

Onderzoek van de Leidse Universiteit in Meijendel: van veld naar lab en terug?

Door Tom J de Jong & Eddy van der Meijden



Het 'web of life', soorten en hun interacties

Al in de 19^e eeuw namen natuuronderzoekers Meijndel onder de loep. Denk daarbij aan Laurens Vuyck die in 1898 in Leiden promoveerde op een proefschrift over "De plantengroei der duinen". In opdracht van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen onderzocht hij veranderingen in de vegetatie als gevolg van de aanleg van duinwaterleidingen. Toch zal iedereen het met de stelling eens zijn dat het duinonderzoek in Meijndel begint bij de Haagse biologieleeraar Abraham Schierbeek. Schierbeek wilde alle aspecten van het "web of life" van het duinecosysteem bestuderen en publiceerde hier over in *De Levende Natuur*. Schierbeek (1925) formuleerde dit als volgt: "De samenhang tussen de planten en dieren in de levensgemeenschap, de biocoenose, en hun afhankelijkheid* van de geologische en meteorologische factoren zal het doel moeten zijn van deze studie, de lijsten van in het gebied voorkomende organismen, slechts een middel om tot dit doel te geraken". Hij wees er al eerder op dat in Meijndel de grondwaterstand, windsnelheid en richting, aantal uren zonneshijn, temperatuur enzovoorts werden gemeten, zodat deze basisgegevens al beschikbaar waren. De biologen van de Universiteit Leiden, botanici en zoölogen, waren rond 1930 vooral in het laboratorium bezig. Ze organiseerden onder meer snijpractica voor de medische studie. 'Zoötomisch laboratorium' staat er nog steeds te lezen op het torengebouw op de hoek van de Kaiserstraat en de Sterrenwachtlaan. Slechts een enkele docent richtte zich op het veld. Niko Tinbergen was een van de eersten die, geïnspireerd door Schierbeek, naar het duin trok. De veldstudie en het kamperen in het duin sloegen aan bij de studenten. Leiden was al snel te klein voor Tinbergen die kort na de oorlog een hoogleraarschap in Oxford aanvaardde. Zijn verdiensten waren vooral het opzetten van objectieve experimenten om diergedrag in getallen te vangen en het formuleren van theoretische modellen voor diergedrag. Tinbergen's werk aan de Zilvermeeuwen van Meijndel, dat hij voortzette in Ravenglass in Engeland, heeft ertoe bijgedragen dat hij de prestigieuze Nobelprijs ontving. Hoogleraar Van der Klaauw haalde in 1949 Don Kuenen naar Leiden (Dullemeijer 1976). Hij wordt kort hierna hoogleraar in

de Algemene Dierkunde. Kuenen's belangstelling was breed. Voor een deel was hij praktisch en gericht op actuele problemen zoals de ontwikkeling van resistentie tegen DDT bij de huisvlieg. Maar hij was ook geïnteresseerd in hoe dieren zich aan het droge duinklimaat aanpassen. Aangemoedigd door Schierbeek en het Duinwaterbedrijf neemt Kuenen de taak op zich om de studie van het 'web of life' op een gedegen manier aan te pakken. Er wordt een uitgebreide bemonstering van het duin opgezet met 100 vangblikken, verspreid over diverse terreintypen op verschillende afstanden van de zee. Van 1953 tot 1960 worden de potten wekelijks bemonsterd. In 1973 wordt nogmaals gevangen met behulp van boterkuipjes. Dit gebeurde om een vergelijking te hebben met het eerdere werk. Organismen werden op soort gedetermineerd en de resultaten werden, ten dele, bewerkt. Piet den Boer schreef artikelen over de loopkevers; Alan Barlow nam de miljoenpoten voor zijn rekening en Gerard Spoek de hooiwagens; Peter van der Aart analyseerde de wolfspinoorten. De verschillende soorten wolfspinnen blijken zich over een gradiënt van kaal naar begroeid zo te verdelen dat er maar weinig overlap is en dus weinig concurrentie tussen verschillende soorten. Misschien is die ruimtelijke scheiding het gevolg van concurrentie langs de grenzen waarbij elke soort in zijn eigen habitat het meest concurrentiekrachtig is. Misschien vermijden de soorten concurrentie, bijvoorbeeld door anders op licht te reageren. De deelonderzoeken scoren goed maar de hoeveelheid gegevens over het 'web of life' is overweldigend geworden. Een jonge, veelbelovende onderzoeker, Gerrit Jan de Bruyn, wordt aangetrokken. Behalve een kenner van het duin was hij goed op de hoogte van statistische analysemethoden en de nieuwe computers. Een van zijn eerste suggesties is om het verzamelen van gegevens stop te zetten en de gegevens uit te werken. Dit ging toen met ponskaarten die in speciale kasten werden opgeslagen. Eerst in het blauwe gebouw aan de Witte Singel, naast de Zoötomie toren. Later, na de verhuizing van de sterrenkundigen op Sterrenwacht 5, in het voormalige woonhuis en gastenverblijf van de vroegere hoogleraar sterrenkunde. Het was een verstandige beslissing om niet meer te verzamelen, maar het mocht niet baten. De serie van monsters die nog gedetermineerd moesten worden bleek eindeloos en er was geen overzicht over de vele gegevens. De oorspronkelijke coördinator van het project, Piet den Boer, had bij het Proefstation Wijster (Wageningen Universiteit) een baan gekregen. Hij nam

* Schierbeek schreef 'onafhankelijkheid' maar omdat dat niet logisch is gezien de volgende zin gaan wij uit van een verschrijving die we hebben gecorrigeerd.

zijn oude liefde, de loopkevers, mee. Het zou tot 1997 duren tot de eerste publicatie van Gerrit Jan de Bruijn over het 'web of life' uitkwam in een boek over duinecosystemen (Van der Maarel 1997). Het boek was duur en had een kleine oplage. Maar gelukkig stond er eindelijk iets op papier. De gehoopte serie van publicaties over dit langlopende onderzoek is er nooit gekomen.

