

Cryptobiotabescherming: behoeden van het onbekende

WILLEM N. ELLIS

ELLIS, W. N., 1998. CRYPTOBIOTA CONSERVATION: THE PROTECTION OF THE UNKNOWN. – *ENT. BER., AMST.* 58 (6): 105-112.

Abstract: Cryptobionts, the collective cryptogamic and invertebrate species in a biota, differ from higher plants and vertebrates (the “macrobiota”) by a number of characteristics, stemming from their generally small body size and short life span (when marine taxa are excluded). These characteristics include an extremely large number of species, a very wide array of morphological, ecological, phenological and ethological traits, and a strong population dynamism. The conservation of the cryptobiota therefore poses problems of its own, the most essential of which is the fact that the species complement of even a small surface will never be known in full. I argue that the species-directed instruments used for macrobiota conservation, such as of Red Lists and the selection of target species, are counter-productive in the cryptobiota. Instead, a system-directed, opportunities-creating approach is needed, that aims at the conservation of biotopes and their quality.

Keywords: cryptobiota, conservation, Red Lists.

Stichting Tinea, p/a Instituut voor Systematiek en Populatie Biologie (Zoölogisch Museum), afdeling Entomologie, Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam.

Inleiding

Van oudsher was het centrale thema van natuurbescherming het veiligstellen van bedreigde soorten hogere planten en gewervelde dieren. Deze twee elementen zijn nog steeds sterk bepalend voor de traditionele natuurbescherming. Bescherming van oecosystemen, en van lagere organismen zijn vrij recente ontwikkelingen. Een typerend product van de traditionele, soortgerichte, benadering zijn Rode Lijsten. De eerste Rode Lijst, het Red Data Book of Mammals verscheen in 1966, op instigatie van Sir Peter Scott; de eerste lijst van planten verscheen in 1969 (Delvosalle et al., 1969; zie Davis et al., 1986).

Het heeft lange tijd op zich laten wachten voordat in brede kring werd ingezien dat ook insecten en ander kleingoed bescherming behoeven. Toch zijn al betrekkelijk vroeg enkelingen doordrongen geweest van de urgentie ook hiervoor de alarmklok te luiden. De eerste Rode Lijst voor een groep van organismen buiten de gebruikelijke beschermingsobjecten van gewervelde dieren en bloemplanten is de Rode Lijst van Iberische vlinders van De Viedma & Gómez Bustillo uit 1976 (Kudrna, 1986). Deze, en de vele Rode Lijsten van vlin-

ders, loopkevers, libellen, paddestoelen die erop volgden gaan uit van de onuitgesproken veronderstelling dat de problematiek van de bescherming van lagere organismen en die van gewervelde dieren en hogere planten in wezen niet van elkaar verschillen. Dat valt te bezien.

Versillen tussen de crypto- en macrobiota

Ongewervelde dieren en cryptogame planten, samen de cryptobiota vormend, verschillen van de “macrobiota”, de gewervelde dieren plus bloemplanten, in een aantal fundamentele eigenschappen. Wanneer we ons beperken tot de biota van het land en het zoete water kan in het algemeen worden gezegd dat cryptobionten zich van macrobionten onderscheiden door hun geringe lichaamsgrootte en korte levensduur.

Door hun geringe grootte zijn ze moeilijk te determineren, lastig te bestuderen en inventariseren, en ontberen cryptobionten de sympathie van publiek en politiek. In verhouding tot hun geringe lichaamsgrootte hebben ze een groot lichaamsoppervlak; daardoor hebben ze geen constante lichaamstemperatuur en zijn ze

gevoelig voor uitdroging en andere verstoring van hun microklimaat. Eveneens samenhangend met hun geringe grootte is hun vaak zeer beperkte mobiliteit (de tegenwerping dat bloemplanten nog minder mobiel zijn gaat niet op; in het stadium van vrucht of zaad worden planten veelal veel verder vervoerd dan de meeste cryptobionten). Geringe mobiliteit en sterke afhankelijkheid van de milieu-omstandigheden dwingen tot een sterke oecologische en ethologische specialisatie. Naarmate organismen kleiner zijn is vanuit hun perspectief de omgeving gedetailleerder. Hun geringe grootte maakt dat veel soorten zich gedurende het grootste deel van hun leven bezighouden met één en hetzelfde stuk voedsel, of althans voedsel afkomstig van één soort, wat de evolutionaire basis vormt van een sterke voedselspecialisatie. De geringe lichaamsgrootte ten slotte maakt dat levensvatbare populaties van cryptobionten kunnen voortbestaan in terreinen die voor macrobionten op termijn te klein zijn.

