

In 1993 is bij De Vlinderstichting een nieuw project van start gegaan: Biotoopbeheer Bedreigde en Karakteristieke Dagvlinders. Dit is het vervolg op het VNL-project (Vlinders in het Nederlandse Landschap). Het VNL heeft dankzij duizenden losse waarnemingen van vrijwillige veldmedewerkers informatie opgeleverd over de relatie van vlinders met het landschap. In het vervolg-project wordt deze kennis verder uitgediept. De nadruk ligt op de relatie tussen ecologie en beheer. Dit vereist veel ecologisch veldwerk, maar ook dit onderzoek kan niet zonder de losse waarnemingen. In deze uitgave van 'Vlinders' worden de resultaten van het Heideblauwtje gepresenteerd.

Het Heideblauwtje (*Plebejus argus*) is in Nederland en Engeland de laatste twintig jaar herhaaldelijk onderwerp van studie geweest. Door dit onderzoek is aan het licht gekomen dat deze soort de laatste decennia achteruit is gegaan. De oorzaak van deze achteruitgang is tweeledig. Enerzijds heeft het Heideblauwtje te kampen met het verlies en de versnippering van geschikte biotopen. Anderzijds treedt binnen deze biotopen verdroging, vermessing en successie op. Bovendien is het beheer vaak niet voldoende om de veranderingen (lees: devaluatie) van de vegetatie te bestrijden.

In dit artikel zal achtereenvolgens worden belicht welke externe (versnippering, vermessing, verdroging) en interne (successie en beheer) factoren bedreigend zijn voor het biotoop van het Heideblauwtje en welke consequenties dat heeft voor deze soort. Maar allereerst zal worden beschreven welke eisen het Heideblauwtje stelt aan zijn biotoop.

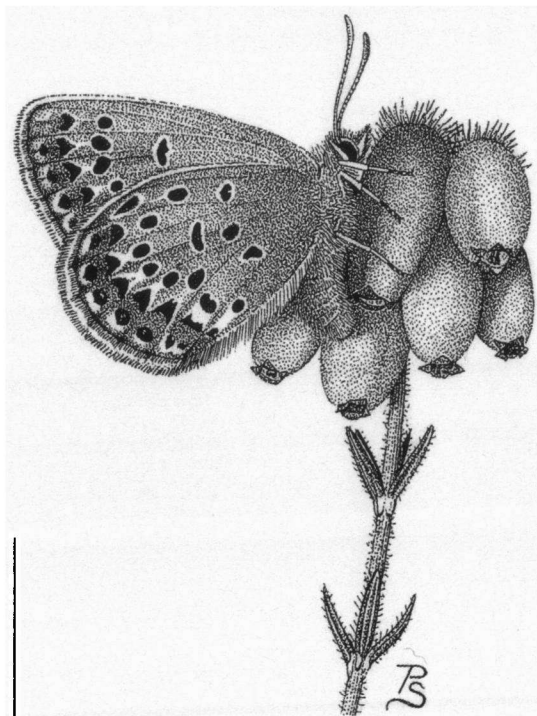
## De levenscyclus

Het Heideblauwtje vliegt in één, soms twee generaties per jaar. De top van de eerste generatie ligt tussen 5 en 25 juli. De top van de zeer zeldzame tweede generatie ligt tussen 10 en 20 september. Het Heideblauwtje overwintert als ei (Tax, 1989). De rupsen onderhouden een relatie met mieren en verpoppen doorgaans in de mierennesten. Deze relatie is echter niet zo strikt als bij de rupsen van het Heidegentiaanblauwtje (*Maculinea alcon ericae*) (zie kader). De rupsen van het Heideblauwtje verpoppen in tegenstelling tot die van het Heidegentiaanblauwtje ook in de strooisellaag.