Een probleem met het 'web of life' project was dat de interesse van wetenschappers door de tijd heen verandert, zeg maar "modegevoelig" is. Kees Bakker volgde Kuenen in 1970 op als hoogleraar dierenecologie. De interesse van Bakker lag bij evolutie en hoe we met experimenten en gedetailleerde waarnemingen gedrag kunnen verklaren. Zulke waarnemingen doe je nu eenmaal makkelijker in het lab waar je de omstandigheden zelf kunt instellen. Sluipwespen leggen voor het krijgen van nageslacht een ei in een gastheer. Soms doen zij dat in een gastheer die al geparasiteerd is. Dat is raar want de wespen kunnen heel goed onderscheid maken tussen geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren. Ze maken zelfs onderscheid tussen gastheren met daarin één of twee eieren en leggen dan altijd hun ei in de eerstgenoemde groep. Superparasitering lijkt in eerste instantie een vergissing. Bakker en zijn medewerkers vonden dat een tweede ei soms succesvol was. Als je alleen bent moet je nooit superparasiteren. Maar als veel parasieten samen zoeken en veel gastheren al geparasiteerd zijn dan kan het in die situatie, zo redeneerden zij, een slimme strategie van een parasiet zijn om soms een ei te leggen in een gastheer die al eieren bevat, te superparasiteren dus. Parasieten bleken die flexibele strategie inderdaad te volgen. Wat aanvankelijk als een vergissing van de parasiet werd beschouwd, bleek in modellen een 'evolutionair stabiele strategie' te zijn. Individuen die de strategie volgen hebben meer nakomelingen dan individuen die dat niet doen. De situatie bleek later nog ingewikkelder. Parasieten kunnen bijvoorbeeld nadat ze hun eerste ei in een gastheer hebben gelegd er meteen nog een tweede bijleggen. Dat lijkt weer een vergissing te zijn maar de parasiet kan hiermee ook anticiperen op een ander die daar later weer een ei bij legt (van Alphen & Visser 1990).

Na 1961, als de gebouwen langs Kaiserstraat en Witte Singel netjes zijn verbouwd, worden veel experimenten binnen uitgevoerd. Maar het veldwerk loopt ook goed. Diversen onderwerpen worden aangepakt met een

scherpe vraagstelling. Ecologische promotieprojecten waren o.a. gericht op concurrentie tussen twee soorten spitsmuizen en op konijnen. In 1972 verschijnt de eerste aflevering van het blad Meijndel Mededelingen, de voorloper van Holland's Duinen. In 1974 komt het Meijndelboek uit, waar sommige leden van de afdeling dierenecologie zeker een jaar mee bezig waren. De foto's, tekeningen en vooral de vormgeving zijn spectaculair. Allerlei onderwerpen komen aan bod maar het is niet zo dat we nu kunnen zeggen dat we tot in detail weten wat nu de samenhang in de levensgemeenschap bepaalt.

Het plantenonderzoek in Meijndel werd uitgevoerd door Boerboom en Westhoff, eerst vanuit Wageningen, later vanuit Nijmegen. Beiden waren zogenaamde plantensociologen die zich richtten op plantengemeenschappen, op groepen planten die vaak (maar niet altijd) samen voorkomen. Rond 1970 was dat een nogal traditionele benadering met verschillende scholen, waarvan de aanhangers zich vooral in Duitsland, Zwitserland en Nederland bevonden. In de Engels sprekende landen was men in die tijd meer geïnteresseerd in kleinschalige waarnemingen aan een of twee soorten. De Engelsman John Harper schreef hierover in 1977 een dikke pil: 'Population biology of plants'. In Nederland ontving een onderzoek naar de populatiedynamica van planten, het *Plantago* project, een grote subsidie. Passen weegbree (*Plantago*) soorten zich lokaal aan aan hun standplaats en begrijpen we waarom verschillende soorten op hun natuurlijke standplaats staan en niet ergens anders? In de nieuwe benadering stonden experimenten centraal. Zo werd bij het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek in Oostvoorne een machine ontwikkeld om betreding te simuleren: een soort trein waaruit af toe een robotvoetje boven op een plant werd geplaatst. Men ging hiermee na in welke mate soorten en genotypen binnen een soort verschillen in hoe goed ze tegen betreding kunnen. Leiden blijft buiten dit *Plantago* project. De Leidse planteneecologie, toen nog oecologie genoemd, wordt in de zeventiger jaren gestart door Eddy van der Meijden die de interactie tussen het Jacobskruid en de Jacobsvlinder onderzoekt. Zowel de plant als zijn belager vertonen zeer grote schommelingen in aantallen. Kunnen we deze onderlinge relatie begrijpen? Is er dichtheidsafhankelijkheid, dat wil zeggen, reduceert het aantal aanwezige individuen de overlevingskans van andere individuen? Dit onderzoek

sloot in de zeventiger jaren van de vorige eeuw aan bij een hoogoplopende welles-nietes discussie over de rol van dichtheidsafhankelijkheid. Een groep wetenschappers vond dat aantallen gereguleerd werden door dichtheidsafhankelijkheid; de groei van de populatie neemt af naarmate de aantallen toenemen. Een andere groep legde de nadruk op weersomstandigheden en stelden dat die de populatie reguleren. Eerst moest de terminologie helder worden, weersomstandigheden kunnen natuurlijk wel van grote invloed zijn maar kunnen niet reguleren. In deze eerste fase van de discussie speelde Kees Bakker een bemiddelende rol. Vervolgens ontstond uit modelmatig, statistisch en experimenteel onderzoek een nieuw paradigma. In de nieuwe ecologie (Begon, Harper & Townsend 2006) gaat men er van uit dat er meerdere populaties zijn die lokaal best wel eens uit kunnen sterven, dat die populaties met elkaar verbonden zijn door verspreiding en dat dichtheidsafhankelijk nodig is om het geheel te stabiliseren. De controverse is hiermee naar de achtergrond geschoven. Vooral de Engelse universiteiten hebben de discussie gedomineerd maar Leids onderzoek, ook het lange-termijn onderzoek aan Jacobskruiskruid, speelde zeker een rol en komt vaak in de leerboeken terug.

De groep dierenecologie is in de zeventiger jaren van de vorige eeuw groot en divers. Er wordt naast het veldonderzoek aan spitsmuizen en mierenkolonies ook onderzoek uitgevoerd aan fruitvliegen en hun parasieten. Er volgt er een splitsing in dierenecologie en ecologie van plant-dierrelaties. Je zou ook kunnen zeggen tussen dieren en planten maar plantenecologen zijn er inmiddels in overvloed in Nederland en de plant-dierrelatie is een nieuwe niche.

De eerste reorganisatie van de biologie

In het begin van de tachtiger jaren van de vorige eeuw waren de grenzen aan de groei van de universitaire instituten bereikt. Het credo in die tijd was publiceren in internationale Engelstalige tijdschriften. Bepaalde groepen deden dat heel goed. De Leidse moleculaire biologen ontdekten hoe je DNA van de ene soort in de andere plaatst en staan op dat moment internationaal aan de top. Sommige ecologen doen het in dit opzicht ook goed, anderen minder en het onderzoek naar het "web of life" staat onder druk. In de volgende jaren maakt

een aantal medewerkers, soms onder druk, gebruik van de mogelijkheid tot vervroegde uittreding.

