

# Jacobskruiskruid trekt de wereld over

Jacobskruiskruid is geïntroduceerd in Australië, Nieuw-Zeeland en Noord-Amerika en is daar een plaagsoort die grote economische schade veroorzaakt door zijn giftige alkaloiden. In Australië, Nieuw-Zeeland en Noord-Amerika ontbreken de specialistische herbivoren. Uit onderzoek blijkt dat de invasieve jacobskruiskruiden zich zeer snel hebben aangepast aan het ontbreken van deze herbivoren. Ze hebben hun hergroeivermogen sterk verlaagd en ze hebben de vrijkomende hulpstoffen geïnvesteerd in een grote concurrentiekracht en een 37% grotere zaadproductie. Dit lijkt ervoor te zorgen dat het Jacobskruiskruid zich snel kan uitbreiden in de invasieve gebieden. Door Klaas Vrieling



Figuur 1. Jacobskruiskruid plant die volledig is kaal gevreten door de rupsen van de Jacobsvlinder.

Trefwoorden: invasieve plant, alkaloiden, hergroei, Jacobsvlinder, evolutie

In de afgelopen 150 jaar is het menselijk transport over de wereld toegenomen met als gevolg dat veel plant- en diersoorten nu in gebieden voorkomen die ze op eigen kracht niet bereikt zouden hebben. Wereldwijd zijn er 13.168 planten invasief in gebieden waarvan ze tot voor kort niet voorkwamen (Van Kleunen e.a. 2015). En die teller tikt door. Met 'exoot' wordt bedoeld dat het plantensoorten zijn die door toedoen van menselijk handelen in een gebied voorkomen dat niet hun oorspronkelijke verspreidingsgebied is, zich daar gevestigd hebben en zich kunnen handhaven. In Nederland zijn er 1581 soorten beschreven waarvan 247 als exotische plantensoorten zijn geregistreerd (Noordijk e.a. 2010). Een klein deel, circa 2-3%, van deze exoten groeit uit tot een 'invasieve' plaagsoort. Die plaagsoorten veroorzaken economische schade, reduceren of verdringen inheemse soorten of veroorzaken gezondheidsproblemen. De Grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) verstopt waterwegen en veroorzaakt hiermee economische schade. Gezondheidsproblemen worden veroorzaakt door het allergene stuifmeel van de invasieve plaagsoort Alsem ambrosia (*Ambrosia artemisiifolia*). Het Leids Universitair Medisch Centrum telt dagelijks de hoeveelheid Ambrosia pollenkorrels in de lucht en rapporteert dit op een website. Invasieve soorten zoals de Amerikaanse vogelpest marginaliseren inheemse soorten en bedreigen daardoor de biodiversiteit. Bekende invasieve exoten in de duinen zijn de Rimpelroos (*Rosa rugosa*), de Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) (Schilthuizen e.a. 2016) en het Bezemkruiskruid (*Senecio inaequidens*) (Van der Meijden e.a. 2015). Veel

van de invasieve soorten in Nederland zijn verwilderde tuinplanten of soorten afkomstig uit aquaria en vijvers.

De reden waarom deze soorten uitgroeien tot plagen is niet altijd duidelijk. Veel factoren zoals groeisnelheid, zaadproductie en concurrentiekracht zijn al bestudeerd maar er lijkt tot nu toe geen eenduidig antwoord te zijn. Een algemene observatie is dat veel plantensoorten worden belaagd door herbivoren en pathogenen die zeer specifiek zijn en vaak maar één of een paar nauw verwante soorten aantasten. Invasieve plantensoorten ontsnappen aan deze specialistische aanvallers als ze in een nieuw gebied worden geïntroduceerd. Men vermoedt dat het ontbreken van deze specialistische natuurlijke belagers van planten een rol speelt bij de ontwikkeling van plagen en dat invasieve planten een snelle evolutionaire verandering ondergaan door de afwezigheid van hun specialistische herbivoren in het nieuwe gebied. Hun investering in afweer wordt verlaagd en deze besparing wordt geïnvesteerd in extra concurrentiekracht en zaadproductie (Blossey en Notzold 1995). De lokale soorten hebben dit voordeel niet en hebben dus een nadeel ten opzichte van de nieuwkomers.

