

RONDOM DE EPIDERMIS

REDE

UITGESPROKEN BIJ DE AANVAARDING VAN
HET AMBT VAN HOOGLERAAR IN
DE PLANTKUNDE AAN DE LANDBOUW-
HOGESCHOOL TE WAGENINGEN OP
17 FEBRUARI 1967

DOOR

DR. A. L. STOFFERS



H. VEENMAN & ZONEN N.V. - WAGENINGEN

*Mijne Heren leden van het Bestuur van de Landbouwhogeschool,
Mijnheer de Rector Magnificus,
Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren, Docenten en Leden van de
wetenschappelijke, technische en administratieve staf,
Dames en Heren Studenten,
en voorts Gij allen die door Uw aanwezigheid blijk geeft van Uw
belangstelling,*

Zeer gewaardeerde toehoorders,

Een van de eerste taken die een nieuw benoemde hoogleraar te verrichten krijgt is in het algemeen het in ontvangst nemen van gelukwensen. De vraag kan echter naar voren komen hoe deze gelukwensen geïnterpreteerd moeten worden indien de benoeming het bezetten van een leerstoel in de plantkunde betekent, waarbij het onderzoek zich vooral op anatomische en morfologische problemen zal concentreren. Een vraag die bepaald klemmend gaat worden, naarmate de dag nadert waarop – bij traditie – het ambt officieel aanvaard zal worden door het uitspreken van een inaugurele rede, handelend over een onderwerp uit het vakgebied. Immers, in het Leerboek der Plantkunde¹⁾ lezen we op pag. 198: 'De vergelijkende vormbeschouwing is een tak van wetenschap, die onze bol- en knoldragende, doornige, rankende, knoppende, bloeiende, bestuivende, vruchtdragende en zaadzettende plantenwereld zó lang heeft bekeken en vergeleken tot hij, ook bij de ingewikkeldste bloemplanten, slechts vijf delen overhield, n.l. voor-kiemen, wortels, stengels, bladen en sporehouders, d.w.z. alleen maar die delen welke wij ook kennen bij de varens. Na 1917 menen velen ook de bladen en wortels te hebben wegvergeleken'. Ter verduidelijking van deze laatste zin lezen we in hetzelfde leerboek op pag. 296: 'Zo blijft van wortel, stengel en blad alleen de stengel als grondvorm over'. Men zou hieraan toe mogen voegen, dat er voor de morfoloog derhalve zeer weinig overblijft wanneer wij bedenken dat de sporehouders als metamorfe stengels of bladeren beschouwd kunnen worden.

Ook voor de anatomische richting schijnt de situatie niet zo gunstig. Bijna tien jaar geleden betoogde Professor REINDERS-GOUWENTAK²⁾ tijdens een gelijksoortige plechtigheid als deze, dat een tijdelijke despecialisatie in de plantkunde kon worden waargenomen. Deze zou gevolgd worden door een nieuwe specialisatie in een experimentele

dan wel geheel of overwegend anatomische richting. Ik meen dat nu, anno 1967, gesteld mag worden, dat herstel van deze – kennelijk descriptieve – anatomie niet heeft plaats gevonden.

Het uitblijven van dit herstel is mogelijk verklaarbaar met de uitspraak van de anatoom METCALFE³⁾: 'The study of plant anatomy is not popular, especially with the younger botanists, it seldom receives the attention that it merits in universities, there are comparatively few botanists who take the subject seriously, and there are many who regard plant structure as a branch of knowledge on a lower intellectual plane when it is compared with the exciting developments in genetics, cytology, and plant physiology which are taken place at the present time'. Een merkwaardige situatie dus voor een tak van de plantkunde, die in feite een knooppunt voor de andere richtingen zou moeten zijn. Ik zou niet graag betogen, dat er geen anatomisch onderzoek heeft plaats gehad gedurende de laatste decennia. Integendeel. Afgezien van bijdragen door een enkele anatoom die deze richting beoefende omwille van de anatomie, zijn belangrijke anatomische bijdragen geleverd door taxonomen en physiologen. Daarom kunnen we het ogenschijnlijk in discrediet raken van de anatomie ook positiever zien, n.l. door de sterke integratie van de anatomie in de andere botanische richtingen. Enerzijds omdat anatomische kenmerken grote waarde bleken te hebben voor de taxonomie, anderzijds omdat de relatie tussen vorm en functie sterker op de voorgrond werd geplaatst in de z.g. experimentele richtingen. Wij zien dit vorm – functie probleem op verschillende niveaus optreden:

1. in de *submicroscopische morfologie* waar micromorfoloog en celfysioloog hand in hand gaan en vaak zelfs in een en dezelfde persoon verenigd zijn;
2. in de anatomie, die ik in navolging van SASSEN⁴⁾ liever zou willen aanduiden als *microscopische morfologie*;
3. in de *macroscopische morfologie* waar de relatie organisme – milieu naar voren komt, en wij direct aanknopingspunten met de vegetatiekunde krijgen.

Tegen deze achtergrond mag ik vanmiddag Uw aandacht vragen voor enige problemen die samenhangen met de opperhuid van de plant, de *epidermis*. Wanneer wij de aride en semi-aride gebieden in de tropen bekijken, dan valt de sterke overeenkomst in het aspect van de vegetatie van ver uiteenliggende gebieden direct op. De species die deze vegetatie vormen zijn weliswaar verschillend en behoren vaak tot geheel verschillende families, maar zij vertonen een zeer sterke overeenkomst in morfologische bouw. Cactaceae, succulente Euphorbiaceae, Asclepiadaceae en sommige Asteraceae zijn in dit opzicht veel genoemde planten in verband met het verschijnsel dat we als *convergentie* aanduiden. Genoemde groepen behoren tot de stam- en

bladsucculenten en deze vorm stelt hen in staat ook onder zeer ongunstige, droge milieu-omstandigheden te leven. Deze aanpassing aan zeer droge omstandigheden zouden we mogen zien als een voorlopig (?) eindstadium in een ontwikkelingsproces. Immers, er wordt algemeen aangenomen dat het leven in het water is ontstaan als eenvoudige, eencellige organismen, die door specialisatie in zeer uiteenlopende richtingen de tegenwoordige vormen hebben voortgebracht.

Door ontwikkeling van gespecialiseerd leidingweefsel voor het transport van voedingstoffen ontstonden tientallen meters lange bruinwieren, die op grote diepte in zee kunnen voorkomen; door zeer gecompliceerde voortplantingsvormen kunnen roodwieren in water van verschillende diepte, temperatuur en zoutgehalte en bij sterk uiteenlopende lichtintensiteiten voorkomen. Deze specialisaties stelden de plant echter niet in staat het water te verlaten en een terrestrische levenswijze te gaan voeren. Hoewel in de loop van de geschiedenis vele Thallophyten als landbewoners ontstaan zijn, veelal weliswaar bewoners van vochtige standplaatsen, mogen we wel zeggen dat de hoogste vorm van aanpassing aan het landleven gevonden wordt bij de zaadplanten. Deze aanpassing is in sterke mate gericht op het, onafhankelijk van het milieu, in stand houden van de waterbalans. Dit werd bereikt:

1. door de vorming van een voor water ondoordringbare, afsluitende laag aan het oppervlak van de plant, teneinde onnodig waterverlies te voorkomen: de cuticula of gecutiniseerde buitenwanden van de epidermis,
2. door de ontwikkeling van een aangepast wortelstelsel voor opname van het water,
3. door een adequaat transportsysteem voor een snelle en effectieve verdeling van het water door de plant.

