolzuur, het ontlede daarvan onder vrijwording van zuurstof en de vorming van organische stof uit anorganische noemt men de koolzuurontleding of koolzuur-assimilatie, ook wel kortweg assimilatie.

INGENHOUSZ was de eerste, die omstreeks het einde van de 18^{de} eeuw het verschijnsel der koolzuur-assimilatie waarnam en verklaarde.

Voor dien tijd wist men wel, dat groene plantendeelen de lucht kunnen veranderen. Reeds had PRIESTLEY waargenomen, dat groene planten in staat zijn, de lucht die door de aanwezigheid van dieren bedorven is, weer geschikt voor de ademhaling te maken. Ook had men wel opgemerkt, dat bladeren, die onder water in het zonlicht waren geplaatst, gasbellen ontwikkelden; maar men schreef dit aan de werking van de warmtestralen der zon toe, die de lucht van de oppervlakte der bladeren verdreef. INGENHOUSZ kwam na eenige proeven tot de overtuiging, dat de hoeveelheid gas, die zich onder dergelijke omstandigheden ontwikkelde, te groot was om aan de aanwezige lucht te kunnen worden toegeschreven, en verdere waarnemingen leerden hem, dat groene plantendeelen onder invloed van het zonlicht koolzuur ontleiden, waarbij zuurstof vrij komt, terwijl de koolstof in de plant achterblijft. Op deze wijze vormt, volgens hem, het koolzuur uit de lucht de voornaamste bron van koolstof voor de plant.

Bijna tegelijkertijd kwam SENEBIER langs anderen weg tot hetzelfde resultaat; terwijl kort daarna in het begin van de 19^{de} eeuw DE SAUSSURE nog eens door quantitatieve proeven de uitkomsten van INGENHOUSZ bevestigde. Ongelukkig waren er onder de proeven van DE SAUSSURE enkele die hem tot het resultaat voerden, dat niet alle koolstof van de plant van het koolzuur der lucht afkomstig is; maar dat een, hetzij dan ook klein deel door de wortels uit organische bestanddeelen van den bodem wordt opgenomen. 't Is merkwaardig, dat juist deze proeven, die slechts een klein deel van de geheele reeks van onderzoekingen van DE SAUSSURE vormen, in dien tijd voor zóó gewichtig werden gehouden, dat daardoor de geheele leer van INGENHOUSZ, SENEBIER en DE SAUSSURE zelf, over de koolzuur-ontleding door groene plantendeelen, geheel op den achtergrond geraakte. In de plaats daarvan schonk men zijn aandacht alleen aan die enkele proeven van DE SAUSSURE, die op het opnemen van de koolstof uit den humus van den bodem betrekking hadden en bijgevolg ontwikkelde zich de humustheorie, waarbij de humus als voornaamste bron van de koolstof der plant werd beschouwd; terwijl het koolzuur van de lucht meer of minder buiten rekening werd gelaten.

Deze toestand duurde totdat ongeveer in 't midden van de 19^{de} eeuw BOUSSINGAULT de koolzuur-assimilatie opnieuw tot punt van onderzoek nam en het rechtstreeksche bewijs, dat groene bladeren het koolzuur uit de lucht kunnen opnemen, leverde. Hierdoor was

de aandacht der onderzoekers weer op de koolzuurontleding gevestigd en langzamerhand werd steeds meer waarde aan het koolzuur der lucht als oorsprong van de koolstof der plant gehecht; terwijl de humustheorie tegelijkertijd meer en meer verdrongen werd. De laatste stoot werd aan de humustheorie gegeven door de onderzoekingen van MOLL, die aantoonde, dat de wortels het in den bodem aanwezige koolzuur niet opnemen en dat het vermogen van koolzuurontleding alleen toekomt aan de groene plantendeelen, die zelf het koolzuur uit de lucht opnemen. Hiermede is ten slotte een verband tusschen koolzuurontleding en aanwezigheid van bladgroen vastgesteld, waaraan nu niemand meer twijfelt.