De geringe levensduur, op zichzelf ook al een uitvloeisel van de geringe lichaamsgrootte, leidt tot een sterke populatiedynamiek (Ellis et al., 1997b, 1998; Taylor & Taylor, 1977), soms, misschien wel vaak, leidend tot een chaotisch patroon van populatieschommelingen (Allen et al., 1993; Rosenzweig & Lomolino, 1997; Zeegers & Van Veen, 1989; zie Williamson, 1987 voor een tegengestelde opinie). Doordat de generaties elkaar in snel tempo opvolgen is er een snelle evolutie die leidt tot een sterke specialisatie, in antwoord op de eisen die kleinheid stelt ten aanzien van milieu en voedsel. Deze snelle evolutie en morfologische en oecologische radiatie staan aan de basis van het grote aantal soorten dat zo kenmerkend is voor de cryptobiota (Hutchinson, 1959; Janzen, 1977): circa 95% van alle soorten zijn cryptobionten. Een ander uitvloeisel hiervan is een extreme variatie aan levenswijzen, en oecologische eisen en mogelijkheden. Het aantal soorten cryptobionten is zo groot, en de systematische, morfologische, oecologische en fenologische variatie zo overheersend, dat het volledig onmogelijk is de cryptobiota van zelfs een betrekkelijk klein

terrein geheel te inventariseren. De bescherming van de cryptobiota is daarom in feite het veiligstellen van een onbekende flora en fauna. Dit is een fundamenteel verschil met de macrobiotabescherming. Daar komt nog een aantal praktische aspecten bij. De genoemde sterke populatiedynamiek van cryptobionten leidt tot problemen bij het monitoren van populaties, en bij het evalueren van het verband tussen populatiegrootte en mate van bedreiging. De combinatie van veel soorten, geringe populariteit en weinig taxonomen maakt dat determinatieliteratuur minder gemakkelijk beschikbaar is, dat er nauwelijks echte volksnamen bestaan, en dat de wetenschappelijke naamgeving nog instabiel is.

Het zal duidelijk zijn dat het niet aangaat cryptobionten en macrobionten over één kam te scheren. Voor de bescherming van cryptobionten is een aparte methodologie noodzakelijk. Men heeft geprobeerd cryptobiotabeheer te vereenvoudigen tot het niveau van macrobiotabeheer door enkele groepen als vertegenwoordigers te selecteren: dagvlinders, libellen, sprinkhanen. Deze zijn geenszins kenmerkend voor de cryptobiota: het gaat om drie soortenarme groepen van relatief grote, mobiele, dieren. Maar zelfs als ze minder atypisch zouden zijn geweest, ware het nog ondenkbaar dat het mogelijk zou zijn de immense verscheidenheid van de cryptobiota te laten vertegenwoordigen door een kleine selectie daaruit.

Cryptobiotabescherming heeft behoefte aan een eigen beschermings-methodologie. Dat nog steeds verondersteld wordt dat de cryptobiota ondergeschoven kan worden onder de macrobiota moge blijken uit onderstaand citaat van Devillers & Devillers-Terschuren (1996: 9-10): "Requiring the preservation of all species is simply requiring that of all independent manifestations of the evolutionary process. [...]. It is however natural, in full agreement with the philosophy evoked at the onset of this introduction, that priority be given to those species that relate the most to human awareness and subconscious. It is perfectly legitimate that more efforts are expended in favour of large mammals which popu-

Fig. 1. De bijenwolf, *Philanthus triangulum* (Linnaeus), was algemeen in de dertiger jaren, verdween in de vijftiger en zestiger jaren, en is thans weer vrij algemeen: een voorbeeld van een soort waarvan de natuurlijke areaaldynamiek zich niet laat consolideren in een Rode Lijst (foto: Th. Heijerman).



late the tales of childhood or of the birds, butterflies or dragonflies which generate a capital of sympathy and identification than in favour of more obscure invertebrates or bacteria. If specific measures, including complex restoration plans, can be envisioned for the first, the conservation of the latter will more often coalesce with that of the habitats they inhabit."