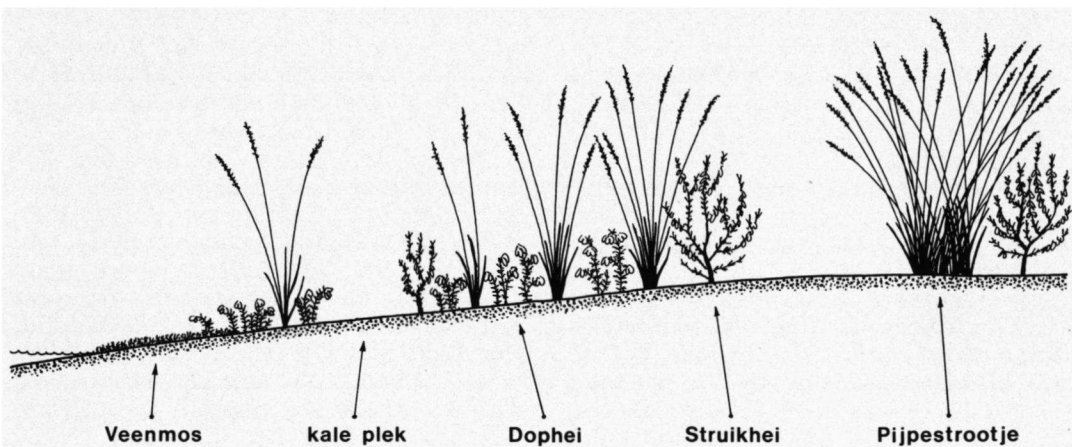
## Het leefgebied

Het Heideblauwtje was in Nederland vroeger te vinden op zowel droge als natte heide en vermoedelijk ook op de kalkgraslanden in Zuid-Limburg. Tegenwoordig komt de soort vooral voor op de overgang van natte naar droge heide (Tax, 1989). In Engeland en Duitsland komt de soort nog wel voor in kalk- en andere graslanden.

Op zo'n overgang van natte naar droge heide zijn alle levensvoorwaarden van het Heideblauwtje aanwezig. De vegetatie op een dergelijke gradiënt bestaat nagenoeg volledig uit Dopheide (*Erica tetralix*), Struikheide (*Calluna vulgaris*), Pijpe-



tekening: Paul Schoenmakers



**Het ideale leefgebied voor het Heideblauwtje: een overgang van natte naar droge heide met een afwisseling van Dopheide, Struikheide, Pijpestrootje en open plekken.**  
tekening: Philip Dirkzwager

strootje (*Molinia caerulea*) en open plekken met Veenmos (*Sphagnum* spp.), strooisel of zand. Het Heideblauwtje vindt er nectar (Dopheide), waardplanten (Dopheide en/of Struikheide), rust- en slaappleatsen (pollen Pijpestrootje) en kalere stukken zonder hogere planten.

## Waardplanten en ovipositie

De kale plekken zijn zowel van belang voor de waardmieren (zie kader) van het Heideblauwtje (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a), die er hun nesten bouwen, als voor de ovipositie (=het afzetten van de eieren) (Gutter & Viveen, 1993).

Het vrouwtje van het Heideblauwtje blijkt bij de ovipositie een voorkeur te hebben voor heidepollen waar aan de zuidwest-kant een open plek aanwezig is (Gutter & Viveen, 1993). Zo'n open plek heeft een geheel eigen microklimaat. De zuidwest-kant van een pol krijgt veel meer zonuren dan de noordoost-kant, wat bevorderlijk kan zijn voor de ontwikkeling van ei en rups.

Het ei wordt meestal afgezet op een hoogte tussen 1 en 3 cm (Gutter & Viveen, 1993). Op deze hoogte bevinden zich veel jonge scheuten. De rups kan daar dus gemakkelijk voedsel vinden, maar ook het vochtklimaat en de temperatuur zijn daar, laag in de vegetatie, waarschijnlijk gunstig voor de ontwikkeling van de rups. Bovendien vergroot deze hoogte de vindbaarheid van de rupsen voor de mieren en verkleint het de zichtbaarheid voor natuurlijke vijanden.

Als voornaamste waardplant in Nederland noemt Tax (1989) Dopheide, maar tijdens onderzoek van Gutter en Viveen (1993) op de Dwingelose Heide werd tachtig procent van de 94 gevonden eieren afgezet op Struikheide. Tijdens het veldwerk in 1994 werden alleen oviposities (ca. 10) waargenomen op Dopheide. Deze opvallende verschillen duiden er op dat de waardplantkeuze waarschijnlijk gebiedsafhankelijk is.

## De vegetatie

Omdat het vrouwtje en de waardmieren kale plekken nodig hebben is een gevarieerde structuur van de vegetatie van groot belang. Op deze open plekken is bovendien verjonging van de heide mogelijk.