Sinds INGENHOUSZ was vrijwel de algemeene meening, dat de groene kleurstof zelf een werkzaam aandeel in het proces der koolzuurontleding neemt. Men had wel is waar geen bepaalde voorstelling van de wijze, waarop het bladgroen bij de assimilatie werkte; maar op grond van het noodzakelijk aanwezig zijn van het chlorophyl, schreef men daaraan een zekere werkzaamheid toe, zonder dat men verdere bewijzen of verklaringen kon geven. Ongeveer twintig jaar geleden kwam PRINGSHEIM naar aanleiding van zijn onderzoekingen tot een andere meening en stelde hij een theorie over de rol van het bladgroen op. Ofschoon PRINGSHEIM, die in andere richting juist een bijzonder knap onderzoeker was, in het opstellen van deze theorie niet zeer gelukkig is geweest, is het bij den grooten naam, dien hij zich, en terecht, verworven had, niet te verwonderen, dat hij nog betrekkelijk veel aanhangers vond. Daarom is het noodig zijne theorie in 't kort te vermelden, ook in tegenstelling met hetgeen volgen zal.

De functie van het chlorophyl is naar de opvatting van PRINGSHEIM alleen die van beschermer van het protoplasma. Daar, volgens hem, de intensiteit van de ademhaling met de lichtintensiteit toeneemt, zal tengevolge daarvan hij zeer sterk licht het protoplasma gevaar loopen geoxydeerd te worden. Om dit te voorkomen absorbeert het bladgroen een deel van de lichtstralen, voornamelijk de roode, en kunnen alleen de doorgelaten groene stralen het protoplasma bereiken. De sterkte van deze groene lichtstralen is niet zoo groot meer, dat het protoplasma hierdoor te veel geoxydeerd zal kunnen worden. Op deze wijze vervult het bladgroen de rol van reguleur bij de ademhaling. PRINGSHEIM leidt zijn geheele theorie eigenlijk slechts van één enkele waarneming af. Hij heeft waargenomen, dat door sterk licht het bladgroen het eerst vernietigd wordt en eerst daarna de vernietigende

werking zich over de andere deelen van de cel uitstrekt. Ook brengt PRINGSHEIM zijn theorie in verband met de vorming van het eerste assimilatieproduct, dat is de eerste organische stof, die door de plant uit de elementen van het koolzuur en het water wordt gevormd. Het zou te ver leiden hier de geheele beschouwing van PRINGSHEIM mee te deelen, die hem van deze waarneming tot zijn theorie voert; te meer omdat hij zelf nergens in 't kort het rechtstreeksche verband tusschen zijn waarnemingen en de daarop door hem gebouwde theorie mededeelt. Bovendien is door latere onderzoekingen gebleken dat zijn waarnemingen over het eerste assimilatieproduct onjuist zijn, zoodat hiermede een deel van den grondslag van zijn theorie is vervallen.

Volgens PRINGSHEIM staat het bladgroen in geen verband met de koolzuurontleding; de assimilatie is onafhankelijk van den aard van het doorgelaten of het geabsorbeerde licht. Hij stelt zich voor, dat zelfs het ongekleurde protoplasma in staat is te assimileeren. Hieruit volgt, ofschoon hij het nergens in zijn werken duidelijk doet uitkomen, dat hij de absorptie van licht door het assimileerend orgaan niet als noodzakelijk beschouwt; niettegenstaande hij natuurlijk wel aanneemt, dat de assimilatie alleen in het licht plaats heeft. Het licht kan dus voor PRINGSHEIM niet de bron van energie zijn, die voor de koolzuurontleding noodig is. Ook hier stuit men op een zeer zwak punt van PRINGSHEIM's theorie.

Ongeveer in denzelfden tijd ontdekte ENGELMANN een geheel nieuwe methode om de assimilatie aan te toonen, die de onjuistheid van PRINGSHEIM's theorie op de duidelijkste wijze bewees. Ze is, en om de methode zelf en om de resultaten er mede verkregen, van zooveel belang, dat het zeer de moeite waard is van beide een overzicht te geven; te meer daar ENGELMANN zijn ontdekkingen bij stukken hier en daar heeft gepubliceerd. Wel heeft hij aan 't einde van zijn onderzoekingen over dit onderwerp een kort résumé gegeven; maar dit bepaalt zich tot de beschrijving van eenige proeven en resultaten en een opsomming der literatuur.