De plantenecologen starten met populatiedynamisch onderzoek van planten en richten zich op de zogenaamde tweejarige planten. Het verzamelen van tijdreeksen van aantallen van gemerkte planten (met geverfde satéprikkers) in permanente quadraten gaat hand in hand met experimenten die analyseren waardoor kieming, overleving en reproductie worden gestuurd. De onderzochte plantensoorten zijn, naast het Jacobskruiskruid, soorten als Slangenkruid, Hondstong, Speerdistel, Driedistel en Teunisbloem. 'Tweejarig' blijkt een gekke benaming; in het duin hebben deze soorten er vaak meerdere jaren voor nodig voordat de rozet groot genoeg is om te bloeien. Populaties zijn niet stabiel, ze komen en gaan. Het idee dat veel soorten weliswaar plaatselijk uitsterven maar toch kunnen overleven in een milieu waarin soms het ene plekje en soms het andere plekje geschikt is, wordt verder uitgewerkt. Van der Meijden gebruikte hiervoor het oer-Hollandse woord 'schotsje springen'. Dat woord slaat niet aan in de Engelse literatuur maar jaren later noemt iedereen zo'n verzameling van door verspreiding verbonden lokale populaties die ieder apart kunnen uitsterven maar als geheel stabiel zijn, een metapopulatie. Het verbinden van deelpopulaties in een grote metapopulatie is inmiddels een centraal idee in het natuurbehoud. Het zal wel een belangrijk thema blijven in het Europese natuurbehoud ook al heeft de Nederlandse regering de geldkraan nu even dichtgedraaid.

Er komt, zowel internationaal als in Leiden, steeds meer interesse in variatie binnen de soort. Het ene genotype van Jacobskruiskruid blijkt aantrekkelijker te zijn voor herbivoren dan het andere. Duinplanten kenmerken zich doordat ze vies smaken, giftig zijn of stekels hebben. Als gevolg van de systematische begrazing door konijnen hebben alleen deze oneetbare plantensoorten zich gehandhaafd in het duin terwijl andere soorten, denk aan de meidoorn, voor hun vestiging afhankelijk zijn van een paar jaren met lage begrazingsdruk, zoals gedurende de myxomatosepiek aan het eind van de vijftiger en begin van de zestiger jaren van de vorige eeuw (Salman en van der Meijden 1985). De giftige plantestoffen alkaloiden krijgen veel aandacht. Voorbeelden van alkaloiden zijn cocaïne, cafeïne en strychnine. In de families van de ruwbladigen (Honds-

tong, Slangenkruid, Kromhals) en de composieten komen andere giftige alkaloiden voor, de pyrrolizidine alkaloiden (PA). De kern van deze PAs bestaat uit een heteroaromatische (dubbele) ring met daarin een stikstofmolecuul. Het Jacobskruid bevat veel verschillende PAs die grofweg in drie groepen worden ingedeeld: senecionine, jaborine-achtige PAs en erucifoline. Onderzoekers detailleren de variatie in PA gehalte en samenstelling binnen de soort en de vaak negatieve effecten van PAs op planteneters. Maar een uitzondering is de Jacobsvlinder. De vlinder gebruikt de PAs juist om de plant te herkennen. De Jacobsvlinder is helemaal gespecialiseerd op Jacobskruid en staat dus onder grote selectiedruk om de afweer van de plant te doorbreken. Het lijkt er sterk op dat de plant zich tegen zo'n specialist niet kan verdedigen maar alleen wortelreserves aanlegt om te herstellen nadat de specialist zijn vraat heeft uitgeoefend.

In een ander onderzoek wordt het duingenotype van de Zandraket vergeleken met een genotype uit de omgeving van Leiden (Mosleh Arany 2006). De vruchten van het Leidse genotype worden in de duinen door twee soorten snuitkevers (*Ceutorhynchus*) aangevallen, de kevers leggen hun eitjes in de vrucht waar de larven zich voeden met de zich ontwikkelende zaden. Het duingenotype heeft hier veel minder last van. De Iraanse promovendus Asghar Mosleh Arany concludeerde dat er lokale adaptatie is. Het duingenotype wint in het duin en het Leidse genotype wint in zijn eigen wegberm. Welke eigenschap het duingenotype beschermt tegen kevervraat is nog niet duidelijk. Alleen met experimenten in het lab kun je dit verder analyseren. De onderzoeksvraagstelling komt uit het duin maar in het lab kun je het mechanisme achter de resistentie beter ontrafelen.

De vraag hoe planten zich kunnen beschermen tegen herbivoren komt voort uit het duinonderzoek. Maar rond 1990 beginnen de plantencologen hun inzichten ook toe te passen op cultuurplanten als de chrysant en later de tomaat en de aardappel. Als veredelaars weten welke planten resistent zijn tegen bijvoorbeeld mineervlieg of trips dan kunnen ze daar in hun veredelingsprogramma rekening mee houden. Dit toegepaste onderzoek vermindert het gebruik van bestrijdingsmiddelen in de tuinbouw en brengt ook het broodnodige geld binnen bij de biologen.

Stippelmotten

Het onderzoek naar stippelmotten verdient een aparte vermelding. In totaal zijn er in Nederland negen duidelijk verschillende soorten stippelmotten, waarvan er zes monofaag zijn (Menken e.a. 1992). Alle soorten kunnen worden aangetroffen in Meijndel. De Kardinaalsstippelmot (*Yponomeuta cagnagellus*) zit op Kardinaalsmuts, de Vogelkersstippelmot (*Y. evonymellus*) op Vogelkers en de meidoornstippelmot (*Y. padellus*) op Meidoorn, Sleedoorn en enkele andere houtige gewassen. *Y. cagnagellus* eet alleen blad van Kardinaalsmuts, *Y. evonymellus* eet alleen van de Vogelkers. Deze soorten zijn monofaag. *Y. padellus* is minder kieskeurig en eet behalve van de Meidoorn ook van andere soorten zoals de Sleedoorn. De rupsen van *Y. cagnagellus* kunnen hun voedselplanten helemaal ontbladeren, waarna de spookachtige Kardinaalsmutsen overblijven die algemeen bekend zijn bij bezoekers van Meijndel. De struiken overleven door na de langste dag opnieuw uit te lopen. De waardplanten van stippelmotten hebben gemeenschappelijk dat ze de suikers dulcitol en sorbitol bevatten, die blijkbaar essentieel zijn voor de ontwikkeling van de larven (Fung en Herrebout 1988; Kooi 1990). Men krijgt het idee dat de stippelmotten in de loop van de evolutie soms overstappen van waardplant en dat er zo verschillende soorten ontstaan. Is dat zo?