De cutinisering van de celwanden had echter een sterk verminderde diffusie van het voor de fotosynthese noodzakelijke koolzuur naar het assimilerende weefsel tot gevolg. Teneinde dit bezwaar te ondervangen werden huidmondjes ontwikkeld: regelbare openingen in het oppervlak waardoor de gaswisseling kon plaatsvinden.

De inhoud van het begrip epidermis heeft in de loop van het morfologisch onderzoek grote veranderingen ondergaan. Door de oude anatomen werd de term in zuiver *topografische* zin gebruikt, n.l. voor de buitenste weefsellaag van de plant. Men was echter nog niet in staat haar scherp tegen schors en cuticula af te grenzen. MALPIGHI en ook de engelsman GREW hadden reeds een zeer redelijke voorstelling van de cellulaire opbouw van de epidermis, maar zij waren hun tijd ver vooruit. Meer dan honderd jaar later kwam men tot – nu onbegrijpelijke – interpretaties van het microscopische beeld. Ontkende SAUSSURE met grote stelligheid enige structuur in de epidermis, an-

deren zoals o.a. DU HAMEL, meenden in het systeem van celwanden spiervezels te moeten zien of zelfs lymfhevaten zoals HEDWIG. Eerst in de dertiger jaren van de vorige eeuw werd de epidermis als een eigen cellaag onderkend, doordat TREVIRANUS dwarsdoorsneden door bladeren wist te vervaardigen. In diezelfde tijd werd ook voor het eerst een verband naar voren gebracht tussen epidermismvorming en milieu. MEYEN (1838)⁵) nam namelijk waar dat bij gentianen de gegolfde tangentiale celwanden des te duidelijker naar voren kwamen naarmate het milieu waarin de plant gegroeid was vochtiger was. Hij meende dan ook dat de vorm van de epidermiscellen klimatologisch bepaald werd. Door middel van de dwarsdoorsneden werd de histologische zelfstandigheid van de epidermis duidelijk waarneembaar, doordat de elementen onderling een veel sterkere samenhang vertonen dan de daaronderliggende schors. Hierdoor werd een *histologisch* moment in de definitie van het epidermisbegrip gebracht: alleen wanneer de buitenste cellaag zich morfologisch van het er onder liggende weefsel onderscheidt werd van epidermis gesproken. Daarom zouden ondergedoken waterplanten in het algemeen geen epidermis hebben. Maar hoe te handelen bij het blad van Ficus waar uit een oppervlakte cellaag meerdere cellagen ontstaan zoals KROCKER⁶) waarnam, een verschijnsel dat ook bij Buxus, het palmboompje en zeer speciaal bij de luchtwortels van epiphytische orchideeën en klimmende Araceae gevonden wordt? De discussie hierover leidde tot een bijzonder belangrijke ontwikkeling: het *ontogenetisch* onderzoek. Van grote betekenis was hierbij de ontdekking door HANSTEIN (1868)⁷) dat bij Angiospermen het vegetatie punt van de stengel niet uit een topcel gevormd wordt zoals bij de varens, maar uit enige boven elkaar liggende meristeemlagen bestaat, de z.g. *histogenen*. Erzouden als regel drie histogenen voorkomen: het dermatogeen waaruit de epidermis, het peribleem waaruit de schors en het plerom waaruit de centrale cylinder gevormd wordt. Reeds spoedig werd door o.a. DE BARY, GOEBEL en HABERLANDT vastgesteld, dat deze indeling zeker niet zo stringent is als HANSTEIN had gemeend. Belangrijk is wel dat steeds een ontwikkeling van de epidermis uit het dermatogeen werd waargenomen, waardoor deze behalve histologisch ook ontogenetisch een zeer grote zelfstandigheid kreeg.

In 1928 komen Buder en medewerkers⁸) tot een *Corpus-tunica theorie*, waarbij het vegetatiepunt wordt opgevat als een centraal deel (*corpus*) waarin zowel periclinale als anticlinale delingen optreden, en dat omhuld wordt door een mantel (*tunica*), waarin alleen anticlinale delingen voorkomen, teneinde de diktegroei van het centrale deel bij te kunnen houden. BUDER ziet echter welbewust van iedere histogenetische betekenis van corpus en tunica af. Door het opwekken van polyplioide cellen door middel van een colchicine-behandeling, de z.g. 'cytochimeren', kon later worden aangetoond dat de tunica uit één tot vijf lagen bestaat waarbij elke laag uit één initiaalcel gevormd wordt. Indien de tunica één cellaag dik is, zoals bijv. bij de klimop (Hedera

helix) en helmkruid (*Scrophularia nodosa*) levert de tunica de epidermis, in alle andere gevallen wordt de epidermis door de buitenste tunica-laag gevormd⁹). Hiermee wordt de zelfstandigheid van de epidermis, voor zover het de stengel betreft, nog duidelijker aangetoond.

Bij organen die geen of slechts geringe secundaire diktegroei vertonen, zoals het blad en de meeste kruidachtige stengels, blijft de epidermis in tact. Indien er echter een secundaire diktegroei plaats vindt, zoals het geval is bij bomen en heesters, dan wordt de epidermis in het algemeen afgestoten en vervangen door een secundair weefsel n.l. de producten van het kurkcambium, dat als regel subepidermaal wordt aangelegd.

Nu we in grote lijnen de herkomst van de epidermis hebben nagegaan, willen we aandacht geven aan de vorm en de functie. De betekenis van de functie was reeds door PFITZER en WESTERMAIER maar vooral door HABERLANDT benadrukt. HABERLANDT¹⁰) beschouwde zelfs als epidermis alleen weefsel waarvan de anatomische kenmerken duidelijk op een beschermende functie wijzen. Bescherming o.a. tegen een overtollig waterverlies, tegen de nadelige gevolgen van een te grote instraling, tegen infectie van pathogenen en tegen een willekeurige bevruchting. Als gevolg van de grote verscheidenheid in functie vinden we dan op cellulair niveau een aantal sterk uiteenlopende celtypen naast een grote vormenrijkdom in beharing, vorm van huidmondjes en papillen. Deze vormenrijkdom maakt dat de epidermis een kenmerk van taxonomische betekenis kan leveren. Het gebruik van epidermiskenmerken in de determinatie van blad-stukjes is o.a. door STEWART¹¹) in Nairobi toegepast ten dienste van het dieroecologisch onderzoek. Om inzicht in de oecologie van de in het wild levende herbivoren van Oost-Afrika te krijgen bleek het noodzakelijk de niet verteerde bladresten in maaginhoud en faeces te kunnen determineren. In hoeverre deze toepassing slechts regionale betekenis heeft dient te worden afgewacht.