De methode van ENGELMANN wijkt geheel af van de vroeger gevolgde. INGEnHousz, DE SAUSSURE en BOUSSINGAULT toonden de koolzuurontleding met behulp van gasanalyses aan, door het koolzuur- en zuurstofgehalte van de lucht, voor en nadat ze met de groene plantendeelen in het licht in aanraking was geweest, te bepalen. SACHS en anderen plaatsten de groene planten onder water in het licht en vingen de ontwijkende zuurstof boven het water op, of

telden de zuurstofbellen die zich vormden. ENGELMANN toonde de assimilatie op geheel andere wijze aan. Het belangrijkste punt van verschil is de mogelijkheid om met deze methode een zeer geringe koolzuurontleding, en de koolzuurontleding van zeer kleine planten of plantendeelen zichtbaar te maken. De methode berust op het aantoonen van de zuurstof, die bij de assimilatie wordt afgescheiden. Als reagens op de zuurstof gebruikt ENGELMANN rottingsbacteriën, als *Bacterium termo* Cohn, verder *Bacterium subtile* en ook Spirillen. Dit zijn aërobionte bacteriën, die de eigenschap hebben zich bij aanwezigheid van zuurstof te bewegen en bovendien de plaatsen, waar ze de noodige zuurstof kunnen vinden, op te zoeken. De hoeveelheid zuurstof, tot het opwekken der beweging noodig, is zeer gering, geringer dan men zich voorstelt. Berekening leerde, dat een gewichtshoeveelheid, die ongeveer met het gewicht van een enkele molecule moet overeenkomen, voldoende is om één bacterie in staat te stellen zich te bewegen.

Om met behulp van deze bacteriën de assimilatie aan te toonen wordt het groene plantendeel, b. v. een wier of een deel daarvan, in een droppel water, waarin zich de bacteriën bevinden, op een objectglas gebracht. Het dekglas wordt met vaseline luchtdicht afgesloten. Beschouwt men een dergelijk preparaat op de gewone wijze bij doorvallend licht onder den microscoop, dan ziet men aanvankelijk de bacteriën gelijkmatig door het veld verspreid en alle in levendige beweging. Ze bekommeren zich niet om de groene plant, daar ze overal zuurstof vinden. Naarmate echter het zuurstofgehalte van het water vermindert, verandert het beeld en na één of meer minuten heeft zich rondom het groene deel een ophooping van bacteriën gevormd. Binnen deze zone bewegen ze zich rusteloos door elkaar, terwijl in de ruimte rondom slechts enkele individuen geheel bewegingloos liggen of in zwakke moleculaire beweging zijn. Dit is geen levensverschijnsel, maar een trillende beweging, die alle, dus ook niet levende, zeer kleine lichamen, welke zich in een vloeistof bevinden, vertoonen. Daarbuiten liggen de individuen, die de groene plant niet meer konden bereiken, toen de spanning der zuurstof de laagste grens, die voor het tot stand komen van de beweging dezer bacteriën noodig is, naderde. Bij voortdurende verlichting verandert het beeld niet meer. Mocht al eens een bacterie door een snel voortgaande beweging de grens overschrijden en daar buiten onbewegelijk blijven liggen, daar staat tegenover, dat er ook enkele individuen zijn, wien

het gelukt van buiten af den kring nog te bereiken. Er heerscht op dit punt evenwicht.

Dit is de grondproef van ENGELMANN. Niet alleen om de verdere ontdekkingen, waartoe ze aanleiding heeft gegeven, is ze van zooveel belang; maar deze proef is op zich zelf zeer interessant, daar ze, zooals ENGELMANN het in één van zijn werken zegt, een beeld geeft van het groote oorzakelijke verband tusschen het licht en het leven van planten en dieren. De groene plant neemt het licht op en verandert de stralende energie van de zon in scheikundig arbeidsvermogen, waarvan het afscheiden van zuurstof een gevolg is. Deze zuurstof stelt de bacteriën in staat hunne bewegingen te volbrengen; maar tevens ademen deze het voor de plant noodzakelijke koolzuur uit. Deze geheele kringloop is hier binnen enkele seconden in de kleinste ruimte waar te nemen.

Door het aanbrengen van kleine veranderingen wist ENGELMANN, van deze proef uitgaande, door anderen verkregen resultaten te controleren en te bevestigen en nieuwe feiten vast te stellen.

De grondproef zelf toont in de eerste plaats nog eens aan, dat groene plantendeelen in het licht zuurstof ontwikkelen; dat is koolzuur assimileeren.

Wordt nu de intensiteit van het licht sterk verminderd, door b.v. een schaduw op den spiegel van den microscoop te werpen of met behulp van een irisdiaphragma, zoodat nog juist de groene cel en de bacteriën zijn waar te nemen, dan ziet men plotseling de beweging der bacteriën ophouden. Even snel komen alle, die rondom de cel zijn gelegen, weer in beweging, zoodra men weer licht toelaat. Hieruit blijkt, dat de zuurstofontwikkeling dadelijk met de inwerking van het licht begint en bij het verdwijnen van licht dadelijk weer ophoudt.