Tevens moeten ook de andere levensvoorwaarden (nectar, rustplaatsen) in de buurt zijn te vinden. Dit blijkt uit transectanalyses in de Ganzepas in Overijssel en de Dwingelose Heide in Drenthe. Een transect is niet meer dan een denkbeeldige lijn in het landschap. De lengte en breedte kunnen variëren, maar voor het Heideblauwtje is een breedte van 5 meter (Pollard, 1977) aangehouden. Tijdens zo'n analyse wordt een transect onderverdeeld in secties van gelijke lengte. Binnen deze secties wordt de samenstelling van de vegetatie

### Het Heideblauwtje en mieren

Van vele soorten uit de familie blauwtjes (*Lycaenidae*) is bekend dat de rupsen aantrekkelijk zijn voor mieren, omdat ze een vloeistof afscheiden, waarin suiker en aminozuren zitten. Vaak worden de rupsen meegenomen naar het mierenest. De vlinders hebben hier voordeel van omdat ze in het nest beschermd zijn tegen predatoren en zich voeden met mierebroed en/of door de werkers verzameld voedsel. Het is niet zeker of de mieren voordeel ondervinden van de relatie met de vlinder. In het algemeen wordt verondersteld dat alleen de rupsen er voordeel van ondervinden. Ze zouden dus parasiteren op de mierenkoloniën. Een laboratoriumonderzoek in Australië duidt er echter op dat de daar onderzochte miersoort wel degelijk voordeel heeft van de consumptie van de zoete vloeistof (Cushman et al., 1994).

Het Heidegentiaanblauwtje (*Maculinea alcon ericae*) staat er om bekend dat hij volledig afhankelijk is van enkele miersoorten (*Myrmica* spp.). Wanneer deze miersoorten verdwijnen, verdwijnt ook het Heidegentiaanblauwtje. Het Heideblauwtje onderhoudt met enkele soorten van het geslacht *Lasius* en mogelijk ook met soorten van andere geslachten een minder strikte relatie. Dat wil zeggen dat het Heideblauwtje eventueel ook zonder mieren kan leven. Van het Heideblauwtje worden daardoor in de nesten van de waardmieren minder rupsen en poppen aangetroffen dan van het Heidegentiaanblauwtje (Tax, 1989). Toch is in een aantal buitenlandse onderzoeken gebleken dat de dichtheden van de vlinders afhankelijk zijn van de dichtheden van de mierennesten (Jordano et al., 1992; Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a).

De mieren bouwen hun nesten op open of schaars begroeide plekken (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a). In Nederland is echter weinig onderzoek gedaan naar de waardmieren van het Heideblauwtje. Om welke soorten het gaat en waar ze hun nesten bouwen (op plekken met Veenmos, strooisel, zand of anders) is dus nog niet bekend. Hoewel kale plekken ook in Nederland belangrijk blijken te zijn voor het Heideblauwtje, is niet duidelijk of dit slechts van belang is voor het afzetten van de eieren (zie tekst) of ook voor de waardmieren.

bekeken. Tevens worden per sectie de vlinders geteld. Zo kan worden gezocht naar het verband tussen de samenstelling van de vegetatie en de dichtheid van de vlinders.

In de Ganzeplas bleken de meeste vlinders voor te komen bij een combinatie van 48% Dopheide, 25% Pijpestrootje, 20% Struikheide en 7% kale grond. Deze gegevens zijn erg belangrijk, omdat je er mee kunt aangeven waar met het beheer naar moet worden gestreefd, dus hoe de optimale samenstelling van de vegetatie is. Uit de analyses blijkt ook dat de hoeveelheid kale grond, hoewel niet groot (ca. 7%), erg belangrijk is. Ook uit het onderzoek van Gutter en Viveen (1993) blijkt dezelfde rangorde van de 4 componenten (resp. 50% Dopheide, 30% Pijpestrootje, 15% Struikheide en 5% kale grond) het gunstigst te zijn voor de vlinders.