Binnen de celtypen van de epidermis worden drie groepen veelvuldig waargenomen. Het meest algemeen is de platte, isodiametrische cel, waarvan de anticlinale wanden sterk gegolfd zijn, zodat onder het microscoop bij bovenaanzicht een legpuzzleachtige structuur te zien is. Boven de bladnerven zien we eveneens platte, maar langgerekte cellen optreden, een type dat bij lint- en lijnvormige bladeren van de meeste grassen, evenals bij iris en ui voorkomt. Het derde type wordt gevormd door cellen die aanmerkelijk hoger zijn dan hun doorsnede bedraagt. Zij kunnen sterk verdikte wanden bezitten zoals bij de meeste zaden, ofwel onverdikte wanden waarbij zij dan dienst doen als waterreservoir, zoals bij de tropische kalebas en skopappel. Kenmerkend is steeds dat tussen de cellen geen intercellulaire holten aanwezig zijn, en dat aan de lucht blootgesteld, de buitenwand voorzien wordt van een cuticula.

De *cuticula* werd reeds in 1834 door BRONGNIART¹²) voor het eerst waargenomen, die haar kenmerkte als een huidje zonder cellulaire

structuur, dat na langdurige maceratie met water zowel bij land- als waterplanten geïsoleerd kon worden en waarin knoopsgatachtige openingen de plaats van de stomata aangaven. Het is nu gebleken, dat de cuticula van de bladeren uit meerdere lagen bestaat, die onderling in fysische en chemische eigenschappen verschillen. In ideale gevallen wordt de celluloselaag van de celwand in buitenwaartse richting achtereenvolgens gevolgd door een pectinelaag, een cutinelaag en tenslotte een waslaag geheel aan het buiten oppervlak. De overgang tussen deze lagen is echter niet abrupt en met name de cutinelaag is sterk doortrokken van waslamellen. De cutinelaag plus de waslaag vormen nu strikt genomen de cuticula.

De opbouw is echter meestal niet zo mooi en duidelijk. Veelal worden in de celwand door elkaar cutine en waslagen in een cellulose- en pectine-skelet gevonden. In dergelijke gevallen spreken we liever van gecutiniseerde celwanden. Overigens komen de was- en cutine lamellen ook in de cellulose en pectine lagen onder de echte cuticula voor. Het is dan ook begrijpelijk dat het onderzoek zich vooral geconcentreerd heeft op de bouw en physiologie van de cuticula in strikte zin, temeer daar met behulp van het enzym pectinase de cuticula vrij gemakkelijk van het blad geïsoleerd kan worden, zoals bijv. bij *Gasteria* en *Agave* gedaan is. Helaas is tot voor kort het onderscheid tussen cuticula en cuticulaire lagen niet zo sterk doorgevoerd, zodat men regelmatig in het ongewisse verkeert of het onderzoek op de cuticula of op de cuticulaire lagen betrekking heeft.

Uit onderzoek van MATIC¹³⁾ evenals van BAKER en medewerkers¹⁴⁾ is bekend dat de cutinelaag gevormd wordt door vetzuren met ketens van 18 C-atomen, waar eindstandig en in het midden van de keten hydroxylgroepen voorkomen. HEINEN¹⁵⁾ vond in zijn onderzoek over de de enzymatische afbraak van cutine dat hier tenminste twee enzymen bij betrokken zijn, t.w. cutine-esterase dat de hydrolyse van de esterbindingen kataliseert en carboxycutine-peroxydase dat de breuk van peroxyde-bridgen kataliseert en zo twee ketens van hydroxyvetzuren vrij maakt. Als basisstructuur van cutine wordt dan door HEINEN aangenomen een complex van vetzuren die onderling door peroxydebridgen verbonden worden en zo dubbel of triple eenheden vormen. Verestering van de eindstandige hydroxylgroepen met de carboxylgroepen van twee vetzuurmoleculen doet een gesloten eenheid van een dubbele keten ontstaan, terwijl een verestering aan een zijde de mogelijkheid tot een binding met een ander molecuul openlaat. Vrije hydroxylgroepen kunnen dan ook aan andere ketens gekoppeld worden, waardoor een driedimensionale, polymere structuur ontstaat. Bij de vorming van cutine zou dan een precursor door de cellulose laag van de celwand naar buiten moeten gaan, waarna onder invloed van zuurstof een polymerisatie tot cutine plaats heeft. In dit verband mag dan het onderzoek van BOLLIGER¹⁶⁾ genoemd worden die met behulp van het electronenmicroscop aantoonde, dat in jonge bladeren van *Philoden-*

dron scandens onverzadigde vetzuren als 80-200 Å grote lipoiddruppeltjes aanwezig waren. Het transport hiervan door de cellulose laag had passief plaats, d.w.z. door middel van diffusie en cuticulaire transpiratiestroom.

In de zo gevormde cutinelaag komen waslamellen voor, terwijl op het buitenste oppervlak een wasfilmpje gevormd wordt, dat spoedig nadat het blad uit de knop is ontstaat. Dit waslaagje wisselt zeer sterk in dikte. Bij Hygrophyten, dus vochtminnende planten, ligt het in de grootte-orde van 0.1-0.2 μ en is met behulp van het lichtmicroscop niet zichtbaar te maken, terwijl bij de waspalm *Ceroxylon andicolum* de waslaag tot 5 mm dik kan zijn. De chemische samenstelling van deze waslagen variëren niet alleen sterk van plant tot plant, maar er blijkt ook een groot verschil te bestaan tussen de was in de cutinelaag en de oppervlaktewassen. Verwante soorten produceren echter wassen van identieke of sterk overeenkomstige samenstelling (KREGER¹⁷), zodat de wassamenstelling een taxonomisch kenmerk kan zijn. De beschermende werking van de cuticula in verband met de instandhouding van de waterbalans, moet in eerste instantie meer aan de wasvorming dan aan de cutinevorming worden toegeschreven.

De waslaag aan het oppervlak van de plant vormt als regel geen vlakke, aaneengesloten laag. Bij suikerriet blijkt de was in de vorm van loodrecht op het oppervlak staande staafjes aanwezig te zijn. Later is voor vele bladoppervlakken aangetoond, dat ook daar de was, in zeer uiteenlopende, vaak waaiervormige, onder een hoek met het oppervlak staande, structuren aanwezig is. De vorming van deze oppervlaktewassen schijnt beperkt te zijn tot jonge en in vele gevallen de groeiende bladeren. Bij jonge bladeren van de kool en van de gele ganzebloem (*Chrysanthemum segetum*) wordt bij het verwijderen van de oppervlakte waslaag deze spoedig door een nieuwe vervangen. Bij volwassen bladeren blijkt dit echter niet meer mogelijk.