Rode Lijsten en cryptobionten

Blab et al. (1984) sommen de volgende functies van Rode Lijsten op: 1) bedreiging duidelijk maken aan publiek en politiek; 2) selectie van te beschermen gebieden; 3) richtlijn voor inrichting en beheer van reservaten; 4) belangstelling wekken op scholen en universiteiten; 5) bijdrage aan een internationale Rode Lijst. Korter samengevat: voor het motiveren van publiek en overheid, en voor de evaluatie van kwaliteit en beheer van natuurterreinen. Zijn Rode Lijsten voor cryptobiontenbeheer inderdaad dit instrument? Op een aantal punten kan daaromtrent ernstige twijfel worden geuit:

1. Wanneer we de bescherming van de cryptobiota ernstig nemen, is er geen reden om de ene groep belangrijker te vinden dan de andere. Maar dan krijgen Rode Lijsten een onmogelijke lengte. De kort geleden verschenen officiële Rode Lijst van Nederlandse paddestoelen bijvoorbeeld telt 1655 namen (Arnolds, 1997). Uit gepubliceerde Rode Lijsten

blijkt dat rond de 50% van de biota bedreigd wordt (Blab et al., 1984; Maes & Van Dyck, 1996). Dat zou voor Nederland een Rode Lijst betekenen met ca. 23.000 soorten (Van der Meijden et al., 1995; Koomen et al., 1995; microfungi niet meegerekend). Op zichzelf is dit een schrikwekkend aantal, maar het levert geen handvat voor bescherming. Bij zulke aantallen wekt het verdwijnen van een of meer namen geen emotie.

2. Het aantal specialisten dat Rode Lijsten voor cryptobionten kan maken, toetsen, en toepassen is zeer beperkt. Nederland telt slechts enkele professionele systematici, voor wie in het algemeen de faunistiek en floristiek van Nederlandse cryptobionten niet in de taakomschrijving staat. Wel hebben we nog steeds een aantal zeer verdienstelijke amateurs. Maar hun inzet is noodzakelijkerwijze beperkt, en hun aantal is ontoereikend om de biota van zelfs een zo soortenarm en klein land als Nederland te bestrijken.

3. Benadrukken van groepen waarvoor wel Rode Lijsten bestaan kan leiden tot een eenzijdige waardering van bepaalde biotopen, omdat bijvoorbeeld een lijst waarop libellen, waterkevers en kokerjuffers staan veel meer accenten zal leggen op zoetwaterbiotopen dan een lijst met wespen en bijen (Koomen & Van Helsdingen, 1996).

4. Wanneer de Rode Lijst zo lang zou zijn als feitelijk zou moeten is het ondenkbaar dat

de lokale beheerders de kennis en mogelijkheden in huis hebben om 'hun' terrein op Rode Lijstsoorten te controleren en monitoren.

5. Rode Lijsten van weinig bestudeerde groepen kunnen slechts door de makers op kwaliteit worden beoordeeld. Dat opent de deur voor ongewenste subjectiviteit. Een belangrijk element daarbij is de oude tegenstelling tussen wat een "lumper" vormen, microspecies, subspecies, apospecies, etc. noemt, maar een "splitter" echte soorten. Vooral in Zuid-Europa drijft nationale trots ertoe om dergelijke taxa, die meestal een kleine verspreiding hebben, en dus endemisch zijn, tot soorten te verheffen en op lijsten plaatsen. Het is vooral een probleem onder botanici, maar ook bij vlinder- en loopkevergroepen, en bij grottenbewonende organismen zijn deze tendenzen zichtbaar (zie ook Gaston, 1996; Mann & Droop, 1996; Wilcove et al., 1993).

6. Rode Lijsten hebben vaak nog andere criteria dan zeldzaamheid of bedreiging. Koomen & Van Helsdingen (1996) noemen als zulke oneigenlijke criteria: de beschikbaarheid van gegevens over een soort, de economische betekenis van een soort, het gemak waarmee een soort kan worden gedetermineerd, de bekendheid van de soort bij een breed publiek, de representativiteit voor een bedreigd biotoop, de areaalgrootte, de geschiktheid van een soort om als indicator te dienen van de zeldzaamheid van een levensgemeenschap, en het voorkomen van een soort op een andere Rode Lijst. Hun conclusie is dat soorten op Rode Lijsten worden geplaatst op grond van een mengsel van wetenschappelijke en politieke criteria.

7. Internationale lijsten vertonen de fouten van lokale lijsten in versterkte mate. Dat is niet alleen een uitvloeisel van het voorafgaande, maar ook van het feit dat ze worden gemaakt door het compileren van lokale lijsten, wat veel kennis van zaken vereist. Zo vermeldt de Rode Lijst van het IUCN voor Nederland een aantal Antilliaanse vleermuizen en een leguaan (zie ook Koomen & Van Helsdingen, 1996). Als dat al bij zulke bekende dieren gebeurt, is gemakkelijk de chaos te voorzien op internationale lijsten van cryptobionten, met een veel minder uitgekristalliseerde systematiek.