**Parende Heideblauwtjes. De vlinder met de bruine onderkant is het vrouwtje. Het er boven fladderende mannetje kijkt of hij ook een kans maakt.**

---

## Versnippering

Het Heideblauwtje wordt evenals andere soorten bedreigd door de versnippering

van geschikte biotopen. Zeker wanneer de overgebleven lokaties klein zijn, hebben de (kleine) populaties minder kans voort te bestaan dan grotere populaties (Thomas, 1991). Een populatie kan bijvoorbeeld door natuurlijke oorzaken worden uitgedund of uitsterven. Er kan dan geen hervestiging plaatsvinden van soortgenoten. Dit geldt in grote mate voor het Heideblauwtje, omdat de soort een sterke binding heeft met de habitat. Het Heideblauwtje vliegt over het algemeen namelijk niet erg ver. Na merken worden de meeste vlinders teruggevangen binnen 20 meter (Thomas, 1985b; Ravenscroft, 1990).

Uit een onderzoek in Engeland blijkt dat ogenschijnlijk geschikte lokaties, die verder dan één kilometer verwijderd zijn van bestaande populaties, onbevolkt blijven (Thomas et al., 1992; Thomas, 1991; Ravenscroft, 1990). Geslaagde introducties in dergelijke terreinen wijzen erop dat migratiebeperkingen inderdaad het probleem zijn (Thomas, 1991).

---

## Verdroging

De restanten vochtige heide zijn vaak omgeven door landbouwgrond. In deze landbouwgebieden wordt de grondwaterspiegel meestal kunstmatig verlaagd. Deze verlaging treedt onvermijdelijk ook op in de heidebodem, waardoor plantensoorten die zijn aangepast aan drogere omstandigheden en grote fluctuaties van de grondwaterspiegel, zoals Pijpestrootje, de heideplanten weg concurreren.

---

## Vermesting

De heide is een zeer schraal biotoop. De planten die er leven zijn goed aangepast aan de arme grond. Ze zijn er zelfs aan gebonden, omdat ze in voedselrijkere biotopen niet zijn opgewassen tegen de daar beter aangepaste, snel groeiende soorten (Grime, 1979). In zure regen zit veel stikstof, doorgaans het belangrijkste voedsel van planten. De zure regen voorziet de heide van meer voedsel dan gunstig is voor de heideplanten. Sneller groeiende planten (alweer Pijpestrootje) worden dominant in de vegetatie ten koste van soorten die belangrijk zijn voor het Heideblauwtje: Dopheide en Struikheide (Aerts & Berendse, 1988). Er ontstaat een monotone grazige vegetatie zonder kale grond en met een weinig gevarieerde structuur. Dat is zowel nadelig voor het Heideblauwtje, omdat waardplanten, nectarplanten en geschikte ovipositieplaatsen verdwijnen, als voor de waardmieren (Ravenscroft, 1990).



foto: Rob de Jong

## Successie

Deze veranderingen in het biotoop vinden sowieso plaats. De planten zorgen er zelf voor dat er stikstof wordt vastgelegd in de vegetatie en de bodem. Hierdoor neemt de produktie toe. Dat wil zeggen dat de hoeveelheid plantgewicht per oppervlakte bodem elk jaar groter zal zijn. Daardoor zal ook de concurrentie toenemen. De ene soort kan daar beter mee omgaan dan de andere. Pijpestrootje is bijvoorbeeld een krachtiger concurrent dan Struikheide en Dopheide wanneer het stikstofgehalte in de bodem toeneemt (Aerts & Berendse, 1988). Uiteindelijk zullen Dopheide en Struikheide worden vervangen door Pijpestrootje (en op de droge heide door Bochtige smeile, *Deschampsia flexuosa*). Wanneer de heide door mensen niet meer wordt verstoord, dat wil zeggen als er geen stikstof meer wordt afgevoerd, zal er na een reeks van dergelijke vervangingsprocessen uiteindelijk een stabiele vegetatie (bos) ontstaan. Dit proces noemt men vegetatiesuccessie en het eindresultaat een climaxvegetatie (Odum, 1969).

In voedselarme biotopen wordt de vegetatiesuccessie aanzienlijk versneld door vermesting, doordat de snelheid waarmee de ene soort wordt vervangen door de andere wordt verhoogd (Huston, 1979). Dit is nog duidelijker het geval als de grondwaterspiegel - kunstmatig - wordt verlaagd. Struikheide en Pijpestrootje zijn beter opgewassen tegen deze drogere situatie dan Dopheide.