De vraag op welke wijze de was het oppervlak bereikt kan momenteel nog niet met zekerheid beantwoord worden. Het voorkomen van de wasstaafjes en wasplaatjes deed het bestaan van poriën veronderstellen. In 1962 meenden HALL en DONALDSON¹⁸) deze waargenomen te hebben. Bij het regelmatig verwijderen van de gevormde oppervlaktewas kunnen bij *Trifolium repens* en *Brassica oleracea* bij een 80.000 tot 200.000-voudige vergroting kratertjes worden waargenomen waardoor de was naar boven komt. Zij hebben echter niet kunnen aantonen, dat deze kratertjes zich naar binnen toe voortzetten tot aan het protoplasma. SCHIEFERSTEIN en LOOMIS¹⁷) toonden echter aan dat was door een pasgevormde cuticula nog naar buiten kan treden. Dit vermogen gaat verloren wanneer de cuticula dikker wordt. Opvallend is, dat in de laatste jaren meer en meer getracht wordt een verband te leggen tussen wasuitscheiding en het voorkomen van ectodesmata.

Ectodesmata zijn structuren in de buitenwand van de epidermis-cel,

die in 1939 door SCHUMACHER en HALBSGUTH²⁰⁾ ontdekt werden en sindsdien een punt van discussie en controverse zijn geweest. Reeds lang is bekend, dat fijne protoplasma-draden door de celwand heen lopen en zo meercellige organismen tot een protoplasmatisch geheel maken: de plasmodesmata. Deze kunnen na fixatie en met een juiste kleuring zichtbaar gemaakt worden o.a. vrij gemakkelijk bij de marctak. Maar ook de stippelkanalen in de steencellen zijn een duidelijke aanwijzing voor het bestaan van plasmaverbindingen tussen de cellen. SCHUMACHER en HALBSGUTH hebben er nu direct op gewezen, dat de – tot aan de cuticula doorlopende – ectodesmata niet identiek zijn met de plasmodesmata, omdat fixatie en kleurmethode voor plasmodesmata de ectodesmata niet zichtbaar maakten en omgekeerd. Daarenboven blijkt dat de aantoonbaarheid van ectodesmata niet alleen afhankelijk is van de fixatiemethode, maar dat uitwendige factoren als lichtinvloed, temperatuur en vochtigheid alsmede een zeker dag- en nachtrythme een rol spelen. Blootgesteld aan tabaksrook of in een atmosfeer waarin blauwzuur, ether, koolmonoxyde of een verhoogde kooldioxyde concentratie aanwezig is verdwijnen de ectodesmata. Applicatie van aminozuren, ascorbinezuur en het onkruidbestrijdingsmiddel 2,4-dichloorphenoxyazijnzuur (2,4-D) doet de ectodesmata sterk toenemen, terwijl parathion en metasystox in de normaal gebruikte concentratie geen invloed hebben. Vermelden wij hierbij nog dat bij verwelken de ectodesmata reversibel verdwijnen en dat SEEVERS²¹⁾ gelijksoortige structuren zonder fixatie maar met behulp van het polarisatiemicroscop kon aantonen, dan beschikken we over voldoende argumenten om tot een plasmatische structuur van de ectodesmata te kunnen besluiten. Argumenten tegen deze structuur vinden we vooral in het feit dat op het ogenblik electronenmicrogrammen alleen fibrillen laten zien en geen lamelstructuren zoals een endoplasmatisch reticulum, hetgeen verwacht zou mogen worden wanneer we met een echte plasmastructuur te maken hadden. De vraag of ectodesmata inderdaad plasmastructuren zijn, en wel uitstulpingen van het protoplasma in de celwand, dan wel vulvloeistoffen van intermicellaire ruimten, aantoonbaar wanneer de vloeistof reducerende stoffen bevat, is zeker nog niet beantwoord.

Dat deze structuren wel een rol kunnen spelen bij opname en afgifte van stoffen wordt algemeen aangenomen. Deze zienswijze wordt vooral gesteund door onderzoek van FRANKE²²⁾ die op autoradiogrammen van bladeren van spinazie en viooltjes een duidelijke zwarting vond op plaatsen die in de controle een ophoping van ectodesmata te zien gaven. Aangezien de ectodesmata echter van het cellumen tot aan de cuticula lopen, kan aanvoer van wassen tot aan de cuticula eventueel door de ectodesmata plaatsvinden. Transport door de cutinelaag zal dan toch op andere wijze moeten plaats hebben.

Keren wij terug naar de cuticula. De bouw van de oppervlakte

lagen levert een duidelijke bescherming tegen overtollig waterverlies indien de cuticula of de cuticulaire lagen voldoende ontwikkeld zijn. Bij hoge temperatuur en geringe luchtvochtigheid zijn precursors van cutine en wassen aan een sterke oxydatie en uitdroging onderhevig wanneer zij het oppervlak bereiken. Dit resulteert in de vorming van een glimmende, vernis-achtige laag op de epidermiscelwand: de scleromorfe droogteplanten. Tijdens een onderzoek van de waterhuishouding bij planten uit kalk- en diabaasvegetaties op Curaçao kwamen wij tot de conclusie dat dit type droogteplant zeer economisch werkt. Transpiratie had plaats op gunstige tijden van de dag, d.w.z. in de ochtenduren en de late namiddag. Gedurende de warme uren viel de transpiratie door het sluiten van de huidmondjes op niet-meetbare hoeveelheden terug.²³⁾ Dit betekent echter nog niet dat de cuticula niet permeabel zou zijn. De doorlaatbaarheid voor water komt duidelijk tot uiting in de cuticulaire transpiratie, voor polaire stoffen o.a. in de zoutresidues op bladeren van planten van zilte standplaatsen, voor niet-polaire stoffen in de opname hiervan na bladapplicatie.

De grootte van de permeabiliteit is afhankelijk van de ouderdom van de cuticula en het milieu, maar vooral van de aanwezige was, waarbij niet alleen de oppervlakte was, maar vooral de ingebedde waslamellen van belang zijn. Cactaceae, Agaves, succulente Euphorbiaceae en Asclepiadaceae hebben een zeer goed ontwikkelde cuticula, die echter toch tot op zekere hoogte voor water permeabel is. Genoemde groepen hebben ingezonken stomata, zodat in gesloten toestand stomataire transpiratie niet plaats heeft. Ik mag U hiervan een voorbeeld geven. Een exemplaar van de bolcactus *Echinocactus wislizeni* had een gewicht van niet minder dan 49,4 kg, bevatte 45 kg water en had een oppervlak van 1.56 m². In een toestand van volledige waterverzadiging verloor dit exemplaar door cuticulaire transpiratie 3 ‰ van zijn gewicht per dag. Maar met toenemend waterverlies verminderde de transpiratie-intensiteit. Na 28,6% water verloren te hebben viel de transpiratie terug op 7% van de beginwaarde. Dit terugvallen van de transpiratie is een zeer belangrijk verschijnsel in het werkings-mechanisme van de cuticula en wordt wel aangeduid als *incipient drying*. Voor het zoeken naar een verklaring dienen we te bedenken dat de in de cuticulaire lagen en in de cuticula aanwezige cutine polaire groepen bezit, waardoor een zekere imbibitie tot stand komt. De wasplaatjes die hier ingebed liggen zwellen niet op maar schuiven uit elkaar naarmate de imbibitiegraad van het cutine toeneemt. Tijdens de cuticulaire transpiratie verlopen twee processen: diffusie door de lagen naar het oppervlak en verdamping op het oppervlak. Door de hoge interne weerstand zal de diffusiesnelheid kleiner zijn dan de verdampingsnelheid, waardoor een verdichting van de buitenste lagen optreedt en diffusie nog sterker wordt tegengegaan. Dit treedt in versterkte mate op wanneer aanvoer uit het parenchymatisch weefsel afneemt als gevolg van het optreden van een verzadigingsdeficiet. Dit proces is reversibel.