8. De samenstelling van de biota van een terrein of gebied is geenszins stabiel (Ellis et al., 1997b, 1998; Kaisila, 1962; Kuchlein & Ellis, 1997; Kuchlein & Munsters, 1988). Cryptobiontensoorten komen en gaan (During & Van Tooren, 1988), zeker wanneer ze zich nabij de areaalgrens bevinden (bijvoorbeeld Koster, 1985: bijenwolf (fig. 1); Lempke, 1980: nonvlinder; Stigter & Romeijn, 1992: processierups; Tax, 1989: landkaartje). Een van de belangrijkste effecten die moet worden verwacht van de huidige tendens tot opwarming van het klimaat is een noordwaartse verschuiving van areaalgrenzen (Dennis & Shreeve, 1991; Ellis et al., 1997a). Dit zal er toe leiden dat sommige soorten verdwijnen, ongeacht de maatregelen die worden genomen om ze lokaal te behouden; anderzijds komen er zuidelijke soorten bij. Bij zoveel dynamiek lopen Rode Lijsten achter de feiten aan.

9. Het aantal levende exemplaren van een soort, voor inschatting van de mate van bedreiging de enige juiste definitie van zeldzaamheid, is moeilijk vast te stellen (Gaston, 1994; Maelfait, 1993). Vervolgens zijn het factoren als levenswijze, populatiedynamiek, lichaamsgrootte, dispersievermogen en structuur van de metapopulatie die bepalen wat de relatie is tussen zeldzaamheid en bedreiging. Voor organismen zo uiteenlopend als vlinders, paddestoelen, bodembewonende mijten, planktonische Chrysophyceae en bentische Desmidiaceae is de verdeling van de zichtbare stadia over tijd en ruimte te zeer uiteenlopend om tot vergelijkbare bepalingen van zeldzaamheid te kunnen komen. En dan nog zijn de verschillen in levenswijze zo diepgaand dat het niet te verwachten is dat van groep tot groep equivalente bedreigingswaarden kunnen worden aangegeven.

10. Voor veel cryptobionten zijn er onvolgende gegevens omtrent zeldzaamheid in het verleden. Dat maakt interpretatie van eventuele recente zeldzaamheid extra moeilijk. De al genoemde sterke populatiedynamiek van veel cryptobionten maakt het bovendien onzeker of zeldzamer worden, zeker lokaal, altijd als een

teken van bedreiging moet worden opgevat.

11. Zelfs Rode Lijsten van dezelfde groep zijn onderling niet vergelijkbaar. De samenstelling van een Rode Lijst wordt bepaald door de geografische locatie van het gebied, en door de grootte ervan (Kudrna, 1986). Een soort kan bijvoorbeeld bedreigd zijn in de stad Salzburg (Patzner et al., 1996), zonder een speciale status te hebben binnen Oostenrijk als geheel. Een uitvloeisel daarvan is dat er een wildgroei aan Rode Lijsten bezig is te ontstaan, tot schade van hun geloofwaardigheid.

12. Naarmate de praktijk meer achter het rode vaandel aanloopt, wordt het risico groter dat terreinen zonder onderkende Rode-Lijstsoorten te snel als waardeloos worden gekwalificeerd (Bauer, 1989).

13. Soortgericht beheer van verschillende Rode-Lijstsoorten in één terrein leidt gemakkelijk tot conflicterende belangen.

14. De Amerikaanse oecoloog Daniel Janzen beschreef het voor hem meest aangrijpende element in de verwoesting van het Centraal-Amerikaanse regenwoud met de woorden "wat je niet ziet ... is een veel verraderlijker vorm van uitsterven: het uitsterven van biologische relaties" (Buchmann & Nabhan, 1996). De onderlinge samenhang van soorten in een oecosysteem, de genetische variatie van de afzonderlijke soorten, en soortenrijkdom zijn tezamen componenten van biodiversiteit. Rode Lijsten verschraken de zorg voor biodiversiteit door zich tot het laatste element te beperken,

Samenvattend moet worden geconcludeerd dat Rode Lijsten voor het cryptobiotabeheer contraproductief zijn. De meeste problemen gaan terug op het feit dat de cryptobiota te veelvormig en soortenrijk is om een beleid mogelijk te maken dat gericht is op de bescherming van afzonderlijke soorten.

Doelsoorten en ITZ-soorten

Doelsoorten worden uit Rode Lijsten geselecteerd op basis van de ITZ-criteria (Van der Zande & Hoogeveen, 1995). Deze zijn: Nederland herbergt op internationaal niveau een belangrijk deel van de populatie van de

soort (I), de soort vertoont een achteruitgaande tendens (T) en de soort is zeldzaam (Z). Daarbij moet worden opgemerkt dat het I-criterium, op de wijze waarop het veelal wordt toegepast, geen recht doet aan de geografische variatie die soorten eigen is, en die juist marginale populaties van bijzondere waarde maakt (Hedderson, 1992). Ook de coevolutionaire relaties van soorten vertonen vaak een geografische variatie (Thompson, 1994). Beide aspecten zijn, naast soortenrijkdom, componenten van biodiversiteit. Toepassing van het I-criterium moet daarom worden ontvallen. De geringe bruikbaarheid van het T- en Z-criterium is hierboven al aangeduid.