Laat men na de verduistering slechts een weinig licht toe, dan beginnen zich enkele bacteriën in de onmiddellijke nabijheid van de groene cel te bewegen en stooten de omliggende bacteriën ter zijde. Hierdoor vormt zich rondom de cel een kring, waarin de bacteriën zich bewegen, omgeven door een kring van opeengehoopte stil liggende bacteriën. Bij vermeerdering van licht neemt de zone van bewegende bacteriën toe, de andere af. Dit bewijst, dat er bij sterker licht meer zuurstof wordt gevormd. De toeneming gaat echter bij vermeerdering van lichtintensiteit niet steeds door; wanneer de lichtsterkte een zekere grens heeft overschreden vermindert de zuurstofvorming weer en daarmee de breedte van den kring van bewegende bacteriën. Behalve

het bevestigen van deze min of meer bekende feiten kon ENGELMANN de door PRINGSHEIM opnieuw opgeworpen strijdvraag over het verband tusschen chlorophyl en assimilatie door één enkele proef beslissen.

Hij bracht daartoe in den droppel water met bacteriën een plantendeel, waarin zich tegelijk chlorophylhoudend en chlorophylvrij protoplasma, scherp van elkaar gescheiden bevond, b. v. een deel van een Spirogyra. Dit is een Groenwier, dat uit een draad van achter elkaar geplaatste cellen bestaat. In iedere cel vormt het bladgroen een spiraalband en er zijn soorten, waarbij de windingen van de spiraal vrij ver van elkaar verwijderd zijn, zoodat zich daartusschen duidelijk waarneembare plaatsen zonder bladgroen bevinden.

Rondom de cellen zag hij in de nabijheid van de chlorophylbanden een ophooping van bacteriën, terwijl ze bij het ongekleurde protoplasma zoo goed als ontbraken, zoodat de bacteriën aan de buitenzijde rondom den Spirogyra-draad een spiraal vormden overeenkomend met den chlorophylband binnen in de cel. Hiermede is bewezen, dat alleen het chlorophylhoudende protoplasma in staat is te assimileeren; want bij de groote gevoeligheid van de bacteriën zouden de geringste sporen zuurstof, door het kleurlooze protoplasma afgescheiden, worden aangetoond. Met behulp van de bacteriënmethode is het dus mogelijk de assimilatie zuiver plaatselijk zichtbaar te maken. Tevens kon ENGELMANN op deze wijze aantoonen, dat op de plaats van de kleurstof alleen dan zuurstofafscheiding plaats vindt, wanneer ze verbonden is met levend protoplasma. Zoodra het protoplasma gedood is, houdt, ook wanneer het chlorophyl nog niet merkbaar veranderd is, de assimilatie dadelijk op.

Door de kleur van het gebruikte licht te veranderen met behulp van gekleurde glazen of vloeistoffen, onderzocht ENGELMANN nu de sterkte van de assimilatie in verschillende kleuren.

Liet hij van wit licht alleen de roode stralen op het preparaat vallen, dan bleek de ophooping van bacteriën rondom het chlorophyl en dus de assimilatie even sterk of bijna onmerkbaar zwakker te zijn dan in het witte licht, ofschoon de intensiteit veel geringer was. Waren de lichtstralen door een alkoholische oplossing van chlorophyl uit Spirogyra gegaan, dan verzamelden de bacteriën zich noch bij de chlorophylbanden, noch bij het kleurlooze protoplasma. Er had in dit groene licht geen assimilatie plaats. Die lichtstralen, welke, zooals de roode, door het chlorophyl worden opgeslorpt, worden voor de assimilatie gebruikt, terwijl de groene lichtstralen daarvoor van geen beteken-

zijn. Dit is een bevinding, die in het geheel niet met de theorie van PRINGSHEIM overeenstemt. Zooals gezegd is, neemt deze aan, dat de functie van het chlorophyl is het absorbeeren van de roode lichtstralen, om te verhinderen dat de ademhaling te sterk wordt; terwijl de groene lichtstralen het ongekleurde protoplasma bereiken en daar het voor de assimilatie noodige licht leveren. Was dit werkelijk het geval, dan moest in de proef van ENGELMANN het licht, dat door de alcoholische chlorophyloplossing was gegaan en dan op het kleurloze protoplasma der cel viel, hierin zuurstofontwikkeling te voorschijn roepen. Dit licht toch bestaat uit precies dezelfde stralen als het licht, dat het binnenste van de chlorophylbanden bereikt en hierin volgens PRINGSHEIM de assimilatie bewerkt. Nooit echter had onder deze omstandigheden zuurstofontwikkeling plaats en hiermede is de lichtschermtheorie, ten minste zooals PRINGSHEIM haar voorstelt, veroordeeld.