Indien de cuticula of de cuticulaire lagen niet voldoende ontwikkeld zijn, dan zal de beschermende werking ook onvoldoende zijn. Ondanks het sluiten van de stomata zal een sterk waterverlies plaats vinden. Hierin moeten we de oorzaak zoeken van het zo spectaculair verschijnsel van de boomgrens. Waar in Noord-Europa de boomgrens door de spar, *Picea excelsa*, gevormd wordt, valt deze ongeveer samen met de juli-isotherm van 10°C. In de Alpen vinden we de boomgrens – indien deze eveneens door *Picea* gevormd wordt – bijna steeds 900 m beneden de sneeuwrens, zodat we ook hier zouden kunnen veronderstellen dat de zomerwarmte een belangrijke rol speelt. Tijdens een oecologisch onderzoek gedurende de wintermaanden toonde MICHAELIS²⁴⁾ aan, dat juist boven de boomgrens tijdens zonschijn een aanmerkelijk waterverlies uit de naalden van de spar plaats vond. Uit de bevroren bodem kan geen compensatie voor dit verlies geleverd worden, zodat in de cellen de osmotische waarden sterk stijgen en waarden van 65 Atm. overschrijden. Deze lethale waarden worden vooral in de nawinter snel bereikt. De verslechtering van de waterbalans wordt over een slechts gering hoogteverschil vooral juist boven de boomgrens gevonden. Hiervoor kan men niet een sprongsgewijze verslechtering van het klimaat verantwoordelijk stellen omdat eenzelfde verschijnsel voor de *Rhododendron* vegetatie en voor een *Pinus montana* vegetatie valt waar te nemen, echter steeds op andere hoogten. De oorzaak van de kritieke situatie voor een bepaalde soort op een bepaalde hoogte moet dan ook gezocht worden in interne factoren, met name in een plotselinge afname van de vorst-resistentie. MICHAELIS veronderstelde dan ook dat de beschermende werking van de cuticula eerst bij een bepaalde ontwikkeling efficient zou worden. Is de vegetatietijd te kort of zijn de zomertemperaturen te laag, dan zouden de cuticulaire lagen onvoldoende ontwikkeld worden en een te sterke cuticulaire transpiratie mogelijk maken. Voor de boomgrens moeten dus zowel de warmteverhoudingen in de zomer als de koude in de winter verantwoordelijk gesteld worden en niet slechts één van beiden. Waar wij nu weten dat bij de vorming van de cuticula enzymatische processen een rol spelen, wint de zienswijze van Michaelis aan kracht. Bovendien wees recent onderzoek van SITTE en RENNIER²⁵⁾ over de ontwikkeling van cuticulaire wanden in eenzelfde richting. Met behulp van het polarisatiemicroscop werd bij 14 verschillende planten-soorten een duidelijk verschil in opbouw van de cuticulaire wanden aangetoond. Boven de positief dubbelbrekende celluloselaag bleken één tot drie lagen aanwezig te zijn, die polarisatie-optisch onderling afwijken. Bij *Ficus* zijn in totaal vier lagen aanwezig, waarvan de eerste (de cellulose-laag) en de derde een positieve, de tweede en de vierde laag een negatieve dubbelbreking vertonen. De positieve dubbelbreking in de derde laag kan niet verklaard worden door de aanwezigheid van cellulose te veronderstellen aangezien de anisotropie bij extractie of smelten van de wassen practisch geheel verdwijnt. De buitenste la-

gen zijn dan niet meer tegen elkaar af te grenzen, terwijl cytochemische reacties op een sterke overeenkomst tussen deze lagen wijzen. Deze lagen bestaan overwegend uit was. Voorts blijkt dat bij vorming deze waslagen eerst ontstaan wanneer het blad zijn uiteindelijke grootte heeft bereikt. Aangezien *Picea* eveneens vier van deze lagen te zien geeft is het zeer aannemelijk dat ook hier de wasafzettingen in het laatste stadium van de ontwikkeling plaats heeft. Worden nu deze processen door te lage temperaturen geremd of is de vegetatietijd te kort, dan zullen de waslagen niet meer gevormd worden. Op deze wijze kan de door Michaelis gegeven verklaring voor het verschijnsel van de boomgrens sluitend gemaakt worden.

In nauwe relatie tot de permeabiliteit voor water staat de cuticulaire excretie, die belangrijk kan zijn bij de regulatie van de organische en minerale samenstelling van de bovengrondse delen van de plant. Hoewel dit een zuiver fysiologisch-oecologisch verschijnsel is, mag ik het even aanstippen. Polaire stoffen kunnen permeëren door de cuticula en cuticulaire wanden via hydrophiele pectine lagen en na imbibitie via het cutine. Hierdoor kan een soortspecifiek milieu op het bladoppervlak ontstaan dat o.a. door RUINEN²⁶) als 'phyllosfeer' wordt aangeduid, een milieu dat zeer waarschijnlijk een grote rol speelt bij de ontwikkeling van een epiphyllie flora.

Omgekeerd is het ook mogelijk dat polaire stoffen door deze lagen naar binnen dringen. Hier doen zich echter vooral moeilijkheden voor bij aanwezigheid van een goed ontwikkelde oppervlakte waslaag. Een druppel water zal n.l. op dit hydrophobe oppervlak niet alleen potentieel een grote contacthoek – de hoek tussen oppervlak en raaklijn aan de druppel – vertonen, maar zelfs niet in contact kunnen komen met de cuticula door de opstaande wasplaatjes. Door gebruik van oppervlaktespanning verlagende middelen wordt dit ondervangen, een methode die b.v. gebezigd wordt bij de formulering van onkruidbestrijdingsmiddelen. Transport door de cuticula is in hoofdzaak een kwestie van diffusie, zoals aangetoond is bij cuticulae van appels met behulp van o.a. C^{14} -ureum en $Na^{22}Cl$. De permeabiliteit bleek echter zeer gering te zijn, daar niet meer dan 5 % diffundeerde. GOODMAN en ADDY²⁷) concluderen dan ook, dat na het transport door de cuticula een actieve opname moet plaats hebben teneinde het ontstaan van een gradient te bewerkstelligen. Hierbij zouden wij weer kunnen denken aan een eventuele functie van ectodesmata. Indien deze reeds eerder genoemde structuren werkelijk protoplasma uitlopers in de celwand zijn, dan kan hier de noodzakelijke opname plaats hebben. Zeer recent is door HEINEN²⁸) aangetoond, dat ook bij plantaardige organismen de opname van ionen actief plaats heeft en direct gekoppeld is aan de ademhalingsketen en op dezelfde wijze verloopt als in de dierlijke cel in de mitochondriën.