Beter ten halve gekeerd

De overheid heeft gekozen voor een overwegend soortgericht beheer (Bal et al., 1995; Ministerie van LNV, 1995; Sijtsma & Strijker, 1995; Verspui & Van Wingerden, 1994). De goedbedoelde maar ondoordachte flirt met enkele aaibare maar atypische cryptobiontengroepen ten spijt is er precies daardoor in ons land nog geen beleid ter zake van cryptobiota-bescherming van de grond gekomen.

Voor cryptobionten is een systeemgericht, voorwaardenscheppend beleid noodzakelijk, geen conserverend, soortgericht beheer. Daarvoor bestaan ook wel aanknopingspunten: in Nederland de Ecologische Hoofdstructuur, en op internationaal niveau de dood-hout richtlijn (Council of Europe Committee of Ministers Recommendation R (88) 10) en de habitatrichtlijn (Council of Europe, 1992). Ook de grootste particuliere natuurbeheerder van ons land, de Vereniging Natuurmonumenten, lijkt gekozen te hebben voor een systeemgericht beheer (Hessels & Van Tooren, 1995).

Voor een systeemgericht beheer zijn drie methodieken denkbaar: 1) hanteren van een diversiteitsindex als parameter van terreinkwaliteit, 2) terreinregistratie en 3) biotoopbescherming. Het eerste is theoretisch de best verdedigbare aanpak (mits geografisch en fysiognomisch vergelijkbare terreinen worden vergeleken; cf. Prendergast et al., 1993) maar strandt bij ontstentenis van voldoende taxono-

men. Terreinregistratie is een interessante en in Engeland met succes toegepaste methode (Van Dijk, 1989; Koomen & Van Tol, 1993; Ellis et al., 1995); het heeft er echter de schijn van dat terreinregistratie in Nederland weinig kans van slagen heeft. Blijft de derde optie: bescherming van biotopen. De evaluatie van een terrein ten behoeve van het cryptobiotabeheer zou in mijn visie moeten bestaan uit het vaststellen van de aanwezige biotopen en van hun kwaliteitsparameters.

Ik pleit daarom voor inventarisatie van de biotopen ("ecotopen") in ons land, en van een indicatie van hun zeldzaamheid, aard en mate van bedreigdheid en vervangbaarheid. Er zijn enige min of meer terreindekkende overzichten van de biotopen van Europa die een goede basis kunnen vormen (Blab, 1993; Blab & Riecken, 1993; Devillers & Devillers-Terschuren, 1996; Pott, 1996; Kirby, 1997; Riecken & Blab, 1990; Riecken et al., 1993, 1994; Ssymank & Dankers, 1996). Het Handboek natuuroeltypen (Bal et al., 1995) zou hierbij als grofmazig raamwerk kunnen dienen. Daarnaast moeten per biotooptype de variabelen worden vastgelegd die voor cryptobionten relevant zijn, zoals hoeveelheid dood hout, windbeschutting, structuurvariatie, maaibeheer, begrazingsintensiteit, recreatiedruk, bloemrijkdom, etc. (CIN, 1992; Klausnitzer, 1993; Riecken et al., 1993). Een latere aanvulling zou kunnen zijn het aanwijzen van 'kensoorten' uit de cryptobiota, die, analoog aan de vegetatiekunde, een biotoop kunnen typeren (Barendregt, 1996; zie ook Maelfait, 1993).

Deze benadering is goed uitvoerbaar, en leidt op korte termijn tot tastbare resultaten. Niet onbelangrijk is dat zeldzame biotopen relatief veel zeldzame soorten herbergen (zie bijvoorbeeld Vitt & Belland, 1997). Daarenboven worden de doelstellingen van Rode Lijsten hiermee gewaarborgd. Het publiek in het bijzonder wordt geconfronteerd met een beperkt aantal, toegankelijke namen van goed afbeeldbare biotopen, waarvan de bedreiging en betekenis zich in algemeen begrijpelijke taal laat uitleggen (bijvoorbeeld Raths et al., 1995).

Dankwoord

Dr. Axel Ssymank was behulpzaam bij het opsporen van literatuur. Ik dank Aat Barendregt en Ben Brugge voor constructieve discussies en suggesties.