## Beheer

Wanneer zo'n climaxvegetatie ongewenst is, moet het biotoop dus regelmatig worden verstoord (Grime, 1979; Huston, 1979). In het heidebiotoop vond deze verstoring jarenlang plaats door middel van begrazing en later door maaien. Op deze wijze werd herhaaldelijk voedsel afgevoerd uit het systeem, waardoor het voedselarm bleef. Door de extra stikstof in de zure regen zijn deze maatregelen tegenwoordig echter niet meer toereikend. Plaggen is nu vaak de enige oplossing, omdat op die manier veel meer stikstof wordt afgevoerd. Het wordt echter meestal te grootschalig uitgevoerd. Het grootschalige plaggen of branden is gunstig voor de verjonging van de heide, maar niet voor de fauna. Ten eerste worden er teveel poppen en rupsen afgevoerd. Ten tweede ontstaat een monotone vegetatie, terwijl het Heideblauwtje en de waardmieren juist een gevarieerde vegetatiestructuur nodig hebben.

Uit transectanalyses in het Engbertsdijkveen bleek, dat naast de aanwezigheid van Dopheide en Struikheide als nectar en/of waardplant, Pijpestrootje en kale

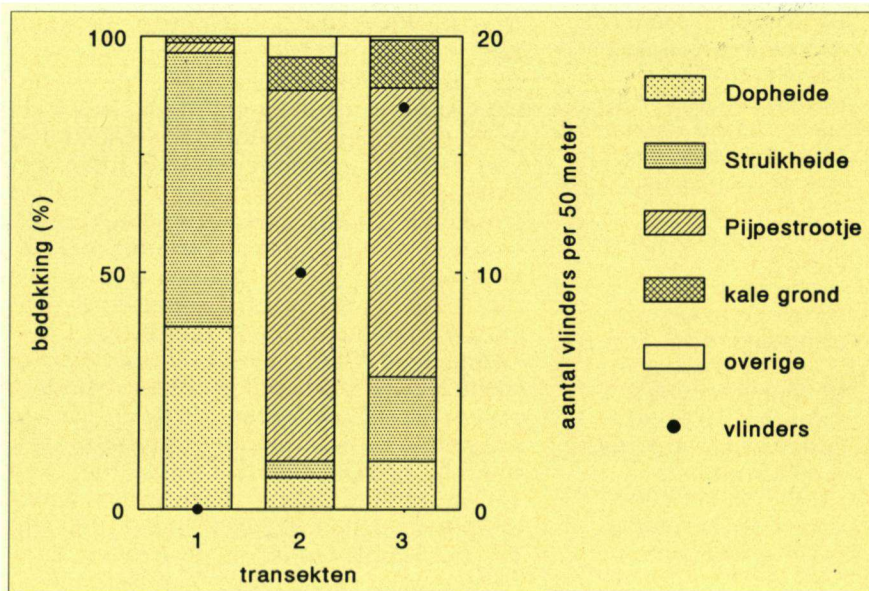


grond van groot belang zijn. In figuur 1 is te zien dat op het transect (1) met louter Dopheide en Struikheide nauwelijks vlinders vlogen. De vegetatie van dit transect is ongeveer 8 jaar geleden grootschalig geplagd of gebrand. Op de andere transecten (2 en 3) was sprake van een zeer sterk mozaïek. De transecten lagen langs een spoorlijn waar zeer regelmatig verstoring plaatsvindt door werkzaamheden. Hier kan de heide verjongen op de kale plekken en hier werden de meeste vlinders aangetroffen. Op het talud was een mozaïek van Dopheide, Struikheide en veel Pijpestrootje te vinden. De aanwezigheid van de vier componenten dicht bij elkaar lijkt dus ook hier erg gunstig voor het Heideblauwtje.

Deze resultaten zijn een momentopname. De transectanalyse vond laat in het seizoen plaats. Er vlogen bijna alleen nog maar vrouwtjes. Een dergelijke momentopname zegt natuurlijk alleen maar iets over de bewuste dag. Wellicht vlogen er eerder in de vliegtijd wel degelijk vlinders op transect 1, waar immers veel

**Het stukje van de Ganzeplas waar bijna alle Heideblauwtjes vlogen. Het meetlint geeft de ligging van een transect aan.**

**Figuur 1:** De vegetatiesamenstelling en het aantal Heideblauwtjes op drie transecten van 50 m in het Engbertsdijkveen.



nectar (Dopheide) aanwezig was. Het geeft daarentegen erg duidelijk aan dat de vegetatie op transect 1 totaal niet aantrekkelijk is voor de vrouwtjes in de ovipositietijd.