Om deze veronderstelling te bestuderen is het Jacobskruid onderzocht, omdat deze in verschillende gebieden in de wereld een plaagsoort is. Het Jacobskruid is een algemeen voorkomende soort in West-Europa van Zuid-Scandinavië tot Midden-Spanje en tot diep in Rusland. Ook in Meijndel is het Jacobskruid een veel voorkomende plant. In Europa wordt het Jacobskruid aangetast door een groot aantal herbivoren. In Engeland zijn meer dan 100 verschillende herbivoren waargenomen op het Jacobskruid. Veel van deze herbivoren zijn specialisten die alleen van het Jacobskruid eten. De grootste vreters zijn de zebrarupsen van de Jacobsvlinder en de larven en adulten van een aardvlo (*Longitarsus jacobaeae*). De zebrarups veroorzaakt de meeste aantasting in Meijndel. De Jacobsvlinders hebben echter maar één generatie per jaar zodat de periode van vraat door rupsen beperkt is tot circa 6 weken in mei en juni. De aantasting door zebrarupsen leidt in Meijndel elke twee tot drie jaar tot een kaalvraat van bijna alle Jacobskruidplanten. De Jacobsvlinder zet bij voorkeur haar eipakketten af op de grootste planten en dat zijn de planten die gaan bloeien. Omdat het Jacobskruid een plant is die afsterft na bloei, is kaalvraat van bladeren, knoppen en bloemhoofdjes op zo'n moment desastreuus voor de zaadproductie (Fig. 1).

Om toch zaden te kunnen produceren heeft het Jacobskruid reservestoffen opgeslagen in de wortel, een deel van de plant dat onbereikbaar is voor de zebrarupsen. Omdat de zebrarupsen maar een generatie per jaar heeft, zijn eind juni alle rupsen verpopt en kan het Jacobskruid aan een spectaculaire hergroei beginnen (Van der Meijden e.a. 1988). In korte tijd worden met behulp van de reserves in de wortel nieuwe bloemhoofdjes gemaakt en kan de plant toch zaden produceren voor een nieuwe generatie. Het mag duidelijk zijn dat de opslag van reserves in de wortel een goede strategie is om toch nog zaad te produceren na kaalvraat. Dit gaat echter ten koste van de groei van de plant. Het is als het ware je geld in een oude sok stoppen en niet op rente zetten op de bank. Modellen laten zien dat het investeren in reserves erg duur is. Kaalvraat laat zien dat de Jacobsvlinder het afweersysteem van Jacobskruidplanten heeft doorbroken. De Jacobsvlinder heeft zich zelfs zo aan haar waardplant aangepast dat de giftige alkaloiden die de plant bevat door de vlinders worden gebruikt als stimulans om eipakketten af te zetten. Hoe meer alkaloiden, hoe aantrekkelijker de plant wordt voor de Jacobsvlinder. Bovendien is de rups in staat om de alkaloiden op te slaan zodat de rups (en later pop en vlinder) verdedigd is tegen predatoren (Van der Meijden 1996). Voor generalistische herbivoren die niet zijn aangepast zijn aan alkaloiden in hun dieet is het Jacobskruid juist giftig en deze mijden de plant of eten er minder van.

Het Jacobskruid is een plaagsoort in verschillende delen van de wereld. Sinds circa 1850 werd Jacobskruid gerapporteerd uit Nieuw-Zeeland, Australië, Canada/USA westkust en Canada/USA oostkust (Fig. 2).



Figuur 2. Data van de GBIF database (<http://www.gbif.org/species>) met het waargenomen verspreidingspatroon van het Jacobskruid. Uit Oost-Europa en Rusland zijn er weinig waarnemingen terwijl het Jacobskruid hier wel voorkomt.