Om het nauwere verband tusschen lichtabsorptie van het chlorophyl en assimilatie na te kunnen gaan, liet ENGELMANN zich een toestel, microspectraal-photometer, vervaardigen, waardoor het mogelijk was de grootte van de lichtabsorptie in de bij het onderzoek gebruikte microscopisch kleine plantendeelen te meten. De inrichting van dezen microspectraal-photometer is zoodanig, dat in het gezichtsveld twee spectra kunnen worden waargenomen. Een van deze spectra is rechtstreeks van de lichtbron afkomstig, terwijl het andere het absorptiespectrum van de plant is. Door middel van spleten, die verschillend van wijdte gemaakt kunnen worden, is het mogelijk de lichtsterkte der beide spectra op de plaatsen, die vergeleken moeten worden, aan elkaar gelijk te maken. Uit de spleetwijdten kan de betrekkelijke sterkte van het doorgelaten en daaruit die van het geabsorbeerde licht worden berekend.

Met behulp van dezen toestel bepaalde ENGELMANN de grootte van de lichtabsorptie van verschillende plantencellen in het geheele spectrum. Van dezelfde cellen werd de relatieve grootte van de assimilatie in de verschillende deelen van het spectrum gemeten. Dit gebeurde met behulp van de bacteriënmethode op twee manieren. Bij de methode der simultane waarneming werd op het plantendeel, dat onderzocht moest worden, een microscopisch klein spectrum geworpen zoodanig, dat het geheele spectrum binnen de grenzen van het voorwerp viel. Hiervoor is het noodzakelijk dat het object een cilindrischen of prismatischen vorm heeft en het chlorophyl regelmatig is verspreid, zooals bij sommige Draadwieren, Oscillariën, lange Diatomeën en ook

bij deelen van weefsels het geval is. Nu werd de verdeeling van de bacteriën rondom het plantendeel in de verschillende gedeelten van het spectrum waargenomen. Door vergelijking van de opeenhoopingen der bacteriën in de verschillende kleuren kon de relatieve sterkte van de assimilatie in die kleur worden bepaald.

Bij de methode der successieve waarneming, waarbij kleine objecten moeten worden gebruikt, werd hetzelfde voorwerp achtereenvolgens in verschillende deelen van het spectrum gebracht. Telkens werd nu de kleinste spleetwijdte, waarbij de bacteriën zich in de nabijheid van het voorwerp beginnen te bewegen, bepaald. De vergelijking der spleetwijdten gaf een overzicht van de betrekkelijke grootte der assimilatie in de verschillende kleuren. Van die lichtstralen, waarin de assimilatie groot is, zal een kleine hoeveelheid reeds in staat zijn, de zuurstofafscheiding zoo groot te maken, dat zij voldoende is voor de beweging van de bacteriën en voor deze kleur is dus de spleet nauw en omgekeerd.

Door een zeer groot aantal van dergelijke waarnemingen kwam ENGELMANN tot het resultaat, dat er een zeer nauw verband tusschen absorptie en assimilatie bestaat. De ligging der absorptiestrepen van het chlorophyl stemt volkomen overeen met de plaats, waar dit zelfde chlorophyl de sterkste assimilatie aanwijst. Het chlorophyl heeft twee sterke absorptiestrepen, één in het rood en één in het blauw; terwijl in 't groen een minimum van absorptie plaats heeft. Hiermede correspondeeren een sterk maximum der assimilatie in het rood, een tweede maximum in het blauw en een minimum van zuurstofafscheiding in 't groen. Ook de kleinere maxima en minima van absorptie en assimilatie komen met elkaar overeen. Dit resultaat wijkt af van de vroeger o. a. door SACHS en PFEFFER verkregen uitkomsten. Ook PRINGSHEIM's onderzoekingen zijn hiermede geheel in strijd. Volgens hem moeten juist minimum van absorptie en maximum van assimilatie samengaan en omgekeerd en deze meening vond hij door de uitkomsten, die hij met behulp van de bacteriënmethode verkreeg, bevestigd. Daar PRINGSHEIM echter volgens zijn eigen mededeelingen zeer veel bezwaren bij het toepassen van ENGELMANN's methode ondervond, is in dit opzicht aan zijn resultaten niet veel waarde te hechten.