Literatuur

- ALLEN, J. C., W. SCHAFFER & D. ROSKO, 1993. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. – *Nature (London)* 364: 229-232.
- ARNOLDS, E., 1997. A new red list of threatened and vulnerable fungi in The Netherlands. – *Coolia* 40: 44-53.
- BAL, D., H. M. BEIJE, Y. R. HOOGEVEEN, S. R. J. JANSEN & P. J. VAN DER REEST, 1995. *Handboek Natuuroeltypen in Nederland* 1-406. Rapport IKC-Natuurbeheer, Wageningen.
- BARENDREGT, A., 1996. Biodiversiteit betreft ook insecten. – *Levende Natuur* 97: 214-219.
- BAUER, G., 1989. Grenzen des "Rote Liste Instruments" und Möglichkeiten einer alternativen Bewertung von Biotopen. In: Zehn Jahre Rote Liste gefährdeter Tierarten in der Bundesrepublik Deutschland (J. Blab & E. Nowak, eds). – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 29: 95-106.
- BLAB, J., 1993. Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. 4/e. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 24: 1-479.
- BLAB, J. E., E. NOWAK, W. TRAUTMANN & H. SUKOPP, 1984. Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. 4/e. – *Naturschutz aktuell* 1: 1-270. Kilda, Greven.
- BLAB, J. & U. RIECKEN (EDS), 1993. Grundlagen und Probleme einer Roten Liste der gefährdeten Biotop-typen Deutschlands: Referate und Ergebnisse des gleichnamigen Symposiums vom 28.-30. Oktober 1991. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 38: 1-339.
- BUCHMAN, S. J. & G. P. NABHAN, 1996. *The forgotten pollinators*: i-xx, 1-292. Island Press, Washington.
- CIN (COMMISSIE VOOR INVENTARISATIE EN NATUURBESCHERMING VAN DE NEDERLANDSE ENTOMOLOGISCHE VERENIGING), 1992. *Minimilieu van minifauna: het belang van zeer kleine landschapselementen als leefgebied van ongewervelde dieren*: 1-22. LONL, Utrecht.
- COUNCIL OF EUROPE 1991. European recommendations regarding dead wood. – *Committee of Ministers Recommendation R 88*: 10 (reprinted in: Fry & Lonsdale, eds, 1991: 231-232).
- COUNCIL OF EUROPE, 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. – *Off. J. europ. Commiss. L* 206: 7-49.
- DAVIS, S. D., S. J. M. DROOP, P. GREGERSON, L. HENSON, C. J. LEON, J. L. VILLA-LOBOS, H. SYNGE & J. ZANTOVSKA, 1986. *Plants in danger: what do we know?*: i-xlv, 1-461. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland.