Transport van niet-polaire stoffen is door het sterk lipoide karakter van de cuticula geen probleem. Het is dan ook meerdere malen aan-

getoond, dat deze stoffen zeer snel door de cuticula heendringen, indien deze laatste tenminste niet al te dik is.²⁹⁾

Uit dit alles blijkt duidelijk, dat de epidermis door de cuticula-vorming een zeer belangrijke functie heeft bij de instandhouding van de waterbalans. Een beschermende werking tegen waterverlies kan haar ongetwijfeld toegekend worden. Minder duidelijk zijn de andere beschermende invloeden die haar worden toegeschreven.

Bij de bescherming tegen een te sterke U.V.-straling, waaraan met name de gebergteplanten zijn blootgesteld, speelt de cuticula echter geen rol. Toch is gebleken dat straling met een golflengte van 220-350 m μ , minder door de bladepidermis wordt doorgelaten dan het zichtbare licht.³⁰⁾ Dit moet echter worden toegeschreven aan in het celvocht opgeloste stoffen, waarbij de gemeten absorptie-spectra in de richting van flavonen en polyfenolen wijzen. De absorptie van U.V.-straling kan in korte tijd grote wijzigingen ondergaan, zodat een zeer intensieve stofwisseling in de epidermiscellen waarschijnlijk is.

Bescherming tegen pathogenen is minder duidelijk sinds werd aangetoond, dat schimmels en bacterien naast pectine- en cellulose-splitende enzymen ook cutinase kunnen bezitten. De cutine splitende activiteit blijkt daarenboven sterk afhankelijk te zijn van de specifieke parasiet-waardplant verhouding. Hoe groter de specificiteit van de parasiet is, des te hoger is de enzymatische activiteit van het cutinase voor de cutine van de betreffende waardplant zoals LINSKENS en HAAGE³¹⁾ aantoonde.

Hierin is mogelijk een verklaring te zoeken voor het verschijnsel dat *Colletotrichum graminicola* op bladeren van de maïs snel naar binnen dringen, terwijl dit niet mogelijk is op bladeren van engels raagrass (*Lolium perenne*) en kropaar (*Dactylis glomerata*).³²⁾ Er is zelfs een geval bekend dat de cuticula een infectie stimuleert in plaats van bescherming te bieden. Indien de epidermis van de aardappelstengel verwijderd wordt blijken de zoösporen van *Synchytrium endobioticum*, de verwekker van de aardappelkanker, niet in het weefsel binnen te kunnen dringen. Dit gebeurt wel indien epidermis en cuticula in tact zijn. Met behulp van microchemische methoden was het mogelijk in deze zoösporen een vetdruppeltje aan te tonen. Bij aanraking van de cuticula komt dit vetdruppeltje vrij, 'bevochtigt' de cuticula en lost deze op, waarna de zoöspore gemakkelijk binnendringt.³³⁾

Hiermee zijn we via de epidermis bij de fytopathologie aangekomen en de vraag naar eventuele pathologische verschijnselen van de epidermis is slechts een kleine stap. Dit aspect dient bij een morfologische beschouwing van de epidermis dan ook aandacht te krijgen. Op beschadigingen van de epidermis reageert de plant meestal met de vorming van een wondperiderm, waardoor het beschadigde deel van een afsluitende laag, meestal verkurkte cellen, voorzien wordt. Belangrijker is zeker wel de morfologische verandering van de cuticula, die

door verschillende oorzaken kan optreden. Sinds de tweede wereldoorlog worden de z.g. onkruiden door middel van herbiciden op chemische wijze uitgeroeid. Onder de vele mogelijkheden die tot dit resultaat voeren behoort o.a. de 'pre-emergent' behandeling, waarbij een onkruidbestrijdingsmiddel aan de bodem wordt toegevoegd op het ogenblik dat het gewas nog niet, maar de eerste onkruiden wel boven de grond komen. Hierbij wordt o.a. gebruik gemaakt van TCA (Trichloorazijnzuur) en Dalapon (Na-2,2-dichloorpropionaat). Deze stoffen zijn selectief voor gras-onkruiden en beïnvloeden het gewas niet ongunstig. Bij bonen en kool, gekweekt op een op deze wijze behandelde bodem, wordt echter een verhoging van de transpiratie, een verhoogde gevoeligheid voor herbiciden die door bladapplicatie worden toegediend, een glanzende geel-groen kleuring van de bladeren en een verlies van het vermogen om waterdruppels af te stoten waargenomen. JUNIPER³⁴⁾ toonde nu aan dat TCA bij lage concentraties in de bodem een vermindering van het aantal oppervlakte-wasplaatjes tot gevolg had, terwijl bij hogere concentraties nog slechts kleine wasplekjes op het oppervlak worden gevonden en grote delen vrij van was zijn. Dit effect is strikt beperkt tot de vorming van de oppervlaktewassen, waardoor bij waterdruppels de contacthoek verkleind wordt en het verlies van het waterafstotend vermogen verklaard kan worden. PRASAD³⁵⁾ vermeldt eenzelfde verschijnsel bij waterplanten onder invloed van dalapon, waardoor deze planten het drijvend vermogen verliezen.

Daar TCA evenals Dalapon kennelijk sterk in de metabolische processen ingrijpt kunnen bij geringe concentraties reeds ziekelijke afwijkingen van de cuticula optreden. Eveneens het gevolg van een fysiologische storing is het optreden van bruine plekken in de cuticula na opslag van appels in koelhuizen: scald of superficial scald. De oorzaak hiervan is zeker nog niet opgehelderd. Het is wel waarschijnlijk dat zuurstof en/of koolzuurspanning van de lucht een belangrijke invloed hebben.³⁶⁾

Tenslotte mag ik u als pathologische afwijking van de cuticula de ruwschilligheid noemen, een afwijking die de marktwaarde van de appels sterk bepaalt. Behalve een genetische basis voor de ruwschilligheid worden als mogelijke oorzaken o.m. nachtvorst, hoge luchtvochtigheid en neerslag, droogte perioden tijdens de vruchtvorming, ijzergehalte in het water van bespuitingsmiddelen en inwerking van pesticiden gezien. Genetisch bepaalde ruwschilligheid bij 'Golden Delicious' vertoont een kleurverandering van geel-groen naar bruin waarna schilfers gaan optreden, als gevolg van een meristemische ontwikkeling van het subepidermale weefsel. LINSKENS³⁷⁾ concludeert hier een sterk gelocaliseerde fysiologische storing in de synthese, polymerisatie of aanvoer van lipide cuticula componenten. Eerst onder invloed van uitwendige omstandigheden zoals b.v. bespuiten met pesticiden of meteorologische factoren neemt het verschijnsel een pathologische vorm aan. De mogelijkheid dat het scheuren van de cuticula hierbij

het gevolg is van een storing in de elasticiteit wordt niet uitgesloten. Om tot een beter begrip van de ruwschilligheid te komen dient een systematisch onderzoek ingesteld te worden naar de morfologische afwijkingen bij verschijnselen die onder de noemer ruwschilligheid worden samengevoegd. Dit geldt overigens ook voor de andere afwijkingen van cuticula en epidermis.