Figuur 3. Weiland met Jacobskruid in Oregon (Verenigde Staten, 16 juli 2007, Foto: Ellen Bitume).

In al deze gebieden vormt het Jacobskruid een probleem omdat het op intensief begraaide weilanden sterk uitbreidt en deze weilanden soms zelfs geheel geel kleurt (Fig. 3).

Vers Jacobskruid wordt door vee meestal niet gegeten, maar verpakt in hooi wordt het wel geconsumeerd en leiden de giftige alkaloiden ertoe dat koeien (en paarden) hier aan sterven. Ook komen via de melk en het vlees van koeien giftige alkaloiden in de menselijke voedselketen. Bijen vinden Jacobskruid een aantrekkelijke plant. Ook de nectar bevat alkaloiden die vervolgens teruggevonden wordt in de honing. In Australië, Nieuw-Zeeland en Noord-Amerika staat het Jacobskruid hoog op de lijst van ongewenste planten. Ook in Nederland breidt het Jacobskruid zich de laatste jaren uit en lees je in de krant over de sterfte van paarden door het consumptie van hooi met Jacobskruid.

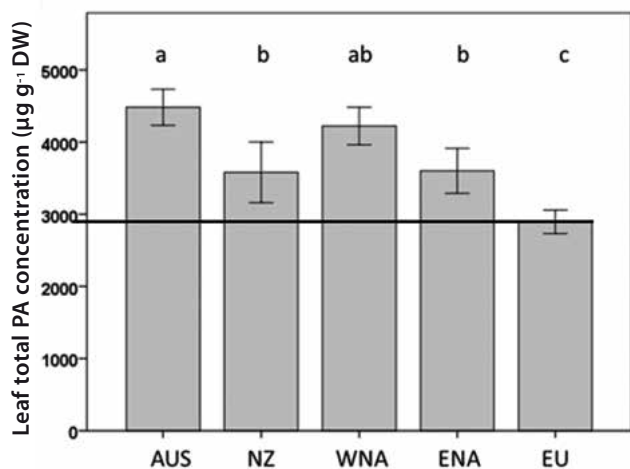
We vermoeden dat het Jacobskruid tot een plaagsoort is geworden door een snelle evolutionaire verandering als gevolg van de afwezigheid van specialistische herbivoren zoals de Jacobsvlinder. In de invasieve gebieden ontbreken deze specialisten. Maar er zijn wel generalistische herbivoren aanwezig die van meerdere plantensoorten eten. In de Verenigde Staten zijn circa 40 verschillende generalistische herbivoren gevonden op het Jacobskruid en nul specialisten. De schade veroorzaakt door deze generalisten is klein omdat het Jacobskruid goed verdedigt door de aanwezigheid van alkaloiden.

We hebben in één omgeving experimenten opgezet om Jacobskruid uit de verschillende invasieve gebieden te vergelijken met Jacobskruid uit het inheemse gebied. We keken daarbij naar het gehalte aan alkaloiden, zaadproductie, concurrentiekracht, voorkeur van herbivoren en hergroei. Omdat het Jacobskruid in verschillende invasieve gebieden

een plaag is en in al deze gebieden de specialistische herbivoren nog niet zijn geïntroduceerd verwachten we dat de reactie van het Jacobskruid in al deze gebieden dezelfde trend vertoont en dat de verschillen niet veroorzaakt wordt door aanpassingen aan het lokale klimaat. Een analyse van klimaatvariabelen in de vier invasieve gebieden en Europa liet zien dat er wel verschillen waren tussen die gebieden. Als de reactie van de planten uit de verschillende invasieve gebieden gelijk is zullen we aannemen dat er een parallelle evolutie is opgetreden.

In de verschillende experimenten werden zaden van jacobskruidplanten, verzameld in een groot aantal inheemse Europese populaties en in verschillende populaties uit invasieve gebieden, opgekweekt in kweekkamers of in onze tuin in Leiden. Als er verschillen zijn tussen planten uit de verschillende gebieden dan zullen we aannemen dat die verschillen veroorzaakt worden door genetische factoren omdat het milieu voor alle planten gelijk is.