Het centrale idee over soortvorming in de biologie is dat van Ernst Mayr. De geïnteresseerde lezer kan het boek van Menno Schilthuis (2002), waarin hij Mayr op hoge leeftijd nog interviewde, hierop naslaan. Door een geografische scheiding wordt een populatie gesplitst. Vervolgens veranderen de eigenschappen in de subpopulaties langzaam. Als de scheiding wordt opgeheven en de populaties weer met elkaar in contact komen dan kunnen ze zo verschillend zijn geworden dat de hybriden slecht presteren. Er is dan extra selectie om niet meer met individuen uit de andere populatie te paren, voor zover dit nog mogelijk was. Maar bij stippelmotten vraag je je af of de soortvorming zich niet in hetzelfde leefgebied kan afspeelen? Een eilegvoorker voor een bepaalde plantensoort is noodzakelijk met hieraan gekoppeld dat de individuen die op dezelfde plantensoort opgroeien een voorkeur hebben om met elkaar te paren. Als beide verschijnselen een genetische basis hebben dan voorspellen theoretische modellen dat er in één habitat twee soorten kunnen ontstaan. De koppe-

ling tussen voedselkeuze en partnerkeuze is essentieel maar het is tegelijk problematisch om in te zien hoe die koppeling tot stand komt. Het zal binnen een populatie wel vaker zo zijn dat individuen een andere voedselvoorkeur hebben. Maar zo lang die individuen gewoon met elkaar blijven paren is er geen soortsvorming. Als de partnerkeuze en de paring allebei op de eigen gastheerplant plaatsvinden kan dat voor de koppeling zorgen. Dat lijkt echter niet zo te zijn bij de stippelmotten. Bakker e.a. (2008) vonden in een natuurlijke setting dat paring van *Y. cagnagellus* niet op de gastheerplant plaatsvindt. De mannetjes vinden de vrouwtjes probleemloos, ook over grote afstand. Ze doen dit door gebruik te maken van soortspecifieke seksferomonen. De verschillende soorten stippelmotten blijven zo goed gescheiden. Maar hoe de soortsvorming in de loop van de evolutie tot stand kwam blijft verre van duidelijk. Ontwikkelt *Y. padellus* zich nu tot verschillende nieuwe soorten, ieder gekoppeld aan een eigen waarplant of blijft het een soort met meerdere waardplanten? Het zijn intrigerende en belangrijke vragen waarop we nog steeds het antwoord niet weten. Het stippelmottenonderzoek loopt nog steeds. Koos Wiebes, hoogleraar in de Systematische Dierkunde, rapporteerde er al over in het Meijendelboek van 1974. Het accent in het onderzoek verschoof daarna naar het aanleggen van verschillende kweeklijnen in het lab. Wim Herrebout hield de fakkel brandende maar overleed vroegtijdig in 1991. Steph Menken van de Universiteit van Amsterdam continueert het onderzoek en, naast Wassenaar, komen de waarnemingen komen nu ook uit de Kennemerduinen. Bij de opvolging van Wiebes kiest Leiden voor een andere richting, namelijk voor de evolutionaire ontwikkelingsbiologie, met als object vooral de tropische dagvlinder *Bicyclus anynana* uit Malawi. Deze soort heeft verschillende kleurpatronen in het droge en natte seizoen. Het onderzoek van de evolutiebiologen verplaatst zich daarmee naar het lab aan de Sterrenwachtlaan, waaruit soms een tropische vlinder ontsnapt naar de Hortus of de Leidse binnenstad.

Het instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen (EEW)

De Leidse moleculair biologen verenigen zich in het Instituut voor Moleculaire Plantkunde. De overblijvende groepen aan de Sterrenwachtlaan verenigen zich later,

in 1991, en wel in het EEW. Er worden, om de onderlinge contacten te bevorderen, jaarlijks tweedaagse congressen georganiseerd met bekende buitenlandse sprekers. Die congressen halen steevast de wetenschapsbijlage van de landelijke dagbladen. Er is veel diversiteit en dat biedt mogelijkheden voor samenwerking. In deze periode was veel mogelijk. Er waren negen groepen met circa 27 vaste stafleden en per groep een aantal promotiemedewerkers. Morfoloog Gart Zweers wordt de eerste directeur van het EEW. Er is expertise op het gebied van theoretische biologie en statistiek, evolutiebiologie, ecologie, milieubiologie, gedragsbiologie, dierfysiologie maar ook in de klassieke morfologie. Met geld verdiend in de toegepaste projecten wordt in het begin van de negentiger jaren van de vorige eeuw een klein moleculair-genetisch lab opgezet. Kort daarna dragen ook het Nationaal Herbarium en museum Naturalis substantieel bij aan de financiering en groeien de mogelijkheden in het lab.

Onder Kees Bakker richt de dierenecologie zich vooral op experimenten in het lab. Na Bakker's pensionering in 1991 wordt hij als hoogleraar Dierenecologie pas in 1999 opgevolgd door Jacques van Alphen. Van Alphen werkt in het lab met sluipwespen en fruitvliegen maar is ook een veldbioloog in hart en nieren. In samenwerking met de morfologen die een lange traditie hebben in het onderzoek aan cycliden in Lake Victoria richt hij zijn aandacht op de soortsvorming bij deze groep. Dit leidt tot een aantal belangrijke publicaties, o.a. in Science. Hij start in 2004 ook met de bemonstering van nachtvlinders op De Klip. Recent (2012) verscheen een proefschrift van Barbara Reumer over Aspergehaantjes en de parasiet *Tetrastichus coeruleus*. Dat klinkt heel specifiek maar het proefschrift gaat over een algemene, belangrijke en onopgeloste evolutionaire vraag, namelijk de evolutie van seks. Die vraag kun je alleen oplossen als je binnen dezelfde soort seksuele en asexuele individuen met elkaar kunt vergelijken. Bij de meeste dieren en ook bij mensen is dat niet mogelijk. Maar sommige insecten produceren onder bepaalde omstandigheden 100% vrouwelijke nakomelingen. Mannen zijn dan overbodig geworden en zijn er ook niet meer. Over de oorzaak van dit verschijnsel is veel gespeculeerd tot de Wageningse bioloog Richard Stouthamer in 1990 met een verrassende oplossing kwam. Nadat vrouwtjes met antibiotica waren behandeld produceerden ze in plaats van alleen maar dochters, ineens wel zonen én dochters



Fig. 1. Plantje van Jacobskruiskruid in een weefselweek in het lab. De planten worden op deze manier vermenigvuldigd en bewaard en kunnen op elk moment worden verpot en gebruikt in experimenten. Foto René Glas www.reneglas.com.

en werd de populatie blijvend seksueel. Deze aanwijzing leidde tot de ontdekking van de *Wolbachia* bacterie. Die bacterie manipuleert de seksratio (verhouding mannen/vrouwen) in de eitjes. Evolutionair gezien is de oorzaak hiervan duidelijk. De bacteriën worden alleen via de eitjes en niet via het sperma doorgegeven. Een bacterie die in een mannelijke sluipwesp terecht komt zit op een dood spoor. Een bacterie die de seksratio kan manipuleren zodat er geen mannen meer ontstaan heeft meer nakomelingen dan een bacterie die dit niet kan. Reumer vond dat de sluipwesp asexueel was in Meijndel en geïnfecteerd door *Wolbachia*, maar dat dezelfde wesp in een aspergeveld in Brabant seksueel was en vrij van *Wolbachia*. De twee populaties zijn geografisch van elkaar gescheiden. Reumer eindigt haar proefschrift met de suggestie dat als zo'n scheiding van subpopulaties over langere tijd gehandhaafd blijft, dit zeker tot verschillen tussen die populaties zal leiden en, over nog langere tijd, misschien zelfs tot soortsvorming.