- DELVOSALLE, L., F. DEMARET, J. LAMBINON & A. LAWALRÉE, 1969. Plantes rares, disparues ou menacées de disparition en Belgique: l'appauvrissement de la flore indigène. – *Minist. Agricult., Serv. Réserv. natur. domin. Conserv. Nature* 4: 1-129.
- DENNIS, R. L. & T. G. SHREEVE, 1991. Climatic change and the British butterfly fauna: opportunities and constraints. – *Biol. Conserv.* 55: 1-16.
- DEVILLERS, P. & J. DEVILLERS-TERSCHUREN, 1996. Classification of Palearctic habitats. – *Nature environm. Ser.* 78: 1-194.
- DIJK, TH. VAN, 1989. Terreinregistratie. – *Wetensch. Meded. k. nederl. natuurrh. Veren.* 192: 119-123.
- DURING, H. J. & B. F. VAN TOOREN, 1988. Pattern and dynamics in the bryophyte layer of a chalk grassland. In: *Diversity and pattern in plant communities* (H. J. During, M. J. A. Werger & J. H. Willems, eds): 195-208. SPB Academic, 's-Gravenhage.
- ELLIS, W. N., J. H. DONNER & J. H. KUCHLEIN, 1997a. Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change. – *Ent. Ber., Amst.* 57: 66-72.
- ELLIS, W. N., J. H. DONNER & J. H. KUCHLEIN, 1997b. Recent shifts in distribution of Microlepidoptera in The Netherlands. – *Ent. Ber., Amst.* 57: 119-125.
- ELLIS, W. N., J. H. DONNER & J. H. KUCHLEIN, 1998. Changes in rank abundance of Lepidoptera in The Netherlands (in press).
- ELLIS, W. N., J. VAN TOL & P. KOOMEN, 1995. [boekbespreking en weerwoord]. – *Nieuwsbr. Europ. Invert. Survey Nederl.* 23: 16-18.
- FRY, R. & D. LONSDALE, (EDS), 1991. Habitat conservation for insects: a neglected green issue. – *Amat. Ent.* 21: 1-262.
- GASTON, K. J., 1994. *Rarity*: i-x, 1-205. Chapman & Hall, London.
- GASTON, K. J., 1996. Species richness: measure and measurement. In: *Biodiversity: a biology of numbers and difference* (K. J. Gaston, ed.): 77-113. Blackwell, Oxford.
- HEDDERSON, T. A., 1992. Rarity at range limits: dispersal capacity and habitat relations of extraneous moss species in a boreal Canadian national park. – *Biol. Conserv.* 59: 113-120.
- HESSLS, E. P. L. & B. F. VAN TOOREN, 1995. Biodiversiteit in het natuurbeheer. In: *Biodiversiteit in Nederland* (E. J. van Nieuwerkerken & A. J. van Loon, eds): 153-166. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- HUTCHINSON, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? – *Am. Nat.* 93: 145-159.
- JANZEN, D. H., 1977. Why are there so many species of insects? – *Proc. 15th int. Congr. Ent.*: 84-94.
- KAISILA, J., 1962. Immigration und Expansion der Lepidopteren in Finnland in den Jahren 1869 - 1960. – *Acta ent. fenn.* 18: 1-452.
- KIRBY, P., 1997. *Habitat management for invertebrates: a practical handbook*. 2/e: 1-150. Royal Society for the protection of birds, London.
- KLAUSNITZER, B., 1993. Die Bedeutung von Biotopelementen und Biotopstrukturen in einem Verzeichnis gefährdeter Lebensraumtypen besonders in Hinblick auf ihre Lebensraumfunktion für gefährdete terrestrische Insekten. In: *Grundlagen und Probleme einer Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands* (J. Blab & U. Riecken, eds). – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 38: 103-116.
- KOOMEN, P. & P. J. VAN HELSDINGEN, 1996. Listing of biotopes in Europe according to their significance for invertebrates. – *Nature Env. Ser.* 77: 1-77.
- KOOMEN, P., E. J. VAN NIEUKERKEN & J. KRIKKEN, 1995. Zoologische diversiteit in Nederland. In: *Biodiversiteit in Nederland* (E. J. van Nieuwerkerken & A. J. van Loon, eds): 49-136. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- KOOMEN, P. & J. VAN TOL, 1993. *Het verborgene ontsloten: de haalbaarheid van een centraal informatiesysteem van geografisch gerangschikte gegevens van cryptobiota*: 1-150. CIN NEV, Amsterdam.
- KOSTER, A., 1985. De bijenwolf, *Phylanthus triangulum* (Fabricius, 1775), algemeen op spoorweg-terreinen in Zuid-Nederland. – *Ent. Ber., Amst.* 45: 75-77.
- KUCHLEIN, J. H. & W. N. ELLIS, 1997. Climate induced changes in the microlepidoptera fauna of The Netherlands and the implications for nature conservation. – *J. Ins. Conserv.* 1: 73-80.
- KUCHLEIN, J. H. & J. A. MUNSTERS, 1988. Faunistische bewerking van de Microlepidoptera te Stein (prov. Limburg). – *Publs natuurrh. Gen. Limburg* 37: 1-48.
- KUDRNA, O., 1986. *Aspects of the conservation of butterflies in Europe*: 1-323. Aula, Wiesbaden.
- LEMPKE, B. J., 1980. Explosie van Lymantria dispar (Linnaeus) in het oosten van Noord-Brabant (Lep., Lymantriidae). – *Ent. Ber., Amst.* 40: 65-68.
- MAELFAIT, J.-P., 1993. Rode Lijsten: wat? hoe? waar? – *Bull. Ann. Soc. r. belge Ent.* 129: 302-310.
- MAES, D. & H. VAN DYCK, 1996. Een gedocumenteerde Rode Lijst van de dagvlinders van Vlaanderen. – *Meded. Inst. Natuurbeh.* 1996: 1-154.
- MANN, D. G. & S. J. M. DROOP, 1996. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. – *Hydrobiologia* 336: 19-32.
- MEIJDEN, R. VAN DER, J. J. VERMEULEN, G. M. LOKHORST, M. E. NOORDELOOS, H. VAN DAM, J. A. SINKELDAM, F. A. C. KOUWETS & P. F. M. COESEL, 1995. Botanische diversiteit in Nederland: de getallen. In: *Biodiversiteit in Nederland* (E. J. van Nieuwerkerken & A. J. van Loon, eds): 43-48. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- MINISTERIE VAN LNV, 1995. *Ecosystemen in Nederland*: 1-112. Ministerie van LNV, 's-Gravenhage.
- PATZNER, R. A., S. ELLMAUTHALER & U. RATHMAYR, 1996. The aquatic molluscs in the Samer Mosl (City of Salzburg): a contribution to the aquatic molluscs in the country of Salzburg. – *Linzer biol. Beitr.* 28: 197-210.
- POTT, R., 1996. *Biotoptypen: schutzenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen*: 1-448. Ulmer, Stuttgart.