Alkaloiden spelen een rol bij de afweer van generalistische herbivoren maar tegelijkertijd hebben ze een aantrekkende werking voor specialistische herbivoren zoals de Jacobsvlinder. Het is daarom ook te verwachten dat jacobskruidplanten uit het invasieve gebied een hoger gehalte aan alkaloiden hebben omdat daar wel generalistische herbivoren aanwezig zijn maar de specialistische herbivoren zijn achtergebleven in het inheemse gebied. Jacobskruidplanten uit alle invasieve gebieden bleken gemiddeld 30% meer alkaloiden te bevatten dan jacobskruidplanten uit het inheemse gebied. Hun gehalte is verhoogd van circa 0,30% naar circa 0,39% (Fig. 4). Het blijkt dat voor planten uit invasieve gebieden het gehalte aan alkaloiden hoger is dan voor planten uit het inheemse gebied. Als het alkaloidgehalte van planten uit de invasieve gebieden hoger is en als deze een rol spelen



Figuur 4. Gehalte aan pyrrolizidine alkaloiden (PA) in jacobskruidplanten afkomstig uit het inheemse gebied (EU) en vier invasieve gebieden Australië (AUS), Nieuw-Zeeland (NZ), westkust Noord-Amerika (WNA) en oostkust Noord-Amerika (ENA). De getrokken lijn geeft het gemiddelde niveau van alkaloiden van planten uit het inheemse gebied weer. Verschillende letters geven statistisch significante verschillen tussen gebieden aan.

bij de afweer tegen generalisten, dan is te verwachten dat deze herbivoren in een keuzeproef meer eten van inheemse jacobskruidplanten omdat deze een lager alkaloidgehalte hebben. Voor de rupsen van de Jacobsvlinder verwachtten we het omgekeerde resultaat.

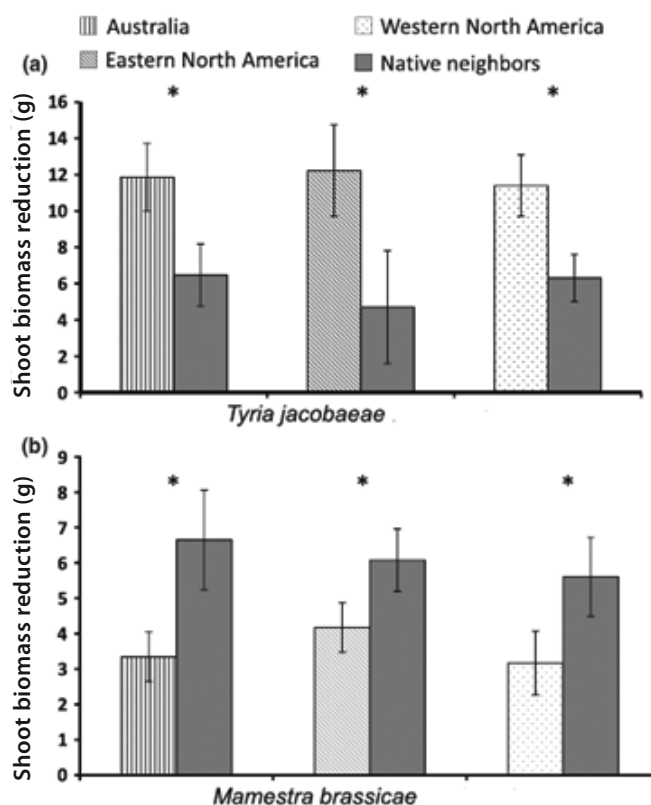
In een proef waar rupsen konden kiezen tussen planten uit de verschillende invasieve gebieden bleek dat rupsen van de Jacobsvlinder, de specialist, inderdaad meer aten van invasieve planten ongeacht uit welk invasie gebied ze kwamen (Fig. 5a). Ze aten meer van de jacobskruidplanten met een hoger alkaloidgehalte. Het tegenoverstelde was het geval voor de rupsen van de Koolmot, een generalist. Koolmotrupsen hadden een voorkeur voor jacobskruidplanten uit het invasieve gebied (Fig. 5b).