Volgens SACHS en PFEFFER zijn de gele en geelgroene stralen de meest werkzame bij de assimilatie en niet de roode. Deze tegenstrijdige uitkomst is echter te verklaren uit het verschil der gebruikte methoden. SACHS en PFEFFER bezigden voor hunne proeven geheele

bladeren, dus objecten, waarin het licht meerdere chlorophyl-lagen moest doordringen. In de bovenste laag komt alleen het onveranderde licht; maar in de daarop volgende lagen doorgedrongen, heeft het licht een deel van zijn stralen verloren en wel juist de roode, die volgens ENGELMANN het meest werkzaam zijn. Daar nu de bovenste laag chlorophyl slechts een klein deel is van al het chlorophyl van het blad en dus het grootste gedeelte eigenlijk geen wit licht ontvangt, maar licht waaraan een deel der roode stralen ontbreekt, moet noodzakelijk het gevolg zijn, dat het maximum van assimilatie voor al de lagen tezamen, dus voor het geheele blad, niet meer in het rood valt, maar verschoven is naar het groene gedeelte van het spectrum. De juistheid van deze redeneering blijkt uit de proef, waarbij het licht, dat het spectrum moet vormen, vooraf door een verdunde chlorophyloplossing of een dun groen blad is gegaan. Hierdoor zijn dan de volgens ENGELMANN meest werkzame stralen tegengehouden. Werkelijk vertoont zich nu op de plaats van de absorptiebanden van het chlorophyl een minimum van assimilatie.

Die uitkomsten van ENGELMANN zijn dus ofschoon anders, niet in strijd, maar integendeel in overeenstemming met de waarnemingen der vroegere physiologen.

Dóór voor de verschillende gedeelten van het spectrum de verkregen waarden der absorptie- en assimilatiegrootte te vergelijken leerde ENGELMANN nog nauwkeuriger het verband tusschen absorptie en assimilatie kennen. Hij vond, dat niet alleen een groote absorptie met een krachtige assimilatie en geringe absorptie met zwakke zuurstofafscheiding gepaard gaat; maar tevens, dat door het geheele spectrum met alle kleinere maxima en minima van absorptie, kleinere maxima en minima van assimilatie zoo nauwkeurig overeenstemmen, dat tot een eenvoudige betrekking, een directe evenredigheid besloten mag worden.

Ten slotte stelde de bacteriënmethodede ENGELMANN in staat de assimilatie van niet groen gekleurde planten of plantendeelen te onderzoeken. Hierbij moeten worden onderscheiden die planten, waarin behalve een andere kleurstof, ook nog chlorophyl aanwezig is en die welke alleen een andere kleurstof dan chlorophyl bezitten. Over 't algemeen werd aangenomen, dat deze laatste, die dus geen bladgroen hebben, niet assimileeren en dat bij de planten, die en bladgroen en een andere kleurstof bevatten, deze kleurstof geen werkzaam aandeel aan de assimilatie neemt.

Tot de eerste groep behooren de verschillend gekleurde wieren, waarin het chlorophyl slechts onzichtbaar is door de aanwezigheid van blauwe, bruine of roode kleurstoffen.