In de Paardenslenkte bij Ootmarsum is wellicht het beste voorbeeld te vinden van ongunstig beheer. Hier zijn na groot-schalig plaggen zowel het Heideblauwtje als het Vals heideblauwtje zo goed als zeker verdwenen (Van Swaay, mondelinge mededeling).

## Discussie en conclusies

### Dichtheid versus stabiliteit van de populaties

De dichtheid van het Heideblauwtje in de Ganzepas was op 20 juli 1994 50 vlinders per 100 meter transect. De hoogste dichtheid, die in de literatuur wordt genoemd is 30 per 100 meter (Ravenscroft, 1990). Ter vergelijking met een Nederlandse situatie kan de Dwingelose Heide worden genoemd, waar Gutter en Viveen in 1993 maximaal 11 vlinders telden per 100 meter. Een bezoek aan de Kampina bij Tilburg in 1994 leverde naar schatting nog veel geringere dicht-heden op. De vlinderdichtheid in de Ganzepas was op het onderzochte deel dus erg hoog, hoewel er monitoringgroepen zijn met nog hogere dichtheden.

Echter, een hoge dichtheid van de populatie zegt nog weinig over de stabiliteit van de populatie. Dwingeloo en de Kampina zijn grote heidereservaten en de populaties Heideblauwtjes gelden als zeer stabiele. Naar schatting omvat de populatie van de Ganzepas, dat wil zeggen alle vlinders die dit jaar uit de pop zijn gekomen, niet meer dan enkele honderden vlinders, terwijl in Dwingeloo duizenden Heideblauwtjes rondvliegen. En zoals gezegd hebben kleine populaties een grotere kans om uit te sterven dan grote populaties (Thomas, 1990).

### Kwaliteit versus isolatie van de habitat

Als we iets willen zeggen over de overlevingskans van een populatie is, naast de grootte van een populatie en de kwaliteit van de habitat, kennis over de mate van isolatie van groot belang.

Hoewel de meeste vlinders na merken worden teruggevangen binnen een afstand van 20 meter zijn er altijd enkele die gaan zwerven. Uit merk-en-terugvangst onderzoek (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985b; Verspui, mondelinge mededeling) blijkt dat sommige vlinders relatief grote afstanden afleggen. Er zijn zelfs vlinders waargenomen tussen maisakkers, enkele honderden meters van een geschikte lokatie (Van Swaay, mondelinge mededeling). Deze individuen zijn erg belangrijk omdat ze de eersten kunnen zijn van een nieuwe populatie.

Dit zou kunnen betekenen dat het Heideblauwtje mobieler is dan in het Engelse onderzoek wordt gesuggereerd en daardoor misschien beter in staat is om andere gebieden te koloniseren. De zwerftochten zijn echter beperkt tot hooguit enkele kilometers.

### Beheer

Door de isolatie en de geringe grootte van veel heiderestanten is het noodzakelijk dat de kwaliteit van de vegetatie er streng wordt bewaakt. Enerzijds omdat er geen hervestiging plaats kan vinden als de populatie uitsterft en anderzijds om de populatiegrootte (en dus de overlevingskansen) te maximaliseren.

Kleinschalig beheer is hier de enige juiste aanpak. Waar Struikheide en Pijpestroetje de vegetatie gaan domineren moeten smalle stroken van enkele meters breed worden geplagd. Behalve de vegetatie moet ook de bovenste laag van de bodem worden verwijderd. Op deze wijze wordt een voedselarmere én vochtigere situatie gecreëerd. De successie wordt dan teruggezet en kan opnieuw beginnen, zodat ook over 10 jaar een geschikt habitat aanwezig is. Dit is vermoedelijk de enige manier om een blijvend geschikt habitat voor het Heideblauwtje te creëren (Thomas, 1985a).

De noodzaak om in de grotere heidegebieden dergelijk (kostbaar) kleinschalig beheer toe te passen is waarschijnlijk minder groot. In deze grotere gebieden is meer ruimtelijke variatie aanwezig. De vlinders kunnen daar, wanneer de vegetatie op de ene plek door successie of andere oorzaken ongeschikt wordt, vrij gemakkelijk een andere geschikte plek vinden. De populaties in deze grote gebieden zijn vaak groot, maar de dicht-heden gering. In deze gebieden kan worden overwogen om extensieve begrazing toe te passen. Kleinschalig plaggen is vaak te kostbaar en met extensieve begrazing wordt tenminste een gevarieerdere vegetatiestructuur verkregen en de successie wordt geremd.