De plantencologiegroep ontwikkelt zich inmiddels in de richting van een meer evolutionaire en genetische benadering. Peter Klinkhamer en Klaas Vrieling maakten een kruising tussen het Jacobskruiskruid en het Waterkruiskruid. De hybride bestuift zichzelf en in de volgende generatie (F_2) splitsen allerlei kenmerken die verschillen tussen soorten zich uit. De F_2 planten hebben hierdoor een grote variatie in allerlei kenmerken. De F_2 planten worden bewaard in weefselweek (Fig. 1) en in verschillende experimenten kan zo hetzelfde genotype worden gebruikt. De vraagstelling is telkens welke eigenschappen en genen een rol spelen bij de verdediging van

planten. Tevens willen de onderzoekers weten welke eigenschappen Waterkruiskruid in staat stellen om in een nat milieu te overleven.

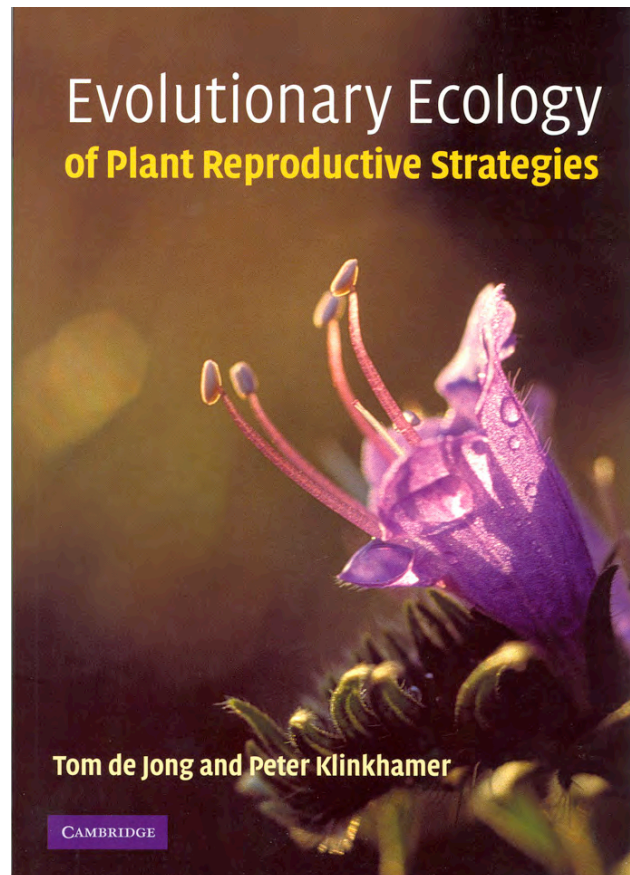
Vrieling verzamelt ook zaden van Jacobskruiskruid van over de hele wereld en kweekt de planten op in het lab. De oorsprong van de soort ligt in Europa. In Noord-Amerika en Australië waar Jacobskruiskruid is geïntroduceerd heeft de soort zich tot een grote plaag ontwikkeld. De pogingen om in deze gebieden de Jacobsvlinder als biologische bestrijder te introduceren hebben wisselend succes gehad. Zijn het erfelijk materiaal en de eigenschappen van het Jacobskruiskruid veranderd gedurende de invasie van andere continenten? Door minder te investeren in verdediging kan een plant harder groeien. Je zou daarom verwachten dat als de plant verlost is van de Jacobsvlinder de verdediging van de plant langzaam minder wordt. Het tegendeel blijkt het geval. De invasieve planten uit Amerika en Australië produceren juist meer alkaloiden. De verklaring wordt gezocht in het onderscheid tussen specialistische en generalistische herbivoren. De generalisten eten van alles en kunnen zich moeilijk aanpassen aan een bepaalde plantensoort. De specialisten moeten zich aanpassen aan bijvoorbeeld de alkaloiden van hun gastheerplant, sterker nog ze gaan die alkaloiden zelf gebruiken voor herkenning van de waardplant en hun eigen verdediging. Vrieling denkt dat de Meijndel genotypen die veel PAs produceren meer gegeten worden door specialisten, waaronder de zebrarupsen. Als deze specialisten wegvallen neemt het PA-gehalte langzaam toe als gevolg van natuurlijke selectie.

Nog een voorbeeld van veldonderzoek in Meijndel met een evolutionaire "EEW" achtergrond is het onderzoek van Tom de Jong aan de seksratio van tweehuizige planten. De meeste plantensoorten hebben hermafrodiete bloemen. Bij tweehuizige plantensoorten bevat een individu ofwel alleen mannelijke bloemen, ofwel alleen vrouwelijke bloemen. Eigenlijk niets ingewikkelds, je hebt mannen en vrouwen, net als bij dieren. De verhouding mannen en vrouwen in het veld is soms 1 op 1 maar soms ook helemaal niet. Bij de Duindoorn vind je soms een verhouding van wel 6 mannen op 1 vrouw en die verhouding lijkt schever te zijn naarmate je meer het binnenland in gaat, verder weg van de zee (de Jong en van der Meijden 2004). Hoe komt dat? Bij Duindoorn blijkt het eenvoudig te zijn. Als je in een tuin zaden

Fig. 2. Voorpagina van een boek over reproductieve strategieën van planten. De foto van de bloem van het Slangenkruid is van Lex Kreffer.

opkweekt tot een bloeiende struik dan is de verhouding mannen : vrouwen ongeveer 1:1. De seksratio trekt pas later in het leven scheef omdat vrouwelijke planten een hogere mortaliteit hebben dan mannelijke. Wellicht heeft dit te maken met de investering in reproductie; de mannelijke duindoorns produceren stuifmeel in april en zijn dan klaar, op de vrouwelijke plant ontwikkelen de bessen zich nog tot oktober.