Naast alkaloiden kunnen ook nog andere afweerstoffen een rol spelen bij de keuze van deze twee herbivoren. Jacobskruidplanten uit het invasieve gebied worden dus meer aangetast door de rupsen van de specialistische Jacobsvlinder. Betekent dat ook dat deze planten in afwezigheid van de specialist in deze gebieden ook meer hebben geïnvesteerd in hergroei?

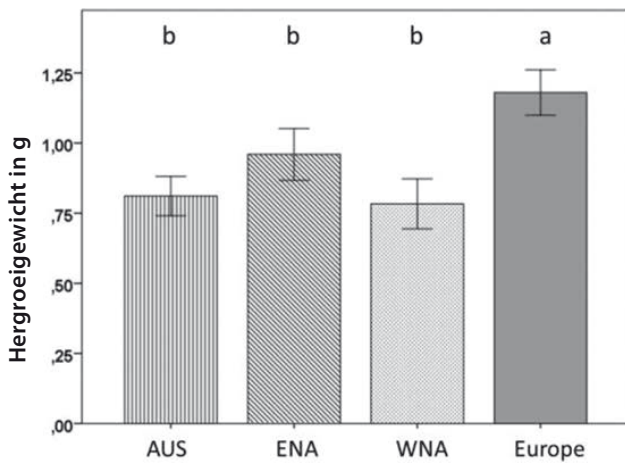
In een experiment werd de spruit van jacobskruidplanten uit de verschillende invasieve gebieden en

het inheemse gebied verwijderd om de vraat van de zebrarups te simuleren. Vervolgens werd na 4 weken gemeten hoeveel herstel er van de spruit is na deze 'kaalvraat'. Ondanks dat inheemse planten een kleinere spruit hadden op het moment van het verwijderen van de spruit bleek dat na 4 weken herstel de inheemse jacobskruidplanten de grootste spruit hadden. Jacobskruidplanten van alle invasieve gebieden hadden een kleinere spruit (Fig. 6).

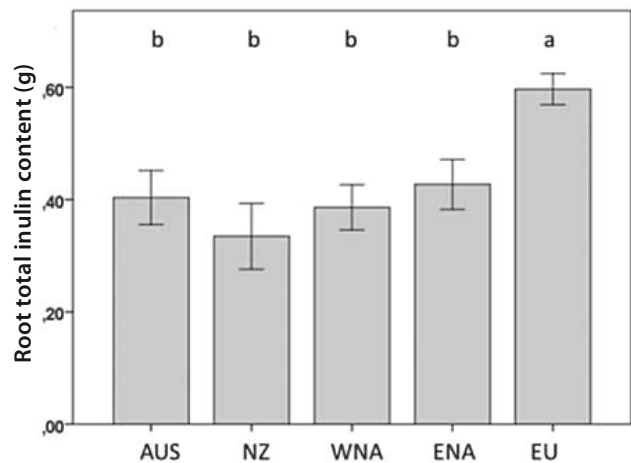
Het suggereert dat invasieve planten minder reserves voor herstel in hun wortel hebben gestopt dan inheemse jacobskruidplanten. De reservestoffen van planten zijn polysachariden zoals zetmeel. In de samengesteldbloemigen, Jacobskruid inclusief, is deze reservestof inuline. In de jacobskruidplanten waarvan de spruit werd verwijderd is van een controle groep op het moment van ontbladeren het gehalte aan inuline in de wortel bepaald.



Figuur 5. Hoeveelheid vraat aan jacobskruidplanten die samen in een pot groeien. Een inheemse plant werd altijd samen opgekweekt met een plant uit het invasieve gebied. A: Biomassa geconsumeerd door rupsen van de Jacobsvlinder (*Tyria jacobaeae*) en B: Biomassa geconsumeerd door rupsen van de Koolmot (*Mamestra brassicae*). Een ster geeft aan dat de consumptie significant verschilt.