- PRENDERGAST, J. R., R. M. QUINN, J. H. LAWTON, B. C. EVERSHAM & D. W. GIBBONS, 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. – *Nature (London)* 365: 335-337.
- RATHS, U., U. RIECKEN & A. SSYMAN, 1995. Gefährdung von Lebensraumtypen in Deutschland und ihre Ursachen: Auswertung der Roten Liste gefährdeter Biotoptypen. – *Natur Landschaft* 70: 203-212.
- RIECKEN, U. & J. BLAB, 1990. Biotope der Tiere in Mitteleuropa. – *Naturschutz aktuell* 7: 1-123.
- RIECKEN, U., U. RIES & A. SSYMAN, 1993. Biotopenverzeichnis für die Bundesrepublik Deutschland. In: Grundlagen und Probleme einer Roten Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands (J. Blab & U. Riecken, eds). – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 38: 301-339.
- RIECKEN, U., U. RIES & A. SSYMAN, 1994. Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz* 41: 1-184.
- ROSENZWEIG, M. L. & M. V. LOMOLINO, 1997. Who gets the short bits of the broken stick? In: *The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences* (W. E. Kunin & K. J. Gaston, eds): 63-90. Chapman & Hall, London.
- SIJTSMA, F. J. & D. STRIJKER, 1995. Effect-analyse Ecologische Hoofdstructuur. 2. Natuurwaarde. – *Publ. Sticht. ruimtel. Econ.* 9: 1-54, bijlage.
- SSYMAN, A. & N. DANKERS, 1996. Red list of biotopes and biotope complexes in the Wadden Sea area. – *Helgolander Meeresunters.* 50, Suppl.: 9-37.
- STIGTER, H. & G. ROMEIJN, 1992. Thaumetopoea processionea na ruim een eeuw weer plaatselijk massaal in Nederland (Lepidoptera: Thaumetopoeidae). – *Ent. Ber., Amst.* 52: 66-9.
- TAX, M. H., 1989. *Atlas van de Nederlandse dagvlinders*: 1-248. Natuurmonumenten, 's-Graveland en De Vlinderstichting, Wageningen.
- TAYLOR, L. R. & R. A. J. TAYLOR, 1977. Aggregation, migration and population mechanisms. – *Nature (London)* 265: 415-421.
- THOMPSON, J. D., 1994. The geographic mosaic of evolving interactions. In: *Individuals, populations and patterns in ecology* (S. R. Leather, A. D. Watt, N. J. Mills & K. F. A. Walters, eds): 419-431. Intercept, Andover.
- VERSPUI, K. & W. K. R. E. VAN WINGERDEN, 1994. Natuurontwikkeling in Nederland: beleid, uitvoering en de rol van insectenbelangen. – *Ent. Ber., Amst.* 54: 50-53.
- VIDMA, M. G. DE & M. R. GOMEZ BUSTILLO, 1976. *Libro rojo de los lepidópteros ibéricos*: 1-118. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- VITT, D. H. & R. J. BELLAND, 1997. Attributes of rarity among Alberta mosses: patterns and predictions of species diversity. – *Bryologist* 100: 1-12.
- WILCOVE, D. S., M. McMILLAN & K. C. WINSTON, 1993. What exactly is an endangered species? An analysis of the US Endangered Species List: 1985-1991. – *Conserv. Biol.* 7: 87-93.
- WILLIAMSON, M., 1987. Are communities ever stable? In: Colonization, succession and stability (A. J. Gray, M. J. Crawley & P. J. Edwards, eds). – *Symp. brit. ecol. Soc.* 26: 353-371.
- ZANDE, A. N. VAN DER & Y. R. HOOGEVEEN, 1995. Biodiversiteit in het Nederlandse natuurbeleid. In: *Biodiversiteit in Nederland* (E. J. van Nieuwerkerken & A. J. van Loon, eds): 137-152. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- ZEEGERS, TH. & M. P. VAN VEEN, 1989. Zijn insecten beheerbaar? – *Wetensch. Meded. k. nederl. natuurrh. Veren.* 192: 127-130.

Geaccepteerd 19.ii.1998.