Maar theoretisch verwacht je dat de verhouding mannen : vrouwen in de zaden behoorlijk variabel kan zijn. De reden hiervan is een conflict tussen DNA in de kern en DNA op mitochondriën en chloroplast. DNA op de mitochondriën en chloroplast erft alleen via de zaden over en niet via het stuifmeel. Mitochondriaal DNA in een mannelijk plant wordt nooit doorgegeven aan de volgende generatie. Als dat stukje DNA muteert zodat het een man, wellicht gedeeltelijk, in een vrouw verandert dan zal die mutatie toenemen in de populatie. Dit gaat door tot genen in de kern de zaak weer recht zetten. Gevolg is een ingewikkeld systeem van geslachtsbepaling. Zulke ingewikkelde systemen vind je inderdaad bij een aantal soorten. We verzamelden zaden van de Kruiwilg en kweekten deze op in een tuin. De zaden van sommige moederplanten leverden 50% dochters op. Heel gewoon. Maar zaden van andere vrouwelijke planten leverden 100% vrouwelijke planten op. In het duin vind je bij Kruiwilg ongeveer 2x zo veel vrouwelijke planten als mannen en die verhouding komt overeen met het gemiddelde in de zaden van veel individuen. Er is blijkbaar een ingewikkeld genetisch systeem dat deze verhouding oplevert. Het is onbekend hoe dit systeem werkt. Bij de Grote brandnetel maakten we gerichte kruisingen om de geslachtsbepaling beter te begrijpen. Ook hier bleek dit een ingewikkelde materie. Vrouwelijke planten van brandnetel produceren minimaal 25% vrouwelijke zaden, maximaal 100% vrouwelijke zaden en ook alle verhoudingen daar tussen in. Of een zaad opgroeit tot een man of een vrouw is helemaal genetisch vastgelegd en niet afhankelijk van het milieu. Behalve dan weer bij de zeldzame planten die zowel mannelijke als vrouwelijke bloemen maken. Die planten worden een man als je ze vertroetelt met veel voedingsstoffen. Gedurende de vier jaar van haar promotieonderzoek lukte het Grit Glawe niet om het systeem van seksdeterminatie van Grote brandnetel helemaal op te helderen. Het onderzoek aan seksratios had een evolutionaire vraag als achtergrond maar is ook interessant voor de Meijen-



delbezoeker die zich misschien niet eens realiseerde dat Duindoorn, Kruiwilg en Grote brandnetel, maar ook Asperge, Heggenrank, Schapenzuring en Veldzuring tweehuizig zijn. De Dagkoekoeksbloem is wel heel bijzonder omdat deze soort soms, ook in Meijendel, last heeft van een schimmel (bloemen met grijs stuifmeel) die vrouwelijke planten in mannen transformeert en zo zich zelf met het stuifmeel door hommels laat verspreiden. Het onderzoek aan de voortplanting van planten leidt uiteindelijk tot een boek 'Evolutionary ecology of plant reproductive strategies' dat in 2005 bij Cambridge University Press uitkomt. Op de voorplaat staat een foto van een bloem van het Slangenkruid gemaakt door Lex Kreffer in Meijendel (Fig. 2).

Als de reorganisatie van het EEW zich in 1995 aandient trekt Gart Zweers zich terug als wetenschappelijk directeur. Hij gaat de natuur van zijn eigen landgoed in Drenthe beheren en wordt voorzitter van de vereniging Drents Particulier Grondbezit. Eddy van der Meijden wordt zijn opvolger en zal die functie bijna tien jaar houden. De oorspronkelijke insteek van de Faculteit Wis- en Natuurkunde was om het hele EEW op te heffen. Verbeterde efficiëntie en vervroegde pensionering leveren echter geld op en uiteindelijk blijft het effect van de tweede reorganisatie beperkt. Het is de tijd van mooie, duidelijke jaarverslagen en verplichte cursussen projectmatig werken. De koers blijft gericht op het begrijpen van evolutie en in de tweede helft van de negentiger jaren heeft het EEW op de Leidse Sterren-

wachtlaan een grote internationale uitstraling, er komen veel buitenlandse gasten en elke week zijn er meerdere lezingen. Het EEW onderzoek wordt in 1999 voor een breed publiek gepresenteerd in het boekje 'Evolutie betrappt; onderzoekers in het voetspoor van Darwin'. Er staan leuke stukken in maar het geheel laat weinig indruk achter.

Instituut Biologie Leiden

De derde reorganisatie is in 2002. De twee biologische instituten worden samengevoegd tot Instituut Biologie Leiden (IBL), waarmee de cirkel van de Leidse biologie weer rond is. De reorganisatie van 2002 leidt weer tot vervroegde pensionering van een aantal medewerkers en tot verschuivingen van groepen, de milieubiologie verhuist naar het Centrum voor Milieuwetenschappen. De Milieubiologen werken vooral aan natuur in het agrarisch gebied, maar maken een uitstapje naar het duin middels het proefschrift van Erik van Dijk (1984) over eutrofiëring. In het oorspronkelijke plan uit 2002 wordt de Dierenecologie opgeheven maar de groep gaat in een afgeslankte vorm toch verder. Het samenvoegen van de evolutionaire en de moleculair-genetische groepen biedt zeker nieuwe mogelijkheden tot samenwerking. Een probleem is echter dat de groepen in verschillende gebouwen zitten en in verschillende delen van de stad. De gebouwen aan de Sterrenwachtlaan zijn inmiddels in deplorabele staat en de kweekvoorzieningen zijn verhuisd naar de kelder van het leegstaande Kamerlingh Onnes gebouw. De druk om geld van geldschietters buiten de universiteit te krijgen neemt toe. Het wordt voor het voortbestaan van een onderzoeksgroep noodzakelijk 50% van de inkomsten elders te halen. Sommige delen van de biologie lopen wat dat betreft achter bij de natuur- en scheikunde die vaker met bedrijven samenwerken en een grotere tweede en derde geldstroom hebben. Er is ook een roep om met minder organismen te werken en liefst met zogenaamde modelorganismen als de Zandraket waarvan al veel bekend is. De Zebravis wordt geadopteerd als modelorganisme voor studies aan de werking van medicijnen. De Zebravink is het modelorganisme voor gedragsbiologie.

Als in 2008 minister Plasterk besluit om geld van de universiteiten over te hevelen naar beurzen, de zogenaamde tweede geldstroom, is dit het startschot voor

weer een nieuwe, dit maal zeer ingrijpende, reorganisatie van de biologie. De hoeveelheid geld die een groep binnen heeft gehaald, of verwacht wordt binnen te halen, is richtinggevend. Onder andere de Theoretische Biologie en de Dierenecologie wordt opgeheven. Dit maal kiest de faculteit niet meer voor 'kaasschaafmethode', maar voor het opheffen van groepen en voor ontslag van vast personeel. Ook een groot deel van het ondersteunend personeel wordt ontslagen. Er is geen vast geld meer voor het aanstellen promotiemedewerkers, die posities moeten door beurzen binnengehaald worden. In theorie kan het geld dat Plasterk wegluisde bij de universiteiten weer via de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek binnengehaald worden. In de praktijk verdampt een deel van dat tijdelijke geld snel. In de komende jaren zijn de promovendi met een persoonlijke beurs voor scholing steeds vaker afkomstig uit landen met opkomende economieën als Iran, Pakistan, India of China. De plantencologen overleven door de relatie tussen genetisch gemodificeerde gewassen en hun wilde verwanten te omarmen middels projecten aan koolzaad, aardappel, wortel en tomaat. In 2009 verhuizen de overgebleven groepen uit de binnenstad naar het Sylvius laboratorium aan de Wassenaarseweg, waar de voorzieningen prima geregeld zijn. Kort na de verhuizing loopt de groep evolutiebiologie, die zeer goed bekend staat, leeg omdat twee leden in Cambridge en Wageningen een hoogleraarschap accepteren. Op het moment van schrijven zijn er zeven vaste posities bij het IBL in het cluster Evolutionary Biosciences. Als je dit vergelijkt met de 27 posities bij het EEW in de negentiger jaren, kun je concluderen dat vaste geldstroom naar onderzoek in evolutie en ecologie nu nog maar ongeveer een kwart is van wat het toen was.