Grootschalig beheer is dus zeer ongewenst. Dit geldt zeker in kleine lokaties, maar ook in de grotere heidegebieden, want hoewel het Heideblauwtje (nog) geen zeldzame soort is en de populaties in de grote heidegebieden stabiel lijken, wil iedereen, eigenaar, beheerder en natuurliefhebber toch eigenlijk een heide die niet alleen paars is van de bloeiende heide, maar ook blauw van de vlinders.

## Nog open vragen

Elk onderzoek levert nieuwe vragen op. Zo ook dit onderzoek.

- Zijn migratiebeperkingen (door isolatie en/of door een sterke binding met de

### Summary

In the Netherlands and in England numbers and flight area of the Silver-studded Blue butterfly (*Plebejus argus* L.) have decreased sharply. This decline has been caused firstly by disappearance and fragmentation of the habitat. Secondly the quality of the remaining, often small and isolated, locations has decreased.

Based on the research in 1993 and 1994, some recommendations are given to manage the present locations. It seems to be important that early successional stages (with *Erica tetralix* and *Sphagnum* spp.) and later stages (with *Molinia caerulea* and *Calluna vulgaris*) are close together. In addition, bare ground is important for egg-laying. Large surfaces with only host plants and nectar plants are unsuitable. By cutting sods on a very small scale in later successional stages, the habitat remains suitable. In the larger areas extensive grazing might be sufficient.

habitat) ook in Nederland een oorzaak van verdwijnende populaties?

- Welke soorten zijn de waardmieren van het Heideblauwtje en waar hebben ze hun nesten?
- Zijn de kale plekken van belang voor de ovipositie of voor de waardmieren of voor beide?
- Om welke reden verkiest het Heideblauwtje Struikheide of Dopheide als waardplant? Is dit gebiedsafhankelijk? Is het afhankelijk van de waardmier-soort en/of van de vegetatiestructuur?
- Welke eisen stelt het Heideblauwtje aan de vegetatie in kalkgraslanden in Engeland of Duitsland? Wat zijn daar de waardplanten? Onderhoudt het Heideblauwtje in dit biotoop ook een relatie met mieren? Welke miersoorten?

De Vlinderstichting hoopt dat zijzelf in de gelegenheid zal zijn om naar antwoorden te zoeken, maar ook dat anderen zijn gestimuleerd om over één en ander na te denken. Alle reacties zijn van harte welkom.

### Literatuur

- Aerts, R. & F. Berendse, 1988. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio* 76:63-69.
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Gutter, M.J. & J. Viveen, 1993. Studie naar de ecologie van het Heideblauwtje, *Plebejus argus* L. ten behoeve van het beheer op de Dwingelose en Kraloër Heide. Doctoraalverslag Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- Hall Cushman, J., V.K. Rashbrook & A.J. Beattie, 1994. Assessing benefits to both participants in a lycaenid-ant association. *Ecology*, 75(4): 1031-1041.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Natur.*, 113: 81-101.
- Jordano, D., J. Rodrigues, C.D. Thomas & J. Fernandez Haeger, 1992. The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lastus* ants. *Oecologia*, 91: 439-446.
- Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.

Pollard, E., 1977. A method of assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Conserv.*, 12: 115-134.

Ravenscroft, N.O.M., 1990. The ecology and conservation of the Silver-studded Blue butterfly *Plebejus argus* L. on the Sandlings of East Anglia, England. *Biol. Conserv.*, 53: 21-36.

Tax, M.H., 1989. Atlas van de Nederlandse dagvlinders, Vereniging Natuurmonumenten en De Vlinderstichting.

Thomas, C.D., 1985a. Specializations and polyphagy of *Plebejus argus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North Wales. *Ecol. Entomol.*, 10: 325-340.

Thomas, C.D., 1985b. The status and conservation of the butterfly *Plebejus argus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North West Britain. *Biol. Conserv.*, 33: 29-51.

Thomas, C.D., 1991. Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia*, 87: 577-580.

Thomas, C.D., J.A. Thomas & M.S. Warren, 1992. Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia*, 92: 563-567.