Met behulp van de successieve bacteriënmethode bepaalde ENGELMANN het verband tusschen lichtabsorptie en assimilatie van verschillende Diatomeën, Blauwwieren als *Oscillaria* en *Nostoc*, en Roodwieren als *Callithamnion* en *Ceramium*. Deze reeksen van waarnemingen gaven tot uitkomst dat er ook bij deze gekleurde planten, evenals bij de zuiver groene het nauwste verband tusschen assimilatie en absorptie bestaat. Hetzij bij de geelbruine Diatomeën of bij de blauwe of roode wieren, steeds vond hij, dat plaatsen van maximum van assimilatie met de absorptiestrepen samenvallen, terwijl minima van zuurstofafscheiding met plaatsen van geringe lichtabsorptie overeenkomen. Voor de Diatomeën ligt een maximum van assimilatie in het rood, een minimum in 't oranje en geel, en verder het grootste maximum in 't groen. Blauwgroene cellen vertoonen het maximum in 't geel, een minimum in 't groen en 't blauw, terwijl de Roodwieren, juist tegengesteld aan groene plantendeelen, in groene lichtstralen sterk, in roode zwak assimileeren. Bij al deze planten werken dus juist de geabsorbeerde lichtstralen, dat zijn die, welke complementair zijn aan de eigen kleur van de plant, het sterkst assimilatorisch. Dit resultaat was van groot belang, want hiermede was zonder meer bewezen, dat de kleurstof, die tegelijk met het chlorophyl aanwezig is, evenals dit bij de assimilatie medewerkt. Ware de vroegere opvatting van de onwerkzaamheid dezer kleurstoffen juist, dan moest het maximum der assimilatie een andere ligging hebben, dan met de waarneming overeenkwam. Werden b.v. in de Roodwieren de groene lichtstralen door de roode kleurstof slechts geabsorbeerd, zonder dat ze medewerkten bij de assimilatie, dan moest noodzakelijk in het groene gedeelte van het spectrum slechts een geringe zuurstofafscheiding plaats hebben; terwijl in de roode lichtstralen, die weinig geabsorbeerd worden, de assimilatie voor deze planten het sterkst moet zijn. Juist het tegengestelde is het geval en op grond van deze waarnemingen verklaart ENGELMANN, dat er in het plantenrijk behalve chlorophyl nog andere kleurstoffen, »chromophyllen» voorkomen, die assimilatorisch werken. Een bevestiging vindt de theorie van ENGELMANN in de verspreiding der verschillend gekleurde wieren op verschillende diepte. Het is sinds lang bekend, dat de Groenwieren hoofdzakelijk aan de oppervlakte der zee voorkomen en reeds op geringe diepte

geheel ontbreken. In diepere lagen treden dan achtereenvolgens Blauw- en Bruinwieren op, terwijl de Roodwieren meest zeer diep leven; hoewel er natuurlijk geen sprake is van scherpe grenzen en de diepte, waarop de verschillende wieren voorkomen, bij verschillende soorten en ook in verschillende zeeën zeer verschillend kan zijn.

、Nemen wij als voorbeeld de Roodwieren. Deze krijgen de lichtstralen, nadat ze door een dikke laag water zijn gegaan. Deze laag water absorbeert hoofdzakelijk de roode en gele lichtstralen en laat alleen de blauwe en groene door, die door de plant worden geabsorbeerd en volgens ENGELMANN voor de assimilatie worden gebruikt. Werden deze blauwe en groene stralen slechts geabsorbeerd zonder bij de assimilatie gebruikt te worden, dan zou er voor de plant, daar de roode en gele stralen reeds door het water zijn geabsorbeerd, zoo goed als geen lichtstralen overblijven. Het gevolg zou zijn, dat Roodwieren op groote diepte nog veel zwakker zouden assimileeren dan Groenwieren volgens deze opvatting daar moesten doen; de Groenwieren zouden zich daar minder zwak ontwikkelen en in den strijd om het bestaan sinds lang de Roodwieren naar hooger gelegen lagen verdreven hebben. Het onderzoek leert het anders en bewijst dus, omdat de Roodwieren daar leven, waar de Groenwieren door het ontbreken van roode lichtstralen niet meer kunnen bestaan, dat die lichtstralen, welke geabsorbeerd worden, gebruikt worden bij de assimilatie. Hiermede is alweder een bewijs geleverd voor de waarheid van ENGELMANN's theorie en de onbruikbaarheid van PRINGSHEIM's lichtschermhypothese.

Vele onderzoekingen over de assimilatie van planten, die alleen een andere kleurstof, een chromophyl en geen chlorophyl bezitten, heeft ENGELMANN niet gedaan. Ter loops vermeldt hij, dat geëtiolerde kiemplanten van *Nasturtium*, in 't licht gebracht, oogenblikkelijk beginnen te assimileeren, terwijl na eenige uren de kleur nog niet zichtbaar groen geworden is. Verder nam hij waar, dat gele gedeelten van bladeren van de Goudvlier, waarin het chlorophyl geheel ontbreekt of in elk geval in uiterst geringe hoeveelheid aanwezig is, zeer goed in staat waren te assimileeren, ofschoon minder krachtig dan groene gedeelten van dezelfde bladeren. Uit deze waarnemingen meent hij voorloopig te mogen besluiten, dat ook de gele kleurstof, die zoo algemeen verspreid is, deel neemt aan de assimilatie.

Een veel uitvoeriger studie maakte ENGELMANN van de Purperbacteriën.