Terug naar het veld?

De nieuwkomers binnen het IBL gaan werken aan modelorganismen als bacteriën en zebravis waarbij moderne DNA technieken worden toegepast. Ze moeten geld verdienen via persoonlijke beurzen uit het Veni-Vidi-Vici programma van ALW waarbij in elke ronde de kans 20% of minder is. Er is dus veel concurrentie en naast gewone publicaties zijn ook stukken in Nature of Science nodig om succesvol te zijn. Onderzoekers kunnen ook via de Europese Unie beurzen aanvragen. Door het huidige Nederlandse onderzoeksbeleid zullen in de

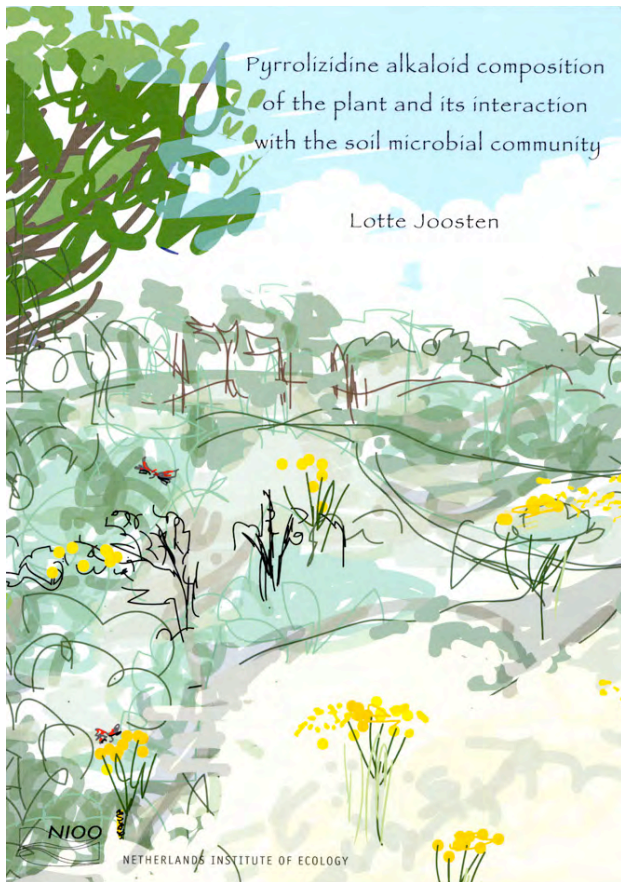


Fig. 3. Omslag van het proefschrift van Lotte Joosten uit 2012. Zij werkte aan de interactie tussen Jacobskruiskruid en micro-organismen in de bodem. Tekening van Pia Sprong www.piasprong.nl.

toekomst gelden worden toegewezen aan negen topsectoren waaronder voeding, gezondheid en tuinbouw. Het idee hierachter is dat universiteiten zich meer gaan specialiseren en zich duidelijker profileren. De Leidse faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen koos in 2012 voor een aansluiting bij medisch onderzoek. Door samenwerking met het LUMC acht men de kans het grootst om een vuist te maken en binnenkort een groot project in de topsector gezondheid naar Leiden te halen.

In vergelijking met de zeventiger en tachtiger jaren zijn er in het IBL nog maar weinig duinonderzoekers over. Het onderzoek heeft zich verlegd van onderzoek aan het duin naar onderzoek aan modelorganismen waarvan maar een deel in Meijndel aanwezig is. Dit is een wereldwijde trend die zeker niet uniek is voor Leiden. We concluderen dat deze verschuiving komt door zowel de veranderende wetenschappelijke mode, meer nadruk op modelorganismen die in het lab worden bestudeerd, als ook door politieke keuzes over hoeveel geld er naar de universiteiten gaat en in hoeverre dat geld gelabeld is en

Fig. 4. Tijdens de veldcursus ecologie worden planten van Slangenkruid gemanipuleerd. Er worden kunstmatig planten gemaakt met bloemen die er heel aantrekkelijk uit zien en veel meer of veel minder nectar bevatten dan natuurlijke planten. Hommels laten zich aanvankelijk foppen maar passen hun gedrag snel zo aan dat ze zoveel mogelijk nectar per tijdsseenheid verzamelen.

alleen voor toegepast en kortlopend onderzoek gebruikt kan worden. Binnen dat krachtenveld kiezen de universiteiten dan weer hun prioriteiten.

Toch blijft het duin van groot belang voor het Leidse onderzoek en onderwijs. Binnen het IBL doen de planteneologen nog steeds onderzoek in Meijndel (Fig. 3). Ook de gedragsbiologen komen regelmatig in het duin waar ze de reactie van vogels op achtergrondgeluiden bestuderen. De cursus ecologie wordt al meer dan 40 jaar gegeven vanuit het veldstation (het derde station ligt nu langs De Klip) en over de resultaten wordt gepubliceerd in *Holland's Duinen*. Bijvoorbeeld, tijdens de veldcursus ecologie van 2010 vergeleken studenten het oprukkende Bezemkruiskruid met het Jacobskruiskruid en constateerden tot hun verbazing dat slakken de eerste soort prefereerden. In een reeks van jaren manipuleerden studenten de bloemen van Slangenkruid om er achter te komen hoe hommels reageren op meer nectar en hoe lang die hommels te foppen waren met grote aantrekkelijke bloemen met een lage beloning (Fig. 4). Tijdens de tweedejaars cursus gedragsbiologie in 2008 herhaalden (en verbeterden) de studenten onder leiding van Carel ten Cate op Terschelling de experimenten van Tinbergen waarbij een houten meeuwenkop met gekleurde stip werd aangeboden aan de jongen in het nest (ten Cate e.a. 2009, Fig. 5). Ook het gedrag van de meeuwen die nu de daken in Leiden bevolken wordt door allerlei mensen, van bewoners tot biologen, nog met argusogen gevolgd. Naturalis Biodiversity Center en





Fig. 5. Tijdens de cursus Gedragsbiologie herhaalden en verbeterden studenten de experimenten van Tinbergen, waarbij een houten model van een meeuwenkop met een gekleurde stip werd aangeboden aan jonge Zilvermeeuwen. Foto Gedragsbiologie Universiteit Leiden.

het Nationaal Herbarium Nederland blijven actief monstern en blijven, zo gauw er zich een mogelijkheid voor doet, graag samenwerken met het IBL. Een mooi voorbeeld hiervan is het onderzoek dat Barbara Gravendeel uitvoerde aan de Duinwespenorchis (Kuijper e.a. 2009).