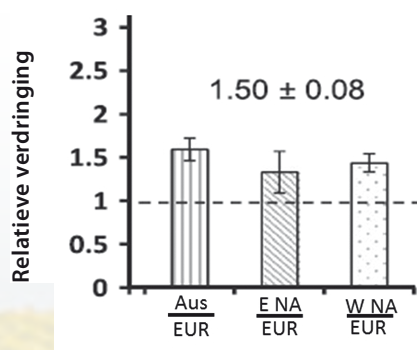
Figuur 6. Hergroeigewicht 4 weken na volledig verwijderen van de spruit van planten van Jacobskruiskruid uit het inheemse gebied (Europe) en drie invasieve gebieden Australië (AUS), oostkust Noord-Amerika (ENA) en westkust Noord-Amerika (WNA). Verschillende letters geven statistisch significante verschillen tussen gebieden aan.



Figuur 7. Gehalte aan inuline in de wortels van jacobskruiskruidplanten afkomstig uit het inheemse gebied (EU) en vier invasieve gebieden Australië (AUS), Nieuw-Zeeland (NZ), westkust Noord-Amerika (WNA) en oostkust Noord-Amerika (ENA). Verschillende letters geven statistisch significante verschillen tussen gebieden aan.

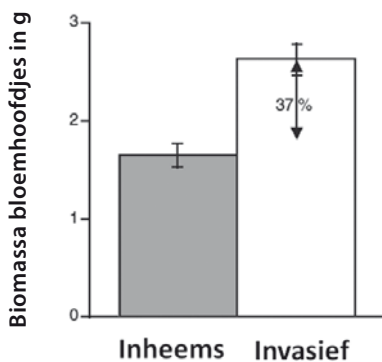
Als inheemse planten een betere hergroei vertonen zou je verwachten dat ze ook meer inuline als reservestof in hun wortels zouden hebben opgeslagen. Dat bleek inderdaad het geval te zijn (Fig. 7). De invasieve jacobskruiskruidplanten hadden circa 30% minder inuline in hun wortels dan inheemse jacobskruiskruidplanten. De hoeveelheid inuline in de wortels van het Jacobskruiskruid bleek positief gecorreleerd te zijn met het hergroei-vermogen. Reservestoffen in de wortel opslaan voor hergroei is een dure investering omdat die stoffen niet meer gebruikt kunnen worden voor de groei van de plant. Een goede groei is van belang in een situatie dat er geconcentreerd moet worden om licht of voedingsstoffen. De snelle groeier zal een sterkere concurrent zijn. Dit werpt de vraag op of invasieve jacobskruiskruidplanten, die niet investeren in reservestoffen, ook sterkere concurrenten zijn dan inheemse jacobskruiskruidplanten die wel reservestoffen in hun wortels opslaan. Om dit te testen werden invasieve en inheemse jacobskruiskruidplanten samen in één pot opgekweekt en werd gemeten welke planten het grootste spruitgewicht bereikten. Na 10 weken groeien waren de spruiten van invasieve jacobskruiskruidplanten gemiddeld 1,5 keer zo groot zijn als de spruiten van inheemse planten (Fig. 8). Het minder investeren in reserves van de invasieve jacobskruiskruidplanten heeft hun concurrentiekracht aanzienlijk doen toenemen. Dit verschil werd nog groter toen aan het concurrentie-experiment een generalistische herbivoor, de Koolmot, werd toegevoegd. Deze at meer van het inheemse

dan van het invasieve jacobskruiskruidplanten en laat daarom het verschil in concurrentiekracht nog verder toenemen. Toen in het concurrentie-experiment de specialistische zebrarupsen werden toegevoegd gebeurde het omgekeerde. De zebrarupsen aten bij voorkeur van de invasieve jacobskruiskruidplanten en de concurrentiekracht werd nagenoeg gelijk. Als invasieve jacobskruiskruidplanten concurrentiekrachtiger zijn en minder reserves in hun wortel stoppen heeft dat dan ook een effect op hun zaadproductie?