Dames en Heren. In het afgelopen uur heb ik U, aan de hand van verschijnselen en problemen rond de epidermis van de bovengrondse delen van de plant, laten zien, dat de morfologie zeker nog geen sub-recent fossiel in de plantkunde is. Evenals de andere richtingen die steeds als 'descriptief' werden aangeduid, ik denk hier met name aan de taxonomie en vegetatiekunde, is ook de morfologie reeds geruime tijd in het stadium 'experimenteel' gekomen, waarbij enerzijds de morfogenese en anderzijds de betekenis van een bepaalde vorm benadrukt wordt. Dit stadium biedt vele nieuwe mogelijkheden voor de verdere ontwikkeling. Een ontwikkeling waarbij de problemen vooral genomen kunnen worden uit de veelheid van vraagtekens die de oecologie nog laat zien. Juist daar komt de actuele betekenis van de morfologie zowel op macroscopisch als op cellulair en submicroscopisch niveau sterk naar voren.

Aan het einde van mijn rede zij het mij vergund Hare Majesteit de Koningin mijn eerbiedige dank te betuigen dat het Haar heeft behaagd mij te benoemen tot hoogleraar aan de Landbouwhogeschool.

Mijne Heren Leden van het Bestuur van de Landbouwhogeschool,

De benoeming van een nieuwe hoogleraar brengt voor een Universiteit of Hogeschool een groter risico mee dan voor de betrokken nieuweling. Dat U voor de Landbouwhogeschool dit risico hebt durven nemen door mij voor een benoeming voor te dragen, stemt mij tot grote erkentelijkheid. Ik wil U dan ook graag verzekeren, dat ik mij naar best vermogen van de taken die deze functie met zich meebrengt zal kwijten. Het heeft mij zeer verheugd, dat U niet alleen met grote welwillendheid aan mijn wensen tegemoet bent gekomen, maar dat U ook met grote voortvarendheid het ruimtegebrek in het Laboratorium voor Plantkunde gaat oplossen. Ik hoop dat U met eenzelfde tegemoetkomende welwillendheid de 'aanbouw' kunt laten inrichten en bevelen naar de eisen die het onderzoek tegenwoordig stelt.

Mijnheer de Rector Magnificus, Hooggeleerde Hellinga,

Tijdens een van de eerste ontmoetingen die ik met U mocht hebben, hebt U mij een beeld gegeven van de veranderingen die zich binnen de Landbouwhogeschool voltrekken. Veranderingen binnen een mi-

lieu wijzen op instabiliteit. Biologisch gezien gaat dit gepaard met niche-vorming. Daar U ook gesproken hebt over de functie van de botanicus in het Wageningse milieu, hebt U mij in feite een richtlijn gegeven voor de ontwikkeling van de vorm waarin de morfologie gestalte moet krijgen, teneinde de niche zo goed mogelijk te benutten. Hiervoor wil ik U graag op dit ogenblik dank zeggen.

Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren en Docenten,

Voor de bijzonder prettige wijze waarop Gij mij in Uw kring hebt willen opnemen ben ik U zeer dankbaar. In de korte tijd dat ik aan de Landbouwhogeschool verbonden ben, ben ik pas met enkelen van U in nader contact kunnen komen. Dit begin doet mij met vertrouwen de toekomst tegemoet zien. Het zojuist gehouden betoog zou de indruk kunnen wekken, dat de morfoloog - als ware hij een Octopus - zijn armen naar alles wat binnen zijn bereik komt moet uitstrekken en dit dan naar zich toe moet halen. Niets is minder waar. Wel zou ik - om de vergelijking door te trekken - deze armen als tastorganen willen zien, teneinde mogelijkheden tot samenwerking af te tasten.

Hooggeleerde Linskens,

Na 9½ jaar is er nu een einde gekomen aan de officieele samenwerking. Ik hoop dat nauwe contacten met U en Uw instituut onderhouden zullen blijven. Gaarne wil ik U nog eens verzekeren dat de tijd in Nijmegen voor mij niet alleen waardevol, maar ook zeer prettig is geweest. Heel graag wil ik vanaf deze plaats dank zeggen voor de warme en hartelijke belangstelling die mijn vrouw en ik van U en Mevrouw Linskens in al die jaren mochten ontvangen.

Hooggeleerde Lanjouw,

Op de aanpassing van de vegetatie aan het milieu, in feite dus op de relatie tussen vorm en milieu, hebt U mij tijdens onze onvergetelijke tochten over enige Caraïbische Eilanden, meerdere malen gewezen. Dat de morfologische problemen in relatie tot oecologische factoren vooral mijn belangstelling hebben is dan ook zeker niet toevallig.

Dames en Heren medewerkers,

Het groot aantal studenten betekent ook voor U een grote belasting. In de korte tijd van samenwerking heb ik kunnen zien, dat U zich met grote ijver en overgave van Uw taak kwijt. Dit heeft mij zeer verheugd. Wij zitten niet alléén in het gebouw aan de Arboretumlaan. Dit doet mij terugdenken aan mijn tijd in Utrecht, waar ook twee laboratoria in één gebouw waren ondergebracht en waar wederzijds

van 'de andere kant' werd gesproken. Ik hoop dat de twee andere kanten hier tot een nauwe samenwerking zullen komen.

Dames en Heren Studenten,

Een grondige kennis van de in- en uitwendige morfologie van de plant is voor velen van U een noodzakelijkheid. Er zijn echter ook richtingen waarvoor dit in mindere mate het geval is. Belangrijk voor U allen is echter te weten wat de rol van de plant is. Ik zal in de propaedeuse dan ook trachten te voorkomen U de plant voor te schotelen als een fabriek waarin een aantal chemische reacties verlopen, maar wel proberen U een indruk te geven van de betekenis van deze processen voor biologische samenleving.

Tenslotte zij het mij vergund U allen die hier aanwezig zijt dank te zeggen voor Uw welwillende aandacht.

Ik heb gezegd.