Een compleet overzicht van de samenhang van de levensgemeenschap, Schierbeek's "web of life", zal gezien de tijdgeest nog even op zich laten wachten. Maar schrijf het web nog niet af! In 2012 verscheen een artikel van Grotan en verschillende co-auteurs waaronder de Amerikaanse geneticus Russ Lande. Zij analyseerden tien jaar aantalfuctuaties in een groep van 137 vlindersoorten in het tropisch regenwoud van Ecuador. Ze trokken conclusies over dichtheidsafhankelijkheid en concurrentie tussen verwante soorten. Het verschil met Meijndel is dat dit regenwoud een homogene gemeenschap is en niet een gemeenschap die verandert als je van binnenland naar zee gaat. De theorie van Lande is van toepassing op stabiele levensgemeenschappen. Maar het is nog maar een stapje om de theorie aan te passen zodat deze gebruikt kan worden om de bestaande dataset uit de vijftiger jaren te analyseren.

Martina Stang heeft jarenlang interacties tussen planten en bestuivers in kaart gebracht en samengevoegd in een interactie web. Toen in 2006 haar eerste artikel hierover uitkwam in *Oikos* was zij een pionier op dit gebied. Inmiddels is dit artikel met meer dan 60 citaties een van de meest geciteerde artikelen uit *Oikos*. De gegevens voor haar web van planten en bestuivers heeft ze gedurende de afgelopen twintig jaar verzameld in Duitsland, de VS (Colorado) en in Spanje. Maar ook in Meijndel en gezien haar vaste woonplaats, Den Haag, zal ze zich hier in de toekomst waarschijnlijk op concentreren. We vermoeden dat Schierbeek zeer geïnteresseerd zou zijn geweest in de mogelijkheden en beperkingen van deze benadering. Biologen gaan hun eigen gang en doen niet automatisch wat de politici of universiteitsbestuurders van ze vragen. Financieel beheerder Aad Vijverberg had lang als taak om de belangen van de verschillende Leidse biologische instituten te behartigen. Hij typeerde deze taak eens als het rijden met een kruitwagen vol met springende kikkers. Een kruitwagen vol met rugstreep-padden of boomkikkers zou een goede typering van de Meijndel onderzoekers zijn.

Nawoord

In dit stuk hebben we geprobeerd een beeld te schetsen van het biologisch onderzoek dat vanuit Leiden in het duin werd uitgevoerd. Wij hebben hierbij geen volledigheid nagestreefd. Wij bedanken Rinny Kooi voor correctie van de tekst en aanvullingen. Wij zijn de afdeling terreinbeheer van Dunea (Dick van Leeuwen, Harrie van Deursen, Sidney Pool) zeer erkentelijk voor de vele hulp die we altijd kregen, en nog steeds krijgen, bij het onderwijs en onderzoek in het duin. De recente Leidse proefschriften zijn op het internet in te zien via openaccess.leidenuniv.nl.

Tom J de Jong

t.j.de.jong@biology.leidenuniv.nl

Eddy van der Meijden

e.van.der.meijden@biology.leidenuniv.nl

**Instituut Biologie Leiden,
Postbus 9505, 2300 RA Leiden**

Literatuur

- Alphen JJM van, Visser M (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 35: 59-79.
- Bakker AC, Roessingh P, Menken SBJ (2008). Sympatric speciation in *Yponomeuta*: no evidence for host plant fidelity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 240-247.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell.
- Cate C ten, Bruins W, den Ouden J, Egberts T, Neevel H, Spierings M, van der Burg K, Brokerhof A (2009). Tinbergen revisited: a replication and extension of experiments on the beak colour preferences of herring gull chicks. *Animal Behaviour* 77: 795-802.
- Croin Michielsens (red.) (1974). *Meijndel duin-water-leven*. Uitgeverij W van der Hoeve, Den Haag.
- Dijk HWJ van (1984). Invloeden van oppervlakte-infiltratie ten behoeve van duinwaterwinning op kruidachtig vegetaties. Proefschrift Universiteit Wageningen.
- Dullemeijer P (1976). *Van zoötomie tot zoölogie*. Universitaire Pers Leiden.
- Fung SY, Herre bout WM (1988). Sorbitol and dulcitol in some Celastraceae and Rosaceae plants, hosts of *Yponomeuta* spp. *Biochemical Systematics and Ecology* 16: 191-194.
- Harper JL (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Jong TJ de, Meijden E van der (2004). Sex ratio of some long-lived dioecious plants in a sand dune area. *Plant Biology* 6: 616-620.
- Jong TJ de, Klinkhamer PGL (2005). *Evolutionary ecology of plant reproductive strategies*. Cambridge University Press.
- Kooi RE (1990). Host plant selection and larval food-acceptance by small ermine moths. Thesis, Leiden University.
- Kuiper M, Oostermeijer JGB, Gravendeel B (2009). Duinwespenorchis: standplaatsvariatie of soort in wording? *Holland's Duinen* 54: 16-21.
- Maarel E van der (1997). *Ecosystems of the world: dry coastal ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- Menken SBJ, Herre bout WM, Wiebes JT (1992). Small ermine moths (*Yponomeuta*): their host relations and evolution. *Annual Review of Entomology* 37: 41-66.
- Mosleh Arany A (2006). *Ecology of Arabidopsis thaliana: local adaptation and interaction with herbivores*. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Reumer BM (2012). Co-evolution between parthenogenesis-inducing *Wolbachia* and its hosts. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Salman A, Meijden E van der (1985). De opmars van de meidoorn in de Wassenaarse duinen. *Duin* 8: 6-10.
- Schierbeek A (1925). *Het Meijndel onderzoek*. 1. Geschiedenis. Organisatie. De Levende Natuur 3-78.
- Schilthuisen M (2002). *Frogs and dandelions*. Oxford University Press.
- Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* 112: 111-121.
- Stouthamer R, Luck RF, Hamilton WD (1990). Antibiotics cause parthenogenic *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proceedings National Academy of Sciences* 87: 2424-2427.
- Strien W van e.a. (1999). *Evolutie betrap: onderzoekers in het spoor van Darwin*. KNNV uitgeverij.
- Vuijck L (1898). *De plantengroei der duinen*. Proefschrift Rijksuniversiteit Leiden.