Figuur 8. Relatieve verdringing van jacobskruiskruidplanten gegroeid in een pot. De relatieve verdringing is berekend als het gewicht van de spruit van Jacobskruiskruid uit het invasieve gebied gedeeld door het gewicht van de spruit van Jacobskruiskruid uit het inheemse gebied. De stippellijn geeft aan de relatieve verdringing waarbij beide planten even concurrentiekrachtig zijn. Bij waarden groter dan 1 zijn de invasieve jacobskruiskruidplanten concurrentiekrachtiger dan inheemse jacobskruiskruidplanten. Inheemse gebied (EUR), Australië (Aus), oostkust Noord-Amerika (ENA) en westkust Noord-Amerika (WNA).

Om dat te meten werden invasieve en inheemse planten opgekweekt in een proeftuin in Leiden en werd in het tweede jaar de hoeveelheid biomassa van bloemhoofdjes gemeten. Het bleek dat invasieve planten circa 37% meer massa aan bloemhoofdjes produceerden (Fig. 9). Dus naast hun grotere concurrentiekracht is ook het aantal zaden dat invasieve planten produceren toegenomen.



*Figuur 9. Hoeveelheid biomassa aan bloemhoofdjes van inheemse en invasieve jacobskruidplanten opgegroeid in een tuin in Leiden. Er is een statistisch significant verschil in de productie van bloemhoofdjes tussen inheemse en invasieve jacobskruidplanten.*

Omdat alle experimenten in een klimaatkamer of proeftuin zijn uitgevoerd hebben alle planten dezelfde milieuomstandigheden. Als ze dan toch verschillen kunnen we dit toeschrijven aan genetische verschillen tussen deze planten. De experimenten laten dus zien dat het Jacobskruid in 150 jaar (circa 75 generaties) een snelle evolutie heeft ondergaan die samenhangt met de afwezigheid van specialistische herbivoren. Er is geen selectiedruk van deze specialistische herbivoren aanwezig om veel reserves in de wortel te stoppen of minder alkaloiden aan te maken. Door minder reserves in de wortel te stoppen kunnen deze planten de uitgespaarde reserves gebruiken voor extra groei waardoor invasieve jacobskruidplanten concurrentiekrachtiger zijn en meer zaden produceren. Deze gegevens ondersteunen het model wat we aan het begin van dit verhaal hebben geschetst: het ontsnappen aan specialistische herbivoren leidt tot een snelle evolutionaire verandering die leidt tot een invasieve plaagsoort! Door invasieve jacobskruidplanten uit meerdere invasieve gebieden te bestuderen zien we dat in al deze gebieden precies dezelfde veranderingen optreden. Dit ondanks de klimaatverschillen tussen de gebieden. De selectieve factor die voor alle deze gebieden op dezelfde manier is veranderd is de afwezigheid

van specialistische herbivoren van het Jacobskruid. Dit ondersteunt het idee dat de gevonden evolutionaire veranderingen ook daadwerkelijk worden veroorzaakt door de afwezigheid van specialistische herbivoren en niet door lokaal veranderde milieuomstandigheden. Belangrijk is nog de vraag of alle jacobskruidplanten uit dezelfde bronpopulatie uit het inheemse gebied komen. Genetisch onderzoek heeft laten zien dat dit zeer onwaarschijnlijk is. Waarschijnlijk zijn er in de verschillende gebieden meerdere onafhankelijke introducties geweest uit verschillende bronpopulaties. Kan Meijndel een van de bronpopulaties zijn geweest? Dat is niet nog niet met zekerheid te zeggen. De genetische analyses laten wel zien dat de bronpopulaties moeten worden gezocht in noord west Europa.