AANTEKENINGEN

1. REINDERS, E. en R. PRAKKEN, *Leerboek der Plantkunde*. 5e druk. Scheltema en Holkema N.V. Amsterdam. 1964.
2. REINDERS - GOUWENTAK, C. A., *Non omnia possumus omnes*. Inaugurele rede, Wageningen. Veenman & Zn., Wageningen. 1957.
3. METCALFE, C. R., A vista in plant anatomy. In: W. B. Turrill, *Vistas in Botany* I:76. Pergamon Press, London. 1959.
4. SASSEN, M. M. A., Stelling IV bij proefschrift Breakdown of the Plant Cell Wall during the Cell-fusion Process. Thesis, Nijmegen. 1965.
5. MEYEN, F. J. F., *Neues System der Pflanzenphysiologie*. Bnd. II. 1838.
6. KROCKER JR, H., *De plantarum epidermide observationes* Vratislava 1833.
7. HANSTEIN, J., Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschrift d. niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilk. 3:109. 1868.
8. BUDER, J., Der Bau der phanerogamen Spross-Vegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. dtsh. bot. Ges. 46:(20). 1928.
9. GUTTENBERG, H. v., Die Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. In: Handbuch der Pflanzenanatomie Bnd. VIII, Teil 3. 1960.
10. HABERLANDT, G., Die Physiologische Leistungen der Pflanzengewebe. In Schenck, Handbuch der Botanik 2: 548. 1882.
11. STEWART, D. R. M., The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plains species. Bot. Jb. 84: 63. 1965.
12. BRONGNIART, A. Th., Nouvelle recherche sur la structure de l'épiderme des végétaux. Ann. sc. nat. II, ser. 1: 65. 1834.
13. MATIC, M., The chemistry of plant cuticles. A study of cutin from *Agave americana* L. Biochem. J. 63: 168. 1956.
14. BAKER, E. A., R. F. BATT & J. T. MARTIN, Studies on plant cuticle VII. The nature and determination of cutin. Ann. appl. Biol. 53: 59. 1964.
15. HEINEN, W., Ueber den enzymatischen Cutinabbau. Acta Bot. Neerl. 9: 167. 1960, 10: 171. 1961; Arch. f. Mikrobiol. 41: 268. 1962; Enzymologie 25: 281. 1963; Acta Bot. Neerl. 12: 51. 1963. Enzymatische Aspekte zur Biosynthese des Blatt-Cutin bei *Gasteria verrucosa*-Blättern nach Verletzung. Z. Naturforschung 18b : 67. 1963. HEINEN, W. & H. F. LINSKENS, Cutinabbau durch Pilzenzyme. Naturwissenschaften 47 : 18. 1960; Enzymic breakdown of stigmatic cuticula of flowers. Nature (Lond.) 191 : 1416. 1961. H. F. LINSKENS, W. HEINEN & A. L. STOFFERS, Cuticula of leaves and the residue problem. Residue Rev. 8: 136. 1965.
16. BOLLIGER, R. J., Entwicklung und Struktur der Epidermisaussenwand bei einigen Angiospermenblättern. J. Ultrastruct. Res. 3: 105. 1959.
17. KREGER, D. R., An X-ray study of waxy coatings from plants. Rec. trav. bot. Neerl. 41: 603. 1948.
18. HALL, D. M. & L. A. DONALDSON, Secretion from pores of surface wax on plant leaves. Nature (Lond). 194: 1196. 1962.
19. SCHIEFERSTEIN, R. H. & W. E. LOOMIS, Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. Am. J. Bot. 46: 625. 1959.
20. SCHUMACHER, W. & W. HALBSGUTH, Ueber den Anschluss einiger höherer Parasiten an die Siebröhren der Wirtspflanzen. Ein Beitrag zum Plasmodesmenproblem. Jb. wiss. Bot. 87: 324. 1939.
21. SEEVERS, A., Untersuchungen über die Darstellbarkeit der Ektodesmen und ihre Beeinflussung durch physikalische Faktoren. Flora (Jena) 147: 263. 1959.
22. FRANKE, W., Ueber die Beziehungen der Ektodesmen zur Stoffaufnahme durch Blätter. III. Mitteilung. Planta 61: 1. 1964.
23. STOFFERS, A. L. & C. A. J. MANSOUR ELASSAÏS, On the water relation in limestone and diabase vegetation in the Leeward Islands of the Netherlands Antilles. Acta Bot. Neerl. 15. In druk.
24. MICHAELIS, P., Ökologische Studien an der Baumgrenze. Beih. Bot. Zentralbl. 52: 310. 1934; Jb. wiss. Bot. 80: 169, 337. 1934.

25. SITTE, P. & R. RENNIER, Untersuchungen an cuticularen Zellwandschichten. *Planta* 60: 19. 1963.
26. RUINEN, J., Occurrence of *Beyerinckia* species in the 'phyllosphere'. *Nature* 177: 220. 1956.
27. GOODMAN, R. N. & S. K. ADDY, Penetration of excised apple cuticles by radio-active organic and inorganic compounds. *Phytopathology* 52: 11. 1962. Penetration of excised apple cuticular membranes by radio-active pesticides and other model compounds. *Phytopath. Z.* 46: 1. 1963.
28. HEINEN, W., Ion accumulation in bacterial systems I en III. *Arch. Biochem. & Biophys.* In druk.
De selectiviteit bij de ionen-opname ligt niet in de mitochondriën maar wordt bepaald door de celmembraan. Dit wordt duidelijk door de geringe selectiviteit die bij bacteriën gevonden wordt. Fysiologisch niet belangrijke ionen zoals selenaat, theluraat en silikaat worden reductief opgenomen.
29. ASHTON, F. M., W. A. HARVEY & C. L. FOY, Principles of selective weed control. *Calif. Agr. Expt. Sta. Extension Service Circ.* 505. 1961. EBELING, W., Analysis of the basic processes involved in the deposition, degradation, persistence, and effectiveness of pesticides. *Residue Rev.* 3: 35. 1963.
30. LAUTENSCHLAGER - FLEURY, D., *Über die Ultraviolett-durchlässigkeit von Blattepidermen*. Thesis, Basel 1955.
31. LINSKENS, H. F. & P. HAAGE, Cutinase-Nachweis in phytopathogenen Pilzen. *Phytopath. Z.* 48: 306. 1963.
32. ZWILLENBERG, H. H. L. 1959. *Colletotrichum graminicola* (Ces.) Wils. auf Mais und verschiedenen anderen Pflanzen. *Phytopath. Z.* 34: 417. 1959.
33. GRETSCHUSCHNIKOW, A. I. & N. N. JAKOWLEWA (1951), vermeld naar K. T. Suchorukow, Beiträge zur Physiologie der pflanzlichen Resistenz. Akademie Verlag, Berlin. 1958.
34. JUNIPER, B. E., The effect of pre-emergent treatment of peas with trichloroacetic acid on the submicroscopic structure of the leaf surface. *New Phytol.* 58: 1. 1959.
35. PRASAD, R., Some phytotoxic and physiological effects of 2,2-dichloorpropionic acid. PhD dissertation. University of Oxford, Oxford, Engeland. 1961.
36. ROBERTS, E. A., E. G. HALL & K. J. SCOTT, The effects of carbon dioxide and oxygen concentrations on superficial scald of Granny Smith apples. *Austral. J. Agricult.* 14: 765. 1963.
37. LINSKENS, H. F. & A. GELISSEN, Die Natur der Rauhschaligkeit bei Früchten der Apfelsorte 'Golden Delicious'. *Phytopathol. Z.* 57: 1. 1966.