De Purperbacteriën zooals de bekende *Bacterium photometricum*, *Spirillum rubrum*, *Monas Okeni*, enz. zijn bewegelijke, rood gekleurde bacteriën. De meeste behooren tot de Zwavelbacteriën, dat zijn bacteriën die in water leven, dat veel organische bestanddeelen bevat. Ze verkrijgen de zwavel uit de zwavelwaterstof en hoopen haar in den vorm van kleine, lichtbrekende korreltjes in de cellen op. De roode kleurstof van de Purperbacteriën, het bacteriopurpurine, is gelijkmatig door het individu verspreid. Chlorophyl schijnt te ontbreken, want zelfs met de nauwkeurigste spectroscopische hulpmiddelen kon het niet worden aangetoond. Van deze bacteriën onderzocht ENGELMANN behalve den invloed, dien het licht op de bewegingen oefent, ook de assimilatie. Om bij deze zeer kleine objecten zuurstofafscheiding aan te kunnen toonen, moest hij een zeer gevoelig reagens gebruiken, dus bacteriëindividuen, die voor hunne beweging zeer weinig zuurstof noodig hebben en zich bovendien op plaatsen van zeer lage zuurstofspanning verzamelen. Hiervoor bleken het geschiktst te zijn de bacteriën: *Spirillum tenue*, *undula*, enz., zeer kleine Coccen, en verder zekere Infusoriën, die zuurstof van een zeer lage spanning noodig hebben. Met behulp hiervan was het ENGELMANN, volgens de vroeger beschreven methoden, mogelijk in de eerste plaats vast te stellen, dat de Purperbacteriën kunnen assimileeren, ofschoon het chlorophyl ontbreekt. De assimilatie is afhankelijk van de aanwezigheid van het bacteriopurpurine, een chromophyl, dat dus evenals het chlorophyl in staat is de energie van het licht vast te houden en om te zetten, zoodat de zuurstofafscheiding plaats heeft. Verder blijkt ook hier een verband tusschen absorptie en assimilatie te bestaan; daar de zuurstofafscheiding het sterkst is in die lichtstralen, welke het meest worden geabsorbeerd. Maar een nog belangrijker, geheel nieuwe ontdekking deed ENGELMANN hier. Hij vond, dat bij de Purperbacteriën niet alleen de lichtstralen, maar ook de donkere, ultrarode warmtestralen assimilerend kunnen werken. Deze stralen worden zeer sterk geabsorbeerd en in overeenstemming daarmee is de assimilatie in het ultrarode gedeelte van het spectrum zelfs zeer krachtig. Zon- en gaslicht werkten, nadat zij door een 4 cM. dikke laag van een oplossing van jodium in zwavelkoolstof waren gegaan, waarbij bijna alle zichtbare stralen waren geabsorbeerd, nauwelijks minder dan het onverzwakte licht.

Door deze ontdekking is gebleken, dat niet alleen chlorophyl, maar ook andere kleurstoffen assimilatie mogelijk kunnen maken, dat

niet alleen de lichtstralen, die het menschelijk oog kan waarnemen, het proces van koolzuurontleding doen plaats grijpen, maar dat ook de onzichtbare stralen in staat zijn dat te doen. Nu dit bewezen is, zegt ENGELMANN, moet het ons niet meer verwonderen als ook kleurlooze vormen gevonden mochten worden, die in het donker assimileeren.

Over de rol, die het chlorophyl en in 't algemeen het chromophyl bij de assimilatie speelt, spreekt ENGELMANN niet uitvoerig. In één van zijn werken vermeldt hij, dat het hem als 't meest waarschijnlijk voorkomt, dat het chromophyl als een optische sensibilisator werkt, als een soort overbrenger van het licht, die het licht zoodanig verandert, dat het protoplasma het voor de assimilatie gebruiken kan. Dit is een meening, die reeds vóór hem door andere onderzoekers werd uitgesproken.

Sinds de onderzoekingen van ENGELMANN zijn nu reeds verscheidene jaren verlopen, zoovele, dat er op menig ander gebied der botanie een groote verandering van opvatting heeft plaats gevonden. In dien tijd is echter aan zijn resultaten weinig toegevoegd en latere onderzoekingen hebben zijn waarnemingen slechts bevestigd. 't Is waar, nog altijd zijn er enkele, voornamelijk Duitsche botanici, die PRINGSHEIM's theorie blijven aanhangen, maar zelfs deze zijn gedwongen met de resultaten van ENGELMANN rekening te houden. Ze volgen en ENGELMANN en PRINGSHEIM, en nemen voor 't eene gedeelte van het spectrum een verband tusschen assimilatie en absorptie aan, terwijl voor 't blauwe en violette deel de lichtschermtheorie zou gelden.

Groningen, Januari 1900.