De resultaten laten verder zien dat het invasieve Jacobskruid gevoeliger is geworden voor aantasting door de specialistische herbivoren. Dat zou goed nieuws zijn als we deze herbivoren willen inzetten voor biologische bestrijding van het Jacobskruid in de gebieden waar deze invasief is. Inderdaad zijn circa 60 jaar geleden de Jacobsvlinder en de aardvlo ingezet als biologische bestrijders. Aan de westkust van Noord-Amerika was deze bestrijding succesvol en is de soort teruggedrongen. Interessant is om nu te kijken of de introductie van deze specialistische herbivoren opnieuw tot evolutionaire veranderingen leidt in het Jacobskruid. Een studie met verschillende populaties waar de aardvlo inmiddels wel of aanwezig was liet nog geen verschillen zien. De tijd voor evolutionaire veranderingen is misschien nog te kort geweest of de impact van de aardvlo is kleiner dan die van de Jacobsvlinder. Een zelfde studie met de Jacobsvlinder is nog niet uitgevoerd.

Wat betekenen deze resultaten voor het beheer van invasieve plantensoorten? Het laat zien dat plantensoorten waarschijnlijk niet meteen een plaag vormen maar dat er een evolutionaire verandering moet zijn. En dat kost tijd. Van veel plaagsoorten is ook bekend dat ze zich kort na hun introductie niet meteen als een plaagsoort gedroegen maar dat na een periode van stilstand plotseling zo'n soort zich ging uitbreiden. Deze fase kort na de introductie van relatieve stilstand wordt gebruikt om de evolutionaire verandering te ondergaan en als er tijdens dit 'wachten' nieuwe introducties zijn kan de genetische diversiteit toenemen. Dat betekent dat het van groot belang om, als nieuwe soorten ergens verschijnen, al in een vroeg stadium in te grijpen en deze soorten te verwijderen voor er een echte plaagsoort ontstaat.

Is er nog hoop als we dit stadium al voorbij lijken te zijn zoals bijvoorbeeld bij het Bezemkruiskruid, de Rimpelroos en de Amerikaanse vogelkers? Die hoop lijkt er te zijn als we maar lang genoeg wachten. Niet alleen de invasieve plant past zich aan maar ook de lokale herbivoren passen zich aan aan de nieuwe exotische planten. Een studie heeft laten zien dat door de tijd heen de Amerikaanse vogelkers in Nederland steeds meer door herbivoren werd aangetast (Schilthuizen e.a. 2016). Klaarblijkelijk evolueren ook de lokale herbivoren om gebruik te maken van deze nieuwe voedselbron. Om dat deze tijdas echter betrekkelijk lang is, is het echter verstandiger om, indien mogelijk, potentieel invasieve planten zo snel mogelijk uit te roeien.

## Dankwoord

Een groot deel van dit onderzoek is uitgevoerd door Tiantian Lin, Jasmin Joshi en Karin van der Veen-van Wijk en diverse studenten. Wij zijn Dunea erkentelijk voor de vergunning om in Meijndel te kunnen werken, hulp in het veld en het leveren van duinzand voor de proeven.

---

**Klaas Vrieling**  
Instituut Biologie, Universiteit Leiden  
Postbus 9505, 2300 RA Leiden  
Email [k.vrieling@biology.leidenuniv.nl](mailto:k.vrieling@biology.leidenuniv.nl)

## Literatuur

- Blosssey B & R Nötzold (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants – a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887–889.
- Gravendeel B & M Schilthuizen (2016). Bospest door evolutie ingehaald. *Holland's Duinen* 68: 14-16.
- Kleunen M van, e.a. (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525: 100–103.
- Meijden E van der, M Wijn & HJ Verkaar (1988). Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
- Meijden E van der (1996). Plant defence, an evolutionary dilemma: Contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 307-310.
- Meijden E van der, TJ de Jong & PGL Klinkhamer (2015). De tomeloze toename van het Bezemkruiskruid (*Senecio inaequidens*). *Holland's Duinen* 65: 2-5.
- Noordijk J, RMJC Kleukers, EJ van Nieukerken & AJ van Loon (2010). De Nederlandse biodiversiteit. *Nederlandse Fauna* 10. NCB Naturalis.
- Schilthuizen M, e.a. (2016). Incorporation of an invasive plant into a native insect herbivore food web. *Peer J* 4: e 1954.